



Vulnérabilité et adaptation des écosystèmes forestiers dans un contexte de changement climatique : observation, modélisation et réflexion épistémique

Hendrik Davi

► To cite this version:

Hendrik Davi. Vulnérabilité et adaptation des écosystèmes forestiers dans un contexte de changement climatique : observation, modélisation et réflexion épistémique. Biodiversité et Ecologie. Aix Marseille Université, 2016. tel-02801199

HAL Id: tel-02801199

<https://hal.inrae.fr/tel-02801199>

Submitted on 5 Jun 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.

**Vulnérabilité et adaptation des écosystèmes forestiers dans un
contexte de changement climatique : observation, modélisation et
réflexion épistémique**



HABILITATION A DIRIGER DES RECHERCHES

Aix Marseille Université

Hendrik Davi CR1 INRA

Soutenue le 25 janvier 2016 devant le jury composé de

Laurent St André	Directeur de Recherches INRA, Nancy	Rapporteur
Jean-Louis Durand	Chargé de Recherches INRA, Lusignan	Rapporteur
Olivier Roupsard	Chargé de Recherches CIRAD, Montpellier	Rapporteur
Isabelle Chuine	Directrice de Recherches CNRS, Montpellier	Examinatrice
Claire Damesin	Professeure des universités, Paris XI	Examinatrice
Thierry Gauquelin	Professeur des universités, AMU	Examineur
Joël Guiot	Directeur de Recherches CNRS, Aix	Examineur

CHAPITRE 1 : PREAMBULE : LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE COMME CHAMP SOCIAL SPECIFIQUE.....	4
CHAPITRE 2 : INTRODUCTION : QUELLES RECHERCHES POUR ESTIMER LA VULNERABILITE DES FORETS FACE AUX CHANGEMENTS CLIMATIQUES ET ENVISAGER LEUR ADAPTATION ?	9
LES CHANGEMENTS GLOBAUX AFFECTANT L'ARC MEDITERRANEEN	10
LES MECANISMES D'ADAPTATION DES ECOSYSTEMES FORESTIERS	12
LES ENJEUX DE RECHERCHE FONDAMENTALE ET FINALISEE	15
MON PROGRAMME DE RECHERCHE.....	18
CHAPITRE 3 : L'EFFET DE LA GESTION ET DU CLIMAT SUR LA REGENERATION	21
EFFET DES COUPES SUR LA VARIABILITE DE L'INDICE FOLIAIRE	21
LIEN ENTRE STRUCTURATION DU COUVERT ET INDICE FOLIAIRE	22
LES FACTEURS AFFECTANT LA REPRODUCTION	24
L'ESTIMATION DE LA VITESSE DE MIGRATION DES ESPECES	25
CHAPITRE 4 : L'EFFET DU CLIMAT SUR LA CROISSANCE ET LA PHENOLOGIE DES ARBRES.....	27
LA CROISSANCE COMPAREE DU HETRE ET DU SAPIN	27
LA PHENOLOGIE DU HETRE COMPAREE A D'AUTRES ESPECES.....	28
ROLE DE LA DORMANCE DANS LA PHENOLOGIE DU DEBOURREMENT DU HETRE	29
SYNDROMES DE TRAITS D'ADAPTATION A LA SECHERESSE EN INTRA ET INTER SPECIFIQUE.	30
CHAPITRE 5 : COMPRENDRE ET MODELISER LE PROCESSUS DE MORTALITE	33
LES MECANISMES INDUISANT LA MORT DES ARBRES	33
VULNERABILITE DU SAPIN AU STRESS HYDRIQUE ET PROCESSUS DE DEPERISSEMENT	35
<i>Les différentes approches pour comprendre les dépérissements</i>	<i>35</i>
<i>Évolution et dynamique des dépérissements.....</i>	<i>36</i>
<i>Croissance passée, défoliation et mortalité.....</i>	<i>38</i>
<i>La réponse du Sapin face aux contraintes hydriques.....</i>	<i>39</i>
<i>Modélisation mécaniste de la mortalité</i>	<i>43</i>
INSECTES SOUS-CORTICAUX DU PIN D'ALEP ET DU SAPIN	44
<i>Les pathogènes ont leur mot à dire !</i>	<i>45</i>
<i>Comment étudier l'interaction arbre-scolyte ?.....</i>	<i>46</i>
<i>Différences de vulnérabilité de l'hôte entre les deux systèmes étudiés.....</i>	<i>48</i>
<i>Discussion et conclusion</i>	<i>49</i>
CHAPITRE 6 : ÉCOPHYSIOLOGIE DES POPULATIONS	50
RESSOURCES GENETIQUES AU SEIN DU GENRE ABIES	50
<i>Des sapins méditerranéens pour remplacer Abies alba ?</i>	<i>50</i>
<i>Utiliser PlantaComp pour étudier les ressources génétiques.....</i>	<i>50</i>
<i>Évaluation des ressources génétiques</i>	<i>51</i>
<i>Croissance et critères de vulnérabilité</i>	<i>52</i>
POTENTIALITES D'ADAPTATION LOCALE DU HETRE	53
<i>Valeur sélective de syndromes de traits</i>	<i>54</i>
<i>Héritabilité et potentiel adaptatif des traits fonctionnels</i>	<i>56</i>
LA MODELISATION DU PROCESSUS EVOLUTIF SOUS L'EFFET DE CONTRAINTES ENVIRONNEMENTALES	58
<i>Une nouvelle approche pour modéliser l'évolution des populations</i>	<i>58</i>
<i>Application du modèle PDG à l'adaptation locale du débourrement du Hêtre</i>	<i>60</i>
<i>Perspectives</i>	<i>61</i>
CHAPITRE 7 : REFLEXIONS PHILOSOPHIQUES SUR LA MODELISATION	63
LA MODELISATION COMME MOYEN D'UNIFICATION DES CONNAISSANCES ?.....	64
LA PLURALITE DES MODELES EN ECOLOGIE	67
DE QUOI NOS ENTITES THEORIQUES SONT-ELLES LE NOM ?.....	69
QUELLE EST LA NATURE DE L'ESPACE LOGIQUE DANS LEQUEL NOUS JOUONS ?	70
EN GUISE DE CONCLUSION.....	71

CHAPITRE 8 : PERSPECTIVES	73
BIBLIOGRAPHIE	78

Chapitre 1 : Préambule : la recherche scientifique comme champ social spécifique

Je suis attaché au fait que la recherche scientifique est une activité collective. Si nous avons l'illusion que la genèse des idées et leur confrontation au réel est essentiellement une expérience individuelle, elle s'inscrit dans l'histoire d'un individu lui-même surdéterminé par l'histoire du groupe social auquel il appartient. Une idée émerge parce qu'elle est sélectionnée au sein d'un ensemble d'idées délimité par le champ social auquel le chercheur appartient.

Bourdieu dans son cours au collège de France compare le fonctionnement de la science à un champ et il montre que l'établissement des vérités est dû au fonctionnement spécifique de chacun des champs que constitue une discipline scientifique (Bourdieu, 2001) :

« Le sujet de la science est non un collectif intégré (...), mais un champ et un champ tout à fait singulier, dans lequel les rapports de force et de lutte entre les agents et les institutions sont soumis aux lois spécifiques (dialogiques et argumentatives) découlant des deux propriétés fondamentales, étroitement liées entre elles, la fermeture (ou la concurrence des pairs) et l'arbitrage du réel (...). La logique elle-même, la nécessité logique est la norme sociale d'une catégorie particulière d'univers sociaux, les champs scientifiques, et elle s'exerce à travers des contraintes (notamment les censures) socialement instituées dans cet univers. » p138

La spécificité de la démarche scientifique a aussi été pointée par Karl Popper (Popper, 1972). Il critique la vision d'une connaissance scientifique assimilée à la connaissance subjective que l'on a du monde extérieur est « que toute connaissance consiste en une information reçue par l'intermédiaire de nos sens ; autrement dit par l'expérience ». Sa critique vise à montrer qu'il existe une connaissance objective et il parle explicitement d'épistémologie évolutionniste (Popper, 1972) :

« La différence entre l'amibe et Einstein, c'est que, bien que tous deux fassent usage de la méthode d'essai et élimination de l'erreur, l'amibe déteste l'erreur tandis que celle-ci intrigue Einstein : il mène une recherche consciente de ses erreurs dans l'espoir d'apprendre quelque chose par leur découverte et leur élimination. La méthode de la science est la méthode critique. (...). Par conséquent, le développement de toute connaissance consiste dans la modification d'une connaissance antérieure ».

Si l'on développe l'analogie évolutionniste de Popper, l'établissement de faits scientifiques de « vérissimilitudes » (faits qui s'approchent tendanciellement de la vérité) croissantes est la conséquence d'un processus évolutif similaire à la sélection naturelle. Les théories et explications du monde qui sont fausses sont progressivement éliminées par la multiplication des points de vue (observations ou expérimentations) sur un phénomène. Ce processus est complexe et tendanciel, comme il n'y a aucune adaptation absolue d'un organisme à un environnement, il n'y a jamais une parfaite représentation des structures du monde dans nos théories. Ce sont toujours des approximations

Les résultats issus de la recherche scientifique sont donc l'aboutissement d'un travail collectif. J'y suis particulièrement attaché. Il est tout naturel pour moi de commencer par rappeler que les travaux présentés dans ce rapport doivent beaucoup :

- au personnel technique de l'équipe Ecologie Fonctionnelle et Dynamique des Communautés (EFDC) que j'ai la chance d'animer depuis janvier 2013 et à l'ensemble des collègues de l'Unité Ecologie des Forêts Méditerranéennes (URFM) que j'ai intégrée en octobre 2005 (Tableau 1.1) ;
- au personnel de l'unité expérimentale (UEFM) qui a joué un rôle considérable dans les suivis et expérimentations notamment en phénologie;
- aux collègues avec qui j'ai collaboré dans les nombreux projets dans lesquels j'ai été impliqué (Tableau 1.2) ;
- aux étudiants que j'ai encadrés ou co-encadrés (Tableau 1.3 et 1.4) ;

L'encadrement des étudiants est une tâche que j'ai particulièrement appréciée. Selon moi, la formation par la recherche est très enrichissante à la fois pour l'étudiant, mais aussi bien évidemment pour l'encadrant. Je pense que je laisse une large autonomie aux étudiants, car je souhaite avant tout qu'ils acquièrent deux qualités essentielles : l'esprit critique et l'autonomie. Dans le système tel qu'il fonctionne, ce n'est évidemment pas toujours simple. En effet, il est parfois plus efficace de diriger étroitement les étudiants, afin qu'ils obtiennent les résultats que l'on attendait. Mais l'encadrant se prive alors d'un point de vue différent du sien qui peut l'amener à revoir ses propres présupposés. Par ailleurs, la recherche scientifique contemporaine est presque exclusivement pilotée en mode projet, ce qui a des conséquences, positives (diversité des collaborations), d'autres, négatives (précarité, instabilité des thèmes de recherche, temps passé à l'élaboration des projets ou à leur évaluation...). Le nombre des projets listés dans le tableau 1.2 donne une idée du temps passé au montage des projets (et encore, la liste des projets déposés est bien plus longue) et de la dispersion induite par ce mode de gestion de la recherche.

Tableau 1.1 : Organigramme de l'URFM en 2015

Direction: E. Rigolot IR, directeur, Bruno Fady DR, directeur adjoint Secrétariat: M.C. Bouhedi TR ; A. Foll ATP ; L. Mougin TR Services collectifs : H. Picot TR (50%, atelier, prévention) ; V. Reno TR (informatique)		
Cellule SIG – bases de données: D. Betored AI; [M. Correard, agent UEFM]; C. Pichot (tuteur scientifique)		
<i>Équipe Biologie des Populations et Evolution</i>	<i>Équipe Écologie Fonctionnelle et Dynamique des Communautés</i>	<i>Équipe Physique et Écologie du Feu</i>
S. Oddou-Muratorio CR, responsable d'équipe	H. Davi CR, responsable d'équipe	J.L. Dupuy DR, responsable d'équipe
T. Boivin CR	N. Martin CR	F. Pimont IR
B. Fady DR	G. Simioni CR	E. Rigolot IR
J.F. Lefèvre DR	F. Courbet IR	JC Valette IR, décédé le 3 avril 2014
C. Pichot CR	Ph. Dreyfus IR (en détachement à l'ONF depuis 12/12)	J. Maréchal AI, en retraite depuis juillet 2014
(E. Klein DR, chercheur associé BioPopEvol à 50%)	O. Marloie IE	F. Jean AI, depuis juillet 2014
A. Roig IE	F. Courdier AI	D. Portier TR
A. Chalon TR	D. Gounelle TR (AQR)	Ph. Petit ATP
M. Lingrand TR (ACP)	N. Mariotte TR	
H. Picot TR (50%, ACP)	O. Ambrosio ATP	
M. Sondo ATP	W. Brunetto ATP	
	A. Jouineau ATP	
P. Cubry, post-doctorant		
G. Giovannelli, doctorante		
A. Latreille, doctorante		

Tableau 1.2 : Projets dans lesquels j'ai été impliqué depuis mon recrutement à l'INRA

Titre	Type	Date	Implication
<i>Impact du débroussaillage à objectif de défense de la forêt contre l'incendie sur l'écophysiologie et la croissance des strates arborées et arbustives d'une formation à pin d'Alep et chêne vert et conséquences sur l'éclosion et la propagation initiale de l'incendie de forêt</i>	GIS	2004-2007	Analyse des données Participation à la rédaction du rapport
<i>Bases d'une gestion durable des forêts mélangées : écophysiologie, croissance et démo génétique des espèces constitutives.</i>	ANR	2005-2007	Analyse des données Participation à la rédaction du rapport
<i>Vulnérabilité des forêts face aux changements climatiques (DRYADE)</i>	ANR	2007-2010	Participation au pilotage, coordonne la composante URFM
<i>Quelles ressources génétiques au sein du genre Abies pour faire face aux changements climatiques ?</i>	RMT AFORCE	2011	Coordonne le projet, Analyse des données Rédaction du rapport
<i>Vers une modélisation à base mécaniste des potentialités d'adaptation des populations aux variations temporelles et spatiales de l'environnement.</i>	FRB Pré-Projet	2011	Coordonne le projet
<i>Vers une compréhension fonctionnelle des dépérissements forestiers sur feuillus et conifères.</i>	EC2CO CITRYX	2011-2012	Coordonne la composante URFM
<i>Scenarios for forest biodiversity dynamics under global change in Europe: identifying micro-evolutionary scale tipping points (TipTree).</i>	ERANET Biodiversa TIPTREE	2013-2015	Participe à l'écriture du projet Modélisation
<i>Forest tree ecological genetics : interplay of gene flow and environmental variability in shaping local adaptation and genetic adaptive potential (FLAG).</i>	ANR	2012-2015	Modélisation Mesure de traits fonctionnels
<i>Impact of Climate Change at Regional scale and adaptation through the spatial distribution of Water resource and crop systems (VIGIMED)</i>	INRA ACCAF	2012-2015	Coordonne la composante URFM
<i>Perennial fruit crops and forest phenology evolution facing to climatic change - Database, Modelling and Observatory network (PERPHECLIM)</i>	INRA ACCAF	2012-2015	Coordonne la composante URFM
<i>Assessing potentials of forest adaptation to climate change</i>	INRA ACCAF	2013-2016	Coordonne le projet
<i>Mechanisms of adaptation to Climate Change: how will phenotypic plasticity, microevolution and migration affect forest trees phenology? (MECC)</i>	ANR	2014-2018	Participe à l'écriture du projet Coordonne la composante URFM
<i>INtegrated research on FOrest Resilience and Management in the mEDiterranean (INFORMED)</i>	ERANET FORESTERRA	2015-2018	Modélisation Responsable du site atelier Ventoux

Tableau 1.3 : Liste des étudiants en thèse que j'ai encadrés ou avec lesquels j'ai collaboré

Sujet	Nom	Date	Encadrants	Participation
Potentialité de migration des essences forestières face au changement climatique. Étude des capacités de migration du sapin pectiné sur le mont Ventoux.	Annabelle Amm	2006-2010	Christian Pichot B. Fady, directeur officiel	Comité de thèse Rédaction du mémoire 1 article en co-auteur
Causes fonctionnelles du dépérissement et de la mortalité du sapin pectiné	Maxime Cailleret	2007-2011	Hendrik Davi B. Fady, directeur officiel	Directeur de thèse
La vulnérabilité du sapin pectiné à la sécheresse en milieu méditerranéen selon les propriétés hydriques du sol	Marie Nourtier	2008-2011	André Chanzy EMMAH	Comité de thèse 2 articles en co-auteur
Potentiel évolutif d'une population de Hêtre commun sur le mont Ventoux	Aurore Bontemps	2009-2012	Sylvie Oddou-Muratorio B. Fady, directeur officiel	Comité de thèse 2 articles en co-auteur
Interactions hôtes-parasites en écosystèmes forestiers contrastés : le cas des scolytes en région méditerranéenne.	Marion Gillmann	2011-2014	Hendrik Davi Thomas Boivin B. Fady, Directeur officiel	Co-Directeur de thèse 3 articles en co-auteur
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	Julie Gaüzere	2012-2014	Sylvie Oddou-Muratorio Etienne Klein, Directeur officiel	Comité de thèse 2 articles en co-auteur

Tableau 1.4 : Liste des étudiants que j'ai encadrés

Sujet	Niveau	Année	Nom
Étude de la variabilité de production de cônes et de sacs polliniques chez le Sapin pectiné	Master 1	2006	Maxime Cailleret
Dendroécologie comparée du Sapin pectiné et du Hêtre commun le long d'un gradient altitudinal	Master 2	2007	Maxime Cailleret
Mise en relation des facteurs stationnelles et bioclimatiques avec le dépérissement des sapinières du mont Ventoux	Master 1	2007	Arnaud Fourier
Débourrement des bourgeons de hêtre: variation interindividuelle et déterminisme climatique sur deux gradients altitudinaux en région Méditerranéenne	Master 1	2007	Thomas Ibanez
Étude de l'impact des changements climatiques sur la dynamique de débourrement en fonction de l'écologie des arbres	DUT	2007	Marion Gillmann
Contribution à l'étude des mécanismes écologiques impliqués dans le dépérissement du Sapin pectiné et protocole de caractérisation de l'état sanitaire	Master 2	2008	Sabrina Rachedi
Influence et rôle de deux facteurs biotiques (<i>Viscum album</i> L. et <i>Scolytidae</i>) impliqués dans le processus de dépérissement et de mortalité du Sapin pectiné	Master 2	2010	Marion Gillmann
Étude statistique pour comprendre comment des sapins issus des différentes provenances répondent au changement climatique	DUT	2012	Mariem Memah
Suivi et analyse des causes du dépérissement du Sapin pectiné	Master 1	2013	Marie Monmousseau
Comparaison des mécanismes d'adaptation des espèces forestières méditerranéennes vis-à-vis du stress hydrique	Master 2	2014	Célia Didierjean
Les facteurs climatiques régissant les processus phénologiques de dormance et de débourrement chez le Hêtre	Master 2	2014	François Madon
Étude du bilan hydrique en contexte forestier méditerranéen, approche par géophysique, traçage isotopique, et modélisation écophysiological	Master 2	2015	Coffi Belmys Cakpo*

*En co-direction avec Simon Carrière (ATER) et Nicolas Martin (CR)

Les articles publiés, les présentations orales et les rapports de stage des étudiants peuvent être consultés sur <https://inra.academia.edu/hendrikdavi>. Un *curriculum vitae* détaillé constitue l'Annexe 1 et les sites expérimentaux sont décrits dans l'Annexe 2.

Chapitre 2 : Introduction : Quelles recherches pour estimer la vulnérabilité des forêts face aux changements climatiques et envisager leur adaptation ?

Rapport et articles en relation avec ce chapitre

Ronce et coll., (2015). Réponses et adaptations aux changements globaux. Quels enjeux pour la recherche sur la biodiversité ? Prospective FRB.

Davi, H (2016). Impact des changements climatiques sur les écosystèmes forestiers de la région méditerranéenne. Carrefour D'innovation Agronomique (CIAG), Avignon, Novembre 2015.

Lefèvre, F., Boivin, T., Bontemps, A., Courbet, F., Davi, H., Durand-Gillmann, M., Fady, B., Gauzere, J., Gidoïn, C., Karam, M.-J., Lalagüe, H., Oddou-Muratorio, S., Pichot, C., (2013). Considering evolutionary processes in adaptive forestry. *Annals of Forest Science* 71, 723–739. doi:10.1007/s13595-013-0272-1

Lefèvre, F, Fady B, Jean F, Davi H, Pichot, C, Oddou-Muratorio, S (2016). Les processus biologiques de réponse des arbres et forêts au changement climatique : adaptation et plasticité phénotypique. Carrefour D'innovation Agronomique (CIAG), Avignon, Novembre 2015.

Les changements globaux menacent les divers services écosystémiques¹ rendus par les forêts (Schröter et coll., 2005; Breshears et coll., 2011) : le rôle qu'elles jouent sur le climat local (Bonan, 2008), la production de bois, la séquestration de carbone (Dixon et coll., 1994), la quantité et la qualité de la recharge en eau des nappes, ou la prévention de l'érosion des sols. L'INRA en tant qu'institut de recherche finalisée a pour mission de développer des outils permettant d'une part, d'estimer les risques pesant sur ces services et d'autre part de trouver les moyens d'assurer leur pérennité. À cette fin, il faut évaluer le devenir des écosystèmes actuels et ensuite déterminer les capacités d'adaptation de ces écosystèmes face aux différents facteurs impliqués dans les changements globaux : augmentation des températures, changements de régime des pluies, modifications de la composition chimique de l'atmosphère (ozone, dioxyde de carbone, azote, terpènes), transformations relatives à l'usage des terres...

Dans ce contexte, l'une des spécificités de la recherche finalisée est de partir de problèmes concrets (ex. rechercher les causes de dépérissements, développer une gestion forestière économe en eau, faire l'inventaire des ressources génétiques disponibles en terme d'espèces ou de provenances) sur des aires géographiques d'intérêt (la zone méditerranéenne pour l'URFM) et de les traduire en enjeux pour la recherche scientifique.

Dans cette introduction, je commencerai donc par faire un état des lieux des changements globaux qui vont affecter l'arc méditerranéen et je recenserais ensuite leurs effets sur les écosystèmes forestiers. Cette synthèse me permettra d'en déduire les enjeux de recherche fondamentale concernant l'étude de la vulnérabilité et de l'adaptation de ces écosystèmes. Enfin, je conclurai cette introduction en montrant de quelle manière mon travail s'inscrit dans ce cadre général.

¹ Je reviendrais sur la notion de services écosystémiques dans la discussion car ce concept pose un certain nombre de problèmes.

Les changements globaux affectant l'arc méditerranéen

L'arc méditerranéen comporte de nombreuses zones de montagne, je ne me focaliserais donc pas que sur la zone que recouvre le climat méditerranéen. Les espèces d'intérêt de l'arc méditerranéen sont celles qui couvrent le plus de surface, mais aussi celles qui sont potentiellement le plus valorisées en ce qui concerne la production de bois. Si l'on prend la région Provence Alpes Côtes d'Azur (PACA) en France, le Chêne pubescent, puis le Hêtre et le Chêne vert sont les principaux feuillus (représentant respectivement 42%, 17% et 14% des volumes sur pied de feuillus) et le Pin sylvestre, le Mélèze, le Pin d'Alep et le Sapin pectiné les principaux conifères (représentant respectivement 35%, 19%, 17% et 8% des volumes sur pied de conifères).

Les derniers scénarios du GIEC sont présentés de façon spatialisée dans l'annexe I de leur rapport. Pour la zone Europe du sud et Méditerranée, sur laquelle je vais me focaliser dans la suite de ce rapport : les températures estivales (juin-août) vont augmenter de 1 à 9°C et les précipitations d'avril à septembre vont baisser de 0 à 25% suivant les scénarios (Figure 2.1). Des changements ont déjà eu lieu avec une augmentation des températures de 0.88°C entre 1860 et 2005 et une baisse des précipitations annuelles de 23mm entre 1902 et 2005 (Mariotti et coll., 2015). Ces changements climatiques vont avoir une série de conséquences listées dans le Tableau 2.1, que je vais détailler par la suite.

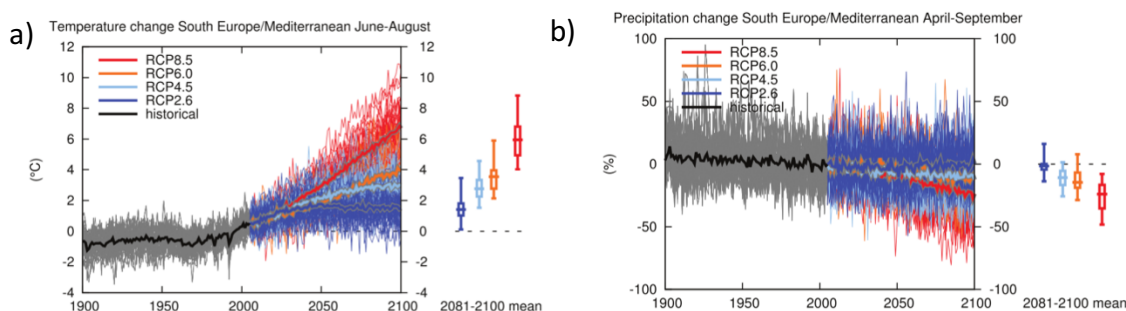


Figure 2.1 : *Changement de température (entre juin et août) et de précipitations (avril-septembre) selon quatre scénarios de forçage climatique.*

Les changements globaux actuels impliquent donc des changements de température et de précipitations. De plus, ils interagissent avec les modifications de la teneur en CO₂, de la composition en azote atmosphérique (avec une augmentation attendue de 71% des dépôts azotés entre 1990 et 2050 pour le bassin méditerranéen- (Phoenix et coll., 2006)), des pollutions atmosphériques notamment en O₃ (Paoletti, 2006), et des transformations dans l'usage des terres (Metzger et coll., 2006). L'ensemble de ces changements est caractérisé par une forte incertitude quant à leur amplitude, car leur intensité dépend des modèles de développement économique choisis par nos sociétés (Moss et coll., 2010).

L'une des conséquences du changement climatique est une augmentation de l'intensité des stress hydriques. Dans la partie orientale du bassin méditerranéen, les sécheresses observées à la fin du XXe siècle sont les plus fortes depuis 500 ans, et elles atteignent le niveau des sécheresses exceptionnelles de la fin du XVIe siècle dans sa partie occidentale (Nicault et coll., 2008). L'un des principaux aléas climatiques, qui fait peser des risques sur

les écosystèmes méditerranéens est la sécheresse (Lindner et coll., 2010), en interaction étroite avec le risque incendie (Moriondo et coll., 2006, Allen, 2007). Mais si une composante de cette augmentation des sécheresses est directement liée climat, une autre peut être due aux changements des pratiques de gestion conduisant à une densification des peuplements et donc de leur évapotranspiration (Cáceres et coll., 2015).

Tableau 2.1 : Liste des effets attendus des changements globaux sur les écosystèmes forestiers méditerranéens.

FACTEURS	Risques	Bénéfices
CLIMAT		
Hausse des températures estivales	Hausse du stress hydrique, dépérissements, risque d'incendie	
Baisse des précipitations estivales		
Hausse des températures printanières	Gel tardif dû à un débourrement plus précoce	Accroissement de la durée de végétation
Hausse des températures hivernales	Dormance plus difficile à lever	Photosynthèse hivernale des essences sempervirentes
Hausse des fortes précipitations en hiver et au printemps	Érosion des sols, chutes d'arbres, dégâts de neige lourde	Recharge en eau des nappes
AUTRES FACTEURS DU CHANGEMENT GLOBAL		
Dépôts azotés		Accroissement de la productivité de la végétation
Hausse du CO₂		Accroissement de la productivité de la végétation
Déforestation	Climat régional, érosion des sols	
Déprise agricole		Accroissement de la surface forestière
Ongulés et pathogènes	Dégâts sur la régénération Mortalité	

Les changements de températures peuvent aussi modifier la phénologie des espèces (débourrement et chute des feuilles, floraison, fructification, durée de la période de croissance primaire et secondaire...). Celle-ci détermine la période d'activité physiologique des plantes, l'impact du climat sur celle-ci est par conséquent un élément clé pour comprendre l'effet des changements climatiques (Richardson et coll., 2010, Figure 2.2). Par exemple, selon 78% des études, le début de la saison de végétation est plus précoce avec une sensibilité de 2.5 jours.°C⁻¹ et la fin de la saison de végétation a été retardé suivant une sensibilité de 1 jour.°C⁻¹ (Menzel et coll., 2006). Cette tendance va probablement se poursuivre, même si l'on considère l'effet négatif de la douceur hivernale, qui retarde la levée de dormance (Thompson and Clark, 2008).

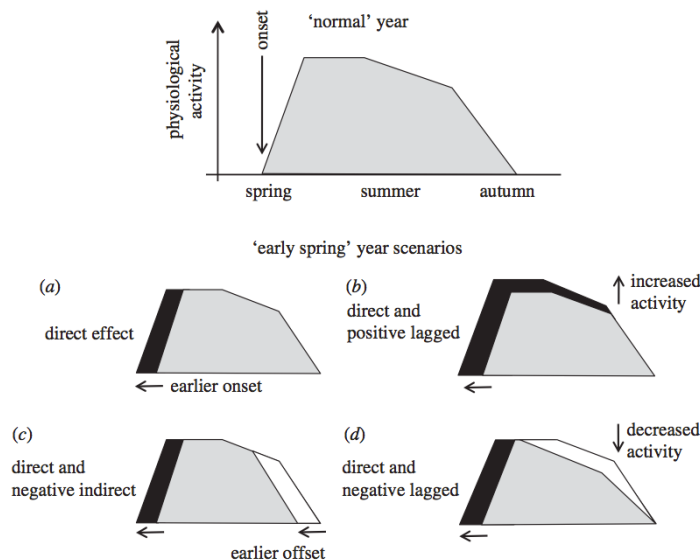


Figure 2.2 : Effet de la durée de végétation sur l'activité physiologique des espèces décidues (extrait de Richardson et coll., 2010).

Néanmoins, un débourrement plus précoce peut aussi rendre certaines espèces plus sujettes aux gelées tardives printanières (Morin et Chuine, 2014), et peser négativement sur la croissance des arbres (Dittmar et coll., 2003).

L'allongement de la durée de végétation, les effets directement fertilisants du CO₂ (Norby et Zak, 2011), l'amélioration de l'efficacité d'utilisation de l'eau (Keenan et coll., 2013), l'apport des dépôts azotés (Quinn Thomas et coll., 2010), ainsi que des changements dans les pratiques des forestiers, expliquent les tendances à une meilleure production des forêts au cours du siècle dernier (Myneni et coll., 1997). Néanmoins, ces effets semblent être contrebalancés depuis le milieu des années 1990 par les effets négatifs des températures extrêmes et des sécheresses (Charru, 2012).

Ces sécheresses ont comparativement moins d'impacts dans les écosystèmes typiquement méditerranéens (Chêne vert et Pin d'Alep) dont le fonctionnement est déjà adapté à la contrainte hydrique (Limousin et coll., 2009). Par contre, leurs effets sont déjà marqués sur les écosystèmes dont les espèces dominantes sont en marge de leurs aires de distribution comme le Hêtre (Jump et coll., 2006), le Sapin (Linares and Camarero, 2012; Cailleret et coll., 2013) ou le Pin sylvestre, notamment à basse altitude (Hereş et coll., 2011). Mieux comprendre les mécanismes d'adaptation à la sécheresse ou aux variations de température le long de gradients environnementaux est donc crucial pour anticiper les changements à venir.

Les mécanismes d'adaptation des écosystèmes forestiers

Les mécanismes d'adaptation des écosystèmes face aux changements climatiques sont au nombre de cinq. Les arbres peuvent modifier l'expression de leur phénotype par la **plasticité phénotypique**. La plasticité phénotypique d'un trait se définit comme la norme de réaction du trait à génotype constant en réponse à des variations biotiques ou abiotiques externes à l'organisme. La plasticité est donc une propriété d'un trait en réponse à un facteur externe donné, et non une caractéristique d'un individu. La plasticité peut être adaptative si la

variation du trait en question accroît la valeur sélective de l'individu (Nicotra et coll., 2010), mal-adaptative si elle la diminue (Ghalambor et coll., 2007). La réponse de l'organisme est plus ou moins passive, cette distinction diffère du caractère adaptatif ou non. En effet, de nombreuses modifications d'un trait relié à la croissance peuvent être une simple conséquence des variations du niveau de ressources. La plasticité est un processus central dans les processus d'adaptation des organismes, mais il est parfois difficile de démontrer sa nature adaptative. Par ailleurs, c'est un mécanisme qui comporte aussi des limites (Jump et Peñuelas, 2005; Valladares et coll., 2007). D'abord même si les preuves empiriques sont rares (Van Kleunen and Fischer, 2005), la plasticité a théoriquement un coût, sinon les organismes spécialisés dans un environnement n'auraient aucun avantage (DeWitt et coll., 1998). De plus, elle permet ni de s'adapter à des conditions extrêmes sortant des gammes habituelles ou à des environnements trop hétérogènes (Valladares et coll., 2007) ni de faire face à une accumulation de stress qui affaiblissent l'individu. Enfin, la réponse à un facteur environnemental comme la température interagit avec de nombreux autres facteurs (sécheresse, gel) et avec la communauté biotique dans laquelle vit l'individu, ce qui tend à tamponner la valeur adaptative d'une réponse plastique (Valladares et coll., 2007).

La quantification de la plasticité passe par de nombreuses méthodes et indicateurs (Valladares et coll., 2006). Le plus simple est de mesurer les variations phénotypiques de certains traits d'un même individu au cours du temps (coefficient de variation, pente de la norme de réaction), mais l'effet de l'environnement peut alors être confondu avec des effets ontogéniques, comme le vieillissement de l'individu ou avec des modifications tendancielles de la communauté biotique dans laquelle il est inséré (ex. augmentation de la compétition). En dispositif contrôlé (ex. dispositifs de descendance), on peut aussi décomposer la part de la variation phénotypique qui est due à la génétique de celle due à la plasticité phénotypique en réponse au climat. Enfin, en condition naturelle, une assignation probabiliste des parentés à l'aide de marqueurs moléculaires permet d'effectuer la même analyse (voir Chapitre 6).

Si les contraintes se maintiennent, on passe de la plasticité interannuelle à l'**acclimatation**. Cette acclimatation consiste en une modification durable du fonctionnement physiologique de la plante, via des changements architecturaux, allométriques, morphologiques ou biochimiques. Par exemple, suite à une succession de stress hydrique, l'arbre peut modifier l'allocation de ces ressources en faveur des surfaces conductrices (aubier) ou des racines et limiter sa surface transpirante en réduisant la taille et le nombre des feuilles (Limousin et coll., 2009). Une autre stratégie peut être de favoriser les fonctions de reproduction ou de défense. L'acclimatation de la respiration aux fortes températures est un autre exemple intéressant à une échelle plus fine, la relation entre respiration et température (Q_{10}) diminuant avec la température du site (Slot and Kitajima, 2014). L'acclimatation peut être considérée comme positive et être un élément de la résilience, quand celle-ci permet d'augmenter la survie. Mais dans certains cas, elle ne présente pas de caractères adaptatifs et elle constitue un maillon dans le processus de dépérissement.

Un autre mécanisme adaptatif concerne la **migration** qui permet aux organismes de suivre le déplacement de leur niche écologique fondamentale. La migration au sens large est un processus composite dépendant de la production et dispersion des graines, de l'établissement des semis et de la survie des adultes dans un nouvel environnement. Chacun

de ces processus élémentaires a un effet plus ou moins important sur les capacités de migration. Par modélisation, Nathan et coll. (2011) ont pu déterminer que six processus jouent un rôle important dans la diversité des potentialités de migration : l'âge à la première reproduction, le taux de survie des juvéniles, la fécondité, la vitesse du vent, la vitesse de chute des graines, et la hauteur des arbres. Les études palynologiques ont permis de reconstituer les vitesses de migration passées des arbres. Beaucoup d'études ont estimé ces vitesses à plusieurs centaines de mètres par an (Delcourt et Delcourt, 1987). Ces vitesses de migration passées sont en contradiction avec les vitesses observées à notre époque, ce qui est à l'origine du paradoxe de Reid (Clark, 1998). Clark estime que ce paradoxe provient de notre sous-estimation de la dispersion à longue distance. La découverte de refuges glaciaires conduit d'autre part à une baisse des estimations de vitesses de migration du quaternaire (Magri et coll., 2006). Néanmoins, les écarts qui demeurent entre les vitesses de migration passées et celles estimées aujourd'hui démontrent l'importance d'estimer avec exactitude la migration dans le cadre du changement climatique.

Au cours des générations, les populations peuvent aussi **s'adapter génétiquement** à un nouvel environnement. Certes, le temps de génération est long chez les arbres au regard de la rapidité du changement climatique. Mais le potentiel adaptatif est relativement élevé du fait d'une très grande variabilité génétique au sein des populations naturelles. Les quelques arbres qui survivent et se reproduisent malgré des conditions difficiles peuvent ainsi propager efficacement les traits qui présentent un caractère adaptatif au nouvel environnement. Mais pour cela, il faut d'une part que les traits soient héréditaires et d'autre part qu'il existe un gradient de sélection sur ces mêmes traits (une variation du trait confère une augmentation de la valeur sélective). Il existe maintenant des preuves de microévolution rapide déclenchée par le réchauffement climatique (Hoffmann and Sgrò, 2011), même si elle reste quantitativement plus faible que la plasticité phénotypique.

À l'échelle des communautés, les espèces peuvent aussi se **réarranger** et les **interactions biotiques** peuvent se modifier. L'évolution des populations de parasites ou les modifications de la compétition entre espèces cooccurrentes doivent donc être prises en compte. En effet, les espèces ne sont pas égales face aux changements globaux. Certaines possèdent des caractéristiques physiologiques leur permettant de répondre aux changements climatiques et aux changements d'habitats mieux que d'autres. Ainsi, on peut dire que les changements globaux « réarrangent » les assemblages ou « communautés » d'espèces : la présence et l'abondance des espèces possédant les caractéristiques permettant de faire face aux changements globaux augmentent progressivement au détriment des autres espèces (Booth et coll., 2012; Ruiz-Labourdette et coll., 2012). Cette réorganisation est susceptible de modifier les interactions entre les groupes (Blois et coll., 2013).

Enfin, la modification **des pratiques de gestion sylvicole** (relâchement de compétition) et la mise en place de **migration assistée** (ex. planter des essences ou des provenances méridionales dans le Nord) sont aussi un moyen d'adapter les écosystèmes. Il faut trouver les moyens de tester de pratiques sylvicoles alternatives pour donner des éléments aux gestionnaires de nos forêts dans un contexte d'incertitude, tant en ce qui concerne les scénarios que les impacts potentiels.

Tous ces processus interagissent dans la réponse des populations aux changements globaux. La plasticité phénotypique peut ralentir l'adaptation génétique à de nouveaux environnements (Crispo, 2008). Mais ce point de vue a été récemment nuancé, par des modèles théoriques qui ont montré comment la plasticité phénotypique pouvait aussi favoriser l'adaptation génétique en ralentissant le déclin démographique des populations (Chevin et coll., 2010). La migration interagit aussi avec la microévolution, le flux de gènes pouvant atténuer la divergence génétique entre populations, améliorer la réponse à la sélection par l'introduction de la diversité génétique ou réduire les effets délétères de la consanguinité (Kremer et coll., 2012). La plasticité phénotypique est elle-même génétiquement variable et sous sélection. L'évolution de la plasticité phénotypique pourrait être ainsi une étape cruciale dans l'adaptation des populations (Chevin et Lande, 2011). Enfin, la dynamique des populations, potentiellement modulée par la gestion, dépend de la compétition interspécifique, mais aussi de l'impact des prédateurs ou des parasites.

Les enjeux de recherche fondamentale et finalisée

Pour savoir si un écosystème est menacé et déterminer des modes de gestion adaptés pour pérenniser certaines de ses fonctionnalités, il faut prendre en compte l'ensemble des différents risques et les différentes sources d'adaptation. Les enjeux de recherche sont de trois natures : (i) accroître nos connaissances concernant certains processus clés (Figure 2.3), (ii) synthétiser ses connaissances dans des bases de données et développer des modèles basés sur les processus en question (iii) étudier des cas de façon suffisamment concrète pour que ces résultats puissent être transférés aux gestionnaires et portés à la connaissance des citoyens.

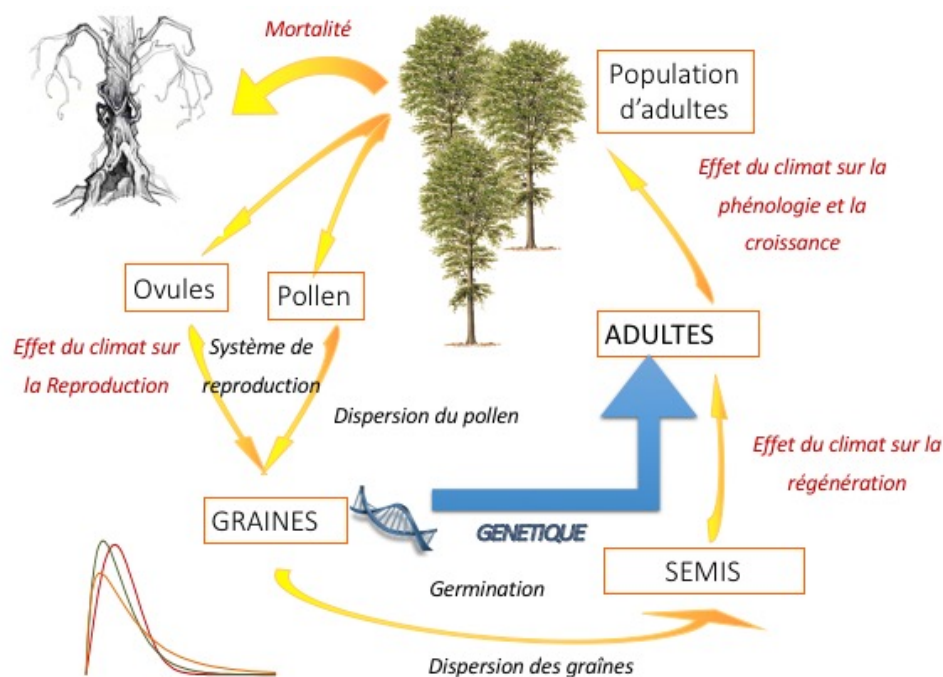


Figure 2.3 : Représentation des processus clés à étudier (en rouge ceux sur lesquels j'ai travaillé), pour estimer la vulnérabilité des populations au changement climatique et leur capacité d'adaptation

La régénération naturelle est un processus clé de la dynamique forestière, qui joue un rôle particulièrement important, notamment après perturbation (Swanson et coll., 2010). Une des mesures adaptatives envisagées est de favoriser au moment de la régénération des espèces potentiellement moins vulnérables au réchauffement. La gestion peut aussi servir à contrôler la quantité de combustible et ainsi le risque incendie. La dynamique de régénération dépend fortement de l'effet de l'environnement lumineux sur les différentes espèces en compétition. Les verrous importants pour estimer l'effet de la gestion forestière sur celle-ci sont les suivants :

- Estimer l'indice foliaire (LAI, exprimer en $m^2\text{feuilles}.m^{-2}\text{sol}$) à partir des inventaires forestiers ou de la télédétection ;
- Mieux simuler l'évolution du LAI des peuplements adultes en réponse au stress hydrique et à la gestion ;
- Quantifier l'effet des changements de LAI sur l'environnement lumineux des semis
- Estimer la croissance des semis en fonction de l'environnement lumineux, du stress hydrique, de la compétition des herbacées et de la prédation des herbivores.
- Séparer les différents processus impliqués dans la dynamique de la régénération : état de la banque de graines, taux de germination, survies des semis, survies et croissance des juvéniles.

En amont, **la quantification de la production de graines** est un autre enjeu important. Chez de nombreuses espèces, la production est intermittente avec des alternances de fortes et de faibles productions (phénomène que l'on traduit par masting). Beaucoup d'études ont essayé de comprendre les raisons évolutives et/ou physiologiques de ce masting (Lalonde et Roitberg, 1992). La production de graines varie aussi le long de gradients environnementaux (van Mantgem et coll., 2006), mais il n'existe pas de modèle mécaniste d'allocation des ressources vers la reproduction chez les arbres forestiers (au contraire des arbres fruitiers ; Génard et coll., 2008), et la phénologie de la reproduction est rarement bien modélisée. Enfin, la prédation des graines est un facteur important à prendre en compte dans le cadre du changement global (Janzen, 1971).

Le troisième ensemble de processus concerne **la plasticité des traits adaptatifs aux hausses de températures ou à l'intensification et à l'allongement des sécheresses**. J'ai déjà mentionné plus haut l'importance de la phénologie végétative sur l'activité des végétaux. Le lien entre phénologie végétative et température est bien documenté depuis longtemps. Néanmoins, l'interaction entre photopériode, levée de dormance et températures chaudes du printemps nécessite encore des travaux expérimentaux et de modélisation (Vitasse et Basler, 2013; Laube et coll., 2014). Si ces interactions sont mal prises en compte, il est possible que nous surestimions l'effet bénéfique du réchauffement du printemps sur l'allongement de la végétation (Vitasse et coll., 2011). L'adaptation des plantes à la sécheresse est un sujet très étudié. Beaucoup de travaux ont par exemple été récemment menés sur la vulnérabilité à la cavitation (Choat et coll., 2012) ou la régulation stomatique (Pantin et coll., 2013) et son impact sur le stress ressenti par les plantes (Martínez-Vilalta et coll., 2014). Néanmoins, des recherches doivent être menées dans les directions suivantes :

- l'importance de l'approvisionnement en eau dans le sous-sol notamment dans l'épikarst des sols karstiques (Barbeta et coll., 2015) ;

- l'effet direct des conditions climatiques sur la croissance des différents organes (Lempereur et coll., 2015);
- La coordination entre les différentes fonctions de la plante dans la réponse au stress : résistance du système vasculaire, contrôle stomatique, allocation du carbone, architecture de l'arbre ;

Un autre point clé pour estimer la vulnérabilité des arbres au changement climatique concerne **la mortalité des peuplements adultes**. On peut distinguer une mortalité régulière, qui touche principalement les arbres dominés d'une mortalité dite irrégulière qui est liée à des événements biotiques et abiotiques extrêmes entraînant un dépérissement important de l'ensemble du couvert qui peut être progressif ou rapide. Il est souvent difficile d'imputer une cause unique à un dépérissement observé. Dans le cas d'une mortalité causée par la sécheresse, les rôles respectifs des baisses du niveau de réserves carbonées (carbon starvation), de la cavitation du xylème (hydraulic failure) ou d'impacts des pathogènes (Martínez-Vilalta, 2014) pour expliquer les dépérissements dus à la sécheresse sont largement débattus (McDowell et coll., 2011). Pour mieux comprendre ces mécanismes, nous devons améliorer notre représentation de l'allocation du carbone sous contrainte hydrique (cf. plus haut) sous peine d'être incapables de bien comprendre les dynamiques des réserves carbonées. Enfin, il faut développer des modèles simulant les cycles de l'eau et du carbone dans la plante en prenant explicitement en compte l'architecture hydraulique (Sperry et coll., 1998).

La prise en compte explicite du processus de sélection naturelle est cruciale pour mieux anticiper les potentialités naturelles d'adaptation des peuplements. Les généticiens des populations étudient sur ce sujet depuis longtemps. Mais pour avoir des résultats finalisés, il faut être capable de faire des projections qui tiennent explicitement compte des variables climatiques et donc réintégrer la physiologie dans les modèles de génétique des populations. À cette fin, nous devons réunifier l'écologie fonctionnelle et l'écologie évolutive (Holt, 2009), qui ont divergé dans leurs méthodes en tant que champ scientifique, malgré le fait qu'elle partage les mêmes ancêtres communs : Darwin et Haeckel. Pour pouvoir prédire l'évolution génétique des populations, nous devons avancer dans les directions suivantes :

- Lister les traits fonctionnels qui sont adaptatifs dans le cadre de la réponse aux changements globaux (ex. la réponse à la sécheresse) ;
- Estimer le déterminisme génétique de ces traits et leur niveau d'héritabilité ;
- Déterminer la valeur sélective de ses traits dans différents environnements et à différents stades ontogéniques de la plante ;

Les risques induits par le changement climatique sont multiples et les forêts peuvent aussi répondre positivement aux changements globaux. Il existe aussi de multiples sources d'adaptation ou flexibilité qui permettent d'atténuer ces risques. Il n'est donc pas possible de seulement corréler la croissance ou les aires de distributions passées avec le climat et de projeter les relations obtenues dans le futur. Pour cette raison, il est nécessaire de (1) comprendre le fonctionnement de ces forêts (2) d'étudier comment elles répondent aux changements en cours, et (3) de modéliser les processus impliqués dans ces changements (Davi et coll., 2006).

Dans ce contexte, la **modélisation** joue un triple rôle. Elle permet d'intégrer les différentes composantes de la vulnérabilité et de l'adaptation. C'est aussi un outil pour la recherche fondamentale, car le modèle permet de tester différentes hypothèses de fonctionnement et **il révèle souvent les lacunes dans nos connaissances fondamentales**. Enfin, la modélisation permet d'établir des scénarios futurs quant à l'évolution des écosystèmes étudiés et des services écosystémiques qu'ils rendent. Le modèle peut donc être un outil de recherche fondamentale, mais il peut aussi devenir **un outil d'aide à la décision**. Le travail sur des plateformes de modélisation est potentiellement un facilitateur concernant les aspects techniques. Cela permet de construire **une communauté scientifique interdisciplinaire** réunissant mathématiciens, informaticiens, économistes, climatologue, écologue des communautés, écophysiologistes et généticiens. Jusqu'à présent, le caractère unificateur des modèles et leur rôle dans la transdisciplinarité ont rarement été mis en avant. En effet, en physique, les modèles sont plutôt considérés comme des sources de diversité et de pluralité (Morrison, 2011). D'autre part, si les capacités de calcul permettent de construire des modèles de plus en plus complexes, il est important de nourrir une réflexion concernant l'usage de ce type de modèles.

Mon programme de recherche

Mon projet de recherche vise donc d'une part à travailler sur les verrous de connaissances qui concernent l'adaptation des forêts que je viens de mentionner (en rouge dans la Figure 2.3), et d'autre part à participer à la conception d'outils de modélisation permettant d'anticiper l'évolution future des forêts.

Ce champ est évidemment large, mais il est appliqué essentiellement à une situation pratique spécifique qui correspond à l'évolution des forêts de l'arrière-pays méditerranéen. Je me suis d'abord plus particulièrement intéressé aux forêts de montagne, qui sont écologiquement intéressantes à plusieurs titres. À basse altitude, l'influence méditerranéenne est prégnante avec une augmentation de l'intensité et de la durée des sécheresses édaphiques, alors qu'à haute altitude le froid limite la durée de végétation. L'étude de gradients écologiques sur ces versants permet dans une certaine mesure de mimer le changement climatique (mais sans variation de CO₂) et de regarder l'effet de différents facteurs limitants.

J'ai développé depuis 2005 à l'INRA mes recherches dans ce contexte suivant les deux grands axes suivants :

- un **axe expérimental** ayant pour objet l'amélioration de la connaissance des bases fonctionnelles de différents processus impliqués dans la réponse des écosystèmes forestiers aux changements climatiques.
- **un axe intégrateur** avec l'élaboration d'un modèle sous la plateforme CAPSIS couplant la dynamique, la génétique et le fonctionnement des arbres (PDG) et par une réflexion épistémique réalisée au cours d'un Master 2 de philosophie.

La composante expérimentale a été développée pour le Sapin pectiné (*Abies alba* Mill.) sur trois sites de l'arrière-pays méditerranéens (Ventoux, Vésubie, Issole), sur le Hêtre (*Fagus*

sylvatica L) au mont Ventoux, sur Pin d'Alep (*Pinus halepensis* Mill.) à Lamanon, Gémenos et Fontblanche, le Chêne vert (*Quercus ilex* L.) à Rustrel sur le site du Lsbb (Laboratoire Souterrain à Bas Bruit : <http://www.lsbb.eu/index.php/fr/>) et sur le Wapa (*Eperua falcata* Aubl.) en Guyane (les différents sites sont présentés dans l'ANNEXE 2).

Les différentes questions scientifiques plus spécifiques que j'ai traitées sur ces sites peuvent être regroupées en quatre sous-thèmes que nous développerons au cours de cette synthèse :

1. **Chapitre 3** : Quel est l'impact de la gestion et du climat sur la dynamique de la régénération ? J'ai travaillé notamment sur l'impact de la gestion sur variabilité spatiale de **l'indice foliaire** dans le cadre des projets ECOGER et GIS-Incendie (Davi et coll., 2008). J'ai participé à l'encadrement de la thèse d'Annabelle Amm sur les potentialités de migration du sapin (Amm et coll., 2012). J'ai aussi étudié les différents déterminants environnementaux de la **reproduction** (Davi et coll., en révision).
2. **Chapitre 4** : Comment prédire l'impact des changements climatiques sur **la réponse au stress hydrique** et la **phénologie** des arbres ? Dans le cadre du projet ECOGER, j'ai analysé la variabilité interspécifique du débourrement (Davi et coll., 2011). Plus récemment, dans le cadre du GDR Phénologie, nous avons étudié le rôle de la dormance dans la phénologie du débourrement du Hêtre (Stage M2 de F. Madon, Davi et coll., en préparation). Dans le cadre du Master 2 de M. Cailleret, nous avons aussi comparé les réponses de la croissance du Hêtre et du Sapin au climat le long d'un gradient altitudinal (Cailleret and Davi, 2011).
3. **Chapitre 5** : Comment quantifier et prédire **les risques de mortalité** ? L'analyse des dépérissements a été réalisée sur le Sapin pectiné dans l'arrière-pays méditerranéen (Projet ANR Dryade, Thèse de M. Cailleret; Cailleret et coll., 2013). Dans le cadre de la Thèse de Marie Nourtier en collaboration avec l'unité EMMAH², nous avons étudié les processus contrôlant la transpiration du Sapin. Une autre composante de ce travail a permis de déterminer quelles sont les interactions entre le sol et le sous-sol (Collaboration avec EMMAH). Enfin, nous avons travaillé avec Thomas Bovin sur l'effet des insectes sous-corticaux dans les processus de dépérissement (Durand-Gillmann et coll., 2012; Thèse M. Gillmann, Durand-Gillmann, 2014) .
4. **Chapitre 6** : Quelles sont **les bases génétiques des traits fonctionnels impliqués dans l'adaptation** locale à la sécheresse ? Ce travail a été mené en étroite collaboration Sylvie Oddou-Muratorio dans le cadre des thèses de A. Bontemps (Bontemps et coll., soumis ab) et de la Thèse de J. Gaüzere.

Les types de mesures impliquées dans ces travaux sont les suivantes : largeur de cernes, microdensité du bois, traits foliaires (efficacité d'utilisation de l'eau par discrimination isotopique, teneur en azote, masse surfacique, surface), investissement dans la reproduction, phénologie du débourrement.

² EMMAH : Environnement Méditerranéen et Modélisation des Agro-Hydrosystèmes

La modélisation a d'abord été développée sur le mont Ventoux en 4 étapes

1. Estimation des variations climatiques dans le temps et dans l'espace.
2. Adaptation du modèle CASTANEA (Dufrêne et coll., 2005) au Sapin pour prédire la croissance et la mortalité et transfert de CASTANEA de la version FORTRAN développée au laboratoire Écologie, Systématique et Évolution (ESE) où j'ai fait ma thèse à une version JAVA, implémenté sous la plateforme CAPSIS et donc compatible avec les autres modèles développés notamment à l'URFM.
3. Création du modèle PDG (Physio-Demo-génétique) avec Sylvie Oddou-Muratorio qui couple CASTANEA, des modules de dispersion des graines et du pollen et un modèle de génétique quantitative.
4. Utilisation de PDG pour déterminer les potentialités d'adaptation génétique du débourrement du Hêtre le long d'un gradient altitudinal (Oddou et Davi 2014).

Enfin, j'ai engagé un travail de réflexion concernant les stratégies de modélisation en écologie au cours de mon mémoire de Master 2 de philosophie intitulé « *Peut-on dépasser le pluralisme en écologie par la modélisation ?* ». Avant de réaliser ce Master 2, j'ai par ailleurs suivi par correspondance les cours de philosophie de la L1 à la L3 et obtenu les diplômes correspondants.

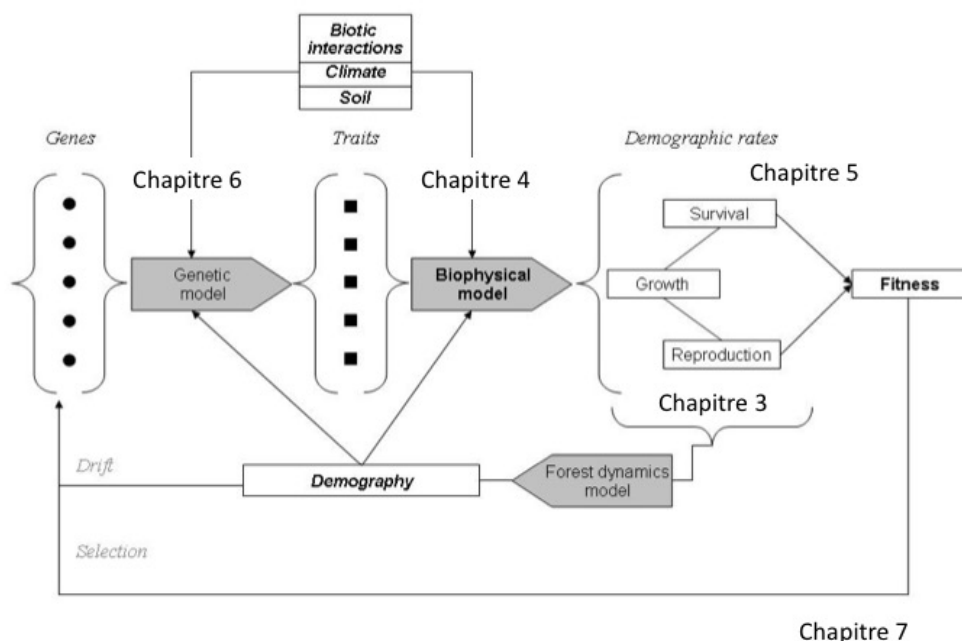


Figure 2.4 : Positionnement des différents travaux sur les étapes nécessaires à la modélisation de l'effet des conditions environnementales sur l'évolution et la dynamique de populations forestières. Chapitre 3 : Régénération et reproduction, Chapitre 4 : Effet des températures sur la phénologie du débourrement et du stress hydrique sur la croissance, Chapitre 5 : Causes fonctionnelles de la mortalité, Chapitre 6 : Évolution génétique, Chapitre 7 : Réflexion épistémique sur la modélisation.

Chapitre 3 : L'effet de la gestion et du climat sur la régénération



La gestion des forêts hétérogènes (composées de nombreuses espèces et/ou présentant une structure complexe) est un enjeu essentiel pour les forestiers (Knoke et coll., 2008), du fait de la résilience supposée de ces forêts par rapport aux aléas climatiques, et des services complémentaires qu'elles peuvent rendre (Pretzsch et coll., 2013).

Les processus de régénération et de croissance sont notamment fonction de la quantité de lumière disponible (Price et coll., 2001). Le rôle central de la lumière dans la dynamique et la structuration des peuplements forestiers est lié à la forte hétérogénéité spatiale et temporelle de sa distribution. Si les relations entre la structure du peuplement et l'éclairement relatif sont déjà étudiées dans les couverts homogènes, l'approfondissement de développements méthodologiques pour les couverts hétérogènes en structure et composition est essentiel. En amont de la régénération, il est aussi nécessaire de mieux comprendre les déterminants biotiques et abiotiques des variations dans l'espace et le temps de la quantité de semences produites. À terme, l'objectif est ainsi de mieux prédire les potentialités de migration face au changement climatique.

Cinq travaux complémentaires ont été menés sur ce sujet : (i) l'effet des coupes forestières sur la variation de l'indice foliaire, défini comme la surface développée par les feuilles ramenées à la surface de sol correspondante (LAI), (ii) le lien entre structuration du couvert et LAI, (iii) la quantification de la reproduction et (iv) l'estimation de la vitesse de migration des espèces.

Effet des coupes sur la variabilité de l'indice foliaire

Article et rapport publiés en relation avec ce chapitre

Davi, H., Baret, F., Huc, R., Dufrêne, E., 2008b. Effect of thinning on LAI variance in heterogeneous forests. *Forest Ecology and Management* 256, 890–899. doi:10.1016/j.foreco.2008.05.047.

Rapport final du projet GIS incendie intitulé *“Impact du débroussaillage à objectif de défense de la forêt contre l'incendie sur l'écophysiologie et la croissance des strates arborées et arbustives d'une formation à pin d'Alep et chêne vert et conséquences sur l'éclosion et la propagation initiale de l'incendie de forêt”* coordonné par Roland Huc. 28/06/2007

La gestion de la régénération naturelle requiert de choisir des coupes forestières adaptées, qui permettent de contrôler l'environnement lumineux disponible pour la croissance des semis. La variabilité de l'environnement lumineux est un des éléments importants. Celle-ci dépend de la variabilité de l'indice foliaire, que nous avons estimé à l'aide de photographies hémisphériques.

Nous avons étudié trois sites. Le premier, étudié dans le cadre du projet ECOGER³ (93onf, voir Annexe 2), est une parcelle de 6ha de pins noirs plantée en 1920, présentant une régénération naturelle mélangée de Hêtre et de Pin noir. L'ONF y a testé trois modalités de coupes pour déterminer laquelle est de nature à favoriser le Hêtre. Le second site étudié à Lamanon est un mélange de chênes verts et de pins d'Alep, étudié dans le cadre du projet GIS-incendie⁴. Sur ce site, l'INRA a testé l'effet de quatre traitements sur des parcelles de 900 m² : un traitement contrôle sans coupe, un traitement avec suppression des chênes, un avec suppression des pins, et un traitement avec suppression du sous-étage. Le troisième site, une zone de 0.8 ha dans la Tillaie en forêt de Fontainebleau étudiée durant ma thèse, a été choisi comme site témoin d'une hêtraie très hétérogène ne faisant l'objet d'aucune sylviculture.

Nous avons montré que sur des écosystèmes très divers, sans coupe, le niveau de variation spatiale intraparcelle de l'indice foliaire (LAI) est sensiblement la même (Coefficient de variation autour de 20%), alors qu'après coupe cette variabilité intraparcelle augmente très fortement. Nous avons aussi quantifié l'effet des coupes sur le niveau d'agrégation du couvert. Comme l'assimilation carbonée de la strate supérieure et la croissance de la régénération répondent non linéairement à l'augmentation de la surface foliaire, il est donc nécessaire, après coupe, de prendre en compte de façon explicite l'hétérogénéité du LAI.

Lien entre structuration du couvert et indice foliaire

Article en préparation pour ce chapitre

Davi, H. Assessing Leaf Area Index and light transmittance in heterogeneous forests. En préparation pour Forest Ecology and Management

Il est aussi nécessaire d'estimer le LAI à plus large échelle (bassin versant et région), à partir de proxys facilement accessibles. Pour ce faire, il est possible soit d'utiliser les données issues de la télédétection (approche que j'ai utilisée au cours de ma thèse, Davi et coll., 2006b), soit de relier la surface terrière du peuplement obtenue à partir d'inventaires forestiers, à l'indice foliaire. Des relations allométriques entre dimension de l'arbre et surface foliaire (Bartelink, 1997) ont souvent été développées sur des couverts homogènes, mais plus rarement sur des forêts mélangées.

³ Bases d'une gestion durable des forêts mélangées : écophysiologie, croissance et démo génétique des espèces constitutives

⁴ Impact du débroussaillage à objectif de défense de la forêt contre l'incendie sur l'écophysiologie et la croissance des strates arborées et arbustives d'une formation à pin d'Alep et chêne vert et conséquences sur l'éclosion et la propagation initiale de l'incendie de forêt

L'objectif de cette partie était de voir si l'on peut prédire le LAI de couverts hétérogènes et la lumière reçue par le semis à partir de la structure dendrométrique du peuplement. Pour répondre à cette question, nous avons utilisé les inventaires en diamètre mesurés en 2007 sur 32 parcelles localisées sur la face nord du mont Ventoux (projet ECOGER) et sur 23 parcelles au mont Ventoux, en Issole et en Vésubie (projet DRYADE, parcelles décrites dans Cailleret et coll., 2013 et dans l'Annexe 2). Sur chacune de ces parcelles, nous avons effectué cinq photographies hémisphériques à partir desquelles nous avons estimé suivant la méthode décrite dans Davi et coll. (2008), l'indice foliaire réelle qui correspond à la surface totale développée, l'indice foliaire effectif qui intercepte la lumière (le rapport entre les deux définit un coefficient d'agrégation) et le rayonnement moyen transmis. Nous avons aussi estimé un LAI à partir de relations allométriques entre le diamètre de l'arbre et sa biomasse foliaire obtenues dans la base de données globalloometree⁵.

Les principaux résultats sont résumés dans le Tableau 3.1. Les équations trouvées dans la base globalloometree que nous avons utilisées pour estimer la biomasse foliaire à partir du diamètre (dbh) sont du type :

$$\log(\text{Biomasse Foliaire}) = a + b \times \log(\text{dbh}) \quad \text{Eq 3.1}$$

Appliquée à notre jeu de données, à diamètre égal, la surface foliaire développée par arbre est supérieure pour le Sapin et le Hêtre par rapport au Pins sylvestre. Le LAI moyen obtenu à partir de relations allométriques est légèrement supérieur (7.04) à celui obtenu par photographies hémisphériques (6.15), mais surtout il présente une beaucoup plus grande variabilité et les deux estimateurs sont faiblement corrélés ($r=0.19$).

Nous avons ensuite ajusté des relations entre indice foliaire ou lumière transmise et surface terrière totale ou surface terrière par espèce.

$$\log(\text{LAI}_{\text{parcelle}}) = a \times G \quad \text{Eq 3.2}$$

$$\log(\text{LAI}_{\text{parcelle}}) = a_{\text{Hêtre}} \times G_{\text{Hêtre}} + a_{\text{Sapin}} \times G_{\text{Sapin}} + a_{\text{Pins}} \times G_{\text{Pins}} \quad \text{Eq 3.3}$$

Tableau 3.1 : Indice foliaire (LAI) et rayonnement transmis estimés selon plusieurs méthodes sur 55 parcelles.

	LAI réel	LAI effectif	LAI allométrique	Diffuse Light
Valeur moyenne	6.15	2.68	7.040	0.201
CV (%)	18.7	17.3	50.8	34.2
A	0.044	0.024	0.049	-0.041
a_{Hêtre}	0.050	0.030	0.052	-0.054
a_{Sapin}	0.047	0.025	0.056	-0.042
a_{Pins}	0.044	0.026	0.032	-0.044
Coef de Corrélation Eq 3.2	-0.147	0.145	0.766	0.345
Coef de Corrélation Eq 3.3	0.134	0.467	0.808	0.636

⁵ <http://www.globalloometree.org/>

Dans tous les cas, la décomposition de la surface terrière entre espèces améliore l'estimation du LAI. Les relations ne sont pas pour autant satisfaisantes, probablement du fait des variations de densité ou d'état sanitaire entre les parcelles. Cela indique que la relation entre taille des arbres et surface développée varie entre espèces, mais aussi entre parcelles.

Une de mes perspectives serait donc de voir quels facteurs expliquent ces variations : état sanitaire, altitude, réserve utile du sol. Ce travail permettra ensuite d'estimer l'indice foliaire à l'échelle de l'ensemble du massif forestier, ce que nous avons comme perspective dans les projets en cours.

Les facteurs affectant la reproduction

Rapports de stage et article en révision en lien avec ce chapitre

Cailleret Maxime (2006). Étude de la variabilité de production de cônes et de sacs polliniques chez le Sapin pectiné. Mémoire de Master 1 : Système Ecologique, Université Bordeaux 1, UFR des sciences biologiques. 10p

Davi H, Cailleret, M., Restoux, G., Amm, A, Csillery., K., Pichot C, Fady B. Disentangling the factors driving tree reproduction. En révision pour Ecosphere.

La reproduction est un élément central de la valeur sélective des arbres et joue un rôle majeur dans la dynamique de la population. Elle représente également un puits de carbone important à prendre en compte. La variabilité spatiale et temporelle de la reproduction néanmoins demeure mal connue. Nous avons utilisé les données de production de cônes de plus de deux mille sapins sur près de 16 ans et sur quatre sites situés dans le sud-est de la France. Notre objectif était d'estimer les rôles respectifs du climat, de l'altitude, de la taille des arbres (diamètre et hauteur), de leur état sanitaire (niveau de défoliation), ainsi que de la croissance radiale passée, sur la production de cônes.

Nous avons confirmé que la répartition de la production annuelle de cône est très inégale entre arbres : 21% des arbres ne produisent aucun cône, alors que 3.7% d'entre eux produisent plus de 100 cônes une année donnée. La taille des arbres rend compte de plus de 50% de la variation de la production de cônes entre arbres : les grands arbres étant les plus productifs. Ce résultat confirme de nombreux résultats passés (Debain et coll., 2003; Viglas et coll., 2013). Mais nous avons aussi montré que le taux de défoliation pouvait avoir un effet sur la production de cônes : avec une plus faible production de cônes pour les arbres peu ou très défoliés. Nous avons aussi trouvé que l'altitude n'a pas d'effet monotone sur la reproduction, ce qui est cohérent avec la diversité des résultats obtenus dans les précédentes études (ex. Mencuccini et coll., 1995 van Mantgem et coll., 2006). Enfin, nous avons pu vérifier que comme le suggéraient Kelly et coll. (2013), les années de forte production de cônes sont corrélées à la différence entre les températures d'avril des deux années précédentes.

Ces résultats mettent en évidence la complexité des facteurs abiotiques et biotiques impliqués dans la reproduction et le rôle de ces facteurs dans la variabilité interannuelle et interindividuelle dans la production de cônes. Ce travail de synthèse des données

empiriques concernant le déterminisme de la reproduction est un préalable pour modéliser l'allocation des ressources à la reproduction, qui est des perspectives que je développerais dans le Chapitre 8.

L'estimation de la vitesse de migration des espèces

Thèse et article en relation avec ce chapitre

Potentialité de migration des essences forestières face au changement climatique. Étude des capacités de migration du sapin pectiné sur le mont Ventoux. Annabelle Amm, Aix Marseille Université. 2010, sous la direction de Christian Pichot (Bruno Fady, Directeur de Thèse officiel).

Amm, A., Pichot, C., Dreyfus, P., Davi, H., Fady, B., 2012. Improving the estimation of landscape scale seed dispersal by integrating seedling recruitment. *Annals of Forest Science* 1–12. doi:10.1007/s13595-012-0208-1

À partir des données acquises sur le mont Ventoux, Annabelle Amm a développé au sein de la plateforme CAPSIS un modèle de migration du Sapin. Ce travail a surtout été encadré par C. Pichot, P. Dreyfus et F. de Coligny. Ma contribution n'a concerné que (1) l'usage des photographies hémisphériques pour affiner la caractérisation du milieu (2) la qualification des gradients climatiques sur le mont Ventoux (3) et la modélisation de la mortalité. Je présente ici les résultats majeurs obtenus dans cette thèse.

Le but de ce modèle appelé MIGRATION était de répondre à la question suivante : « *Est-ce que les essences forestières seront capables de migrer assez vite face au changement climatique ?* » Pour les arbres, la dispersion étant le processus conférant le mouvement dans l'espace (processus fondamental dans les capacités de migration d'une espèce), il était d'abord nécessaire de bien représenter ce processus. Ce travail a fait l'objet de l'article publié en 2012. Dans cette étude, nous avons estimé la dispersion des graines à l'échelle du paysage en ajustant des courbes de dispersion des graines et des semis à partir de la position des semis, de la fertilité et de la position des arbres mères. Pour cela, des semis de trois cohortes d'âges ont été comptés dans 30 parcelles sur le mont Ventoux dans une gamme d'altitude allant de 995 à 1605 m. Sur les mêmes parcelles, les facteurs écologiques suivants ont été mesurés : l'altitude, la pente, la disponibilité en lumière, et la densité d'arbre.

Nous avons obtenu des courbes de dispersion pour le sapin, présentant de courtes distances de dispersion (15 m en moyenne). L'altitude est le facteur qui affecte le plus le recrutement des semis, avec un optimum situé à environ 1200m. Par ailleurs, nous avons démontré qu'ajouter les caractéristiques écologiques des parcelles et les processus de recrutement post-dispersion dans les estimations de distances de dispersion des graines permet d'améliorer l'estimation de la dispersion.

Ensuite, Annabelle Amm a construit un modèle semi spatialement explicite pour lequel les arbres ne sont pas individualisés, mais se situent sur des cellules de 10 x 10 m, et sont regroupés en cohortes. Nous avons utilisé le gradient altitudinal pour paramétrer les effets températures sur les processus impliqués dans la migration. La fructification est prise en compte à la fois en quantité et en qualité des graines produites. La quantité de graines

produites dépend de la taille des individus. Concernant la qualité, nous avons établi une relation entre le nombre de graines fécondées (donc potentiellement viables) par cônes et l'altitude. Une fois les graines dispersées sur les cellules cibles, leur effectif est multiplié par un taux de recrutement pour donner un effectif de semis. Le taux de recrutement dépend de l'altitude, de la surface terrière en Pin, en Hêtre et Sapin et du nombre de graines dispersées sur une cellule. Enfin, dans ce modèle, la croissance en diamètre dépend de la compétition et des conditions stationnelles (dont l'altitude et la classe de fertilité du sol). La mortalité massive est modélisée à partir du niveau de réserve carbonée de l'arbre simulée par CASTANEA (voir chapitre 5).

Nous avons obtenu les résultats suivants. A 1200 m, si le peuplement d'accueil est principalement composé par du pin, les sapins migrent selon le changement climatique de 200 m (température constante), 40 m (+2°C), 20m (+3.5°C) et 0m (+6°C) en 100 ans. En effet, à 1200 m, l'augmentation de la température a un impact très néfaste sur les capacités de migration du sapin, sachant que le sapin est à son optimum (de fructification, recrutement et croissance) à cette altitude. Par contre, à une altitude de 1600 m, le sapin migre respectivement de 0m (température constante), 100 m (+2 °C), 200 m (+3.5 °C) de 170 m (+6°C). En effet, à cette altitude la présence du Sapin est actuellement limitée par le froid, un réchauffement lui serait donc favorable. La prise en compte de la mortalité massive du sapin réduit très fortement son étendue sur le gradient altitudinal dans les situations de réchauffement climatiques (Figure 3.1).

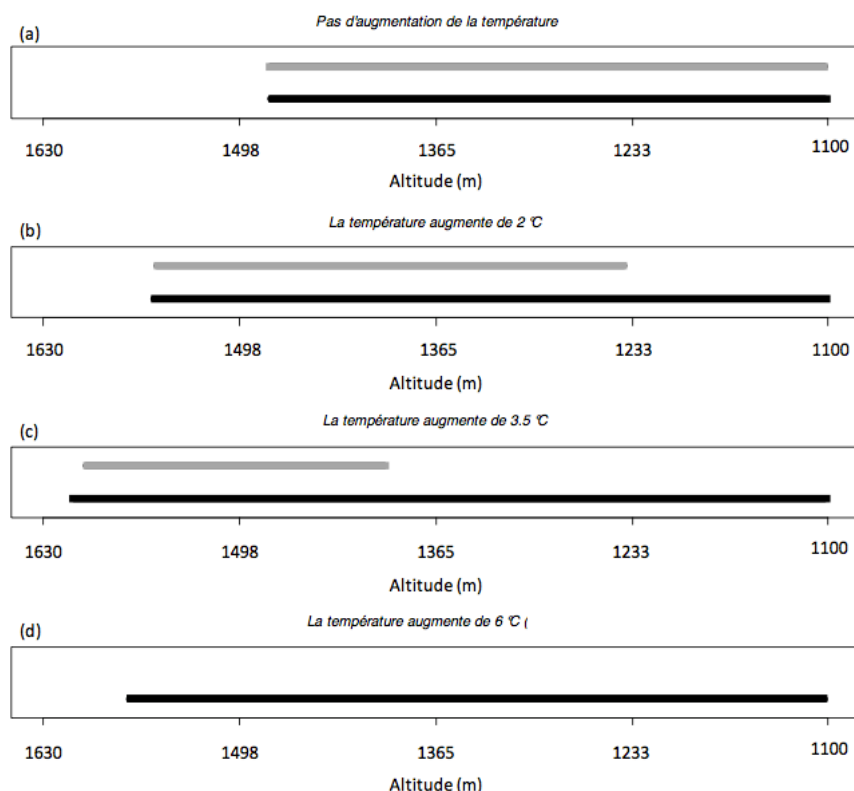


Figure 4-14 : Aire de répartition occupée par le sapin entre 1100 et 1630 m d'altitude, en 2100 en fonction de différents scénarii climatiques et de la prise en compte ou non de la mortalité massive massif. a) : La température n'augmente pas ; b) : la température augmente de 2 °C ; c) : la température augmente de 3.5 °C ; d) la température augmente de 6 °C. Barre grise : simulations pour lesquelles on tient compte de la mortalité massive ; Barre noire ; simulations pour lesquelles on ne tient pas compte de la mortalité massive.

Figure 3.1 : Extrait de la Thèse d'Annabelle Amm.

Chapitre 4 : L'effet du climat sur la croissance et la phénologie des arbres



La croissance comparée du Hêtre et du Sapin

Article, présentations et stages en relation avec ce chapitre

Cailleret, M., Davi, H., 2011. Effects of climate on diameter growth of co-occurring *Fagus sylvatica*; and *Abies alba* along an altitudinal gradient. *Trees - Structure and Function* 25, 265–276.
doi:10.1007/s00468-010-0503-0

Cailleret, M, Davi H (2008). Impact potentiel du changement climatique sur la croissance et la répartition de deux espèces en cooccurrence sur le mont Ventoux : le sapin pectiné (*Abies alba* Mill.) et le hêtre commun (*Fagus sylvatica* L.). IX^{ème} Journées d'écologie fonctionnelle.

Cailleret, M Davi H (2008). Likely effects of climate change on growth of *Fagus sylvatica*: study along altitudinal gradients and comparison with the co-occurring species *Abies alba*. The 8th IUFRO International Beech Symposium. Présentation orale. Nanae, Hokkaido, Japan September 8-13, 2008.

Cailleret Maxime (2007). Dendroécologie comparée du sapin pectiné et du hêtre commun le long d'un gradient altitudinal. Mémoire de Master 2 : Système Ecologique, Université Bordeaux 1, UFR des sciences biologiques. 23p

Ce travail a été réalisé par Maxime Cailleret au cours de son stage de Master 2. Dans les forêts d'altitude la croissance est limitée à haute altitude par les faibles températures, mais, en région méditerranéenne la sécheresse et les fortes températures constituent aussi un facteur limitant, cette fois-ci à basse altitude. Au Ventoux, sur un gradient altitudinal continu et de même exposition, 73 sapins et 77 hêtres ont été carottés (voir Annexe 2), afin de déterminer les relations entre croissance et climat.

Nous avons montré que l'accroissement radial du Sapin est plus sensible au stress hydrique édaphique estival, alors que le Hêtre est sensible aux mois d'avril trop doux qui causent un débourrement plus précoce, qui le rendent vulnérable aux gelées tardives (Dittmar et coll., 2006). La croissance moyenne du Hêtre diminue avec l'altitude, alors que l'optimum de croissance du Sapin se situe à une altitude intermédiaire. Le récent réchauffement a provoqué un déplacement de ces optimums vers le haut.

Ces résultats semblent indiquer qu'une dissociation de niche est possible, car le Hêtre ne peut monter trop haut à cause des gelées tardives. Les résultats de cette analyse sont par ailleurs cohérents le fait que le dépérissement des sapinières est beaucoup plus fort à basse altitude.

La phénologie du Hêtre comparée à d'autres espèces

Article, présentations et stages publiés en relation avec ce chapitre

Davi, H., Gillmann, M., Ibanez, T., Cailleret, M., Bontemps, A., Fady, B., Lefèvre, F., 2011. Diversity of leaf unfolding dynamics among tree species: New insights from a study along an altitudinal gradient. *Agricultural and Forest Meteorology* 151, 1504–1513. doi:10.1016/j.agrformet.2011.06.008

Davi, H Ibanez, T, Gillmann, M., Cailleret M., Amm, A, Cecchini, S., Ulrich, E (2008) Budburst of European beech in Ventoux forest: a modelling approach of trade-off between carbon input and frost risks. The 8th IUFRO International Beech Symposium. Présentation orale. Nanae, Hokkaido, Japan September 8-13, 2008

Ibanez Thomas (2007). Débourrement des bourgeons de hêtre (*Fagus Sylvatica* L.) : variation interindividuelle et déterminisme climatique sur deux gradients altitudinaux en région Méditerranéenne. Mémoire de Master 1. Université des Sciences et Technique du Languedoc, Master 1 : Biologie, Géoscience, Agro-ressources, Environnement Spécialité : Fonctionnement des Écosystèmes Naturels Et Cultivés.

Gillmann Marion (2007). Étude de l'impact des changements climatiques sur la dynamique de débourrement en fonction de l'écologie des arbres. Rapport de stage de seconde année de DUT Agronomie (Brest).

La phénologie est un paramètre clé du fonctionnement des arbres forestiers. De plus, le débourrement et la chute des feuilles sont fortement déterminés par le climat, ils sont donc d'excellents marqueurs du changement climatique. Enfin, c'est un trait fonctionnel indispensable à la compréhension du fonctionnement de la communauté et à forte héritabilité (voir Chapitre 6). Nous avons suivi en 2006 et 2007 le débourrement de 553 arbres sur deux gradients altitudinaux (Annexe 2).

Nous avons tout d'abord analysé la dynamique du débourrement en comparant les 7 espèces étudiées. Les feuillus débourrent plus tôt, le sapin vient ensuite, et après seulement les différents pins. Les dynamiques de débourrement, qui sont de type sigmoïdales, sont ralenties lorsque des froids interviennent durant le développement des feuilles et les températures expliquent en grande partie les différences de date de débourrement entre altitudes. Mais, la réponse du débourrement à la température n'est pas la même, selon que la variation de température est due à une variation entre années ou entre altitudes. L'utilisation des variations dans l'espace (latitude, altitude) comme proxy des variations dans le temps est donc à éviter.

Nous avons aussi regardé, plus particulièrement dans le cas du Hêtre, le lien entre date de débourrement et risque de gelée. Nous avons confirmé l'existence probable d'une adaptation locale sur le gradient altitudinal, directement liée à l'évitement des gelées

puisque la somme des températures requise pour le débourrement correspond à la somme permettant d'éviter les gelées (en dessous de -3°C).

Rôle de la dormance dans la phénologie du débourrement du Hêtre

Article, présentations et rapports de stage en relation avec ce chapitre

François Madon (2014). Les facteurs climatiques régissant les Processus phénologiques de dormance et de débourrement chez le Hêtre (*Fagus sylvatica* L.). Mémoire de fin d'études. ISARA-Lyon.

Davi H, Jean F, Madon F, Gauzere J, Dantec C, Delzon S, Chuine I, Bonhomme M. La levée de dormance : évènement ou processus dynamique intégré aux autres déterminants du débourrement ? Colloque Phénologie 2015. Clermont-Ferrand, 17-19 Novembre 2015.

Davi H, Jean F, Madon F, Gauzere J, Dantec C, Delzon S, Chuine I, Bonhomme M Lessons from experiments of dormancy releases on *Fagus sylvatica*. En préparation

François Madon a synthétisé dans son stage de fin d'études en 2014 nos connaissances sur le sujet (mémoire bibliographique et rapport de fin d'études). L'ensemble de ces travaux ont eu lieu dans le cadre du GDR phénologie animée par Isabelle Chuine et plus particulièrement dans le groupe « Levé de Dormance » animée par Marc Bonhomme. La mise en œuvre des expérimentations en chambre climatique a été supervisée par Frédéric Jean (AI de l'UEFM).

Sur des parcelles d'observations situées le long de gradients altitudinaux de différents sites d'études (Mont Ventoux ; vallée des Gaves, Clermont- Ferrand), nous avons cherché à (1) d'une part éclaircir les rôles respectifs des températures froides hivernales, des températures chaudes printanières, et de la photopériode ; (2) et d'autre part expliquer les anomalies de variations spatiotemporelles du débourrement chez le Hêtre. Un suivi du débourrement *in situ*, nous a permis de déceler les dates du débourrement sortant de la relation entre dates débourrement et températures printanières. Des rameaux ont aussi été prélevés une fois par mois d'octobre à mars et placés en conditions de forçage en chambre climatique à 25°C. L'observation du débourrement des rameaux en chambre climatique a permis de déterminer des dates de levées de dormance suivant différentes méthodes de déterminations. La date de levée de dormance peut en effet être estimée selon trois méthodes : application d'un seuil de froid estimé par ailleurs en soumettant des échantillons prélevés au début de l'automne à différentes quantités de froid, la détection d'un plateau concernant le nombre de jours requis pour débourrer, ou la hausse du taux de débourrement (Figure 4.1). Une dernière étape de modélisation a aussi permis de tester plusieurs modèles de débourrement existant dans la littérature.

Nous avons d'abord montré que la relation entre températures printanières et débourrement présente des anomalies corrélées avec les besoins en froid. Ce résultat confirme que la date de levée de dormance chez le Hêtre affecte la date de débourrement. Mais, les indicateurs permettant d'estimer cette date levée de dormance expérimentalement divergent entre eux et selon les sites. Ce résultat questionne donc le concept de date de levée de dormance comme évènement unique et irréversible. Nous proposons donc de considérer la levée de dormance comme un processus dynamique variable entre individus, dont le délai de débourrement mesuré en chambre climatique

serait un indicateur continu. Enfin, les expérimentations avec différents niveaux de photopériode (12h et 10h) confirment des résultats obtenus précédemment : en présence de longues photopériodes (12h) les besoins en froid sont moins importants, alors qu'à 10h de photopériode, le débourrement nécessite d'avantage de froid.

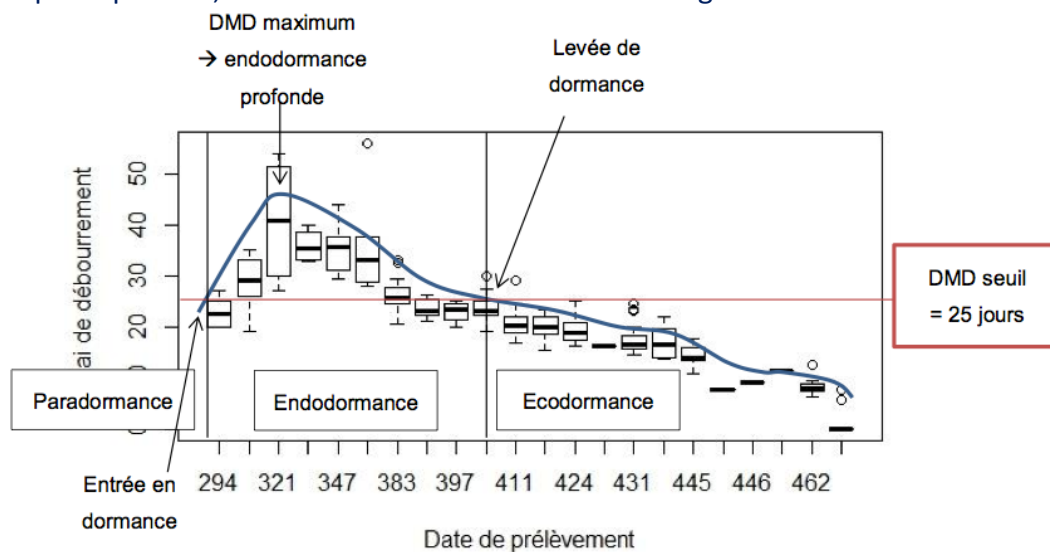


Figure 4.1 : Délai de débourrement de rameaux de Hêtre prélevés à différentes dates (d'octobre à mars) sur le terrain et mis en chambre climatique à 25°C.

Ces résultats sont cruciaux pour bien simuler l'effet des changements climatiques sur la phénologie des différentes espèces.

Syndromes de traits d'adaptation à la sécheresse en intra et inter spécifique.

Rapport de stage en lien avec ce chapitre

Célia Didierjean (2014). Comparaison des mécanismes d'adaptation des espèces forestières méditerranéennes vis-à-vis du stress hydrique. Mémoire de fin d'études. AgroSup Dijon. Dominante d'approfondissement Gestion Forestière.

Une question centrale en écologie végétale est de comprendre comment les traits fonctionnels contribuent à l'adaptation au stress hydrique, que cela soit via la plasticité et l'évolution génétique. Les traits sont souvent regardés de façon séparée par différentes disciplines. Or l'adaptation au stress est le fait d'une ou plusieurs suites coordonnées de traits (appelés syndromes correspondants à des stratégies écologiques, voire Wright et coll., 2004). Différentes stratégies ont pu être sélectionnées selon les espèces, mais une diversité de stratégies peut aussi exister au sein d'une même espèce.

En intraspécifique, nous avons travaillé sur le Hêtre à basse altitude dans le cadre de la thèse d'Aurore Bontemps. Aurore Bontemps a testé l'hypothèse selon laquelle les caractères liés à la photosynthèse favorisaient l'adaptation aux milieux arides, soit par le biais d'une stratégie d'évitement de la sécheresse basée sur de fortes photosynthèses au printemps et un débourrement précoce ou au travers d'une stratégie de tolérance à la sécheresse basée sur

la conservation de l'eau et un débourrement tardif. Nous reviendrons sur ces résultats dans le Chapitre 6.

Dans son stage de fin d'études, Célia Didierjean s'est intéressée aux patrons interspécifiques. Nous avons déterminé quelles pouvaient être les stratégies adaptatives de quatre espèces présentes dans la zone méditerranéenne. Nous avons, commencé par réaliser une base de données réunissant les valeurs de différents traits pouvant être liées au stress hydrique. Nous avons ensuite réalisé une analyse de ces données pour estimer les stratégies adaptatives de nos espèces.

Nous avons montré que le Chêne vert est l'espèce dont le potentiel hydrique minimum (P_{min}) descend le plus négativement, suivi du Pin d'Alep. Ces deux espèces peuvent donc supporter un stress assez grand. Nous avons aussi observé que les P_{min} des quatre espèces ne descendent pas en dessous du P_{50} (potentiel hydrique induisant 50% de cavitation). Enfin, nous avons montré que les marges de sécurité (différence entre P_{min} et P_{50}) oscillent entre années chez le chêne vert et peu à l'inverse chez le pin d'Alep.

Tableau 4.1 : Synthèse des caractéristiques écophysiologiques de 7 espèces majeures présentes dans l'arc méditerranéen.

	Unité	Pinus halepensis	Quercus ilex	Cedrus altantica	Quercus pubescens	Pinus sylvestris	Fagus sylvatica	Abies alba
P₅₀	Mpa	-5.51	-7.0	-4.87	-5.0	-3.14	-3.17	-4.67
P_{min}	Mpa	-2.9	-4.9	-2.9	-3.2	-2.3	-1.8	-2
SF	Mpa	2.61	2.1	1.97	1.8	0.84	1.37	2.67
ρ_{wood}	Kg.m ⁻³	545	840	529	550	410	649	490
HV	10 ⁵	75.90	40.65	78.21	65.20	62.6	44.05	20.04
K_s	g.m ⁻¹ .s ⁻¹ .Mpa ⁻¹	0.52	1.95	0.88	1.57	0.45	1.83	1.3
G_{smax}	mmol.m ⁻² .s ⁻¹	156.33	136.84	137	150	150	158.43	137.20
d¹³C		-24.22	-26.04	-28.65	-27.63	-27.10	-28.54	-26.69
LMA	g.m ⁻²	392	227.6	245.7	93.0	214	101	282
N	%	1.18	1.41	1.52	1.85	1.33	2.51	1.29
V_{cmax}	μmol.m ⁻² .s ⁻¹	96.25	56.29	38.1	46.6	76.85	41.83	29.30
A_{max}	μmol.m ⁻² .s ⁻¹	13.28	9.36	7.102	10	10.88	9.15	4.84
RW	Mm	2.09	1.32	1.046	1.18	1.28	2.05	1.74
MS	-	0.35	0.34	0.32	0.27	0.27	0.24	0.17

P_{50} = Potentiel hydrique induisant 50% de cavitation, P_{min} = potentiel hydrique atteint à midi, SF= marge de sécurité= $P_{min}-P_{50}$, ρ_{wood} = densité du bois, HV= huber value (ratio entre surface conductrice et surface foliaire), K_s = conductivité spécifique, G_{smax} = conductance stomatique maximale, $d^{13}C$ = discrimination isotopique (indicateur de l'efficacité d'utilisation de l'eau), LMA= masse surfacique des feuilles, N= Teneur en azote foliaire, V_{cmax} = vitesse maximale de carboxylation, A_{max} = photosynthèse maximale, RW= largeur de cerne moyenne, MS= sensibilité au climat (calculée à partir des largeurs de cernes).

Suite à ce Master 2, j'ai complété les données existantes et j'ai étendu l'analyse interspécifique à 3 espèces de plus, à partir de données collectées dans la littérature et de

données issues des bases de données existantes (TRY, RENECOFOR, XYLEM...). Les résultats sont synthétisés dans le Tableau 4.1 et Figure 4.2.

Une analyse en composante principale indique que les traits d'adaptation à la sécheresse se distribuent selon deux axes : Résistance à la sécheresse avec une forte densité du bois (cas du chêne vert) et évitement de la sécheresse avec de fortes capacités photosynthétiques (cas du Pin d'Alep).

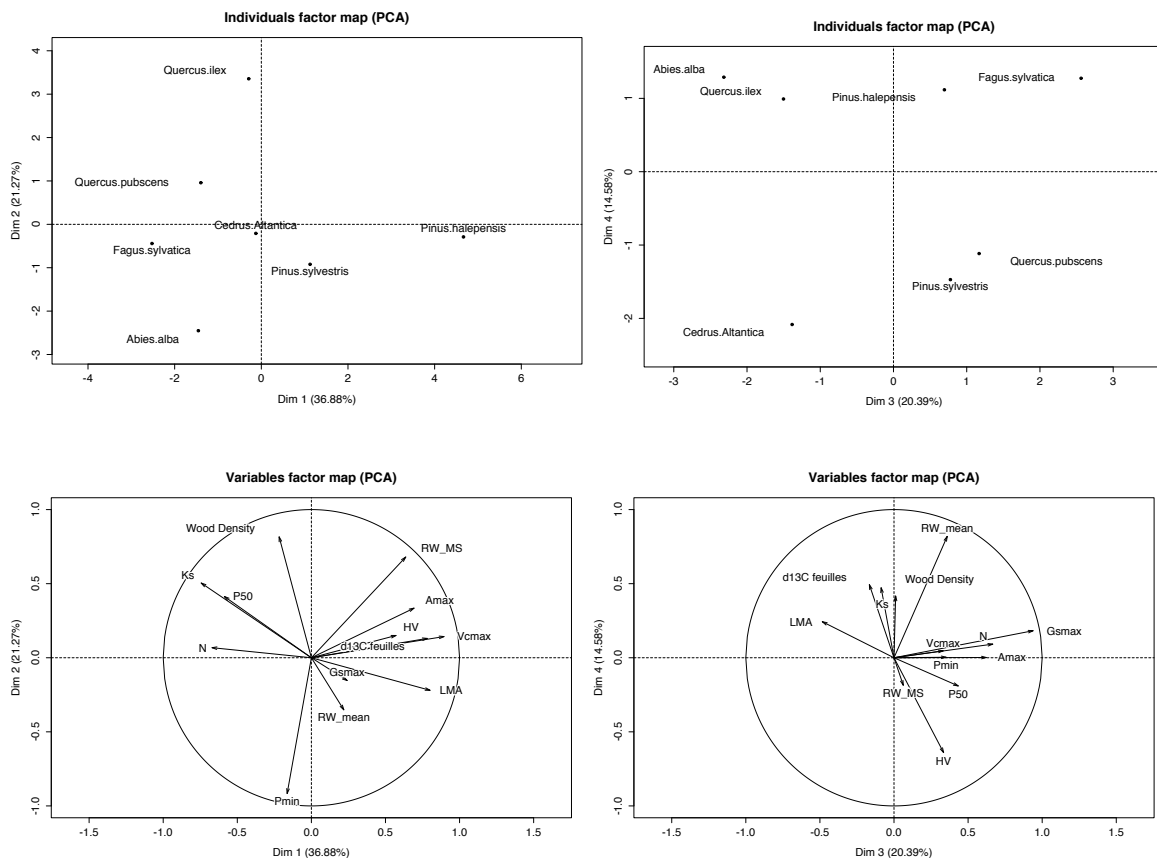


Figure 4.2 : Analyse en composante principale des caractéristiques écophysologiques des 7 espèces étudiées (Tableau 4.2).

Nous étendons actuellement cette analyse à un plus grand nombre d'espèces et un projet CESAB intitulé Drought resistance Syndrome est en cours de montage avec de nombreux collègues étrangers sur cette thématique.

Chapitre 5 : Comprendre et modéliser le processus de mortalité



Les mécanismes induisant la mort des arbres

Les arbres sont des espèces d'une grande longévité, ce qui implique une forte plasticité de leur fonctionnement face aux aléas climatiques. Néanmoins, une succession d'années extrêmes peut conduire à leur mort. La spirale du dépérissement décrite initialement par Manion (1981) distingue des facteurs prédisposant au dépérissement (ex. sols superficiels), des facteurs déclencheurs (ex. une sécheresse importante) et des facteurs aggravants (ex. présences de pathogènes). Mais dans le cas d'un événement extrême, la mortalité peut être massive et rapide et ne pas procéder d'un dépérissement progressif (McDowell et coll., 2008). Si de nombreuses recherches ont permis d'estimer les conséquences des changements globaux sur la productivité, peu d'études ont réussi à quantifier leurs effets sur la mortalité et le dépérissement (défoliation et baisse de production), qui sont des processus déterminants cruciaux pour anticiper l'adaptation des forêts.

A large globale, certains indicateurs semblent suggérer une augmentation des dépérissements : le nombre de leurs signalements a augmenté (Allen et coll., 2010), la mortalité régulière s'est aussi accrue (Van Mantgem et Stephenson, 2007; Peng et coll., 2011). En zone méditerranéenne, le niveau de défoliation s'est accentué à basse altitude, alors que le taux de mortalité a augmenté aux altitudes intermédiaires (Carnicer et coll., 2011).

Les facteurs déclenchants de mortalité massive sont variés : attaques d'insectes ou de champignons, tempêtes, inondations, dégâts de neige lourde ou sécheresses. Mais les sécheresses apparaissent comme une des causes majeures et surtout le risque de mortalité associé à la sécheresse est susceptible de s'accroître avec la baisse des précipitations et la hausse des températures (Hartmann et coll., 2015).

Les mécanismes écophysiologiques conduisant à la mortalité des arbres font l'objet d'âpres débats scientifiques. Deux mécanismes ont été mis en débat notamment par McDowell et coll. (2008) à savoir la privation de carbone et la cavitation hydraulique. Une diminution de la teneur en eau du sol augmente la tension dans le continuum d'eau entre le sol et la feuille, pouvant conduire à une embolie du xylème (Tyree et Ewers, 1991). Les arbres peuvent éviter la cavitation en fermant rapidement leurs stomates au cours de la sécheresse, mais cette réponse se fait au détriment de l'absorption du carbone. Pour cette raison, au cours d'une longue sécheresse, ces arbres sont confrontés à une sorte de dilemme cornélien de mourir soit par embolie soit par manque de carbone.

La marge de sécurité hydraulique (SF dans le Tableau 4.1), qui mesure la différence entre le potentiel hydrique minimum et le potentiel hydrique induisant de la cavitation est faible pour de nombreuses espèces et ce à travers les biomes (Choat et coll., 2012). Par conséquent, le risque de cavitation peut être important pour de nombreuses espèces d'arbres. Mais la perte de conductivité du xylème conduisant à une mort de l'arbre est au-dessus de 80 à 90% pour les Angiospermes (Urli et coll., 2013) et 50% pour les gymnospermes (Brodribb et Cochard, 2009). D'autre part, les arbres peuvent récupérer des capacités de conductivité grâce à la production de xylème (Brodribb et coll., 2010), et à travers le renouvellement des branches et du système racinaire.

D'autre part, l'hypothèse de la privation de carbone (carbon starvation) est avant tout une considération théorique venant de la connaissance acquise sur le fonctionnement de l'arbre. Mais au début d'un épisode de sécheresse, les plantes arrêtent leur croissance avant la fermeture des stomates, ce qui conduit paradoxalement à une augmentation de la concentration en glucides non structuraux (NSC) (Sevanto et coll., 2014). Ensuite, la différence entre la production primaire brute (l'absorption du carbone) et la respiration diminue, ce qui devrait conduire à une baisse des NSC (Sala et coll., 2010). Mais le rythme de cette diminution dépend de l'économie globale du carbone, et le seuil de NSC auquel la mort survient reste difficile à déterminer (McDowell et coll., 2013). De plus, sur le long terme, les arbres peuvent s'acclimater et modifier l'allocation du carbone face à des sécheresses récurrentes : diminution de la surface foliaire, augmentation de la croissance des racines, acclimatation de la respiration (Martin-StPaul et coll., 2013), ce qui rend encore plus difficile la détermination d'un seuil de NSC. En outre, la présence de parasites peut induire la mort de l'arbre avant qu'il n'atteigne le seuil en dessous duquel aucun NSC ne peut plus être mobilisé (Herms et Mattson, 1992). Pour toutes ces raisons, observations et expérimentations ont souvent échoué à confirmer le rôle de la privation de carbone lors de dépérissements en cours (Gruber et coll., 2012).

Il est crucial de trouver ces seuils de perte de conductivité et de NSC pour ensuite modéliser de façon plus satisfaisante la mortalité induite par la sécheresse. Sans une connaissance de ces seuils, les modèles prédiront mal le risque de mortalité et la dynamique forestière. C'est pourquoi nous avons travaillé sur ces questions en étudiant d'abord les mortalités massives ayant eu lieu sur Sapin dans l'arrière-pays méditerranéen, puis en travaillant sur l'impact des insectes sous-corticaux.

Vulnérabilité du Sapin au stress hydrique et processus de dépérissement

Des dépérissements massifs de sapins ont eu lieu dans le sud des Alpes françaises (Cailleret et coll., 2013) et dans les Pyrénées (Oliva et Colinas, 2007). Ces dépérissements sont dus à la succession de sécheresses, qui ont eu lieu entre 2003 et 2006 et se poursuivent. Nous avons travaillé sur ce sujet à partir de 2007 dans le cadre du projet ANR Dryade intitulé « *Vulnérabilité des forêts face aux changements climatiques : de l'arbre aux aires bioclimatiques* » piloté par Nathalie Bréda (INRA Nancy EEF). J'ai coordonné la partie URFM et j'ai participé au comité de pilotage du projet.

Les différentes approches pour comprendre les dépérissements

Le cœur du dispositif expérimental que j'ai mis en place avec l'équipe technique (notamment Nicolas Mariotte et Florence Courdier) consiste en trois gradients altitudinaux (GA) situés sur trois sites climatiquement différents et correspondant potentiellement à trois populations différentes sur le plan génétique et écologique (Tableau 5.1 et ANNEXE 3). Les placettes étudiées sont de 400 m², mais des arbres adultes, situés à l'extérieur de ces parcelles sont aussi suivis, en termes d'état sanitaire et de croissance. Sur le Ventoux, nous avons aussi mis en place un dispositif de 16 placettes le long d'un transect en courbe de niveau (CN).

Tableau 5.1 : Résumé des propriétés des sites étudiés.

Site	Unit	Ventoux CN	Ventoux GA	Issole GA	Vésubie GA
Latitude	°	44.18	44.18	44.02	43.97
Longitude	°	5.24	5.24	6.48	7.36
Gamme d'altitude	M	1108-1142	995-1340	1108-1585	1078-1586
T_{an}	°C	8.40	7.46	6.90	8.68
RH_{an}	%	73.76	77.66	71.89	70.96
P_{an}	Mm	1045	1020	947	1003
T_{été}	°C	16.38	15.30	15.25	16.35
RH_{été}	%	71.25	72.70	69.05	70.64
P_{été}	Mm	177	173	187	140
Diam	Cm	31.35	30.06	36.05	39.89
Hauteur	M	14.54	14.51	20.65	26.64
Largeur de cernes	Mm	1.26	1.52	1.46	1.78
MS		0.25	0.24	0.25	0.23
Taux défoliation	%	44.72	31.92	25.8	20.23

Quatre types d'analyses ont été menés :

Une approche **empirique** a permis de hiérarchiser les causes du dépérissement et de relier statistiquement le niveau de défoliation et de mortalité à des propriétés du milieu (climat, sol) ou à des caractéristiques individuelles (âge, dimension).

Une approche **ontogénétique** a eu comme objectif de comprendre les raisons de la mort de certains arbres. Nous avons comparé la croissance passée des arbres sains, dépérissants et morts. Cette comparaison a permis par une analyse diachronique de déterminer quels patrons de croissance passée permettent d'expliquer la mortalité actuelle et par une analyse synchronique de déterminer les situations édaphiques et microclimatiques où les arbres sont les plus vulnérables.

Une approche **mécaniste** a été menée pour mieux comprendre le fonctionnement de la sapinière sous contrainte hydrique afin de déterminer les mécanismes pouvant conduire aux dépérissements. Cette approche a été menée sur la composante carbone par des mesures de photosynthèse, de traits foliaires et des analyses de cernes. La composante hydrique a été étudiée en collaboration avec l'unité EMMAH (INRA d'Avignon). Cette analyse a mis en œuvre des mesures de résistivité du sol (pour estimer l'eau disponible en sol karstique), de flux de sève, de vulnérabilité à la cavitation et de potentiel de base.

Une approche par **modélisation** a été réalisée à l'aide du modèle de fonctionnement CASTANEA (Dufrêne et coll., 2005) paramétré et validé à partir de la connaissance des mécanismes, acquise dans l'approche précédente. Le modèle a d'abord été utilisé dans la thèse de Marie Nourtier pour tester certaines hypothèses concernant les arrières effets de la sécheresse Édaphique sur la transpiration via la mortalité racinaire. Puis j'ai utilisé le modèle pour déterminer la part respective des différents facteurs impliqués dans le dépérissement.

Évolution et dynamique des dépérissements

Rapports de stage en lien avec ce chapitre

Fourrier Arnaud (2007). Mise en relation des facteurs stationnelles et bioclimatiques avec le dépérissement des sapinières du mont Ventoux. Mémoire de Master 1 : Système écologique, Université Bordeaux 1, UFR des sciences biologiques. 10p

Rachedi Sabrina (2008). Contribution à l'étude des mécanismes écologiques impliqués dans le dépérissement du sapin pectiné (*Abies alba*. Miller) et protocole de caractérisation de l'état sanitaire. Master 2 Professionnel 3A Spécialité : « Gestion environnementale des écosystèmes et forêts tropicales »

Monmousseau Marie (2013). Suivi et analyse des causes du dépérissement du Sapin pectiné. Rapport de stage niveau Master 1. Master STVE. Mention « Espaces Ressources Milieux ».

Depuis 1973, les correspondants du Département Santé des Forêts (DSF) ont opéré 2794 signalements sur le Sapin. Chronologiquement, nous observons deux pics de signalements :

le premier après 1990, le second après 2003. Les scolytes représentent près de 40% des signalements (mais ils interagissent souvent avec la sécheresse), et le Chermès 27%. Nous avons observé deux pics d'attaques de scolytes en 1992 et 2004, 3 pics de Chermès en 1990, 1999 et 2002, un pic sécheresse en 2004 et un pic concernant les dégâts dus au vent en 1996. Les attaques de Chermès ou de champignons concernent la régénération et les scolytes et les dépérissements sont en moyenne généralement signalés dans les sites à forte pente et à faible altitude.

A l'échelle locale, les mesures d'état sanitaire ont été réalisées sur 15 parcelles (le long des trois gradients altitudinaux) et les 16 parcelles le long d'un transect en courbe de niveau d'une crête vers une combe (Tableau 5.2).

Tableau 5.2: Taux de mortalité mesuré sur les différents dispositifs soit par inventaire (tous les arbres supérieurs à 1.3m), soit sur les arbres adultes suivis pour leur état sanitaire.

Parcelle	Altitude	RU	État sanitaire 2007	Inventaire 2008	État sanitaire 2008	État sanitaire 2014	Inventaire 2014
Issole	1108	35.65	0.00	0.03	0.00	0.00	0.06
Issole	1196	25.39	0.00	0.16	0.00	0.10	0.19
Issole	1281	23.53	0.00	0.11	0.00	0.00	0.12
Issole	1468	23.24	0.00	0.20	0.00	0.00	0.11
Issole	1585	43.06	0.00	0.19	0.00	0.00	0.04
Ventoux	995	30.81	0.17	0.28	0.13	0.63	0.31
Ventoux	1020	5.99	0.35	0.20	0.35	0.33	0.31
Ventoux	1117	17.04	0.06	0.06	0.06	0.50	0.07 ²
Ventoux	1247	58.30	0.14	0.26	0.10	0.15	0.25
Ventoux	1340	35.40	0.00	0.07	0.00	0.05	0.00
Vésubie	1078	39.66	0.00	0.15	0.00	0.00	0.08
Vésubie	1130	52.08	0.00	0.16	0.00	0.05	0.11
Vésubie	1242	47.46	0.19	0.51	0.37	0.40	0.29
Vésubie	1330	29.04	0.00	0.09	0.00	0.00	0.14
Vésubie	1497	53.03	0.00	0.18	0.00	0.00	0.19

¹Réserve utile en mm hors épikarst (cf plus loin), ²peu de sapins adultes présents dans la parcelle dvx3.

Les taux de mortalité et le niveau de défoliation sont plus forts au Ventoux, qu'en Vésubie et en forêt de l'Issole. Ces différences sont cohérentes avec le gradient de fertilité observé par l'analyse des courbes hauteur – âge, mais elles ne semblent pas s'expliquer facilement par la climatologie (Tableau 5.1). Il est donc probable que les différences entre régions proviennent du sol (voir ci-après). Enfin au sein de chaque site, le dépérissement est plus prononcé en basse altitude et sur les situations de crête.

Croissance passée, défoliation et mortalité

Thèse, articles et rapports de stage en lien avec ce chapitre

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. doi:10.1007/s13595-013-0265-0

Cailleret M, Bigler, Bugmann H, Camarero J, Cufar K, Davi H, Mészáros I, Minunno F, Peltoniemi M, Robert E, Suarez ML, Tognetti R, Martinez-Vilalta J. Towards a common methodology for assessing logistic tree mortality models based on ring-width data. Submitted to *Ecological applications*

Cailleret M., Xie Y., Chanzy A. Davi H (2010). Silver fir (*Abies alba* Mill.) decline and dieback: Comparison of growth patterns between sites and improvement of tree mortality models. *WorldDendro 2010. The 8th International Conference on Dendrochronology*. June 13 – 18, 2010, Rovaniemi, Finland.

Cailleret Maxime (2011). Causes fonctionnelles du dépérissement et de la mortalité du sapin pectiné. Thèse de Doctorat de l'université Paul-Cézanne-Aix Marseille III. Ecole doctorale Sciences de l'Environnement. Spécialité Ecologie.

Mesurer la croissance radiale annuelle passée des arbres par dendrochronologie permet, entre autres, de : (1) déterminer les conditions climatiques expliquant les variations de croissance (2) dater et interpréter l'initiation du processus de dépérissement et de ces arrières effets (3) estimer quelles conditions de croissance passée prédisposent à la mort et au dépérissement (4) déterminer quels indicateurs de vitalité sont les plus fiables et (5) prédire la mort à partir de la croissance des arbres.

1. La confrontation du climat passé et des indices de croissance des arbres a permis de montrer que la croissance du Sapin est surtout déterminée par les sécheresses estivales de l'année en cours. En forêt de l'Issole, les précipitations de la fin de l'hiver et du printemps semblent aussi jouer un rôle prépondérant.
2. La dynamique passée des indices de croissance (IC) a été comparée entre individus sains et morts pour deux classes d'âge (<100 ans et >100 ans). Pour les arbres âgés, la croissance des arbres morts décroche de celle des arbres sains à partir de la sécheresse de 1965 et le phénomène s'accroît après les sécheresses de 1974 et 1976, alors que pour les arbres plus jeunes, la rupture s'opère surtout après la sécheresse de 1989. Les réactions des arbres à des sécheresses anciennes sont donc des facteurs prédisposant de la vulnérabilité actuelle, les sécheresses plus récentes (depuis 2003) étant le facteur déclenchant du dépérissement.
3. Au Ventoux, en comparant les niveaux de croissance passée des arbres vivants et morts, nous avons montré qu'à une même altitude les arbres morts avaient eu une croissance

juvénile significativement supérieure aux arbres vivants. Mais nous avons trouvé le résultat inverse sur les deux autres sites. Les sapins morts sont aussi ceux dont la croissance radiale est la plus variable entre années (MS sans le tableau 4.1). D'autre part, dans tous les sites, la croissance pré-mortem des arbres morts est plus basse, que celle des arbres sains. Mais un arbre présentant de faibles niveaux de croissance ne meurt pas automatiquement.

4. Enfin, même si la plupart des études montrent que la croissance des arbres est reliée à leur taux de défoliation, Becker (Lévy et coll., 1987) avait déjà observé que cette relation est vraie seulement lorsque les taux de déficit foliaire sont supérieurs à 40%. Les travaux de Maxime Cailleret indiquent que ce lien est encore plus complexe. En effet, en Issole, les arbres dont le houppier est très défolié sont ceux qui ont la meilleure croissance. L'état du houppier d'un arbre est probablement un bon indicateur du changement temporel de vitalité, il ne peut pas être utilisé comme un indicateur spatial de la vitalité des arbres, car la défoliation peut aussi être un mécanisme adaptatif face à la sécheresse.
5. De nombreux modèles statistiques basés sur la croissance radiale ont été développés afin de prédire la probabilité de mortalité d'un arbre une année donnée (Bigler et Bugmann, 2004). Ces modèles contiennent peu de paramètres, sont facilement ajustables aux données observées, et sont donc généralement utilisés dans les modèles de dynamique forestière. En utilisant des modèles logistiques à effets mixtes, nous avons simulé la mortalité sur plusieurs espèces en fonction de différentes variables de croissance calculées à partir des largeurs de cerne : croissance moyenne des dernières années, pente de l'évolution de la croissance annuelle au cours des dernières années, l'écart type (SD), et la valeur d'autocorrélation des cernes de premier ordre (A1). Tout d'abord, nous avons conclu que les relations entre croissance et mortalité varient entre espèces et entre sites. Deuxièmement, les fenêtres temporelles utilisées pour calculer les variables de croissance doivent être choisies en utilisant des procédures d'optimisation appropriée. Troisièmement, l'échantillonnage utilisé pour sélectionner les événements de survie et de mortalité des arbres doit être adapté à la question posée (ex. échantillonnage aléatoire ou par pair d'arbres de même taille).

La réponse du Sapin face aux contraintes hydriques

Article et rapports de stage en lien avec ce chapitre

Nourtier, M., Chanzy, A., Cailleret, M., Xie, Y., 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.
doi:10.1007/s13595-012-0229-9

Nourtier M., Cailleret M., Xie Y., Davi H., Emblanch C, Chanzy A. (2010). Variabilité du comportement hydrique du sapin pectiné (*Abies alba* Mill.) selon les conditions microstationnelles. Poster. Colloque National d'Écologie Scientifique, 2-4 septembre 2010. 2010-09-02/2010-09-04, Montpellier, France.

Cakpo Coffi Belmys (2015). Étude du bilan hydrique en contexte forestier méditerranéen, approche par géophysique, traçage isotopique, modélisation écophysologique - hydrosystème de Fontaine de Vaucluse. Master II Sciences et Technologies du Vivant et de l'Environnement. Mention : Sciences forestières, biologie et écologie pour la forêt, l'agronomie et la gestion des écosystèmes. AgroPariTech.

Pour prédire les risques de mortalité à l'avenir, il est nécessaire de mieux comprendre les mécanismes de réponse des sapins au stress hydrique. En 2008, 2009 puis en 2014 et 2015, les mesures de potentiel de base ont montré que la sécheresse estivale était plus marquée à basse altitude et qu'elle pouvait se prolonger en fin d'année, mais que le potentiel hydrique ne descendait pas très bas. En effet, le sapin semble éviter l'embolie en fermant rapidement ces stomates, car le potentiel minimum demeure au-dessus de -2Mpa, ce qui est assez loin des limites de vulnérabilité à la cavitation des branches (voir Tableau 4.1, figure 5.1).

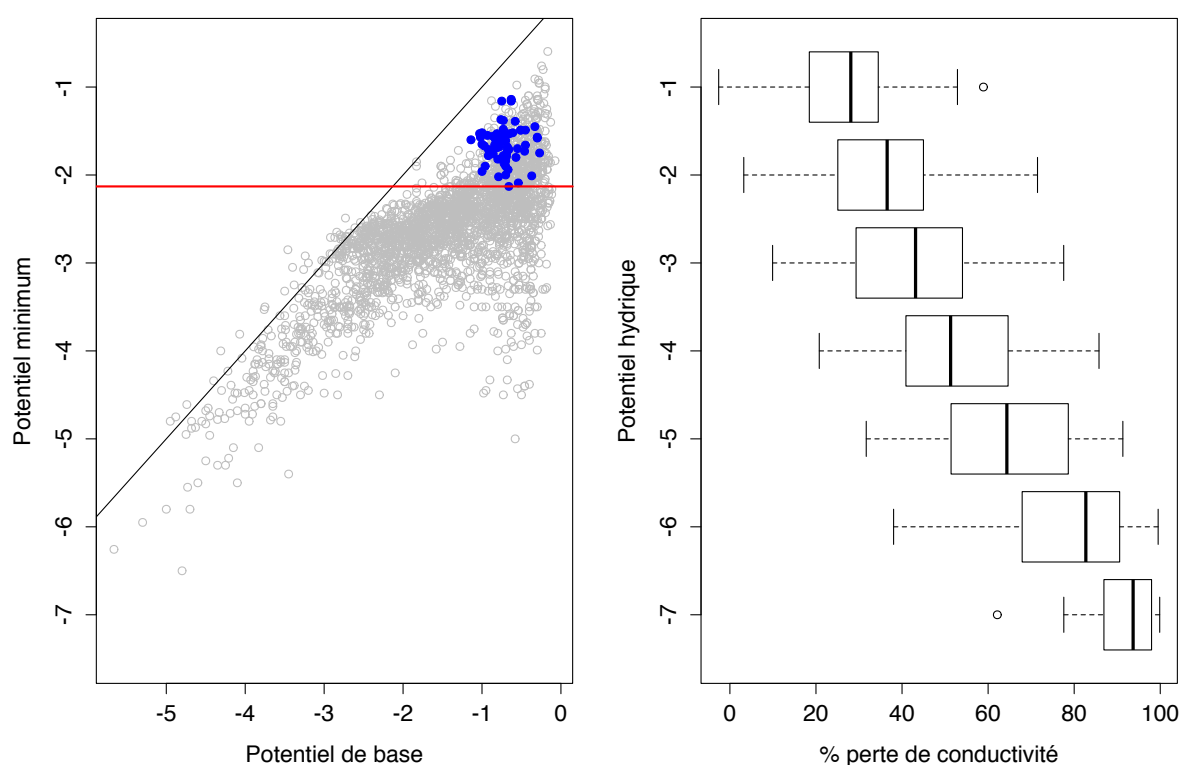


Figure 5.1 : (Gauche) Potentiel hydrique minimum mesuré en fonction du potentiel hydrique de base (indicateur du niveau de stress), en gris toutes les mesures effectuées sur 4 espèces (Hêtre, Sapin, Chêne vert et Pin d'Alep) et en bleu les mesures effectuées sur Sapin. (Droite) Perte de conductivité mesurée par Roland Huc et Guillaume Carton sur le Sapin au mont Ventoux en fonction du potentiel hydrique appliqué. La ligne noire est la droite 1 :1 et la ligne rouge le minimum des P_{min} .

Par ailleurs, aucune différence significative de vulnérabilité des branches à l'embolie n'a été trouvée. La vulnérabilité à l'embolie moyenne des racines ($\psi_{50} = -3.78$ MPa) est plus élevée que celle des branches ($\psi_{50} = -4.85$ MPa). La régulation stomatique du sapin pectiné lui permet d'éviter des taux d'embolie élevés. Il peut être considéré comme une espèce

isohydrigue, son potentiel foliaire minimum restant relativement stable au-dessus d'un seuil de -2 MPa (voir Martínez-Vilalta et coll., 2014 pour une discussion sur ces concepts). Sa vulnérabilité à la sécheresse résiderait donc dans le manque de disponibilité du carbone suite à un stress hydrique. Néanmoins, il existe une diversité de réponse dans les courbes de vulnérabilité à l'embolie entre arbres, mais aussi entre branches (Figure 5.1). Une partie de cette diversité peut être due à la méthode de mesure créant de l'embolie native lors du prélèvement de la branche, mais une autre part peut être due à la diversité de résistance à la cavitation. Par conséquent, même à -2MPa, certaines branches passent peut-être en dessous du seuil des 50% de cavitation. Ceci est cohérent avec le fait que sur l'ensemble de nos sites la mortalité des branches des arbres vivants (estimée visuellement lors de l'état sanitaire), s'est accrue de 5% en 2008 en 15% en 2014. Mais cette mortalité de branches peut aussi être due aux attaques de certains scolytes (voir chapitre suivant).

Les effets directs de la sécheresse sur la transpiration ont pu être quantifiés par les mesures de flux de sève mises en place par Marie Nourtier. Grâce à la mesure de la densité de flux de sève dans l'aubier en profondeur, des arrières effets du stress hydrique ont également pu être révélés, avec une baisse de la conductivité un an après la sécheresse. Ces arrières effets peuvent être due à une perte de conductivité dans les vaisseaux anciens à cause de la cavitation dans certaines branches. Une autre hypothèse que Marie Nourtier a proposée pour expliquer ces arrières effets est qu'il existerait une désactivation du prélèvement racinaire en profondeur due à une surmortalité racinaire et à une moindre disponibilité du carbone pour le renouvellement des racines fines.

Des mesures de photosynthèse et de conductance stomatiques (courbe A/Ci) ont aussi été réalisées par Maxime Cailleret en 2008 à l'aide du LiCor 6400. Le modèle de photosynthèse de Farquhar couplé au modèle de conductance de Ball & Berry a été inversé pour déterminer au cours de la saison les variations de la Vitesse Maximale de Carboxylation (V_{cmax}) et de la pente de la relation de Ball & Berry (inversement proportionnel à l'efficacité d'utilisation de l'eau foliaire). Les traits foliaires, azote par unité de masse (N) et masse surfacique (LMA) ont aussi été mesurés.

Table 5.3: Synthèse des capacités photosynthétiques mesurées sur le Sapin

N_{surf} $g_N.m^{-2}$	V_{cmax} $\mu mol.m^{-2}.s^{-1}$	Date	Type	Sources
5.25	54.3	-	Adultes	Peguero-Pina et coll., 2007
	58.4	-	Adultes	Site de Lavaronne (com pers)
	40.0	Juillet 2005	Adultes	Urban et coll., 2007
3.6	32.87	Avril 2008	Adultes	Cailleret Dvx2
3.18	21.19	Avril 2008	Adultes	Cailleret Dvx5
3.11	21.22	Juin 2008	Adultes	Cailleret Dvx2
3.24	22.12	Juin 2008	Adultes	Cailleret Dvx5
1.66	26.16		Semis	Grassi et coll. 2000
-	37.3	-	Semis	Robakowski et coll., 2002

Par rapport aux sapins de la base de données Renecofo⁶ (%N=1.32), nos sites présentent un niveau d'azote dans les aiguilles relativement faible (<1%). Ceci explique en partie que les capacités photosynthétiques du Sapin au Ventoux sont beaucoup plus faibles que celles mesurées sur d'autres sites ou sur semis (Tableau 5.3).

On pourrait penser que ces faibles capacités photosynthétiques expliquent la plus grande mortalité au Ventoux. Mais ceci est peu probable, car l'azote par unité de surface est plus faible en Vésubie (Figure 5.2). La raison est plus probablement liée à la régulation stomatique plus précoce probablement au Ventoux du fait de réserve utile de surface très faible (Figure 5.2). Néanmoins, les estimations de réserve utile sous-estiment probablement l'eau disponible dans ces zones karstiques.

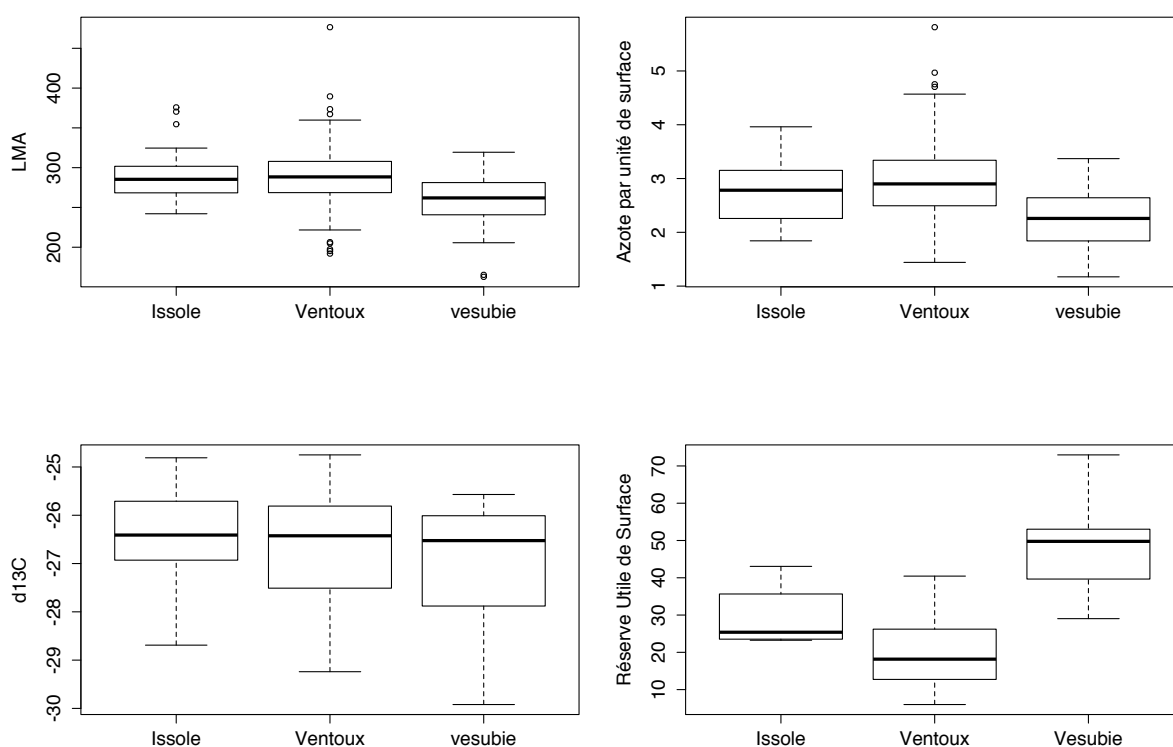


Figure 5.2 : Comparaison du LMA (Masse surfacique des feuilles), de l'azote par unité de surface, de la composition isotopique et de la réserve utile de surface entre les trois sites étudiés.

Les hydrosystèmes karstiques sont des milieux hétérogènes et complexes et il existe potentiellement des ressources en eau importantes au niveau de l'interface entre le sol et le sous-sol au niveau de la partie fracturée de la zone non saturée que l'on appelle l'épikarst. Le sous-sol du mont Ventoux a été caractérisé par Xie Yingge sous la direction d'André Chanzy (EMMAH, INRA d'Avignon) en utilisant la tomographie électrique 3D pour les placettes et 2D pour le transect en courbe de niveau. Cette technique permet de cartographier la résistivité électrique du sol et du sous-sol par une méthode non invasive. La

⁶ <http://www.onf.fr/renecofo/@@index.html>

résistivité dépend de la structure des matériaux rocheux, ainsi que la teneur en éléments grossiers et de l'humidité. Pour les placettes DVX2 et DVX5, la résistivité a été mesurée 3 m autour des arbres fortement instrumentés et a été considérée jusqu'à une profondeur de 5 m. Pour le transect en courbe de niveau, la résistivité a été mesurée sur toute sa longueur (soit 500m) en 2D avec une profondeur d'investigation de 20 m.

Nous avons montré sur le transect en courbe de niveau, de façon inattendue, plus d'arbres morts sur des sols profonds (avec une faible résistivité de la profondeur cinq premiers mètres) que sur les sols présentant une plus grande résistivité. Mais ces sols profonds sur les 5 premiers mètres sont aussi ceux qui présentent une forte résistivité en dessous avec probablement peu de ressources dans l'épikarst. Marie Nourtier a montré par une analyse des flux de sève et de la résistivité en DVX2 et DVX5 que les arbres étaient capables de puiser en profondeur largement en dessous de la valeur de 60 cm mesurée sur les fosses pédologiques (Figure 5.2). Nous avons poursuivi ce travail avec Simon Carrière dans le cadre du stage de Coffi Cakpo. Ce dernier a démontré par mesure en O_{18} et 2H de la sève des arbres, du sol et des sources représentatives du sous-sol, que le Sapin comme le Hêtre sont capables de puiser une part importante de leur eau dans l'épikarst.

Des résultats similaires ont récemment été obtenus sur d'autres écosystèmes (Barbeta et coll., 2015).

Modélisation mécaniste de la mortalité

Articles et présentations en lien avec ce chapitre

Davi H, Cailleret, M. Assessing drought-driven mortality with a process-based model. Soumis à Ecological Applications.

Hartmann, H, Anderegg, B, Davi, H, Moura, C, Ruehr N.K., Salmon, Y, Allen, C, Arndt, S, Breshears, D, Galbraith, D, Ruthrof, K.;Wunder, J, Adams, H, Bloemen, J, Cailleret, M, Cobb, R, Gessler, A, Grams, T, Jansen, S, Lloret, P O'Brien, M, Siegwolf, R, Research frontiers in drought-induced tree mortality: Mechanisms, Monitoring, Modelling and Adaptation. In preparation for Journal of Ecology

Davi, H, Cailleret, M, Nourtier, M, Gillmann, M, Huc, R, Chanzy, A (2011). How to predict tree decline and mortality from process based models ? Oral communication at the 12th EEf congress, 25-29 September 2011, Avila, Spain.

Csillery, K., Cailleret, M., Amm, A., Oddou-Muratorio, S., Davi, H (2013). Climate Induced Changes in the Growth Rate and Physiological Optimum of Two Drought Sensitive Species. ClimTree 2013. International Conference on Climate Change and Tree Responses in Central European Forests. 1 to 5 September 2013. ETH Zurich, Switzerland.

L'ensemble des données acquises sur le fonctionnement du Sapin a permis de paramétrer et valider le modèle CASTANEA.

Le modèle reproduit 70% des variations interannuelles des largeurs de cernes mesurés sur le transect en courbe de niveau. Il reproduit aussi les variations intra-annuelles de la transpiration mesurée en DVX2 et DVX5. Enfin, nous avons aussi montré que nous étions capables de reproduire les optimums de production selon l'altitude et leur évolution récente (cf Chapitre 4).

CASTANEA a ensuite été utilisé pour tester différentes hypothèses concernant les mécanismes impliqués dans la mortalité. Les simulations réalisées suggèrent que, lors de sécheresses successives, l'apport net en carbone est réduit pendant plusieurs années (diminution de la photosynthèse étant plus importante que celle de la respiration), les réserves de carbone (NSC) diminuant alors progressivement.

Cette baisse du niveau de NSC est d'autant plus forte que le sol est peu profond, ce qui est cohérent avec les patrons de dépérissement entre sites (Ventoux, Vésubie, Issole), mais en contradiction avec les mesures en intrasite au Ventoux (absence de corrélation entre dépérissement et réserve utile d'une part et mesures de résistivité d'autre part). Mais lorsque le sol présente une forte réserve en eau, le diamètre et les biomasses foliaire et racinaire s'accroissent rapidement pendant la phase juvénile. Ceci peut être défavorable, car la respiration nécessaire à la maintenance des organes en place devient plus élevée. L'interaction croissance juvénile et eau du sol peut donc en partie expliquer ce résultat paradoxal. Une autre raison est l'existence de ressources hydriques dans le sous-sol dont la variabilité n'est pas prise en compte dans la modélisation.

Enfin, nous avons paramétré plus précisément le module de mortalité de CASTANEA. Nous avons déterminé les seuils en teneur en carbone associés à la mortalité des arbres en confrontant les données empiriques de mortalité (Tableau 5.2) à un ensemble de simulations tenant compte de la diversité des caractéristiques environnementales, ontogéniques et phénotypiques entre arbres. Nous avons appliqué le modèle sur le gradient d'altitude au Ventoux pour valider sa capacité à reproduire les variations spatiales et temporelles de la mortalité et nous avons ensuite quantifié les effets respectifs de plusieurs facteurs abiotiques et biotiques qui prédisposent les arbres à mourir. Nous avons aussi confirmé que la mortalité des arbres n'avait pas été causée par des embolies massives du xylème, mais plutôt par la privation de carbone associée à des attaques de scolytes.

Le modèle a aussi été utilisé en prospectif avec le scénario ARPEGE A1B (1968-2100 ; augmentation moyenne des températures supérieures à 3°C) pour projeter la croissance et le risque de mortalité futur à différentes altitudes et selon une gamme de réserves utiles. Le modèle projette d'ici 2100 (i) une mortalité encore plus massive à basse altitude, le Sapin survivant seulement lorsque les conditions pédologiques très favorables ; (ii) 80% de mortalité à 1350m où il y a peu de mortalité actuellement (Tableau 5.2).

Insectes sous-corticaux du Pin d'Alep et du Sapin

Articles, thèse, rapport de stage et présentation en lien avec ce chapitre

Durand-Gillmann, M., Cailleret, M., Boivin, T., Nageleisen, L.-M., Davi, H., 2012. 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 process. *Annals of Forest Science* 71, 659–673. doi:10.1007/s13595-012-0251-y

Durand-Gillmann M, Chadoeuf J, Davi H, Boivin T. Ecological drivers of endemism in a Mediterranean non-aggregative bark beetle species. En préparation pour *Ecological Entomology*.

Durand-Gillmann, M, Chadoeuf, J, Davi H, and Boivin T. (2013). Ecological drivers of an endemic state in a population of a non-aggregative bark beetle species. IUFRO – September 15-19, 2013 – Banff, Alberta, Canada.

Gillmann Marion (2010). Influence et rôle de deux facteurs biotiques (*Viscum album* L. et Scolytidae) impliqués dans le processus de dépérissement et de mortalité du Sapin pectiné (*Abies alba* Mill.). Master 2 Écologie Fonctionnelle, Comportementale et Évolutive. Université de Rennes 1

Gillmann Marion (2011-2014). Interactions hôtes-parasites en écosystèmes forestiers contrastés : le cas des scolytes (Coleoptera : Curculionidae) en région méditerranéenne. Thèse de Doctorat de l'université Paul-Cézanne-Aix Marseille III. Ecole doctorale sciences de l'Environnement. Spécialité Ecologie.

Ce travail a commencé à la fin du projet ANR Dryade sur Sapin dans le cadre du Master 2 de Marion Gillmann. Il s'est poursuivi sur Sapin et sur Pin d'Alep dans le cadre de la thèse de Marion Gillmann financée par le Département Santé des Forêts (DSF). Ce travail a été co-encadré par Thomas Boivin, entomologiste de l'URFM dans l'équipe BioPopEvol (Directeur de Thèse officiel Bruno Fady).

Les pathogènes ont leur mot à dire !

Si les dépérissements sont généralement déclenchés par des sécheresses répétées, les peuplements ont des capacités de résilience, qui leur permettent dans certains cas d'éviter la mort et de profiter du retour de conditions favorables. Un facteur déterminant ces possibilités de résilience est la présence ou non de facteurs aggravants de type biotique. Parmi ces facteurs biotiques, les scolytes font partie des parasites les plus importants pour les arbres forestiers méditerranéens. Les scolytes sont des insectes coléoptères (*Curculionidae*) qui se nourrissent du cambium, ce qui interfère directement avec la physiologie du sujet colonisé, qui peut résister ou mourir. Lorsque les populations de scolytes entrent dans une phase épidémique (pullulation), on observe des mortalités massives d'arbres qui remodelent des paysages entiers et qui ont des incidences économiques, environnementales et sociétales importantes. Dans des écosystèmes sensibles tels que les forêts méditerranéennes, l'étude du cycle de vie et de la dynamique des populations de scolytes en situation d'endémie est un préalable indispensable à la gestion forestière afin de mieux anticiper et contrôler les phénomènes d'épidémies qui conduisent généralement à des mortalités massives d'arbres.

Nos objectifs (représentés Figure 5.3) étaient (i) de caractériser la vulnérabilité d'un arbre hôte aux attaques de scolytes (ii) d'estimer les conséquences de ces attaques pour l'hôte, et

(iii) de déterminer à l'échelle de la population et de la communauté de scolytes les mécanismes impliqués dans le maintien d'un état endémique et/ou épidémique.

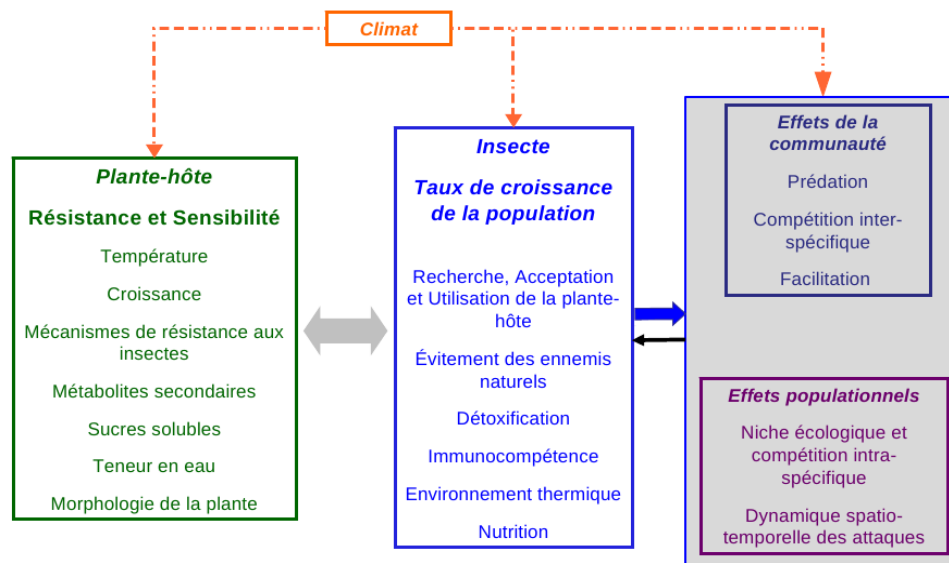


Figure 5.3 : Schéma représentatif de l'influence du climat sur la résistance et la sensibilité de la plante-hôte, sur le taux de croissance des populations d'insectes et leurs communautés associées.

Comment étudier l'interaction arbre-scolyte ?

Nous avons étudié l'interaction arbres- scolytes dans deux écosystèmes forestiers méditerranéens contrastés : (1) une communauté de scolytes à l'état épidémique dans une sapinière déperissante et (2) une population de scolytes à l'état endémique dans une pinède de pin d'Alep.

Nous avons étudié l'interaction scolytes-*Abies alba* sur le Mont-Ventoux. Les premières observations de dépérissement du sapin et les premières attaques de scolytes ont été notées après les épisodes de sécheresses estivales successives des années 1997, 2003 et 2006. L'analyse de la base de données DSF indique que parmi les espèces de scolytes signalées, *Pityokteines curvidens* (Germ.) est l'espèce la plus abondante.

Notre étude de l'interaction scolytes-*Pinus halepensis* s'est focalisée sur la forêt communale de Gémenos (Bouches-du-Rhône). Cette forêt est composée d'une strate arborée dominée par *P. halepensis*. Le pin d'Alep, est une essence adaptée à la sécheresse qui adopte une stratégie d'évitement de la sécheresse en fermant ses stomates dès le début d'un stress hydrique (voir chapitre 4). *Tomicus destruens* (Woll.) est l'espèce de scolyte dominante sur pin d'Alep en France. Il est un des rares scolytes présentant un cycle annuel continu, incluant une importante activité hivernale. Son cycle biologique débute entre avril et juin par l'émergence d'adultes immatures sexuellement, issus de cohortes larvaires s'étant développées dans les troncs durant l'hiver. Ces individus effectuent un repas de maturation sexuelle à l'intérieur des jeunes pousses d'arbres sains, dans lesquelles ils resteront jusqu'au mois de septembre, entraînant le rougissement de celles-ci et/ou leur chute due à l'interruption du flux de sève. À partir d'octobre, les femelles matures et potentiellement fécondées attaquent les troncs en

forant des galeries maternelles générant des pralines de résine visibles sur le tronc d'octobre à avril. Les femelles peuvent produire plusieurs générations sœurs au cours de l'hiver, provoquant de nouvelles attaques sur les troncs.

Une approche méthodologique pluridisciplinaire commune a été développée pour ces deux systèmes. La compréhension du fonctionnement des populations de scolytes nécessite dans un premier temps de préciser leur niche écologique, puis de connaître les facteurs clés de leur démographie tels que : (1) leur cycle biologique et sa synchronisation avec le développement de leur hôte (2) leurs capacités de reproduction et leurs réponses à la compétition pour la ressource, et (3) leurs stratégies de recherches de leur hôte. Nous avons mis en œuvre les techniques les plus couramment utilisées pour le suivi et l'échantillonnage des populations de scolytes : les piégeages passifs et actifs, les arbres-pièges et le prélèvement d'échantillons sur différentes parties de l'arbre (branches et écorce du tronc).

La vulnérabilité de l'hôte aux attaques d'insectes a été étudiée d'une part en déterminant les facteurs qui augmentent la probabilité d'être attaqué (attaque réussie ou non), et d'autre part en analysant les effets des attaques sur la survie et l'état sanitaire de l'hôte (résistance ou non de l'hôte aux attaques). Les effets de l'attaque sur l'hôte se décomposent ensuite en dégâts directs de l'insecte et en coût de la résistance (Figure 5.4). La vulnérabilité de l'hôte aux attaques de scolytes a été estimée en comparant sur les arbres attaqués et non attaqués, les traits morphologiques et physiologiques suivants : l'état sanitaire (le pourcentage de défoliation et de coloration anormale des aiguilles du houppier notable), la croissance radiale, la densité du bois, la compétition, le potentiel hydrique foliaire, des traits foliaires comme la masse surfacique des aiguilles, la vulnérabilité à la cavitation, les réserves carbonées et l'architecture des houppiers. Suivant le moment de la mesure par rapport à l'attaque un même trait peut servir à déterminer les facteurs prédisposant à l'attaque ou le coût de l'attaque.

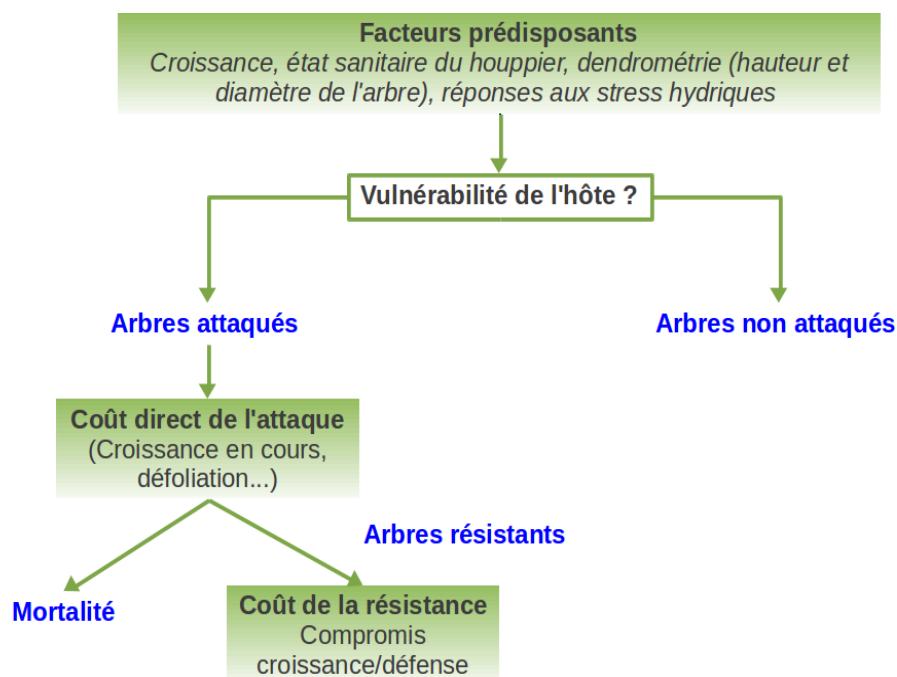


Figure 5.4 : Schéma représentant le rôle des scolytes dans la mortalité.

Différences de vulnérabilité de l'hôte entre les deux systèmes étudiés

Pour le sapin, espèce sensible au stress hydrique, les scolytes s'attaquent à des arbres présentant une croissance passée déclinante et ils agissent en tant que facteur aggravant. Chez le pin d'Alep, espèce tolérante au stress hydrique, nous n'avons pas noté de différence de croissance, avant et après l'attaque de scolytes, entre les arbres attaqués sur les troncs et ayant résisté aux attaques et les arbres non attaqués. D'autre part, les pins attaqués et non attaqués ont été soumis à des stress hydriques équivalents. Par contre, les pins attaqués sur les troncs sont plus vulnérables à la cavitation que les pins non attaqués.

Une des originalités du système *T. destruens*-pin d'Alep est que l'insecte montre une séparation spatiale obligatoire de la phase de maturation sexuelle et d'accouplement (jeunes pousses) avec celle de la ponte (troncs) qui a pu être associée à des choix différentiels de qualité d'hôte. En effet, au cours de la phase d'attaques dans les pousses, *T. destruens* choisit préférentiellement des arbres vigoureux, c'est-à-dire des arbres présentant un meilleur état sanitaire, une circonférence et une épaisseur de l'écorce plus élevées.

L'effet des attaques a été étudié uniquement chez le pin d'Alep, car il y est plus facile de quantifier les attaques, du fait des pralines qu'elles induisent très visibles sur l'écorce. Mais dans la population de pin d'Alep étudiée, l'impact des attaques est faible, car les scolytes y sont en situation d'endémie et que les mesures ont été faites sur des arbres attaqués qui ont résisté aux attaques (les autres étant morts). Les arbres attaqués, mais « résistants » ne présentent pas de différence significative pour la croissance hebdomadaire, pour les réserves carbonées (NSC) et pour les caractéristiques des aiguilles.

Du point de vue de la dynamique d'attaque des scolytes, Marion Durand-Gillmann a estimé la niche écologique des différentes espèces de scolytes chez le sapin grâce aux prélèvements de branches et d'écorce. Nous avons observé une ségrégation spatiale des espèces de scolytes en fonction des exigences écologiques de chaque espèce en termes d'épaisseur de l'écorce. Certaines espèces de scolytes se localisent plutôt dans les branches et d'autres espèces plutôt dans les troncs. Nous avons également installé des pièges-vitres à interception multidirectionnelle pour détecter les autres espèces de scolytes présentes dans les sapinières. Au total, 103 scolytes appartenant à quinze espèces distinctes ont été récoltés sur les deux niveaux altitudinaux, ainsi que d'autres insectes appartenant à des ordres, familles ou espèces différentes. Au Mont-Ventoux, les peuplements sont mélangés. Ainsi, dans les pièges-vitres nous avons retrouvé des espèces de scolytes inféodées aux genres *Pinus*, *Cedrus*, *Fagus*, *Picea*.... Indépendamment des scolytes, les coléoptères (34%) et les diptères (31%) sont les ordres les plus fréquemment trouvés dans les pièges. Les émergences des branches et des écorces ont également permis d'observer la présence de prédateurs de scolytes appartenant à deux familles de coléoptères. Marion Durand-Gillmann a aussi analysé qualitativement la compétition interspécifique à Gémenos par l'échantillonnage d'espèces de scolytes possiblement compétitrices de *T. destruens* sur pin d'Alep. Les pièges-vitres à interception multidirectionnelle actifs et passifs nous ont permis de détecter au moins 12 espèces de scolytes différentes, en dehors de *T. destruens* qui représentait 34,5% des individus capturés.

Discussion et conclusion

La prédisposition des arbres aux attaques de parasites et/ou pathogènes est difficile à estimer, car un même facteur peut être à la fois prédisposant lorsqu'il est mesuré avant l'attaque, ou servir à estimer le coût global de l'attaque lorsqu'on compare l'écart entre les arbres attaqués et non attaqués depuis l'attaque. Dans notre cas, il était difficile de dissocier les facteurs prédisposants et les facteurs qui impactent l'arbre, car dans les deux écosystèmes forestiers étudiés, nous sommes en conditions naturelles et l'historique des attaques par les insectes reste mal connu. Afin de dissocier la prédisposition et l'impact, il faudrait réaliser des infestations contrôlées où toutes les caractéristiques des arbres seraient mesurées avant l'infestation et après la réussite de l'infestation. Ces infestations contrôlées permettent à la fois d'avoir la chronologie de l'attaque, son impact et/ou le coût de la résistance ou non de l'arbre aux attaques.

En conditions naturelles, la notion d'indicateurs des attaques est également un point important qui permet de repérer quand les attaques commencent. Pour le pin d'Alep, les attaques sur le tronc sont visibles par la formation de pralines de résine sur le tronc pour repousser l'insecte, ou par la présence de vermoulure rousse sur l'écorce due à l'activité de forage de l'insecte. Pour le sapin, il est plus difficile de savoir précocement si un arbre est attaqué ou non, car le système résinifère du sapin n'est pas le même que celui du pin, et il y a donc très peu d'écoulement de résine visible sur les troncs. D'autres indicateurs peuvent être utilisés comme l'état sanitaire des arbres qui semble être un bon indicateur du changement temporel de prédisposition de l'arbre aux attaques de scolytes.

Cette étude démontre aussi que la compréhension des processus impliqués dans les périodes de transition entre l'endémie et l'épidémie reste primordiale pour les prévisions d'évolution des populations de telles espèces éruptives. Elle a aussi permis de confirmer et d'affiner les mesures de prévention et de lutte préconisées par le Département de la Santé des Forêts pour lutter contre *T. destruens*. Pour maintenir les populations en endémie, il faut évacuer et broyer les rémanents hors forêt, car ils attirent les insectes via les composés volatils émis (terpènes principalement), car l'insecte profite des arbres tombés ou affaiblis pour se reproduire et conserver un niveau de population évitant l'extinction locale. En condition endémique, il est également important de maintenir une veille sanitaire sur les foyers d'attaques récurrents, car l'absence de compétition intraspécifique maintient le potentiel éruptif de cette espèce.

Chapitre 6 : Écophysiologie des populations



Ressources génétiques au sein du genre *Abies*

Des sapins méditerranéens pour remplacer *Abies alba* ?

Article et rapport de stage et présentation en lien avec ce chapitre

Memah Mariem (2012). Étude statistique pour comprendre comment des sapins issus des différentes provenances répondent au changement climatique. Dut Statistique et Informatique décisionnelle, 2e année. Université d'Avignon.

Davi H, Vauthier D, Mariotte N, Emberger C, Cailleret M, Pichot C, Fady B (2012). Quelles ressources génétiques pour le sapin face aux changements climatiques ? Forêt entreprise, 204.

Rapport RMT AFORCE : Quelles ressources génétiques au sein du genre *Abies* pour faire face aux changements climatiques ?

A long terme, il semble que le sapin pectiné soit trop vulnérable aux sécheresses et aux fortes températures attendues, notamment à basse altitude. Il est donc nécessaire de réfléchir à l'évolution de nos sapinières à basse altitude vers des forêts plus adaptées aux nouvelles conditions. Dans cette perspective, quatre voies s'offrent à nous : (i) favoriser l'adaptation génétique des ressources locales de sapin pectiné (ii) utiliser des provenances moins vulnérables à la sécheresse (iii) utiliser d'autres espèces du même genre comme les sapins méditerranéens notoirement plus résistants (Aussenac, 2002) (iv) trouver des essences de remplacement en dehors du genre *Abies*. L'objectif du projet financé par le Réseau Mixte Technologique (RMT) était d'avancer sur les points deux et trois. Sur ces aspects, j'ai travaillé avec Bruno Fady généticien de l'équipe BioPoEvol.

Utiliser PlantaComp pour étudier les ressources génétiques

Un des outils les plus classiques de mesure de la diversité génétique de caractères adaptatifs et de leur plasticité est la plantation comparative, encore appelée jardin commun. Il s'agit de comparer les performances de génotypes connus plantés dans un environnement commun

(le jardin commun) dont les variations microlocales sont prises en compte dans un modèle statistique. Ces géotypes peuvent être des clones, des descendants d'arbres identifiés (des familles) ou des descendants issus d'individus mélangés issus d'une même forêt d'origine géographique connue (des provenances). Ces dispositifs sont à la base des avancées de la génétique quantitative et de la création variétale depuis des décennies et demeurent d'une grande efficacité. Pour les forestiers, ils ont permis la sélection des provenances les plus performantes. A l'INRA, nous disposons du réseau des plantations comparatives de l'INRA (PlantaComp) mises en place au début des années 1970 dans leur grande majorité pour ce qui concerne le genre *Abies*, avec pour objectif d'apprécier la variabilité et la base génétique de caractéristiques adaptatives et dendrométriques des principales essences forestières d'intérêt, en vue de sélectionner des variétés pour le reboisement. Mais nous sommes confrontés à un certain nombre de difficultés, quant à la réutilisation de ces dispositifs. D'abord, ils sont très nombreux, mais la fréquence des mesures qui y ont été effectuées et leur gestion varient, et la traçabilité précise de l'origine des provenances fait souvent défaut. De plus, ces plantations ont été pensées pour améliorer la production forestière en quantité et en qualité. Or il n'y a pas toujours un lien évident entre production et résistance à la sécheresse. Utiliser des dispositifs pour répondre à une question différente de celle qui a prévalu à leur mise en place n'est donc pas évident.

La première étape de notre travail a consisté à faire un inventaire des dispositifs existants avec une caractérisation des sites de plantation, une liste des ressources génétiques testées et des mesures effectuées. Cet inventaire était nécessaire à cause du morcèlement de l'expérimentation forestière dans les différents organismes de recherche, l'absence de mise en commun, et le manque de généralité des résultats pris isolément les uns des autres. La seconde étape était de réaliser des inventaires en 2010 de dispositifs mesurés dans la fin des années 90. Notre objectif était de voir si un signal de surmortalité, due à la succession de sécheresses était visible et s'il variait significativement selon les provenances testées. Enfin, une dernière étape a été, sur un sous échantillon de dispositifs et de provenances, de réaliser des mesures complémentaires de largeur de cernes et de hauteur pour rechercher des indicateurs de la vulnérabilité éventuelle des différentes provenances ou espèces aux changements climatiques.

Nous avons réalisé ces mesures d'inventaires sur sept plantations comparatives (une huitième a été rajoutée en 2014) : deux plantations comparant des provenances au sein d'*Abies alba* (Sagnassols dans l'Hérault, les Chauvets en Lozère) ; trois plantations comparant des provenances au sein d'*Abies cephalonica* (Trops et Pelenq dans le Var, la Livinière dans l'Hérault), et une autre plantation au Trops dans le Var comparant dix espèces au sein du genre *Abies* (une description plus complète des sites est en ANNEXE 2).

Les prélèvements d'échantillons de carottes ont été effectués sur les sites présentés ci-dessus. Les analyses de largeur de cernes ont été effectuées par N. Mariotte à l'URFM selon le protocole décrit par Cailleret et Davi (2011) sur le logiciel CDendro.

Évaluation des ressources génétiques

54 dispositifs INRA de comparaison de provenances, 32 dispositifs ONF et 36 dispositifs IDF ont été recensés. En ce qui concerne les dispositifs INRA, 21 sont toujours en place, alors que

10 ne le sont plus et nous n'avons pas l'information pour 19 d'entre eux. Ces plantations se situent toutes dans l'est de la France à une altitude allant de 90m à 1360m avec plus de la moitié des sites à moins de 375m. La pluviométrie moyenne est renseignée pour 75% des sites, elle est comprise entre 740 et 1587 mm. En moyenne, en 2012 les dispositifs INRA ont 36.7 ans (entre 14 ans pour le plus jeune et 52 ans pour le plus ancien). Pour 77% d'entre eux, nous connaissons le nombre de plants originellement expérimentés qui en moyenne est de 3469 plants. Enfin, 24 dispositifs sont organisés en blocs incomplets, 10 en blocs complets, 4 en lattice ou en carré latin et 3 en bloc monoarbre, 12 étant non renseignés.

Les dispositifs INRA rassemblent plus de 551 unités génétiques : 41% des unités génétiques correspondent à *Abies alba* (près de la moitié originaire de France) et 59% à 12 autres espèces de sapin, essentiellement *Abies nordmanniana* (15%), *Abies cephalonica* (11%) et *A. bornmulleriana* (11%).

Un des principaux problèmes concerne la récupération des données relatives à l'origine exacte des provenances. Si on connaît l'espèce et le pays, voire la région de provenances, on dispose d'une localisation (latitude, longitude) exacte de la provenance seulement pour 20% des unités génétiques, certaines de ces données existant peut-être, mais de façon non informatisée. L'écologie de la station est très rarement renseignée non plus, il semble donc nécessaire de faire une vaste campagne de mesures du sol sur les différents sites.

L'IDF suit quant à elle 36 forêts composées d'*Abies alba* pour lesquelles les ressources génétiques ont été estimées et l'ONF dispose de 27 essais : 7 sur *Abies cephalonica*, 10 sur *Abies concolor* et 12 sur *Abies equi-tojani*.

Croissance et critères de vulnérabilité

Sur le dispositif de Sagnassols (comparaison de provenance de *Abies alba*), il existe une forte variabilité spatiale de la croissance due aux variations de fertilités et de compétition. La mortalité des arbres est essentiellement expliquée par la compétition, et l'effet provenance est faible. Les provenances autrichiennes et bulgares semblent plus vulnérables et les provenances polonaises et danoises sont celles qui le sont le moins. Enfin, le taux de survie calculée par provenance est sans surprise positivement corrélé avec les largeurs moyennes des cernes, mais il l'est aussi avec la sensibilité au climat (MS), ce qui est plus surprenant.

Le dispositif des Chauvets présente une mortalité faible, qui est positivement corrélée à l'indice de compétition et négativement à l'altitude d'origine des provenances. Une seule provenance (SJEU) de basse altitude semble vraiment plus vulnérable. Il semble qu'outre la compétition, la sensibilité au froid soit un facteur essentiel. Sur ce dispositif, les indicateurs dendrométriques ne donnent pas plus d'informations que les inventaires.

Le dispositif de comparaison d'espèce au Treps présente une forte mortalité avec un fort effet bloc. Les variations entre espèces sont importantes avec le classement suivant : *Abies numidica* > *Abies concolor* > *Abies pinsapo* > *Abies bornmulleriana* > *Abies cilicica* > *Abies nordmanniana* > *Abies cephalonica*. Ces variations de mortalité ne sont pas reliées aux différences de hauteur ou de circonférence, et elles semblent moins connectées aux différences de compétition que sur les deux autres sites. La forte mortalité semble aussi

corrélée à la forte sensibilité au climat (MS) d'*Abies numidica* et d'*Abies concolor* et à leur faible croissance en 2001 et 2002.

Enfin, la comparaison des trois dispositifs d'*Abies cephalonica* a permis de montrer qu'il existait un fort impact du dispositif sur les valeurs moyennes et le classement des provenances. L'accroissement moyen depuis 1991 des *Abies cephalonica* est beaucoup plus faible à la Livinière par rapport au Treps et à Pelenq. La mortalité est plus faible à Pelenq, là où la croissance depuis 1991 est la plus forte. Par contre, elle est plus forte au Treps qu'à la Livinière, alors que l'accroissement est plus faible à la Livinière. L'étude de dendrochronologie apporte des éléments d'explications intéressants puisque les dynamiques de croissance passée diffèrent fortement. A Pelenq les largeurs moyennes de cernes des *Abies cephalonica* étaient faibles au début et ont augmenté jusqu'en 1996, avant de chuter, alors qu'à la Livinière et au Treps la croissance suit une baisse progressive ininterrompue.

Les recommandations tirées de ces mesures ne peuvent qu'être très générales. *Abies cephalonica*, *Abies bornmuelleriana* et *Abies nordmanniana* semblent bien adaptés aux sites secs du type du Treps (Indice de Martonne mensuel moyen de 13.4 entre juin et août). Néanmoins, la plus grande précocité du débourrement d'*Abies cephalonica* le rend vulnérable dès que les gelées tardives deviennent fréquentes début mai. On peut alors lui préférer *Abies bornmuelleriana* et *Abies nordmanniana*. Pour *Abies alba*, il existe un seuil de sécheresse attendu au-delà duquel il faut mieux l'abandonner. Néanmoins, ce seuil dépend aussi de la sécheresse atmosphérique et de la réserve utile des sols. Un indicateur composite doit pouvoir être construit à partir des résultats de CASTANEA et être appliqué à de larges échelles pour établir des cartographies. Concernant les ressources génétiques intraspécifiques, sur les Chauvets nous avons montré un effet négatif de l'altitude des provenances sur la mortalité. Ce site est caractérisé par des hivers froids (Température moyenne de décembre à février de 1.9°C) et peu de sécheresses (Indice de Martonne mensuel moyen de 29.6 entre juin et août). La mortalité semble être causée en partie par l'existence de fourches dues à des gelées tardives, qui augmente la probabilité de casse des arbres lors d'épisodes de neiges lourdes. Il est donc normal pour ces climats que la recommandation soit de choisir des provenances de haute altitude débourrant plus tardivement. Sur Sagnassols nous avons établi un classement des provenances selon leur mortalité, mais nous n'avons pas clairement conclu sur les causes de la mortalité ni trouvé de cohérence dans le classement obtenu. Nous ne pouvons donc pas en tirer des conclusions claires.

Seule une partie des données a été analysée, beaucoup restent donc à faire. Pour cela, nous avons besoin de mettre en commun toutes les données acquises par les différents organismes.

Potentialités d'adaptation locale du Hêtre

Un défi de l'écologie évolutive est de prévoir les taux d'évolution et les mécanismes d'adaptation des populations dans un contexte où l'environnement varie. Les variations des traits d'histoire de vie entre individus sont façonnées à la fois par leur génotype et par les variations environnementales. Les arbres forestiers présentent des niveaux élevés de

diversité génétique, de grandes tailles de population, et un fort flux de gènes. Par conséquent même si leur temps de génération est long, une évolution génétique rapide n'est pas impossible. D'autre part, il présente aussi un niveau élevé de plasticité des traits d'histoire de vie. Pour estimer les potentialités d'adaptation génétique des arbres, il est donc important de dé-convoluer les effets génétiques et environnementaux. C'est ce que j'ai entrepris en travaillant avec Sylvie Oddou-Muratorio et François Lefèvre.

Pour qu'un trait puisse évoluer génétiquement dans le cadre des changements climatiques, il faut que différentes valeurs de traits soient associées à des valeurs sélectives différentes et que ces traits soient héréditaires. Nous avons expérimentalement travaillé sur ces deux questions et développé un modèle Physio Démo Génétique (PDG) permettant de simuler l'évolution génétique de traits dans des environnements contrastés. Nous avons commencé ce travail avec Sylvie Oddou-Muratorio sur un gradient altitudinal de Hêtre au mont Ventoux. Un travail similaire, non présenté dans ce document, est en cours sur Sapin sur les trois sites étudiés dans le Chapitre 5 et sur le Wapa une essence tropicale (*Eperua falcata* Aubl.).

Valeur sélective de syndromes de traits

Article et présentation en lien avec ce chapitre

Bontemps A, Davi H, Lefèvre F, Oddou-Muratorio S. Evolutionary consequences of functional traits co-variations in a water-stressed population of *Fagus sylvatica*. Soumis à Oikos.

Bontemps A, Lefèvre F, Davi H, Oddou-Muratorio S (2010). Caractérisation du potentiel évolutif en milieu naturel d'une population de hêtre commun. Colloque national d'écologie scientifique « Écologie 2010 » 2-4 septembre Montpellier.

Le rôle des traits fonctionnels dans l'adaptation des individus à leur environnement et en particulier au climat qu'ils expérimentent est un sujet d'étude majeur en écologie. Souvent les traits fonctionnels sont considérés isolément les uns des autres. Or l'adaptation au climat implique l'action de plusieurs traits fonctionnels (voir Chapitre 4) et une approche intégrée permet d'examiner la coordination entre ces différents traits. Les traits fonctionnels foliaires ont tendance à présenter des relations relativement prédictibles et présentent ce qu'on appelle des syndromes de traits. Deux hypothèses principales expliquent la formation de ces syndromes : des contraintes d'ordre structurelles et génétiques, ou bien un échantillonnage de combinaisons génétiques particulières favorisées par la sélection naturelle. Dans le cas où les syndromes de traits sont sous sélection, cela signifie qu'ils peuvent également évoluer. Mais pour l'instant, peu d'études se sont intéressées à la valeur adaptative de ces syndromes et à l'influence mutuelle des traits dans la construction de la valeur sélective.

Afin d'évaluer la valeur adaptative de traits fonctionnels, une approche classiquement utilisée consiste à caractériser le lien entre la valeur des traits fonctionnels foliaires et des traits de performance des individus. Dans la thèse d'Aurore Bontemps, nous nous sommes placés dans le cadre méthodologique de la mesure de la sélection multivariée développée par Lande et Arnold (1983) pour estimer les gradients de sélection s'exerçant sur différents

traits fonctionnels. Afin d'évaluer si des combinaisons de traits étaient sous sélection, nous avons introduit un terme d'interaction entre les traits pris deux à deux afin de tester si l'action d'un trait donné était influencée par la valeur des autres traits.

Sur 170 hêtres d'une population de basse altitude (975m, site N1), nous avons mesuré différents traits fonctionnels foliaires impliqués dans l'adaptation aux contraintes hydriques : la densité du bois (Wdens), la Huber Value (HV), la masse surfacique des feuilles (LMA), la surface foliaire (LMA), la discrimination isotopique du carbone ($\delta^{13}C$) des feuilles utilisée comme indicateur de l'efficacité d'utilisation de l'eau, la quantité d'azote foliaire (N), la teneur en eau des feuilles (LWC) et enfin la phénologie du débourrement (PSS).

Nous avons caractérisé les performances des arbres (proxys de la valeur sélective) à partir de plusieurs indicateurs complémentaires : la croissance radiale moyenne et la production de graines en quantité et qualité.

Nous avons montré que la compétition (Comp20, mesurée sur un rayon de 20m) influençait significativement les variations de certains traits fonctionnels étudiés à savoir la phénologie du débourrement, la masse surfacique foliaire et le contenu en eau des feuilles. La croissance est bien évidemment également fortement affectée par la compétition comme l'indique la corrélation négative observée entre la croissance et le niveau de compétition. Par la suite, l'indice de compétition a été utilisé comme covariable dans les régressions entre proxys de la valeur sélective et traits fonctionnels.

Nous avons identifié la présence de deux principaux syndromes de traits dans la population étudiée (Figure 6.1). Le premier axe oppose des hêtres à débourrement précoce (plus PSS est élevé plus l'arbre débourre précocement) et à fort contenu en eau (stratégie d'évitement à l'échelle foliaire) à des hêtres à forte efficacité d'utilisation en eau et à fort LMA (stratégie de résistance à l'échelle foliaire). Le deuxième axe oppose des hêtres à large surface foliaire (stratégie d'évitement à l'échelle de la branche) à des hêtres à forte Huber Value (stratégie de résistance à l'échelle de la branche). Les traits sont en partie différents de l'approche interspécifique décrite dans le Chapitre 4, à ce stade la comparaison des syndromes en intra et interspécifique est encore difficile. **Par contre, nous retrouvons dans les deux cas des stratégies d'évitement, qui consiste en une exploitation maximale des ressources hors contraintes hydriques (Pin d'Alep en interspécifique, hêtres précoces en intraspécifique) et des stratégies de résistance (Chêne vert, hêtres à fort LMA et à forte Efficacité d'utilisation de l'eau), qui consiste en une meilleure capacité à utiliser les ressources durant la période de stress hydrique.**

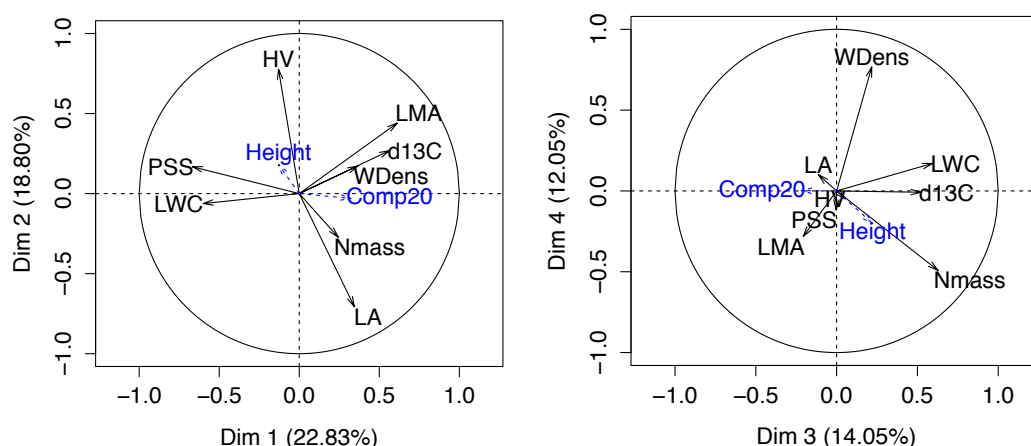


Figure 6.1 : Analyse en composante principale des traits fonctionnels mesurés sur 171 hêtres de basse altitude. Extrait de l'article soumis à Oikos.

Par ailleurs, nous avons mis en évidence des liens complexes entre les traits fonctionnels et les traits de performance. Tous les traits fonctionnels étudiés sont significativement impliqués dans, au moins, une relation avec une des composantes de la performance de l'arbre. D'autre part, chaque composante de la valeur sélective est liée à plusieurs traits. Enfin, nous avons aussi mis en lumière l'existence de gradients stabilisant et de gradients de sélection sur le terme d'interaction entre deux traits. Le nombre élevé de traits fonctionnels directement ou indirectement associés à des traits de performance suggère l'existence d'une forte sélection, ce qui n'est pas surprenant pour une population située en marge de son aire de distribution.

Cependant, les gradients obtenus peuvent aussi résulter de variations environnementales à petite échelle (le sol par exemple), ce qui rend difficile d'établir des liens de causalité entre la variation des traits fonctionnels et celle des traits de performance. Néanmoins, nous avons pu montrer que les corrélations obtenues ont peu de chance de provenir de gradients édaphiques.

Pour conclure, ces résultats démontrent la coexistence de plusieurs stratégies adaptatives au sein d'une même population. Cela confirme la nécessité de mener des études de microévolution afin de mieux comprendre la formation des syndromes de traits dans les populations naturelles.

Héritabilité et potentiel adaptatif des traits fonctionnels

Article et présentation en lien avec ce chapitre

Bontemps A, Lefèvre F, Davi H, Oddou-Muratorio S In situ marker-based assessment of leaf trait evolutionary potential in a marginal European beech population. Accepté avec révision dans Journal of Evolutionary Biology.

Gaüzere J., Klein E.K, Davi, H, Brendel, O, Oddou-Muratorio S. Genetic, maternal and environmental determinants of growth, morphological, physiological and phenological traits in a population of *Fagus sylvatica*. En préparation.

Gaüzere J., Oddou-Muratorio S., Klein E. K., Brendel O., Davi H. Plastic and adaptive response of functional traits to drought and temperature between *F. sylvatica* populations along an elevational gradient. En préparation

L'héritabilité des traits fonctionnels a été estimée dans les thèses de Aurore Bontemps et Julie Gaüzere, toutes les deux encadrées par Sylvie Oddou-Muratorio. Aurore Bontemps a estimé l'héritabilité sur les arbres adultes de trois populations (N1 : 975m, N2 : 1170m, N3 : 1345m) à partir de données moléculaires permettant d'inférer les relations de parentés entre arbres. Julie Gaüzere a estimé les héritabilités sur des semis provenant de mères des trois mêmes populations, dans un jardin commun mis en place à la pépinière des Mills à Aix en Provence. Je ne rentre pas ici dans le détail des deux méthodes. Les principaux résultats sont présentés dans le Tableau 6.1.

À part le LMA sur arbres adultes, tous les traits présentent une héritabilité significative. Les estimations diffèrent entre les deux méthodes. Ces différences peuvent être causées par la différence intrinsèque entre les deux méthodes ou du fait qu'il existe des différences d'héritabilité selon qu'elles sont estimées sur adultes *in situ* ou sur semis en jardin commun. Mais on s'attendrait alors à des valeurs en moyenne plus fortes sur jardin commun, or nous trouvons le contraire. Par ailleurs, les valeurs obtenues pour les traits foliaires (azote, $\delta^{13}\text{C}$, masse et surface des feuilles) sont plus fortes que celles obtenues dans la méta-analyse réalisée par Alberto et coll. (2013).

Tableau 6.1 : Comparaison de l'héritabilité de différents traits fonctionnels ou traits de performance (part de la variance génétique additive sur la variance totale) estimée selon deux méthodes sur le Hêtre au Ventoux et données issues d'une méta-analyse sur les arbres (Alberto et coll., 2013)

	Bontemps	Gaüzere	Alberto
Type de dispositif	In situ	Jardin commun	Jardin commun
Type de matériel	Adultes	Semis	
Débourrement	0.65	0.14	0.25
Date de Senescence		0.20	0.11
$\delta^{13}\text{C}$	0.28	0.26	0.08
Azote	0.40	0.30	0.04
Masse Surfaccique	-0.09	0.26	0.02
Surface des feuilles	0.38	0.21	
Masse des feuilles	0.26	0.26	
Biomasse du plant		0.14	
δ Hauteur		0.35	0.32
δ Diamètre		0.16	0.28

Auparavant, nous avons montré dans le Chapitre 3 que les hêtres débourraient plus tôt à basse altitude. Julie Gaüzere a aussi montré que les hêtres du bas du gradient développent des feuilles moins larges avec un LMA plus fort et présentent une chute des feuilles plus tardive. Enfin, la teneur en azote est plus faible pour les hêtres de la population intermédiaire et aucun effet significatif de l'altitude n'a été trouvé pour le $\delta^{13}\text{C}$. En jardin commun, elle a aussi montré que les semis provenant de hêtres issus du haut du gradient débourraient plus tôt que ceux du bas du gradient. Ce résultat corrobore les résultats obtenus par nos collègues de BIOGECO sur un gradient beaucoup plus long dans les Pyrénées (Vitasse et coll., 2009) et des tendances observées à plus grande échelle (Von Wuehlisch et coll., 2012).

La modélisation du processus évolutif sous l'effet de contraintes environnementales

Article et présentation en lien avec ce chapitre

Oddou-Muratorio, S., Davi, H., (2014). Simulating local adaptation to climate of forest trees with a Physio-Demo-Genetics model. *Evol Appl* 7, 453–467. doi:10.1111/eva.12143

Oddou-Muratorio S, Davi H (2011). Mechanisms of local adaptations to climatic gradients: lessons from a Physio-Demo-Genetics Model. Oral communication at the 12th EEf congress, 25-29 September 2011, Avila, Spain.

Ce travail a été mené en étroite collaboration avec Sylvie Oddou-Muratorio et avec le soutien de François de Coligny informaticien responsable de la plateforme CAPSIS.

Une nouvelle approche pour modéliser l'évolution des populations

La modélisation de la réponse des espèces et des écosystèmes aux changements de leur environnement est un outil majeur pour la prise de décision à l'échelle de la société. Comprendre les mécanismes qui structurent la réponse des populations végétales ou animales à leur environnement requiert l'interaction entre différentes disciplines (physique de l'environnement, écophysiologie, dynamique et génétique des populations) à différentes échelles (cellules, organes, individu, écosystème). Au cours des dernières décennies, l'avancée des connaissances au sein de chacune des disciplines a permis d'accomplir des progrès majeurs en termes de formalisation et de modélisation des mécanismes de réponse au climat. Néanmoins, seule une approche transdisciplinaire sur des objets d'étude communs permettra de répondre aux questions sociétales concernant les potentialités d'adaptation des populations aux changements globaux.

Actuellement, trop souvent, les modèles forestiers de fonctionnement ou de dynamique à l'échelle globale ignorent la dynamique microévolutive des populations locales et le rôle de la diversité intraspécifique dans leur réponse (excepté Kramer et coll., 2008). Or l'évolution locale de la composition écotypique des populations par migration, adaptation ou plasticité peut directement affecter le fonctionnement des écosystèmes et doit donc être intégrée dans sa modélisation. Symétriquement, les modèles d'évolution s'intéressant à l'adaptation

en environnement changeant prennent généralement en compte l'effet de l'environnement sur la valeur adaptative des populations via des modèles statistiques simplificateurs. Or, intégrer les avancées de l'écologie fonctionnelle permettrait une meilleure quantification des filtres abiotiques. Si le cloisonnement des disciplines a pour l'instant freiné ces possibles interactions, le développement de modèles communs ou le travail sur des objets partagés, ouvre de nouvelles perspectives.

Notre objectif était de caractériser aussi précisément que possible les mécanismes impliqués dans l'adaptation et que nous avons mentionnés tout au long de ce mémoire : migration dans le Chapitre 3, plasticité dans le Chapitre 4 et évolution génétique dans le Chapitre 6. Au sein de la plateforme de modélisation CAPSIS, nous avons donc développé un modèle couplant (i) un modèle simulant la réponse des arbres aux contraintes environnementales basée sur la physique des relations sol-plante-atmosphère et la physiologie des plantes (CASTANEA), (ii) un modèle de dynamique prenant en compte les mécanismes de dispersion et de recrutement (iii) un modèle de génétique pour estimer l'évolution génétique des traits adaptatifs au sein des populations (Figure 6.2). Ce modèle est générique au sens où il peut être utilisé pour différentes espèces d'arbres, dans différentes conditions et pour différents traits phénotypiques.

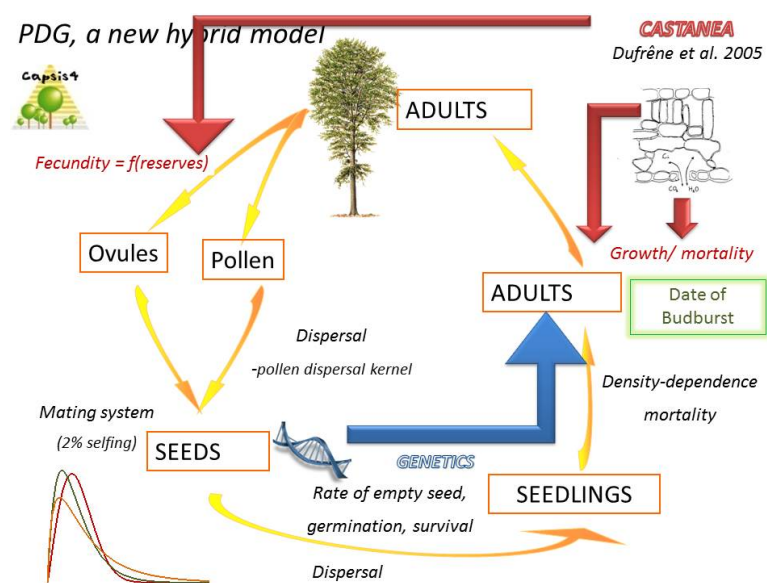


Figure 6.2: Présentation du modèle PDG

L'enjeu scientifique fondamental que nous poursuivons est de dépasser la vision classique de l'adaptation, où la relation {génotype – phénotype – valeur sélective} est fixée *a priori* et ne peut pas évoluer. Les modèles reposant sur cette hypothèse permettent de bonnes prédictions de scénarios évolutifs tant que l'environnement (dont sa composante démographique) reste stable. Quand celui-ci varie (changement climatique, démographie d'expansion ou de régression), alors il faut prendre en compte de façon dynamique des relations changeantes entre génotypes, phénotypes et la valeur sélective. En effet, selon les environnements, ce ne sont pas forcément les mêmes génotypes qui conduisent à un phénotype donné et, de même, un phénotype donné n'a pas la même valeur sélective dans tous les environnements.

Dans l'approche développée ici la relation {phénotype – valeur sélective} est une sortie d'un modèle biophysique couplée au modèle démographique. De cette façon, cette relation {phénotype – valeur sélective} peut intégrer l'effet des facteurs environnementaux externes (climat, contraintes édaphiques, interactions biotiques), mais aussi internes (démographie) sur la mortalité et la reproduction de chaque individu. Ainsi modélisée, la relation {phénotype – valeur sélective} est dynamique et prend potentiellement des formes complexes.

Application du modèle PDG à l'adaptation locale du débourrement du Hêtre

Nous avons utilisé ce modèle pour étudier l'interaction entre les différents mécanismes impliqués dans l'adaptation de la date de débourrement d'une population de hêtres le long d'un gradient altitudinal. Nous avons vu précédemment que le débourrement du Hêtre présente ce que l'on appelle un contre gradient : *in situ*, les hêtres débourrent plus tôt à basse altitude, alors qu'en jardin commun les hêtres descendants de mères provenant de basse altitude débourrent plus tard.

Nous avons donc simulé un gradient altitudinal entre 900 et 1600m avec initialement cinq populations situées aux cinq altitudes étudiées dans Cailleret et Davi (2011) et dont trois d'entre elles (N1, N3, N5) correspondent aux populations étudiées dans les thèses de A. Bontemps et J. Gaüzere. Le gradient climatique a par ailleurs été mesuré depuis 2007, afin d'établir des relations entre l'altitude et le climat (température, précipitations et l'humidité relative).

Pour réaliser le couplage, j'ai entièrement recodé le modèle CASTANEA développé en FORTAN, en JAVA sous la plateforme CAPSIS. CASTANEA est un modèle de type arbre-moyen représentant une parcelle moyenne. J'ai donc modifié le modèle de manière à estimer la croissance, le bilan hydrique et le bilan de carbone pour chacun des arbres de la scène étudiée. L'hypothèse forte est que l'on travaille dans un peuplement monospécifique équienne et pour l'instant nous ne prenons pas en compte la compétition entre adultes, ni pour la lumière ni pour l'eau. La mortalité et la reproduction des adultes sont simulées à partir de leur teneur en réserves (NSC).

Le modèle a ensuite été couplé à un modèle de dispersion des graines et de dissémination du pollen développé par Sylvie Oddou-Muratorio et Étienne Klein et à un modèle de génétique implémenté par Christian Pichot au sein de la plateforme CAPSIS (library Genetics).

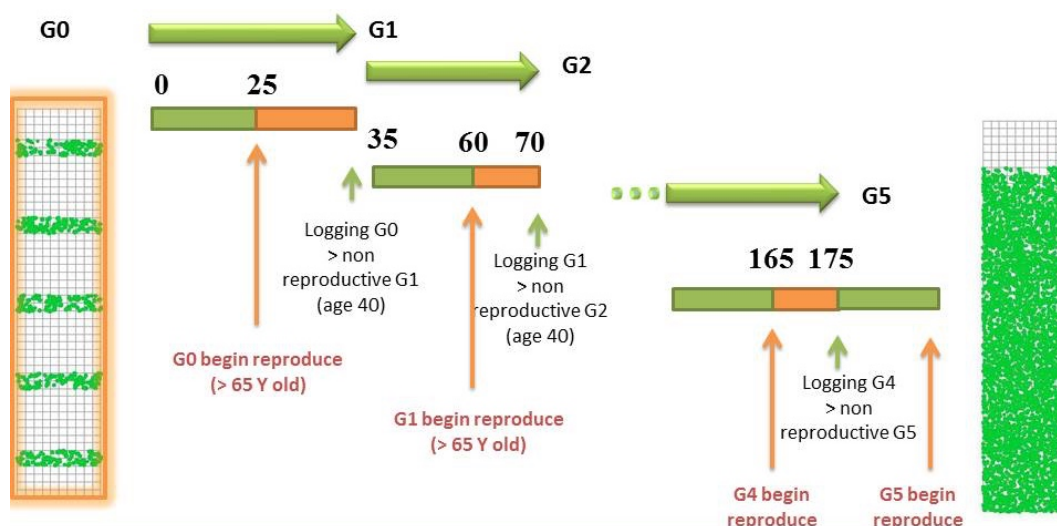


Figure 6.3 : Présentation des simulations entre la première génération (G0) et la cinquième génération (G5).

Le plan de simulation est le suivant : nous simulons 25 ans de croissance sans reproduction, puis 10 ans de croissance et de reproduction pour la première génération, une coupe à blanc, l'autoéclaircie de la régénération, puis 25 ans de croissance sans reproduction, suivie de 10 ans de croissance et de reproduction pour la seconde génération (Figure 6.3) ...

Grâce à ces simulations, nous avons montré que (i) la sélection pouvait conduire à une différenciation génétique entre les populations en moins de cinq générations (ii) la mortalité est plus déterminante que la reproduction dans la genèse de différences adaptatives par le processus de sélection naturelle (iii) l'impact de l'évolution génétique sur la variabilité phénotypique est quantitativement plus faible que celui de la plasticité phénotypique (iv) l'évolution génétique a des effets démographiques non négligeables (v) les patrons obtenus en termes d'optimum pour la date de débourrement sont non linéaires sur le gradient altitudinal.

Perspectives

Je compte développer une version du modèle avec une compétition explicite entre individus et la possibilité de simuler des peuplements mélangés et la croissance de la régénération. Par ailleurs, si nous avons beaucoup travaillé sur la modélisation de la croissance (Davi et coll., 2009) et de la mortalité (Chapitre 5), il reste encore beaucoup de travail pour simuler l'allocation du carbone à la reproduction et sa phénologie. Suite au travail de synthèse sur la reproduction du sapin (Chapitre 2), nous allons améliorer la représentation de la reproduction dans CASTANEA (voir aussi le Chapitre 8).

Nous voulons ensuite utiliser ce modèle pour répondre à une série de questions évolutives étudiées pour l'instant de façon théorique : (1) les variations environnementales à fine échelle (ex. profondeur du sol) ont-elles un impact sur l'évolution génétique, par exemple dans le cas de traits adaptatifs liés à la réponse au stress hydrique ? (2) Est-ce que les interactions entre plusieurs traits adaptatifs (ex. débourrement et efficacité d'utilisation de l'eau) affectent la réponse adaptative des populations, et si oui, est-ce que ces interactions

freinent ou accélèrent la réponse adaptative ? Nous souhaitons aussi faire des simulations sur le futur à partir des nouveaux scénarios climatiques produits par les climatologues.

Par ailleurs, ce modèle initialement appliqué au Hêtre est en cours de développement pour le Sapin (*Abies alba* Mill) et le Wapa espèce tropicale (*Eperua falcata* Aubl.). En retour, cet outil de modélisation permettra d'affiner les projections quant à la séquestration de carbone ou la productivité des forêts à l'avenir. Enfin, la prise en compte des capacités adaptatives permettra aussi de faire des projections sur des peuplements réels pour définir dans quels cas et quand il faudra changer d'essences cibles pour la gestion.

Chapitre 7 : Réflexions philosophiques sur la modélisation



Article, rapport et présentations en lien avec ce chapitre

Davi H (2012). Peut-on dépasser le pluralisme en écologie par la modélisation (2012) ? Mémoire de Master 2 de Philosophie & Epistemologie, Aix Marseille Université, Aix, France, 2011-2012.

Davi H, Ruphy, S., Crocco, G., (2013). Models and theories in Ecology: revisiting Levins insights using the Gödel's notion of concept. Article en préparation.

Davi H, Ruphy, S., Crocco, G., (2013). Faits, modèles et théories en écologie : de Levins à Gödel. Atelier "Science et philosophie : regards croisés sur les simulations numériques". Université Joseph Fourier. Grenoble.

Davi H, Ruphy, S., Crocco, G., (2014). Faits, modèles et théories en écologie : Revisiter les intuitions de Levins à partir de la philosophie de Gödel. Chaire Modélisation Mathématique et Biodiversité Ecole Polytechnique, Muséum national d'Histoire naturelle.

Davi H, Ruphy, S., Crocco, G., (2014). Models and theories in Ecology: revisiting Levins insights using the Gödel's notion of concept. Conférence invitée au séminaire des doctorants en Ecologie et Evolution de Montpellier.

Cette partie reprend mon travail de Master 2, que j'ai effectué à l'université Aix-Marseille Université sous la direction de Stéphanie Ruphy et Gabriella Crocco.

Le développement de modèles physio-démo-génétiques très complexes pose deux questions :

1. Est-ce que ces modèles sont de nature à réunifier le champ de l'écologie ?
2. Est-ce que cette approche que Levins qualifiait déjà en 1966 de « Brute force approach » est-elle une impasse ?

L'objectif que j'ai poursuivi en développant le modèle PDG était de synthétiser au sein d'un même modèle les connaissances issues de plusieurs champs de l'écologie (biologie des populations, génétique quantitative et écologie fonctionnelle) pour pouvoir répondre aux enjeux posés par la gestion des écosystèmes forestiers dans un contexte de changement climatique. Le modèle est donc l'un des moyens de réunifier les différents champs de l'écologie, qui ont depuis une cinquantaine d'années évolué parfois de manière parallèle. La nécessité d'une nouvelle synthèse entre écologie et évolution est sans cesse rediscutée dans la littérature (ex McGill et coll., 2006; Holt, 2009), mais la place de la modélisation dans cette synthèse est rarement mise en avant. C'est ce premier point que j'ai voulu explorer en le replaçant dans le débat plus large entre monisme et pluralisme.

Le second objectif de PDG est d'être à terme un outil d'aide à la décision et de pouvoir s'appliquer à des cas concrets. Pour cela, le modèle doit représenter de façon assez détaillée les situations étudiées. Il y gagne en réalisme et en précision, mais il y perd probablement en généralité. Par conséquent, est-ce qu'il peut servir d'outil théorique pour développer de la recherche plus fondamentale ? La question mérite d'être posée. Levins en 1966 se la posait déjà et il avait fortement critiqué la « Brute force approach » qui vise à construire des modèles surparamétrés couplant écologie et évolution. Pour répondre à sa critique et mieux cerner les limites de notre approche, il est nécessaire de mieux comprendre la nature des modèles, c'est le second ensemble de questions sur lequel j'ai travaillé.

La modélisation comme moyen d'unification des connaissances ?

Le monde se donne à voir au scientifique comme à tout être humain par une succession de faits. Chaque fait correspond à un phénomène observé à un moment donné et à un endroit précis. Le fait est en soi un processus ponctuel unique qui est donc déterminé spatialement et temporellement. Mais pour agir sur le monde, l'homme a eu besoin de mettre en lumière certaines régularités sous ces enchaînements de faits. Organiser ces régularités c'est subsumer⁷ les faits sous l'unité de certaines formes.

Chaque fait est à la fois semblable à un autre sous un certain point de vue et dissemblable sous un autre point de vue. La science a été une entreprise collective efficace de dévoilement des régularités dans le monde, qui ont ainsi été subsumées sous des principes unifiants de plus en plus englobants, c'est à dire rendant compte d'une classe de plus en plus étendue de faits. Mais ce travail d'unification de notre compréhension du monde soulève plusieurs problèmes philosophiques :

⁷ Dans la philosophie scolastique, rapporter, référer un individu à une espèce ; rapporter, référer une espèce à un genre. Chez Kant, appliquer un concept ou une catégorie générale de l'entendement à une intuition sensible particulière, de manière qu'il y ait connaissance ou jugement.

- La première série de questions a trait à la capacité de ces unifications à rendre effectivement compte des faits. D'abord, toute unification d'une pluralité de faits sous une loi unique entraîne une négation d'une partie de la pluralité qui s'exprime dans les faits. Lorsqu'un écologue réalise un modèle linéaire qui vise à expliquer les variations d'une variable Y par une combinaison linéaire des variations de facteurs Xi, cette part oubliée de la pluralité se loge dans ce que l'on appelle les résidus. Il existe donc un équilibre entre unité et proximité avec la réalité. Plus l'unification est large, plus on s'éloigne des faits particuliers. C'est ce qui peut faire dire à Nancy Cartwright (Cartwright, 1983), que les lois physiques mentent, car à proprement parler elles n'énoncent pas des faits. C'est ce qui se cache derrière l'usage du *ceteris paribus* (toute chose étant égale par ailleurs).
- La seconde série de problèmes concerne l'ontologie des formes ainsi constituées par le processus d'abstraction qui conduit à unifier une série de faits ou entités sous une même forme. Le processus d'abstraction produit des nouvelles formes dont la nature ontologique⁸ semble indéterminée, pire elle dissout l'ontologie des objets dont on pensait être assuré de l'existence. En effet, un arbre devant moi n'est plus seulement un arbre, il est une portion de la ressemblance avec les autres arbres du même type (les arbres de l'espèce Hêtre ou les arbres de telle cohorte d'âges). L'étude fine de chaque individu suivant un certain réductionnisme finit de désarticuler son être. Un arbre est ce juste un tronc, des racines, des branches et du feuillage ou est-ce son génome ? Cette désarticulation de l'être n'est pas le propre d'une vision réductionniste, en effet une approche holiste aboutit à la même chose, car ajouter les propres graines produites par l'arbre ou le cortège de parasites, de bactéries ou les mycorhizes qui lui sont associés, ne simplifie pas la délimitation de son individualité.
- La troisième série de problèmes a trait à la pluralité qui se réintroduit lors de l'unification de faits. En effet, toute unification est avant tout un processus d'idéalisation et d'abstraction qui délimite un système à l'intérieur duquel on étudie les ressemblances et les dissemblances entre faits ou entre entités pour établir des lois. Or ce processus d'abstraction est profondément producteur de pluralités, car on regarde un fait selon une intention qui dépend de l'objectif suivi.

Pour toutes ces raisons, le débat entre deux camps, les tenants du monisme (ceux qui défendent l'unification) d'une part et ceux du pluralisme (ceux qui défendent l'irréductibilité de la pluralité) d'autre part, demeure très vivace. Nous avons étudié comment ces débats s'articulaient en Écologie. L'écologie en tant que discipline scientifique présente un certain nombre de caractéristiques qui font que le débat entre **pluralisme** et **monisme** d'une part et la tension entre **observations empiriques** et **modélisation théorique** d'autre part, sont centraux. Tout d'abord, ce débat est quasi originel en Écologie. Le terme d'écologie a été fondé par un disciple de Darwin, Ernst Haeckel. Celui-ci a écrit en 1899 un ouvrage intitulé « *Les énigmes de l'univers* » dont le sous-titre s'intitule « *études de philosophie moniste* ». Il y explique qu'il faut développer une philosophie moniste pour l'écologie afin d'unifier les observations fragmentaires réalisées par les différents savants concernant la nature.

⁸ Ontologie : étude de l'être

L'écologie naît donc de la volonté d'un dépassement de l'histoire naturelle qui collectionnait les faits sur le monde vivant et inventoriait la diversité des organismes dont il est composé. Le débat entre pluralisme et monisme ne cessera de resurgir par la suite. La question de la possibilité de subsumer la diversité des communautés végétales selon une classification orientée suivant des successions végétales alimente la controverse entre Frederic Clements et Henry Gleason dans la première moitié du XIXe siècle. Dans les années 80, un article (Mcintosh, 1987) réalise une synthèse du débat entre théoriciens et observateurs qui eut lieu durant toute la décennie précédente et se prononce pour le pluralisme. Ce débat se poursuit avec Mitchell et Dietrich (2006) qui proposent une voie médiane. Selon eux, comprendre les systèmes biologiques requiert de l'intégration, car chaque phénomène dépend d'une pluralité de causes agissant à une grande diversité d'échelle d'intégration, mais l'intégration ne nécessite pas une unification des lois.

Cette tension entre monisme et pluralisme se renforce aujourd'hui du fait de la volonté d'aboutir à une écologie de plus en plus prédictive. L'application des sciences du vivant pour répondre à des besoins sociétaux est ancienne, c'est le rôle des sciences appliquées telles que l'agronomie ou la foresterie. Mais l'objectif actuel est de penser la gestion des agroécosystèmes de façon intégrée en tenant ainsi compte des avancées de l'écologie scientifique. Cela doit permettre l'avènement de plans de gestion adaptatifs pour le futur. Or, pour proposer de telles solutions, il est nécessaire de relier des causes multiples (sociologiques, économiques et biologiques) qui produisent des effets concrets particuliers : l'extinction d'une espèce, un feu, le dépérissement d'une forêt. De plus, les lois de couverture empiriques développées par les sciences appliquées semblent inopérantes du fait du changement global qui conduit à des modifications à une vitesse sans précédent de la composition chimique de l'atmosphère et du climat. En effet, ces lois ne sont valables que dans les gammes de valeurs pour lesquelles elles ont été validées. Il est donc nécessaire d'intégrer des connaissances plus fondamentales sur le fonctionnement des systèmes provenant de plusieurs disciplines. Par conséquent, il y a un besoin d'unification ou d'intégration des connaissances pour pouvoir ensuite modéliser et prédire l'évolution des systèmes. Cette intégration passe explicitement par la modélisation numérique.

La modélisation apparaît donc aujourd'hui en écologie comme un moyen de dépasser la pluralité verticale (du gène à l'écosystème) et la pluralité horizontale (pluralité des phénomènes et des différentes approches). Cependant, l'usage des mathématiques et de la modélisation a toujours été à la fois important et controversé en écologie. Darwin reconnaît sa dette envers Malthus, qui a montré que l'explosion démographique de populations était soumise à une progression géométrique. La synthèse néodarwinienne, qui prédit l'évolution des fréquences alléliques dans les populations suivant quatre forces évolutives (dérive, mutation, migration, sélection), est par ailleurs hautement mathématisée. Depuis la génétique des populations a entretenu des liens étroits avec la théorie des probabilités et avec l'émergence des statistiques. Les modèles ont donc toujours été de puissants facteurs d'unification en écologie pour trois raisons principales : ils sont des outils d'unification du langage ; ils synthétisent un corpus théorique et le traduisent en langage mathématique et logique ; ils permettent la connexion logique de lois provenant de disciplines très lointaines.

Mais ce rôle unificateur de la modélisation peut paraître paradoxal. Dans d'autres disciplines, le modèle est avant tout source de pluralité. En physique quantique, différents

modèles permettent d'expliquer les phénomènes et sont pourtant incompatibles théoriquement. Selon Margaret Morrison (Morrison, 2011), il n'existe par exemple pas de fonction de transition unique (identity map) entre le monde des phénomènes à une échelle supérieure (ex. le gaz) et le monde des relations théoriques de l'échelle inférieure (ex. les molécules). En fonction du domaine d'application, il existe donc une pluralité de modèles potentiellement incompatibles entre eux. Cette caractéristique des modèles, producteurs de pluralité, se retrouve dans les modèles utilisés en écologie. **Un modèle passe toujours par la délimitation d'un système et son idéalisation.** Ce processus d'abstraction et d'idéalisation est le propre de la démarche conceptuelle de modélisation. Cette idéalisation du système porte en elle le point de vue intentionnel du modélisateur dans la structure du modèle, qui dépend de la question qui a gouverné à l'élaboration du modèle. De plus, il existe différents modes d'inférence et par conséquent, différentes façons de concevoir le rôle de la modélisation.

En écologie, les modèles sont donc aussi source d'une pluralité que nous pouvons organiser en deux sous-ensembles : une pluralité que je qualifierais d'objectale qui est due aux différents objets et questions pour lesquelles ces modèles ont été conçus et une pluralité méthodologique. Cette pluralité méthodologique peut elle-même être divisée en trois types de modèles : statistiques, théoriques, simulateurs. Pour comprendre en quoi les modèles permettent ou non de jouer un rôle unificateur, il m'a donc fallu me pencher sur le rôle des différents types de modèles, ce qui permet de répondre aussi au second ensemble de questions concernant la nature des modèles et leur rôle.

La pluralité des modèles en écologie

On peut distinguer trois types de modèles.

1. Les modèles **statistiques** ou « **empiriques** », permettent d'établir à partir d'observations ou d'expérimentations des liens entre différentes variables observées. On peut dire que le mode d'inférence sous-jacent à ces modèles est plutôt de type inductif.
2. Les modèles **théoriques** partent d'une analyse théorique du fonctionnement d'un système ultra simplifié (exemple proie-prédateur), pour en réaliser une analyse exhaustive du comportement dans tout l'espace logique. Ils sont donc plus proches d'un mode d'inférence de type hypothético-déductif.
3. Les modèles de **simulation** sont plus récents et leur développement a été permis par l'explosion des possibilités du calcul numérique. Ces modèles visent à simuler l'évolution « réelle » de systèmes complexes. Ils connectent l'ensemble des lois connues sur l'évolution d'un système, ils sont paramétrés et validés pour des situations précises en utilisant un très grand nombre de variables mesurées. Ces modèles sont un peu des médiateurs entre les observations et la théorie. Ils peuvent aussi être utilisés pour déterminer quels sont les mécanismes impliqués dans un phénomène. Pour cela, on teste différentes paramétrisations ou structures de modèle afin de trouver lesquelles améliorent l'adéquation des simulations aux observations. Cet usage de ces modèles donne lieu plutôt à des inférences du type de l'IME (inférence à la meilleure explication).

Dans un article daté de 1966, Levins (Levins, 1966) établit déjà une typologie des modèles en écologie. Il part du constat que le rapprochement entre écologie et génétique rend nécessaire le couplage de modèles de différents types. Mais selon lui, l'approche modélisatrice qu'il nomme « brute force approach » et vise à décrire toute la complexité des interactions entre les individus et leur environnement conduit à une impasse, car : (a) elle exige trop de paramètres à mesurer ; (b) elle aboutit à des équations insolubles analytiquement ; (c) les résultats sont inexploitablement intuitivement. Il est nécessaire de simplifier les modèles selon le triangle suivant :

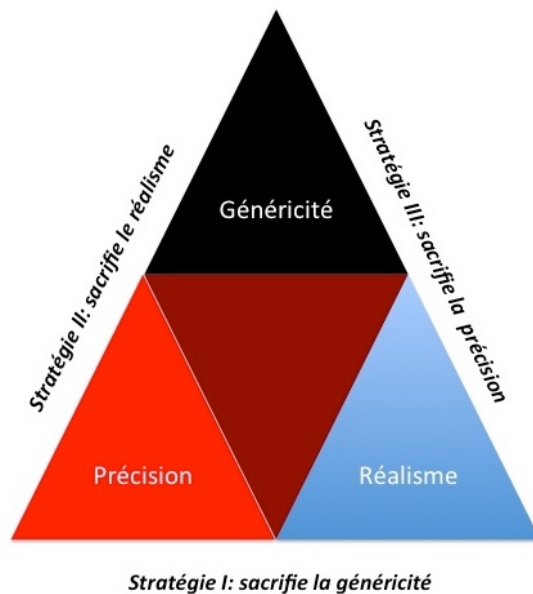


Figure 7.1 : Triangle des approches de modélisations en écologie (Levins 1966)

Les trois stratégies qu'il en déduit ne visent pas à un compromis global qu'il semble exclure, mais à faire le « sacrifice » de l'une des caractéristiques de la simplification pour mieux sauver les deux autres. Par exemple, on peut sacrifier la généricité, tout en conservant la précision et le réalisme. On peut sacrifier le réalisme tout en sauvant la généricité et la précision. Enfin, il est possible de sacrifier la précision en conservant le réalisme et la généricité.

Il est facile de placer les trois types de modèles que j'ai décrits précédemment sur les sommets de ce triangle : la précision est le point fort des modèles empiriques, la généricité le propre des modèles théoriques et le réalisme la caractéristique des modèles de simulations basés sur une représentation des processus. Les caractéristiques des différents types de modèles sont synthétisées dans le tableau 7.1.

Tableau 7.1 : Synthèse des différents modèles en écologie

	Empirique	Théorique	Simulation
Mode d'inférence	Inductif	Hypothético-Déductif	Inductif, Hypothético-déductif IME
Force	Précision	Généricité	Réalisme

L'approche de Levins a beaucoup été utilisée, mais aussi critiquée. Par exemple, Orzack et Sober (1993) soutiennent que Levins donne des définitions, qui ne sont pas assez précises. Ils proposent ainsi les définitions analytiques suivantes :

"If a model applies to most real systems in the world than another, it says more generic"

"If a model takes more independent variables known to affect another, it says more realistic"

"If a model generates more accurate predictions than another, then it is said more accurate"

En utilisant ces définitions, ils montrent que pour un même modèle, on peut à la fois augmenter sa généralité, sa précision et son réalisme. Ils expliquent aussi que Levins ne tient pas suffisamment compte du problème de l'instanciation des variables. En effet, un modèle est générique tant que les variables qu'il comprend ne sont pas instanciées sur une situation donnée. Par exemple, le modèle proie-prédateur de Lotka et Volterra peut être un modèle théorique, un modèle de simulation ou un modèle empirique en fonction de l'instanciation de X et Y. Ils concluent donc qu'il n'existe pas de nécessité à un sacrifice entre les trois propriétés des modèles. La réponse de Levins (Levins, 1993) est intéressante, car il explique que l'analyse formelle de Orzack & Sober rompt le lien entre le monde réel et le processus scientifique qui étudie le monde. Selon lui, l'analyse de Orzack & Sober fige des catégories et oublie de replacer le débat à partir d'une question bien concrète : est-ce que « la brute force approach » est une solution pour répondre aux enjeux en écologie et évolution ?

Néanmoins, selon moi, Orzack et Sober touchent juste quant à la question de l'instanciation des variables. Pour comprendre le rôle des modèles, les différences entre les différents types de modèles et les limites de leur utilisation, il est nécessaire de mieux comprendre qu'elle est la nature de la référence des entités théoriques impliquées dans la modélisation. Ainsi, cela nous pousse un peu plus loin vers la logique formelle du début du siècle.

De quoi nos entités théoriques sont-elles le nom ?

La plupart des modèles peuvent être traduits en une succession de phrases mathématiques et logiques : Si <énoncé A est vrai> alors $\langle Y_i = aX_i + b + \epsilon \rangle$

Le problème de la référence est de savoir ce que dénotent les différents éléments de cette phrase. La dénotation de $\langle Y_i \rangle$ équivaut à traiter le problème de la dénotation d'un mot (e.g la date de débourrement de l'arbre i). La dénotation de $\langle Y_i = aX_i + b + \epsilon \rangle$ revient à traiter le problème de la dénotation d'un énoncé c'est-à-dire l'application d'un prédicat à un objet (ex. la date de débourrement est proportionnelle au diamètre). La dénotation de $\langle f = (ax+b) \rangle$ correspond au problème de la dénotation du prédicat (e.g être proportionnel au diamètre).

Il faut donc distinguer selon Frege, le sens (Sinn) d'un élément du langage de sa signification (Bedeutung). **Le sens est la définition scientifique des termes, la signification ou dénotation est l'objet réel qui est pointé dans le discours.** Quand les scientifiques d'aujourd'hui utilisent un concept, ils sont en général d'accord sur le sens du mot qui est donné par sa définition et le problème réside non pas dans le sens du concept, mais dans ce sur quoi il dénote (Frege, 1892).

Une partie des problèmes de dénotation des entités théoriques équivaut au problème largement débattu de **la dénotation des entités du langage**. Commençons par le cas en apparence le plus simple : le nom propre, Yi ou Xi. Pour Frege, le nom propre a pour sens le mode de donation de l'objet et pour Bedeutung l'objet lui-même.

Pour Frege, **la dénotation du prédicat, pour nous celle de la fonction**, est le concept lui-même. Mais pour Frege, la dénotation des concepts pose problème, car les fonctions propositionnelles sont insaturées (Frege 1891).

« Mon propos est de montrer que l'argument n'appartient pas à la fonction, mais que fonction et argument pris ensemble constituent un tout complet. De la fonction prise séparément on dira qu'elle est incomplète, ayant besoin d'une autre chose, ou encore insaturée. C'est par là que les fonctions se distinguent radicalement des nombres ». p84

Par conséquent, il n'existe pas pour Frege d'objet réel dénoté par la fonction $\langle f(x) \rangle$. Mais comme toute fonction met en relation des entités diverses, je pense que l'on peut intuitivement dire que la dénotation de la fonction est l'existence de relations entre entités.

Enfin pour Frege, la dénotation de l'énoncé (pour nous $\langle Y_i = aX_i + b + e_i \rangle$) est la valeur de vérité de cet énoncé. Russell propose une solution alternative : les dénotations des énoncés vrais sont les faits. Dans ce cas-là, la dénotation des énoncés vrais correspond bien à une réalité dans le monde. Par contre, les énoncés faux ne correspondent alors à rien. Pourtant ils ont un rôle dans la démarche hypothético-déductive, comment expliquer cela ? Pour Gödel, l'énoncé est l'application de la fonction propositionnelle $f \langle f(x) = ax + b \rangle$ à l'objet individuel (Xi). Il nomme la fonction d'application « ε ». Pour ce dernier, la dénotation de la fonction propositionnelle correspond **aux faits possibles**.

Au cours de mon travail, j'ai acquis la conviction que l'on peut mieux comprendre la nature des modèles en partant de la nature de l'espace logique qui découle de la conception de Gödel sur la référence des entités théoriques.

Quelle est la nature de l'espace logique dans lequel nous jouons ?

D'abord, il me semble qu'il faille mettre de côté l'idée que l'espace idéal est une simple image homothétique du monde réel. Je rejoins en cela l'idée de Morrison (Morrison, 2011), mais l'échec du programme réductionniste de Carnap (1928) me semble en donner une autre preuve. Pour Carnap, les conditions de vérités d'une proposition théorique sont formulables dans le langage observationnel et il tente d'élaborer une méthode pour définir tout terme théorique à partir de termes observationnels. Mais son projet échoue du fait de l'existence des termes dispositionnels comme « *être soluble = est dit d'un corps qui se dissout quand il est mis dans l'eau* ». Cet échec nous indique une caractéristique essentielle de l'espace logique, c'est sa **dimension intentionnelle**. En effet, un terme dispositionnel présuppose l'existence d'un agent intentionnel qui par exemple met le corps dans l'eau pour en évaluer sa solubilité. On retrouve cette caractéristique dans toute approche de modélisation : **le modèle est déterminé par la question qui a prévalu à sa construction**. Le second point qui caractérise selon moi l'espace logique est l'existence **de faits possibles et**

nécessaires. L'espace logique est composé de symboles reliés entre eux pour signifier l'ensemble des faits possibles.

L'espace logique n'est donc pas une image du monde, c'est un instrument permettant de se déplacer dans l'espace des possibles logiques pour comprendre la structure du monde.

Le point de contact entre le monde et cet espace logique réside dans la confrontation aux faits réels. Pour le dire autrement, on applique un prédicat à un sujet et on regarde dans les faits si l'énoncé produit est vrai. En modélisation, on applique une relation théorique à un cas concret et on confronte le résultat aux observations. La science peut être vue comme un développement itératif, dans lequel on supprime certains faits possibles que l'on a invalidés par l'observation. Les faits réels sont ainsi déduits des faits possibles. L'autre point important est donc le caractère intentionnel des choix dans l'espace logique des faits possibles. Selon un point de vue, on détaille par l'analyse l'ensemble des faits possibles. Parfois pour mieux confronter cet espace logique au monde, on déforme le monde en créant une expérience qui permet d'éliminer certaines interactions pour mieux tester des interactions majeures attendues dans l'analyse du monde logique des faits possibles. Mais ce qui est important, c'est que l'espace logique n'est à aucun moment une image du monde réel, car tout événement dans le monde réel produit des questions qui seront traduites en faits possibles dans l'espace logique. L'une des conséquences du caractère potentiel et intentionnel des entités de l'espace logique est qu'elles sont potentiellement finalement vides tant qu'elles ne sont pas appliquées à un phénomène. Mais ce n'est pas par ce qu'elles sont vides (ne référant à rien de réel) qu'elles sont inutiles.

Pour conclure, cet espace logique s'apparente à un espace de n-dimensions constituées de points, qui ont leurs équivalents dans le monde réel, de relations entre ces points, qui modifient les propriétés intrinsèques de ces points (ex. la prédation) et de faits potentiels qui correspondent à la mise en relation dans le temps et dans l'espace de différents points. Mais ces points ou relations peuvent être à leur tour reliés entre eux pour définir des types de points ou des types de relations de classe potentiellement infinie, au contour flou (et sans cesse amélioré) et qui ne dénotent pas sur des entités réelles directement : **ce sont les concepts.**

Nous nous déplaçons dans l'espace logique et comparons les faits réels et les faits potentiels, ce qui permet de dessiner des cartes de points et de relations signifiantes (ayant un sens par rapport à la structure du monde) et créons ainsi une infinité de concepts, qui par conséquent disent aussi quelque chose du monde.

En guise de conclusion

J'ai donc dessiné un modèle de ce que j'imagine être la structure de l'espace logique. Je vais maintenant examiner les limites que ce modèle impose à l'unification des phénomènes par la modélisation.

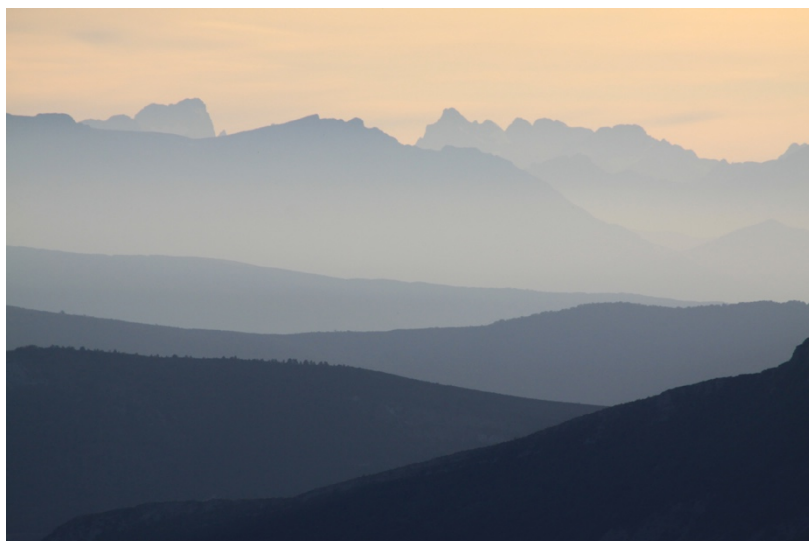
Dans le cas de la modélisation de la dynamique d'une forêt particulière (PDG appliqué à un cas concret), l'objectif est de rendre compte d'un fait particulier que je nommerais « l'état de la forêt » délimité dans le temps et l'espace, à partir d'une pluralité de causes (environnementales physiologiques, pédologiques). Cette unification revient à faire l'analyse

du phénomène en le décomposant en des parties causalement efficientes ; cette décomposition étant dépendante de la question embarquée dans le fait analysé. L'analyse est plus mécaniste si on privilégie les relations causales entre les faits expliquant et le fait à expliquer. L'analyse est plus statistique quand on prend en compte tous les faits qui sont à notre disposition, même ceux dont la relation avec le fait à expliquer est indirecte. L'analyse mécaniste favorise le réalisme et potentiellement la généralité et l'analyse statistique la précision. En effet, les faits statistiquement reliés au fait étudié peuvent rendre compte de causalités non mises à jour par nos connaissances actuelles des mécanismes. Le processus d'abstraction et d'analyse est conditionné par cet objectif. Le fait de vouloir rendre compte d'un phénomène spécifique conduit à des entités théoriques dénotant d'abord sur des faits ou des objets réels. Ensuite, si l'on veut une représentation mécaniste, qui est un pont pour aller vers une certaine forme de généralité, alors on relie ces entités théoriques à d'autres entités qui dénotent sur des faits potentiels voir sur des concepts. Mais le processus de modélisation demeure conditionné par la phase inductive et synthétique.

Dans le cas d'un modèle théorique, l'idée est très différente. Il s'agit de trouver une cause unique à une pluralité de faits disjoints dans le temps et l'espace (ex. le rapport de prédation similaire quels que soient les sites et les espèces impliquées). L'objectif est donc de faire la synthèse d'une pluralité. La démarche est donc inverse, on part d'une situation idéale et on fait l'analyse de la relation entre entités théoriques dénotant sur des concepts pour déduire la pluralité de faits possibles auquel ce mécanisme théorique peut conduire. Le processus de modélisation demeure conditionné par le concept sous lequel on veut subsumer la diversité des phénomènes. Le modèle est par essence générique, mais il peut devenir réaliste s'il est connecté aux restes des connaissances.

Ces deux approches sont difficiles à unifier, car elles ne visent pas à unifier la même chose et elles ne prennent pas le même chemin dans l'espace logique. Pour revenir au triangle de Levins. Il présentait trois pôles : **précision** (modèles empiriques), **réalisme** (modèles de simulation) et **généralité** (modèles théoriques). Il me semble que l'on a en fait plutôt deux pôles que sont la précision (on part des faits) et la généralité (on part de l'idée). Le degré de réalisme dépend lui de la connexion du modèle utilisé avec le reste des connaissances acquises. Une plus forte composante réaliste permet en partie de diminuer l'imprécision des modèles théoriques et l'absence de généralité des modèles empiriques. Ces deux approches doivent être menées de façon complémentaire sans qu'il soit nécessaire de les unifier.

Chapitre 8 : Perspectives



Je souhaite continuer à avancer dans deux directions : (1) l'amélioration de notre compréhension de la réponse des communautés forestières au changement climatique et (2) le développement d'outils d'aide à la décision pour les gestionnaires de ces écosystèmes.

Concernant la composante plus fondamentale⁹, je suis convaincu qu'il faut mieux comprendre la réponse intégrée des écosystèmes forestiers au changement climatique à l'échelle des populations en tenant compte de la plasticité, de la migration, de l'évolution génétique, mais aussi du réarrangement des communautés associées. Dans ce contexte, je compte recentrer mes activités autour de la modélisation et de la synthèse des traits fonctionnels impliqués dans la réponse des arbres au climat.

Concernant la partie migration (Chapitre 3), nous allons intégrer dans CASTANEA et PDG un modèle de phénologie de la reproduction et un modèle d'allocation du carbone à la reproduction pour mieux simuler les variations interannuelles et interindividuelles de reproduction. Un sujet de thèse a été déposé par l'URFM sur ce sujet. J'ai aussi pour projet de simuler explicitement la croissance de la composante régénération et de simuler aussi des peuplements en mélange. Je pourrais m'appuyer pour cela sur les autres modèles déjà développés dans CAPSIS. Ensuite, nous comptons reprendre avec PDG les travaux qu'Annabelle Amm a réalisés sur la migration, pour hiérarchiser les facteurs qui déterminent la vitesse de migration dans un contexte de changement climatique.

Concernant la partie croissance et phénologie (Chapitre 4). Je vais intégrer dans le cadre du projet MECC, le nouveau modèle de phénologie développé par Julie Gaüzere et Isabelle Chuine, qui rend bien mieux compte du processus de dormance. Nous allons continuer aussi à améliorer la simulation de l'allocation du carbone dans nos modèles. C'est une question clé. Pour cela, j'envisage des collaborations avec Alexia Stokes sur la croissance des racines fines et nous avons déposé un projet ANR piloté par Pascale Maillard sur la dynamique des réserves. Dans les thèses de Maxime Cailleret, Marion Gillmann-Durand, Aurore Bontemps

⁹ Mais en fait les deux composantes-fondamentales et finalisées- sont intimement liées

et Anne Latreille (thèse en cours sous la direction de Christian Pichot), des mesures de microdensité du bois ont été acquises en collaboration avec Philippe Rozenberg. Nous souhaitons utiliser l'information de la variation intra-annuelle de cette microdensité pour mieux simuler la phénologie de l'allocation du bois et l'impact des stress. Concernant la modélisation, il est par ailleurs nécessaire de repenser la façon dont on simule l'allocation du carbone en tenant compte des contraintes environnementales, qui agissent directement sur la force des puits et des contraintes ontogéniques provenant de l'architecture. Concernant ce dernier point, nous travaillons avec l'unité AMAP¹⁰. Une piste serait d'utiliser les modèles architecturaux développés à l'échelle arbre pour en tirer par étude de sensibilité des règles d'allocation variant en fonction de l'âge physiologique de l'arbre. Enfin, pour faire le lien avec la génétique, il est nécessaire de travailler avec des modèles « individu centré ». Nous devons donc mieux simuler la compétition interindividuelle. Simuler explicitement cette compétition est très gourmand en données de calibration et en temps de calcul. Là aussi, nous envisageons une approche de modélisation hiérarchique. A l'URFM, Guillaume Simioni développe un modèle spatialement explicite (NoTG) avec une représentation des arbres en trois dimensions. Des études de sensibilité avec ce modèle permettraient de déduire des relations simplifiées et génériques pour simuler la compétition.

Concernant la partie mortalité (Chapitre 5) que j'ai largement développée, outre la nécessité d'acquérir des données supplémentaires concernant les dynamiques de teneur en réserves (NSC), plusieurs pistes s'ouvrent à notre équipe. Premièrement, il faut améliorer la prise en compte de la cavitation sur le fonctionnement de l'arbre. Pour l'instant, nous ne simulons pas explicitement la baisse de conductivité qui suit la cavitation. Pour cela, je compte coupler CASTANEA au modèle de fonctionnement hydraulique développé par Nicolas Martin (CR2 récemment recruté dans notre équipe). Il est aussi nécessaire d'améliorer notre représentation du fonctionnement stomatique en intégrant une variabilité dans la dynamique temporelle d'ouverture stomates (Roussel et coll., 2009), ce que nous avons entrepris avec Oliver Brendel dans le cadre du projet FORADAPT. Nous allons aussi intégrer dans notre modèle une représentation plus explicite de l'épikarst et du rôle des ressources hydriques souterraines pour expliquer les patrons de mortalité en collaboration avec des collègues de l'unité EMMAH. Enfin, nous avons montré avec la thèse de Marion Gillmann Durand l'importance des scolytes dans le processus de dépérissement. Nous envisageons donc avec Thomas Boivin d'intégrer une composante insecte dans le modèle PDG.

Venons-en à la partie adaptation génétique (Chapitre 6). Concernant les ressources génétiques au sein du Genre *Abies*, nous allons mesurer différents traits fonctionnels sur les différentes espèces et provenances et parallèlement Caroline Scotti récemment arrivé à l'INRA d'Avignon va caractériser avec Bruno Fady les mêmes individus à l'aide de marqueurs moléculaires. Cela nous permettra d'une part de mieux appréhender en quoi certaines provenances ou espèces sont plus adaptées à la sécheresse et d'autre part de mieux qualifier les distances génétiques entre provenances et entre espèces. Concernant l'adaptation locale, actuellement dans le cadre du projet ANR MECC, nous utilisons CASTANEA pour estimer les dates de débourrement et les normes de réaction qui maximisent les composantes de la valeur sélective à différentes altitudes et pour différents sites (le gradient sur le Ventoux, mais aussi un gradient dans les Pyrénées en collaboration

¹⁰ UMR0931 AMAP BotAnique et BioinforMatique de l'Architecture des Plantes

avec Sylvain Delzon de l'unité de BIOGECO¹¹). Un travail similaire est réalisé par Isabelle Chuine avec le modèle PHENOFIT (Duputié et coll., 2015), nous pourrions ainsi comparer les résultats obtenus avec ces deux types de modèles. Les résultats seront ensuite intégrés dans un modèle théorique de génétique des populations développé par Ophélie Ronce à l'ISEM. Les résultats de ce travail en deux étapes seront comparés aux résultats obtenus de façon intégrée (mais de façon moins générique) par l'usage de PDG sur les mêmes gradients. Par ailleurs, nous souhaitons utiliser PDG pour comprendre l'adaptation locale de la réponse au stress hydrique et de la phénologie du Sapin au Ventoux et dans les Pyrénées, l'adaptation locale du débourrement du Chêne sessile dans les Pyrénées en collaboration avec BIOGECO et l'adaptation des traits foliaires du Wapa à deux milieux contrastés, les bas fonds et les talus, des forêts guyanaises en collaboration avec Ivan Scotti et Damien Bonal.

Pour comprendre plus largement **les mécanismes d'adaptation à la sécheresse**, je souhaite procéder en deux étapes. D'abord, nous avons pour projet avec de nombreux collègues étrangers de rassembler différentes bases de données recensant la variabilité intra et interspécifique de traits potentiellement adaptatifs vis-à-vis de la sécheresse (traits foliaires, respiration, photosynthèse, vulnérabilité à la cavitation, croissance, phénologie...). Ce travail se situe dans le prolongement de ce que j'ai présenté dans le Chapitre 4. Il permettra de définir des syndromes de traits de résistance à la sécheresse. Dans un second temps, nous développerons une version générique de PDG (essence grise) et essaierons par étude de sensibilité de cartographier les paysages adaptatifs afin de voir quelles covariations de valeurs de traits maximisent la valeur sélective. Ce travail deviendra possible à partir du moment où la première étape aura permis de connaître les valeurs des différents traits pour un grand nombre d'espèces et leur niveau de variation intra et interspécifique.

Comme je l'ai écrit en introduction, je suis attaché au fait que l'INRA soit un institut de recherche finalisée. Donc parallèlement, il nous faut avancer aussi sur le développement d'outils pour appréhender les problèmes concrets que se posent les gestionnaires de ces écosystèmes. Je compte travailler sur les trois enjeux suivants : (1) simuler les services écosystémiques à l'échelle régionale en tenant compte de la variabilité du sol et du climat, mais aussi de la diversité des couverts (2) tester à l'échelle de la parcelle différents types de gestion forestière (3) développer des versions des modèles PDG et CASTANEA utilisables par les gestionnaires.

Pour atteindre ces objectifs, nous devons d'abord valider le modèle CASTANEA sur la majorité des espèces présentes sur le territoire. Ensuite, nous devons être capables de simuler de façon explicite les variations de climat et de sol à une échelle relativement fine. J'ai déjà réalisé dans le cadre du projet MECC un travail préliminaire sur les gradients climatiques liés à l'altitude et sur l'effet des variations de rayonnement global en zone de montagne (en collaboration avec Nicolas Martin). Ensuite, nous devons être capables de qualifier les services écosystémiques en collaboration avec des économistes et des sociologues. Ce travail est en cours dans le cadre des projets FORADAPT et INFORMED. Nous envisageons aussi de développer ce travail sur un cas concret : la durabilité de la filière biomasse énergie en PACA. Nous montons ce projet avec l'IMBE¹² et nous souhaitons

¹¹ Biodiversité Gènes et Communautés - UMR 1202 INRA-Université Bordeaux

¹² L'Institut Méditerranéen de la Biodiversité et d'Ecologie marine et continentale (IMBE,

simuler aussi avec LPJ-Guess les services rendus par les couverts non forestiers. Un projet de thèse est en cours de montage avec Wolfgang Kramer et Bruno Fady sur ce thème.

Dans ce travail, il est important d'appréhender de façon critique la notion de service écosystémique. Cette notion anthropocentrique est utilisée pour comparer différents usages d'un même écosystème, sachant que l'écosystème produit différents services à des acteurs potentiellement antagonistes. L'évaluation des services se résume souvent à une évaluation quantitative de type monétaire, utilisant la propriété de l'argent d'être un équivalent général. Or cette évaluation est très incertaine du fait de la mondialisation et du comportement erratique des marchés. D'autre part, cette évaluation monétaire ne rend pas forcément bien compte ni de la valeur d'usage de la forêt ni de la richesse réelle. De plus *in fine*, c'est souvent l'acteur le plus important économiquement qui bénéficie d'une telle évaluation. Il est donc nécessaire d'utiliser des moyens alternatifs d'évaluation de l'usage des écosystèmes forestiers. Ces moyens peuvent passer par de la modélisation d'accompagnement (<http://www.commod.org/>) qui met en débat différents acteurs.

De mes réflexions philosophiques sur la modélisation et le travail interdisciplinaire en écologie, je déduis un certain nombre de conclusions quant aux méthodes à mettre en œuvre pour développer ces recherches. Il me semble qu'il faut éviter de vouloir construire le modèle unique répondant à toutes les questions. Nous devons plutôt développer une pluralité de modèles et d'outils flexibles transformables à volonté en fonction des questions et des données disponibles. Un projet à plus long terme serait de faire de CAPSIS, le dépôt d'une telle boîte à outils, où l'on pourrait construire des nouveaux modèles à partir de briques déjà constituées. Néanmoins, comme de nombreux outils géographiques et statistiques sont développés maintenant sous le logiciel collaboratif R, il me semble judicieux de développer aussi un espace sous R, commun à différents modélisateurs en écologie et en évolution, à partir duquel on pourrait lancer des modules développés dans différents langages (JAVA pour CAPSIS mais Fortran ou C++).

Enfin, concernant l'aspect interdisciplinaire, quelques conclusions se sont imposées à moi. Les modèles comme PDG sont un lieu de partage de connaissances entre disciplines, ils sont donc en soi des outils transdisciplinaires¹³. Si nous couplons ces modèles avec les modèles d'économie du bois disponibles sur CAPSIS, nous approfondirons la transdisciplinarité. Par contre, le travail concret des chercheurs est plutôt de nature interdisciplinaire. Nous cherchons à faire dialoguer nos différentes disciplines. Ce travail interdisciplinaire nécessite des passeurs, qui tout en étant ancrés dans leur discipline sont capables de prendre du temps pour maîtriser les concepts d'une autre discipline. Mais maîtriser certains fondamentaux d'une autre discipline ne permet pas d'en connaître tous les fronts de sciences et toutes les méthodes. Le caractère disciplinaire demeure fondamental, c'est le sens de la citation de Bourdieu en préambule de ce rapport. La science produit efficacement des verrissimilitudes, car c'est l'assemblage de champs sociaux qui sont dans une certaine mesure imperméables. Si le cloisonnement des disciplines est un frein pour répondre à certains enjeux sociétaux, un décloisonnement général diluerait le principe même du fonctionnement scientifique.

Néanmoins, la concurrence forcenée, le poids de la recherche sur projet, les financements privés, la précarité et la course à la publication font subir des menaces bien plus grandes qu'une éventuelle dilution de nos disciplines. Je ne développerais pas ici l'analyse de ces dynamiques, qui font l'objet de mon activité politique et syndicale, mais j'engage tous les scientifiques à y être attentifs si l'on ne veut pas que le sel de notre métier se noie dans les profits du capital.

Bibliographie

- 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. *Glob. Change Biol.* 19, 1645–1661. doi:10.1111/gcb.12181
- Allen, C.D., 2007. Interactions Across Spatial Scales among Forest Dieback, Fire, and Erosion in Northern New Mexico Landscapes. *Ecosystems* 10, 797–808. doi:10.1007/s10021-007-9057-4
- Allen, C.D., Macalady, A.K., Chenchouni, H., Bachelet, D., McDowell, N., Vennetier, M., Kitzberger, T., Rigling, A., Breshears, D.D., Hogg, E.H. (Ted), Gonzalez, P., Fensham, R., Zhang, Z., Castro, J., Demidova, N., Lim, J.-H., Allard, G., Running, S.W., Semerci, A., Cobb, N., 2010. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *For. Ecol. Manag.* 259, 660–684. doi:10.1016/j.foreco.2009.09.001
- Amm, A., Pichot, C., Dreyfus, P., Davi, H., Fady, B., 2012. Improving the estimation of landscape scale seed dispersal by integrating seedling recruitment. *Ann. For. Sci.* 1–12. doi:10.1007/s13595-012-0208-1
- Aussenac, G., 2002. Ecology and ecophysiology of circum-Mediterranean firs in the context of climate change. *Ann. For. Sci.* 59, 823–832. doi:10.1051/forest:2002080
- Barbeta, A., Mejía-Chang, M., Ogaya, R., Voltas, J., Dawson, T.E., Peñuelas, J., 2015a. The combined effects of a long-term experimental drought and an extreme drought on the use of plant-water sources in a Mediterranean forest. *Glob. Change Biol.* 21, 1213–1225. doi:10.1111/gcb.12785
- Barbeta, A., Mejía-Chang, M., Ogaya, R., Voltas, J., Dawson, T.E., Peñuelas, J., 2015b. The combined effects of a long-term experimental drought and an extreme drought on the use of plant-water sources in a Mediterranean forest. *Glob. Change Biol.* 21, 1213–1225. doi:10.1111/gcb.12785
- Bartelink, H., 1997. Allometric relationships for biomass and leaf area of beech (*Fagus sylvatica* L.). *Ann. Sci. For.* 54, 39–50. doi:10.1051/forest:19970104
- Bazzaz, F.A., Chiariello, N.R., Coley, P.D., Pitelka, L.F., 1987. Allocating Resources to Reproduction and Defense. *BioScience* 37, 58–67. doi:10.2307/1310178
- Bigler, C., Bugmann, H., 2004. Assessing the performance of theoretical and empirical tree mortality models using tree-ring series of Norway spruce. *Ecol. Model.* 174, 225–239. doi:10.1016/j.ecolmodel.2003.09.025
- Blois, J.L., Zarnetske, P.L., Fitzpatrick, M.C., Finnegan, S., 2013. Climate Change and the Past, Present, and Future of Biotic Interactions. *Science* 341, 499–504. doi:10.1126/science.1237184
- Bonan, G.B., 2008. Forests and Climate Change: Forcings, Feedbacks, and the Climate Benefits of Forests. *Science* 320, 1444–1449. doi:10.1126/science.1155121
- Booth, R.K., Jackson, S.T., Sousa, V.A., Sullivan, M.E., Minckley, T.A., Clifford, M.J., 2012. Multi-decadal drought and amplified moisture variability drove rapid forest community change in a humid region. *Ecology* 93, 219–226. doi:10.1890/11-1068.1
- Bourdieu, P., 2001. Science de la science et réflexivité. Paris Raisons D’agir.
- Breshears, D.D., López-Hoffman, L., Graumlich, L.J., 2011. When Ecosystem Services Crash: Preparing for Big, Fast, Patchy Climate Change. *AMBIO* 40, 256–263. doi:10.1007/s13280-010-0106-4
- Brodribb, T.J., Bowman, D.J.M.S., Nichols, S., Delzon, S., Burlett, R., 2010. Xylem function and growth rate interact to determine recovery rates after exposure to extreme water deficit. *New Phytol.* 188, 533–542. doi:10.1111/j.1469-8137.2010.03393.x
- Brodribb, T.J., Cochard, H., 2009. Hydraulic Failure Defines the Recovery and Point of Death in Water-Stressed Conifers. *Plant Physiol.* 149, 575–584. doi:10.1104/pp.108.129783
- Cáceres, M.D., Martínez-Vilalta, J., Coll, L., Llorens, P., Casals, P., Poyatos, R., Pausas, J.G., Brotons, L., 2015. Coupling a water balance model with forest inventory data to predict drought stress: the role of forest structural changes vs. climate changes. *Agric. For. Meteorol.* 213, 77–90. doi:10.1016/j.agrformet.2015.06.012
- Cailleret, M., Davi, H., 2011. Effects of climate on diameter growth of co-occurring *Fagus sylvatica* and *Abies alba* along an altitudinal gradient. *Trees - Struct. Funct.* 25, 265–276. doi:10.1007/s00468-010-0503-0
- Cailleret, M., Nourtier, M., Amm, A., Durand-Gillmann, M., Davi, H., 2013. Drought-induced decline and mortality of silver fir differ among three sites in Southern France. *Ann. For. Sci.* 71, 643–657.

doi:10.1007/s13595-013-0265-0

- Carnap, R., (1928). La construction logique du monde. Editions Vrin 2002. 370p.
- Carnicer, J., Coll, M., Ninyerola, M., Pons, X., Sánchez, G., Peñuelas, J., 2011. Widespread crown condition decline, food web disruption, and amplified tree mortality with increased climate change-type drought. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 108, 1474–1478. doi:10.1073/pnas.1010070108
- Cartwright, N. (1980). Les lois de la physique énoncent-elles les faits ? In *Philosophie des sciences. Naturalisme et réalismes*. Editions Vrin. 2004. p209-228
- Cartwright, N. (1999). *The dappled world*. Cambridge University Press. 247p
- Charru, M., 2012. La productivité forestière dans un environnement changeant: caractérisation multi-échelle de ses variations récentes à partir des données de l'Inventaire Forestier National (IFN) et interprétation environnementale. AgroParisTech, Nancy, France.
- Chevin, L.-M., Lande, R., 2011. Adaptation to marginal habitats by evolution of increased phenotypic plasticity. *J. Evol. Biol.* 24, 1462–1476. doi:10.1111/j.1420-9101.2011.02279.x
- Chevin, L.-M., Lande, R., Mace, G.M., 2010. Adaptation, Plasticity, and Extinction in a Changing Environment: Towards a Predictive Theory. *PLoS Biol* 8, e1000357. doi:10.1371/journal.pbio.1000357
- Choat, B., Jansen, S., Brodribb, T.J., Cochard, H., Delzon, S., Bhaskar, R., Bucci, S.J., Feild, T.S., Gleason, S.M., Hacke, U.G., Jacobsen, A.L., Lens, F., Maherali, H., Martínez-Vilalta, J., Mayr, S., Mencuccini, M., Mitchell, P.J., Nardini, A., Pittermann, J., Pratt, R.B., Sperry, J.S., Westoby, M., Wright, I.J., Zanne, A.E., 2012. Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature* 491, 752–755. doi:10.1038/nature11688
- Clark, J.S., 1998. Why trees migrate so fast: confronting theory with dispersal biology and the paleorecord. *Am. Nat.* 152, 204–224. doi:10.1086/286162
- Clements, F.E. (1916). *Plant Succession : An analysis of the Development of vegetation*. Washington, D.C. Carnegie Institution of Washington, Publication No, 242, pp1-7 reproduit dans Keller & Golley (2000).
- Crispo, E., 2008. Modifying effects of phenotypic plasticity on interactions among natural selection, adaptation and gene flow. *J. Evol. Biol.* 21, 1460–1469. doi:10.1111/j.1420-9101.2008.01592.x
- Darwin, C (1859). *L'origine des espèces*. Editions GF-Flammarion, 1992. 604p
- Davi, H., Barbaroux, C., Francois, C., Dufrêne, E., 2009. The fundamental role of reserves and hydraulic constraints in predicting LAI and carbon allocation in forests. *Agric. For. Meteorol.* 149, 349–361. doi:10.1016/j.agrformet.2008.08.014
- Davi, H., Baret, F., Huc, R., Dufrêne, E., 2008. Effect of thinning on LAI variance in heterogeneous forests. *For. Ecol. Manag.* 256, 890–899. doi:10.1016/j.foreco.2008.05.047
- Davi, H., Dufrêne, E., Francois, C., Le Maire, G., Loustau, D., Bosc, A., Rambal, S., Granier, A., Moors, E., 2006a. Sensitivity of water and carbon fluxes to climate changes from 1960 to 2100 in European forest ecosystems. *Agric. For. Meteorol.* 141, 35–56. doi:10.1016/j.agrformet.2006.09.003
- Davi, H., Gillmann, M., Ibanez, T., Cailleret, M., Bontemps, A., Fady, B., Lefèvre, F., 2011. Diversity of leaf unfolding dynamics among tree species: New insights from a study along an altitudinal gradient. *Agric. For. Meteorol.* 151, 1504–1513. doi:10.1016/j.agrformet.2011.06.008
- Davi, H., Soudani, K., Deckx, T., Dufrene, E., Le Dantec, V., François, C., 2006b. Estimation of forest leaf area index from SPOT imagery using NDVI distribution over forest stands. *Int. J. Remote Sens.* 27, 885–902. doi:10.1080/01431160500227896
- Debain, S., Curt, T., Lepart, J., Prevosto, B., 2003. Reproductive variability in *Pinus sylvestris* in southern France: Implications for invasion. *J. Veg. Sci.* 14, 509–516. doi:10.1111/j.1654-1103.2003.tb02177.x
- Delcourt, P.A., Delcourt, H.R., 1987. *Long-Term Forest Dynamics of the Temperate Zone*, Ecological Studies. Springer New York, New York, NY.
- DeWitt, T.J., Sih, A., Wilson, D.S., 1998. Costs and limits of phenotypic plasticity. *Trends Ecol. Evol.* 13, 77–81. doi:10.1016/S0169-5347(97)01274-3
- Dittmar, C., Fricke, W., Elling, W., 2006. Impact of late frost events on radial growth of common beech (<i>Fagus sylvatica</i> L.) in Southern Germany. *Eur. J. For. Res.* 125, 249–259. doi:10.1007/s10342-005-0098-y
- 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. *For. Ecol. Manag.* 173, 63–78. doi:10.1016/S0378-1127(01)00816-7

- Dixon, R.K., Solomon, A.M., Brown, S., Houghton, R.A., Trexler, M.C., Wisniewski, J., 1994. Carbon Pools and Flux of Global Forest Ecosystems. *Science* 263, 185–190. doi:10.1126/science.263.5144.185
- Dufrène, E., Davi, H., François, C., Maire, G. le, Dantec, V.L., Granier, A., 2005. Modelling carbon and water cycles in a beech forest: Part I: Model description and uncertainty analysis on modelled NEE. *Ecol. Model.* 185, 407–436. doi:10.1016/j.ecolmodel.2005.01.004
- Duputié, A., Rutschmann, A., Ronce, O., Chuine, I., 2015. Phenological plasticity will not help all species adapt to climate change. *Glob. Change Biol.* 21, 3062–3073. doi:10.1111/gcb.12914
- Durand-Gillmann, M., 2014. Interactions plantes-insectes dans deux écosystèmes forestiers méditerranéens contrastés : le cas des scolytes (Coleoptera Curculionidae Scolytinae) en région méditerranéenne. Aix-Marseille.
- Durand-Gillmann, M., Cailleret, M., Boivin, T., Nageleisen, L.-M., Davi, H., 2012. 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 process. *Ann. For. Sci.* 71, 659–673. doi:10.1007/s13595-012-0251-y
- Frege, G. (1994). *Ecrits logiques et philosophiques*. Editions du Seuil. 233p.
- Génard, M., Dauzat, J., Franck, N., Lescourret, F., Moitrier, N., Vaast, P., Vercambre, G., 2008. Carbon allocation in fruit trees: from theory to modelling. *Trees* 22, 269–282. doi:10.1007/s00468-007-0176-5
- 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. *Funct. Ecol.* 21, 394–407.
- Gleason, H. (1939). The Individuistic Concept of the Plant association. *American Midland Naturalist*, 2 : 92-107 Reproduit dans Keller & Golley (2000).
- Gödel, E., (1944). *Russell's Mathematical Logic*. in Bertrand Russell: critical assessments, 1998 – Routledge.
- Gödel, E. *Max Phil papers*. Unpublished.
- Gruber, A., Pirkebner, D., Florian, C., Oberhuber, W., 2012. No evidence for depletion of carbohydrate pools in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) under drought stress. *Plant Biol.* 14, 142–148. doi:10.1111/j.1438-8677.2011.00467.x
- Haeckel, E. (1899). *Les énigmes de l'univers*. Traduit par Camille Bos. Librairie Reinwald, Paris, 1902. 462p.
- Hartmann, H., Adams, H.D., Anderegg, W.R.L., Jansen, S., Zeppel, M.J.B., 2015. Research frontiers in drought-induced tree mortality: crossing scales and disciplines. *New Phytol.* 205, 965–969. doi:10.1111/nph.13246
- Hereş, A.-M., Martínez-Vilalta, J., López, B.C., 2011. Growth patterns in relation to drought-induced mortality at two Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) sites in NE Iberian Peninsula. *Trees* 26, 621–630. doi:10.1007/s00468-011-0628-9
- Herms, D.A., Mattson, W.J., 1992. The Dilemma of Plants: To Grow or Defend. *Q. Rev. Biol.* 67, 283–335.
- Hoffmann, A.A., Sgrò, C.M., 2011. Climate change and evolutionary adaptation. *Nature* 470, 479–485. doi:10.1038/nature09670
- Holt, R.D., 2009. Colloquium Papers: Bringing the Hutchinsonian niche into the 21st century: Ecological and evolutionary perspectives. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 106, 19659–19665. doi:10.1073/pnas.0905137106
- Janzen, D.H., 1971. Seed Predation by Animals. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 2, 465–492.
- Jump, A.S., Hunt, J.M., Peñuelas, J., 2006. Rapid climate change-related growth decline at the southern range edge of *Fagus sylvatica*. *Glob. Change Biol.* 12, 2163–2174. doi:10.1111/j.1365-2486.2006.01250.x
- Jump, A.S., Peñuelas, J., 2005. Running to stand still: adaptation and the response of plants to rapid climate change. *Ecol. Lett.* 8, 1010–1020. doi:10.1111/j.1461-0248.2005.00796.x
- Kant, E. (1787). *Critique de la raison pure* (2de Edition). Flammarion. 2008. 584p
- Keenan, T.F., Hollinger, D.Y., Bohrer, G., Dragoni, D., Munger, J.W., Schmid, H.P., Richardson, A.D., 2013. Increase in forest water-use efficiency as atmospheric carbon dioxide concentrations rise. *Nature* 499, 324–327. doi:10.1038/nature12291
- Kelly, D., Geldenhuys, A., James, A., Penelope Holland, E., Plank, M.J., Brockie, R.E., Cowan, P.E.,

- Harper, G.A., Lee, W.G., Maitland, M.J., Mark, A.F., Mills, J.A., Wilson, P.R., Byrom, A.E., 2013. Of mast and mean: differential-temperature cue makes mast seeding insensitive to climate change. *Ecol. Lett.* 16, 90–98. doi:10.1111/ele.12020
- Knoke, T., Ammer, C., Stimm, B., Mosandl, R., 2008. Admixing broadleaved to coniferous tree species: a review on yield, ecological stability and economics. *Eur. J. For. Res.* 127, 89–101. doi:10.1007/s10342-007-0186-2
- Kramer, K., Buiteveld, J., Forstreuter, M., Geburek, T., Leonardi, S., Menozzi, P., Povillon, F., Schelhaas, M.J., Teissier du Cros, E., Vendramin, G.G., van der Werf, D.C., 2008. Bridging the gap between ecophysiological and genetic knowledge to assess the adaptive potential of European beech. *Ecol. Model.* 216, 333–353. doi:10.1016/j.ecolmodel.2008.05.004
- 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. *Ecol. Lett.* 15, 378–392. doi:10.1111/j.1461-0248.2012.01746.x
- Lalonde, R.G., Roitberg, B.D., 1992. On the Evolution of Masting Behavior in Trees: Predation or Weather? *Am. Nat.* 139, 1293–1304.
- Lande, R., Arnold, S.J., 1983. The Measurement of Selection on Correlated Characters. *Évolution* 37, 1210–1226. doi:10.2307/2408842
- Laube, J., Sparks, T.H., Estrella, N., Höfler, J., Ankerst, D.P., Menzel, A., 2014. Chilling outweighs photoperiod in preventing precocious spring development. *Glob. Change Biol.* 20, 170–182. doi:10.1111/gcb.12360
- Lempereur, M., Martin-StPaul, N.K., Damesin, C., Joffre, R., Ourcival, J.-M., Rocheteau, A., Rambal, S., 2015. Growth duration is a better predictor of stem increment than carbon supply in a Mediterranean oak forest: implications for assessing forest productivity under climate change. *New Phytol.* 207, 579–590. doi:10.1111/nph.13400
- Levins, R., 1993. A Response to Orzack and Sober: Formal Analysis and the Fluidity of Science. *Q. Rev. Biol.* 68, 547–555.
- LEVINS, R., 1966. THE STRATEGY OF MODEL BUILDING IN POPULATION BIOLOGY. *Am. Sci.* 54, 421–431.
- Lévy, G., Becker, M., Lefevre, Y., Schipfer, R., 1987. Le dépérissement du sapin dans les Vosges : rôle primordial de déficits d'alimentation en eau. *Ann. Sci. For.* 44, 403–416. doi:10.1051/forest:19870402
- Limousin, J.M., Rambal, S., Ourcival, J.M., Rocheteau, A., Joffre, R., Rodriguez-Cortina, R., 2009. Long-term transpiration change with rainfall decline in a Mediterranean Quercus ilex forest. *Glob. Change Biol.* 15, 2163–2175. doi:10.1111/j.1365-2486.2009.01852.x
- Linares, J.C., Camarero, J.J., 2012. Growth patterns and sensitivity to climate predict silver fir decline in the Spanish Pyrenees. *Eur. J. For. Res.* 131, 1001–1012. doi:10.1007/s10342-011-0572-7
- 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. *For. Ecol. Manag., Adaptation of Forests and Forest Management to Changing Climate Selected papers from the conference on “Adaptation of Forests and Forest Management to Changing Climate with Emphasis on Forest Health: A Review of Science, Policies and Practices”*, Umeå, Sweden, August 25-28, 2008. 259, 698–709. doi:10.1016/j.foreco.2009.09.023
- Magri, D., Vendramin, G.G., Comps, B., Dupanloup, I., Geburek, T., Gömöry, D., Latalowa, M., Litt, T., Paule, L., Roure, J.M., Tantau, I., Van Der Knaap, W.O., Petit, R.J., De Beaulieu, J.-L., 2006. A new scenario for the Quaternary history of European beech populations: palaeobotanical evidence and genetic consequences. *New Phytol.* 171, 199–221. doi:10.1111/j.1469-8137.2006.01740.x
- Manion, P.D., 1981. Tree disease concepts. xv + 399 pp.
- Mariotti, A., Pan, Y., Zeng, N., Alessandri, A., 2015. Long-term climate change in the Mediterranean region in the midst of decadal variability. *Clim. Dyn.* 44, 1437–1456. doi:10.1007/s00382-015-2487-3
- Martínez-Vilalta, J., 2014. Carbon storage in trees: pathogens have their say. *Tree Physiol.* tpu010. doi:10.1093/treephys/tpu010
- Martínez-Vilalta, J., Poyatos, R., Aguadé, D., Retana, J., Mencuccini, M., 2014. A new look at water transport regulation in plants. *New Phytol.* 204, 105–115. doi:10.1111/nph.12912
- Martin-StPaul, N.K., Limousin, J.-M., Vogt-Schilb, H., Rodríguez-Calcerrada, J., Rambal, S.,

- Longepierre, D., Misson, L., 2013. The temporal response to drought in a Mediterranean evergreen tree: comparing a regional precipitation gradient and a throughfall exclusion experiment. *Glob. Change Biol.* 19, 2413–2426. doi:10.1111/gcb.12215
- McDowell, N.G., Beerling, D.J., Breshears, D.D., Fisher, R.A., Raffa, K.F., Stitt, M., 2011. The interdependence of mechanisms underlying climate-driven vegetation mortality. *Trends Ecol. Evol.* 26, 523–532. doi:10.1016/j.tree.2011.06.003
- McDowell, N.G., Fisher, R.A., Xu, C., Domec, J.C., Hölttä, T., Mackay, D.S., Sperry, J.S., Boutz, A., Dickman, L., Gehres, N., Limousin, J.M., Macalady, A., Martínez-Vilalta, J., Mencuccini, M., Plaut, J.A., Ogée, J., Pangle, R.E., Rasse, D.P., Ryan, M.G., Sevanto, S., Waring, R.H., Williams, A.P., Yezzer, E.A., Pockman, W.T., 2013. Evaluating theories of drought-induced vegetation mortality using a multimodel–experiment framework. *New Phytol.* 200, 304–321. doi:10.1111/nph.12465
- McDowell, N., Pockman, W.T., Allen, C.D., Breshears, D.D., Cobb, N., Kolb, T., Plaut, J., Sperry, J., West, A., Williams, D.G., Yezzer, E.A., 2008. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytol.* 178, 719–739. doi:10.1111/j.1469-8137.2008.02436.x
- McGill, B.J., Enquist, B.J., Weiher, E., Westoby, M., 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends Ecol. Evol.* 21, 178–185. doi:10.1016/j.tree.2006.02.002
- McIntosh, R.P., 2012. Pluralism in ecology. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 18, 321–341.
- Mencuccini, M., Piussi, P., Zanzi Sulli, A., 1995. Thirty years of seed production in a subalpine Norway spruce forest: Patterns of temporal and spatial variation. *For. Ecol. Manag.* 76, 109–125. doi:10.1016/0378-1127(95)03555-O
- Menzel, A., Sparks, T.H., Estrella, N., Koch, E., Aasa, A., Ahas, R., Alm-Kübler, K., Bissolli, P., Braslavská, O., Briede, A., Chmielewski, F.M., Crepinsek, Z., Curnel, Y., Dahl, Å., Defila, C., Donnelly, A., Filella, Y., Jatzak, K., Mägi, F., Mestre, A., Nordli, Ø., Peñuelas, J., Pirinen, P., Remišová, V., Scheffinger, H., Striz, M., Susnik, A., Van Vliet, A.J.H., Wielgolaski, F.-E., Zach, S., Züst, A., 2006. European phenological response to climate change matches the warming pattern. *Glob. Change Biol.* 12, 1969–1976. doi:10.1111/j.1365-2486.2006.01193.x
- Metzger, M.J., Rounsevell, M.D.A., Acosta-Michlik, L., Leemans, R., Schröter, D., 2006. The vulnerability of ecosystem services to land use change. *Agric. Ecosyst. Environ.* 114, 69–85. doi:10.1016/j.agee.2005.11.025
- Mitchell, S.D., Dietrich, M.R., 2006. Integration without Unification: An Argument for Pluralism in the Biological Sciences. *Am. Nat.* 168, S73–S79. doi:10.1086/509050
- Morin, X., Chuine, I., 2014. Will tree species experience increased frost damage due to climate change because of changes in leaf phenology? *Can. J. For. Res.* 44, 1555–1565. doi:10.1139/cjfr-2014-0282
- Moriondo, M., Good, P., Durao, R., Bindi, M., Giannakopoulos, C., CorteReal, J., 2006. Potential impact of climate change on fire risk in the Mediterranean area. *Clim. Res.* 31, 85–95. doi:10.3354/cr031085
- Morrison, M., 2011. One phenomenon, many models: Inconsistency and complementarity. *Stud. Hist. Philos. Sci. Part A* 42, 342–351. doi:10.1016/j.shpsa.2010.11.042
- Moss, R.H., Edmonds, J.A., Hibbard, K.A., Manning, M.R., Rose, S.K., van Vuuren, D.P., Carter, T.R., Emori, S., Kainuma, M., Kram, T., Meehl, G.A., Mitchell, J.F.B., Nakicenovic, N., Riahi, K., Smith, S.J., Stouffer, R.J., Thomson, A.M., Weyant, J.P., Wilbanks, T.J., 2010. The next generation of scenarios for climate change research and assessment. *Nature* 463, 747–756. doi:10.1038/nature08823
- Myneni, R.B., Keeling, C.D., Tucker, C.J., Asrar, G., Nemani, R.R., 1997. Increased plant growth in the northern high latitudes from 1981 to 1991. *Nature* 386, 698–702. doi:10.1038/386698a0
- Nathan, R., Horvitz, N., He, Y., Kuperinen, A., Schurr, F.M., Katul, G.G., 2011. Spread of North American wind-dispersed trees in future environments. *Ecol. Lett.* 14, 211–219. doi:10.1111/j.1461-0248.2010.01573.x
- Nicault, A., Alleaume, S., Brewer, S., Carrer, M., Nola, P., Guiot, J., 2008. Mediterranean drought fluctuation during the last 500 years based on tree-ring data. *Clim. Dyn.* 31, 227–245. doi:10.1007/s00382-007-0349-3
- Nicotra, A.B., Atkin, O.K., Bonser, S.P., Davidson, A.M., Finnegan, E.J., Mathesius, U., Poot, P., Purugganan, M.D., Richards, C.L., Valladares, F., van Kleunen, M., 2010. Plant phenotypic plasticity in a changing climate. *Trends Plant Sci.* 15, 684–692. doi:10.1016/j.tplants.2010.09.008
- Norby, R.J., Zak, D.R., 2011. Ecological Lessons from Free-Air CO₂ Enrichment (FACE) Experiments. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 42, 181–203. doi:10.1146/annurev-ecolsys-102209-144647

- Oliva, J., Colinas, C., 2007. Decline of silver fir (*Abies alba* Mill.) stands in the Spanish Pyrenees: Role of management, historic dynamics and pathogens. *For. Ecol. Manag.* 252, 84–97. doi:10.1016/j.foreco.2007.06.017
- Orzack, S.H., Sober, E., 1993. A Critical Assessment of Levins's The Strategy of Model Building in Population Biology (1966). *Q. Rev. Biol.* 68, 533–546.
- Pantin, F., Monnet, F., Jannaud, D., Costa, J.M., Renaud, J., Muller, B., Simonneau, T., Genty, B., 2013. The dual effect of abscisic acid on stomata. *New Phytol.* 197, 65–72. doi:10.1111/nph.12013
- Paoletti, E., 2006. Impact of ozone on Mediterranean forests: A review. *Environ. Pollut.* 144, 463–474. doi:10.1016/j.envpol.2005.12.051
- Peguero-Pina, J.J., Camarero, J.J., Abadía, A., Martín, E., González-Cascón, R., Morales, F., Gil-Pelegrín, E., 2007. Physiological performance of silver-fir (*Abies alba* Mill.) populations under contrasting climates near the south-western distribution limit of the species. *Flora - Morphol. Distrib. Funct. Ecol. Plants* 202, 226–236. doi:10.1016/j.flora.2006.06.004
- Peng, C., Ma, Z., Lei, X., Zhu, Q., Chen, H., Wang, W., Liu, S., Li, W., Fang, X., Zhou, X., 2011. A drought-induced pervasive increase in tree mortality across Canada's boreal forests. *Nat. Clim. Change* 1, 467–471. doi:10.1038/nclimate1293
- Phoenix, G.K., Hicks, W.K., Cinderby, S., Kuylenstierna, J.C.I., Stock, W.D., Dentener, F.J., Giller, K.E., Austin, A.T., Lefroy, R.D.B., Gimeno, B.S., Ashmore, M.R., Ineson, P., 2006. Atmospheric nitrogen deposition in world biodiversity hotspots: the need for a greater global perspective in assessing N deposition impacts. *Glob. Change Biol.* 12, 470–476. doi:10.1111/j.1365-2486.2006.01104.x
- Popper, K., 1972. *Objective knowledge*. London, England: Oxford University Press.
- Pretzsch, H., Schütze, G., Uhl, E., 2013. Resistance of European tree species to drought stress in mixed versus pure forests: evidence of stress release by inter-specific facilitation. *Plant Biol.* 15, 483–495. doi:10.1111/j.1438-8677.2012.00670.x
- Price, D.T., Zimmermann, N.E., Meer, P.J. van der, Lexer, M.J., Leadley, P., Jorritsma, I.T.M., Schaber, J., Clark, D.F., Lasch, P., McNulty, S., Wu, J., Smith, B., 2001. Regeneration in Gap Models: Priority Issues for Studying Forest Responses to Climate Change. *Clim. Change* 51, 475–508. doi:10.1023/A:1012579107129
- Quinn Thomas, R., Canham, C.D., Weathers, K.C., Goodale, C.L., 2010. Increased tree carbon storage in response to nitrogen deposition in the US. *Nat. Geosci.* 3, 13–17. doi:10.1038/ngeo721
- Richardson, A.D., Black, T.A., Ciais, P., Delbart, N., Friedl, M.A., Gobron, N., Hollinger, D.Y., Kutsch, W.L., Longdoz, B., Luyssaert, S., Migliavacca, M., Montagnani, L., Munger, J.W., Moors, E., Piao, S., Rebmann, C., Reichstein, M., Saigusa, N., Tomelleri, E., Vargas, R., Varlagin, A., 2010. Influence of spring and autumn phenological transitions on forest ecosystem productivity. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 365, 3227–3246. doi:10.1098/rstb.2010.0102
- Robakowski, P., Montpied, P., Dreyer, E., 2002. Temperature response of photosynthesis of silver fir (*Abies alba* Mill.) seedlings. *Ann. For. Sci.* 59, 8. doi:10.1051/forest:2002003
- Roussel, M., Dreyer, E., Montpied, P., Le-Provost, G., Guehl, J.-M., Brendel, O., 2009. The diversity of ¹³C isotope discrimination in a *Quercus robur* full-sib family is associated with differences in intrinsic water use efficiency, transpiration efficiency, and stomatal conductance. *J. Exp. Bot.* 60, 2419–2431. doi:10.1093/jxb/erp100
- Ruiz-Labourdette, D., Nogués-Bravo, D., Ollero, H.S., Schmitz, M.F., Pineda, F.D., 2012. Forest composition in Mediterranean mountains is projected to shift along the entire elevational gradient under climate change. *J. Biogeogr.* 39, 162–176. doi:10.1111/j.1365-2699.2011.02592.x
- Sala, A., Piper, F., Hoch, G., 2010. Physiological mechanisms of drought-induced tree mortality are far from being resolved. *New Phytol.* 186, 274–281. doi:10.1111/j.1469-8137.2009.03167.x
- Schröter, D., Cramer, W., Leemans, R., Prentice, I.C., Araújo, M.B., Arnell, N.W., Bondeau, A., Bugmann, H., Carter, T.R., Gracia, C.A., Vega-Leinert, A.C. de la, Erhard, M., Ewert, F., Glendining, M., House, J.I., Kankaanpää, S., Klein, R.J.T., Lavorel, S., Lindner, M., Metzger, M.J., Meyer, J., Mitchell, T.D., Reginster, I., Rounsevell, M., Sabaté, S., Sitch, S., Smith, B., Smith, J., Smith, P., Sykes, M.T., Thonicke, K., Thuiller, W., Tuck, G., Zaehle, S., Zierl, B., 2005. Ecosystem Service Supply and Vulnerability to Global Change in Europe. *Science* 310, 1333–1337. doi:10.1126/science.1115233
- Sevanto, S., McDowell, N.G., Dickman, L.T., Pangle, R., Pockman, W.T., 2014. How do trees die? A test of the hydraulic failure and carbon starvation hypotheses. *Plant Cell Environ.* 37, 153–161.

doi:10.1111/pce.12141

- Slot, M., Kitajima, K., 2014. General patterns of acclimation of leaf respiration to elevated temperatures across biomes and plant types. *Oecologia* 1–16. doi:10.1007/s00442-014-3159-4
- Sperry, J.S., Adler, F.R., Campbell, G.S., Comstock, J.P., 1998. Limitation of plant water use by rhizosphere and xylem conductance: results from a model. *Plant Cell Environ.* 21, 347–359. doi:10.1046/j.1365-3040.1998.00287.x
- Swanson, M.E., Franklin, J.F., Beschta, R.L., Crisafulli, C.M., DellaSala, D.A., Hutto, R.L., Lindenmayer, D.B., Swanson, F.J., 2010. The forgotten stage of forest succession: early-successional ecosystems on forest sites. *Front. Ecol. Environ.* 9, 117–125. doi:10.1890/090157
- Thompson, R., Clark, R.M., 2008. Is spring starting earlier? *The Holocene* 18, 95–104. doi:10.1177/0959683607085599
- Tyree, M.T., Ewers, F.W., 1991. The hydraulic architecture of trees and other woody plants. *New Phytol.* 119, 345–360. doi:10.1111/j.1469-8137.1991.tb00035.x
- Urban, O., Košovcová, M., Marek, M.V., Lichtenhaler, H.K., 2007. Induction of photosynthesis and importance of limitations during the induction phase in sun and shade leaves of five ecologically contrasting tree species from the temperate zone. *Tree Physiol.* 27, 1207–1215. doi:10.1093/treephys/27.8.1207
- Urli, M., Porté, A.J., Cochard, H., Guengant, Y., Burlett, R., Delzon, S., 2013. Xylem embolism threshold for catastrophic hydraulic failure in angiosperm trees. *Tree Physiol.* 33, 672–683. doi:10.1093/treephys/tpt030
- Valladares, F., Gianoli, E., Gómez, J.M., 2007. Ecological limits to plant phenotypic plasticity. *New Phytol.* 176, 749–763. doi:10.1111/j.1469-8137.2007.02275.x
- Valladares, F., Sanchez-Gomez, D., Zavala, M.A., 2006. Quantitative estimation of phenotypic plasticity: bridging the gap between the evolutionary concept and its ecological applications. *J. Ecol.* 94, 1103–1116. doi:10.1111/j.1365-2745.2006.01176.x
- Van Kleunen, M., Fischer, M., 2005. Constraints on the evolution of adaptive phenotypic plasticity in plants: Research review. *New Phytol.* 166, 49–60. doi:10.1111/j.1469-8137.2004.01296.x
- Van Mantgem, P.J., Stephenson, N.L., 2007. Apparent climatically induced increase of tree mortality rates in a temperate forest. *Ecol. Lett.* 10, 909–916. doi:10.1111/j.1461-0248.2007.01080.x
- van Mantgem, P.J., Stephenson, N.L., Keeley, J.E., 2006. Forest reproduction along a climatic gradient in the Sierra Nevada, California. *For. Ecol. Manag.* 225, 391–399. doi:10.1016/j.foreco.2006.01.015
- Viglas, J.N., Brown, C.D., Johnstone, J.F., 2013. Age and size effects on seed productivity of northern black spruce. *Can. J. For. Res.* 43, 534–543. doi:10.1139/cjfr-2013-0022
- Vitasse, Y., Basler, D., 2013. What role for photoperiod in the bud burst phenology of European beech. *Eur. J. For. Res.* 132, 1–8. doi:10.1007/s10342-012-0661-2
- 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. *Can. J. For. Res.* 39, 1259–1269. doi:10.1139/X09-054
- Vitasse, Y., François, C., Delpierre, N., Dufrêne, E., Kremer, A., Chuine, I., Delzon, S., 2011. Assessing the effects of climate change on the phenology of European temperate trees. *Agric. For. Meteorol.* 151, 969–980. doi:10.1016/j.agrformet.2011.03.003
- Von Wuehlisch, G., Krusche, D., Muhs, H.-J., 2012. Variation in temperature sum requirement for flushing of beech provenances. *Silvae Genet.* 44, 343–346.
- Wright, I.J., Reich, P.B., Westoby, M., Ackerly, D.D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, T., Cornelissen, J.H.C., Diemer, M., Flexas, J., Garnier, E., Groom, P.K., Gulias, J., Hikosaka, K., Lamont, B.B., Lee, T., Lee, W., Lusk, C., Midgley, J.J., Navas, M.-L., Niinemets, Ü., Oleksyn, J., Osada, N., Poorter, H., Poot, P., Prior, L., Pyankov, V.I., Roumet, C., Thomas, S.C., Tjoelker, M.G., Veneklaas, E.J., Villar, R., 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428, 821–827. doi:10.1038/nature02403

Remerciements

Mes premiers remerciements vont à Carole qui partage ma vie depuis presque 10 ans. François Lefèvre qui m'a accueilli au sein de l'URFM, qui a toujours soutenu mes projets (notamment philosophiques) et avec qui les discussions scientifiques sont toujours passionnantes. Maxime Cailleret que j'ai encadré en Master 1 et 2 puis en doctorat. Je lui dois beaucoup tant sur l'usage de la dendrochronologie que sur l'étude de la mortalité. Annabelle Amm et Gwendal Restoux, pour leur convivialité et leur amitié. Florence Courdier, Nicolas Mariotte et William Brunetto, pour leur accueil au sein de l'équipe CPF (ex équipe croissance). C'est eux qui m'ont en fait tout appris des écosystèmes de l'arrière pays méditerranéen. Sylvie-Oddou-Muratorio avec qui j'ai collaboré depuis le début sur le couplage entre la physiologie et la génétique. Ses deux doctorantes Aurore Bontemps et Julie Gaüzere avec qui j'ai travaillé. Un petit clin d'œil aussi à Hadrien, autre doctorant de Sylvie avec qui j'ai partagé de bons moments notamment en Guyane. Frédéric Jean qui a mis en place les suivis de levée de dormance avec Jean Thevennet et Olivier Gilg et Norbert Turion qui ont assuré les suivis long terme de phénologie. Olivier Ambrosio pour son travail efficace sur les photographies et les analyses d'images. Arnaud pour les mesures de potentiel hydrique. Marianne et Didier pour leur aide sur les bases de données et la genèse de cartes. Olivier Marloie pour sa gestion efficace des données météorologiques. Le grand supporter de l'OM, Bruno Fady, avec qui je travaille sur les ressources génétiques. Denis Vauthier pour l'acquisition des données sur les plantations comparatives. Thomas Boivin et Marion Gillmann avec qui nous avons entamé un passionnant travail sur les liens entre physiologie des arbres et dynamiques des insectes. Philippe Dreyfus et François Courbet qui m'ont initié à la foresterie et Ivan Scotti qui m'a accueilli en Guyane pour une collaboration enrichissante. Nicolas Martin et Roland Huc pour leurs apports sur l'hydraulique. Les valeureux stagiaires : Arnaud Fourier, Thomas Ibanez, Sabrina Rachedi, Mariem Memah, Marie Monmousseau, Célia Didierjean, François Madon et Coffi Belmys Cakpo. De nombreux collaborateurs, hors URFM, notamment Isabelle Chuine qui a initié un formidable réseau autour des questions phénologiques, Inaki pour le projet Perpheclim et Marc Bonhomme pour le groupe sur la levée de dormance. François de Coligny qui m'a accompagné tout au long de ses années sur la plateforme CAPSIS. André Chanzy et sa doctorante Marie Nourtier avec qui j'ai collaboré sur le dépérissement des sapinières. Sylvie Sabatier et Olivier Taugourdeau pour nos collaborations sur l'architecture des arbres. Oliver Brendel pour le travail sur la réponse stomatique. Enfin, Eric Rigolot actuel directeur de l'URFM pour efficacité et son humanité dans la gestion des rapports humains.