HAL
open science

Potentialité de migration des essences forestières face au changement climatique. Etude des capacités de migration du sapin pectiné (Abies alba Mill.) sur le Mont Ventoux

Annabelle Amm

To cite this version:

Annabelle Amm. Potentialité de migration des essences forestières face au changement climatique. Etude des capacités de migration du sapin pectiné (Abies alba Mill.) sur le Mont Ventoux. Sciences du Vivant [q-bio]. Université Paul Cézanne (Aix Marseille 3), 2011. Français. NNT : . tel-02811237

HAL Id: tel-02811237

https://hal.inrae.fr/tel-02811237

Submitted on 6 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.

UNIVERSITE PAUL-CEZANNE AIX-MARSEILLE III

N° attribué par la bibliothèque

_ _ _ _ _ _ _ _ _ _

THESE

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR de l'université Paul-Cézanne - Aix-Marseille III

Spécialité : **Ecologie**

préparée au laboratoire : **Ecologie des forêts Méditerranéennes – UR629**

INRA Avignon

dans le cadre de l'Ecole Doctorale **Sciences de l'Environnement**

Présentée et soutenue publiquement

par

Annabelle Amm

le 25 mars 2011

Titre :

Potentialité de migration des essences forestières face au changement climatique. Etude des capacités de migration du sapin pectiné (*Abies alba* Mill.) sur le Mont Ventoux.

Directeur de thèse : Bruno FADY - INRA, Avignon

Co-directeur de thèse : Christian PICHOT - INRA, Avignon

Jury :

Dr. Nathalie FRASCARIA-LACOSTE - Université Paris Sud, Paris,	Rapporteur
Dr. Thomas CURT - Cemagref, Aix-En-Provence,	Rapporteur
Dr. Isabelle CHUINE - Université Montpellier II,	Examinateur
Dr. Catherine COLLET - Université Henri Poincaré, Nancy,	Examinateur
Dr. Stéphanie MANEL - Université de Provence, Marseille,	Examinateur
Dr. Bruno FADY - INRA, Avignon,	Directeur de thèse
Dr. Christian PICHOT - INRA, Avignon,	Co-directeur de thèse

Remerciements

Comme toutes les nombreuses personnes qui ont eu à faire des remerciements de thèse, je trouve ça difficile… Par où commencer ? Comment ne pas oublier quelqu'un ? Vous l'aurez donc compris : ces remerciements seront chaotiques mais (je l'espère) sincères et à l'image de ces 5 années (et oui c'est long !) passées en compagnie de mes acolytes de travail (de l'URFM de l'INRA d'Avignon) ou mes alcooliques d'amis (qui bien souvent êtes les mêmes…) et je ne ferai aucune réflexion sur ma famille (ni les alsaciens, ni les corses ne semblent ouverts à un certain degré d'autodérision).

Une pensée sincère pour les rapporteurs et examinateurs qui ont relu cette thèse, qui n'ont rien dit malgré le retard. Merci également pour leur remarques constructives et sympathie lors de la soutenance.

Tout d'abord, je tiens à exprimer toute ma gratitude à Christian Pichot qui fût mon directeur de thèse. Je tiens à préciser en tout premier lieu que je suis admirative de sa grande patience (et il en fallait) ! D'un point de vue scientifique, il a toujours su enrichir les discussions et ne pas rester à la superficie des problèmes, j'avoue ne pas toujours avoir su comprendre ce qu'il me racontait, mais en tous cas il m'a appris beaucoup de notions encore nouvelles à mes oreilles. Ses conseils précieux et sa vivacité d'esprit (cibler une question pertinente et ce qui en découle) m'ont été très bénéfiques, notamment pour la rédaction. Je ne pourrais pas parler de Christian sans faire des éloges sur ses capacités de scripteur, oui, oui, il a tout de même un grave problème d'addiction à tout ce qui peut être codé, mais son addiction m'a souvent rendue service. En résumé : merci à lui !

Ensuite, je tiens à exprimer toute ma gratte-attitude à Philippe Dreyfus qui fût mon directeur de thèse. Nous avons particulièrement interagit sur la construction du modèle « Migration » (qui est génialissime), ces interactions sont arrivées plus tard au cours de la thèse, mais je regrette sincèrement qu'elles ne soient pas arrivées plus tôt car elles furent très constructives (et construites grâce à son esprit beaucoup plus pointu que le mien) et très agréables d'un point de vue humain. Philippe est également atteint d'addiction pour Java, non pas la danse, mais ce langage informatique indomptable, du coup il a souvent mis la main à la pâte (euh, les doigts au clavier) pour débugger des situations étranges et créer toute sorte de jolis boutons avec de belles couleurs. Je le remercie énormément pour les heures qu'il a passé sur le code du modèle « Migration », j'en ai même un peu honte. En plus d'une addiction pour le Java, il présente une jeudemoïte aigue, qui à un stade avancé est irrémédiable (mais tellement plaisante pour son en toute rage (pas de dent), bon, j'essaie de faire du PhD, mais je crois que j'ai du mal)… En résumé : merci à lui !

Je tiens de même à exprimer touteuh ma gratitudeuh à Bruno Fady qui fût mon directeureuh de thèseuh (encore 1, mais ce n'est pas le dernier). Je sais que c'est injuste par rapport aux autres, mais il était remercié dès mon premier jour à l'INRA que parce qu'il est Marseillais, et oui, il faut bien des critères objectifs… Je le remercie franchement pour son aide souvent morale, il a toujours su débloquer les situations, être à l'écoute de mes doutes et me booster pour organiser des réunions (tout en étant efficace, ça va de soi), il est vraiment d'une compagnie apaisanteuh et positiveuh. Et en plus il joue au basket, ça c'est la cerise sur le gâteau, mais de par là où il regarde, je ne suis pas sûre qu'il arrive à la voir ! Vous comprendrez donc pourquoi ce fût une très bonne

recrue dans l'équipe de basket universellement connue à l'INRA (d'Avignon). En résumé : merci à lui !

Ah, j'arrive maintenant à Hendrik Davi, qui fût mon directeur de thèse (encore 1 ! mais c'est le dernier) et en premier lieu un ami (euh, s'il le veut bien). Hendrik (oui, oui j'ai trop du mal à dire son nom) est une force de la nature, pas seulement pour sa taille qui fait que de lui parler aggrave les problèmes de cervicales, mais par sa force de travail, avec une grande capacité de concentration. D'un point de vue scientifique, les interactions ont été très bénéfiques dans la mesure où il m'a aidé à cibler les problématiques de ma thèse (qui souvent peuvent être légions), à être efficace et à me redonner confiance. Il a fait de nombreuses fois le bureau des pleurs, des rires, des doutes et des oreilles qui sifflent (pour les autres…). On a partagé un panier de légumes (bio !) et puis un panier de basket (oui j'avais compris que pour rester sans blessure dans ce jeu de sauvages, le mieux était de se mettre dans son équipe, mais n'allaient pas vous imaginez que je le traite de grande brute !). Bon, et bien merci à lui et à la revoyure, demain ?

C'est bien joli tout ça, mais on a l'impression que les femmes sont quasi inexistantes au labo : et bien NON, ce n'est pas le cas on est de plus en plus nombreuses !

Merci à Anne Roig, ma maman d'adoption de la génétique et une amie précieuse (c'est toujours d'adoption une amie, non ?). Toutes les données génétiques qui sont dans cette thèse existent grâce à elle (et à Bruno Jouaud, mon papa d'adoption de la génétique, mais qui m'a abandonné pour une autre unité –mais je ne lui en veux pas-). Dans le travail, la rigueur d'Anne est une qualité essentielle et j'espère que des bribes de son organisation me resteront. En tant qu'amie, et bien, elle a toujours su me remonter le moral et prendre le temps de bavarder, être dérangée à n'importe quel moment si le besoin s'en faisait sentir : merci !

Merci à Sylvie Oddou qui m'a beaucoup aidé d'un point de vue scientifique et avec qui j'ai partagé de grands moments d'humanité (mais pas forcément d'humilité… hihihi). J'espère tout d'abord que notre interaction sur la dispersion portera ses fruits (sans aucun jeu de mot) et que de toute façon on continuera à se voir comme de vieilles copines ragoteuses. Les discussions dans son bureau furent souvent ponctuées d'éclats de rire, mais je tairai les raisons (pas très orthodoxes…).

Merci à François de Coligny, sans lequel « Migration » n'existerait tout simplement pas. Les rencontres à Montpellier, derrière son ordinateur ont permis de programmer ce modèle dans la plus grande convivialité qui soit, merci à lui pour son accueil chaleureux. Au passage, petit coucou à Samuel au nom compliqué qui a également enrichi ces rencontres.

Je tiens à remercier François Lefêvre (le DU comme on dit) qui a su faire de ce labo un lieu agréable, où il fait bon travailler. François a été très présent les derniers jours de ma thèse et a relu plusieurs parties à la dernière minute, il a su m'encourager pour la dernière ligne droite et notamment quand je voulais reporter la date de soutenance. Merci 1000 fois !

Je remercie ensuite toutes les équipes de terrain, Nico, William, Florence, que j'avais surnommé le trio gagnant il y a bien longtemps, et bien, il gagne toujours. C'est vraiment agréable de travailler avec vous ! L'UE m'a également aidé pour le géo-référencement des arbres : merci à ceux qu'on n'entend pas dans les couloirs, euh seulement quand Aurore est en train de parler. Mention spéciale à Didier Betored pour les cartes, les données et fichiers en tout genre, son aide fût précieuse. Mention plus que spéciale à Valérie pour toute les fois où elle a réparé mon ordinateur qui faisait des siennes.

Je remercie également toutes les personnes de l'URFM pour leur aide et leur convivialité, ceux de la salle café et ceux de l'équipe de basket qui auront survécu !

Viennent ensuite les amis :

Catouille qui est tout d'abord grande en taille et on se rend vite compte qu'elle est également grande en sympathie, serviabilité, convivialité (et tout les « ités » positifs du langage français) et connerie. J'espère qu'on restera à proximité, qu'on échangera des repas, des cinés et des moments de musique. Je te souhaite avant tout de trouver un poste dans la région parce que tu le mérites ! non mais oh !

Mariane, ah, on a partagé en gros 4 ans de bureau, autant dire qu'on en a échangé des idées, qu'elles furent sur la science, l'existence, la musique, les livres, les films, le ciel, nos plantes en mauvais état, ma sœur (désolée pour elle) ou l'accordance de nos chaussettes avec le col de nos tee-shirts… merci, merci, merci et merci pour tout ÇA ! Et j'espère que toutes les emmerdes du quotidien te fuient comme la peste, y en a marre !!! En tous cas, on est là (Lolo, Jojo et moi) pour des séances conneries autour d'un pot ou tout autre truc (alcoolisé de préférence).

Lolo : à toi de souffrir. T'es juste en mode génial (ce n'est pas bien de se moquer du langage des p'tits jeun's du labo mais ça me fait rire). J'adore ton humour toujours bien placé et j'aime également ta droiture d'esprit. Egalement merci pour ton aide au secrétariat, certaines formalités administratives furent douloureuses pour moi et tu as toujours su m'aider. J'en profite pour remercier également Marie-Claude qui m'a réimprimé plusieurs fois les ordres de mission qui refusaient de rester sans bouger sur mon bureau. Je la remercie également pour nos séances de psychologie humaine.

Gwenouille : que de dire de plus que Merci ? Pour nos échanges scientifiques tout d'abord, tu m'as vraiment motivé dans les moments de doute et m'a aidé à me dire : « ce que je fais n'est pas si nul que ça » ! Nos échanges furent également tout autre, notamment en colloque quand tu revins quelque peu alcoolisé et que tu me racontas ton triste secret, bon j'espère que ça n'est pas sorti de la région PACA. Je n'oublierai Jamais nos discussions du vendredi aprem, tu es un puits de science en … musique évidemment ! A bientôt, sans doute à Paris et maintenant je sais que le métro ferme ses grilles à minuit !

Je tiens à remercier Séverine (GB), Séverine de toujours et j'espère pour toujours, qui fût là, est là et SERA là, et non ma vieille, t'as pas le choix ! Ça fait 10 ans qu'on se connaît et 10 ans qu'on rigole, qu'on échange et ça me fait un bien fou, j'espère qu'à toi aussi (oui c'est une déclaration) ! Je ne le dirai jamais assez mais les PACSades que vous avez organisé avec Yannounette étaient à votre image : joyeuses et simples (sauf le jungle speed à échelle humaine). Allez, je peux le dire : vous allez bien ensemble.

Mais il y a z aussi, tous ceux que je connais, que je sais qui me plaisent… Nyls et Alexis, mes frérots blondinets, Thomas le cérébral fou, Sophie la posée (et qui m'a offert une belle semaine de vacances merveilleusement douce), Marion ma poteau de lycée et de chantier (c'est important de préciser) qui a toujours autant d'énergie à revendre, toujours autant vivante, fofolle avec un rire qui dépasse les nuages !!! Elise, ma pote (oui, Marion : Elise elle parle moins fort donc c'est ma pote et non mon poteau) de lycée et de chantier, faut qu'on s'appelle, un jour ? et Val de Paris et de partout !

Il y a également tous les hurluberlus du labo : Maxime la force calme que je ne connais pas très bien mais je le regrette, Aurore la force pas calme, Matthieu celui qui aimait fabriquer tant de choses, Thomas l'artiste de la musique et de l'humour, Jonathan la super nouvelle recrue, Marion celle qui n'y paraît pas, Florence qui danse bien, Tonya le sourire personnifié, Hadrien celui qui Aimait la nature et les discussions (et la grotte bleue), Cyrille le contrepétiste, René le fou furieux, Oana au beau prénom et caractère, Arnaud le Grand (je le pense vraiment), Guigui mon souffre douleur (désolée mais c'est tombé sur toi, enfin principalement), François P. celui qui était doué

(Grrrr), Damien le discret mais honnête, Joannès celui qui avait toujours une horde de fille autour de lui, Guillaume le stateux, Teddy le râleur, Aïda la râleuse (enfin, ce sont les rumeurs de l'IMEP). Et Tant d'Autres, tant de gens à connaître encore.

Maintenant je remercie la famiglia, bien qu'il y ait un élément, un électron libre que j'ai du mal à classifier : Le PJ (ou Pierre-Gland pour ceux qui étaient à mon oral de thèse), animal préhistorique selon sa moitié d'ADN masculine ! Merci à toi pour toutes tes qualités, et tes défauts (faut également que je les supporte alors je les aime). Plus sérieusement, je te remercie d'avoir été là et d'être là pour les moments pas toujours drôles, pour tes idées et ton jusqueboutisme de tous les jours (ça te va si bien), pour les moments drôles (ils sont nombreux), les rando et ton goût pour les courgettes bouillies, ça nous rend souvent service ce goût commun ! Vivement qu'on reparte à la découverte de beaux paysages qui sont d'autant plus beaux que je les regarde avec toi la première fois (euh, c'est la minute romantique, t'inquiètes pas, ça va pas durer !). Et saches que tu es plein de les qualités que les animaux préhistoriques ils ont mis dans ton toi-têmé !

Maaaaaaman : je la remercie pour son écoute téléphonique, qui à mon avis, l'a souvent forcé à se poser la question : Pourquoi ai-je fait 4 filles ??? Je la remercie également pour ses blagues et son rire peu timoré lors de ma soutenance car les gens du labo se sont dit : « Ah, ce n'est pas de la faute d'Annabelle, c'est génétique tout ça ». Merci pour ton (tes) grain(s) de folie qui fait (font) qu'on ne s'ennuie Jamais ! Je te remercie pour toutes les belles choses que tu m'as données sans compter et apprises.

Je remercie également mon père (alias papounet) qui a toujours été là. Je te remercie pour ton humour (qui hélas est héritable), je ne sais par contre pas si je dois te remercier pour ton nez (qui hélas est héritable et qui m'a valu un certain nombre de mauvaises blagues –méchant Gwendal-). Je te remercie également de m'avoir appris à tourner (pas des cigarettes) des vases en terre, faut que je m'y remette !

Merci à mes sœurs : Marina quella di sempre, Magali la généreuse, Laetitia l'allumée et Camille qui est trop jeune pour que je lui mette un rôle sur le dos ! Ah, que c'est compliqué des relations entre sœurs, mais que c'est beau !

Merci à Jean-Louis et Colette pour leur chaleur humaine et toutes les discussions passionnantes et enrichissantes qu'on a pu partager, j'espère que ça continuera encore longtemps.

Merci à la nature, à la vie et au Chocolat (issu de la vie de la nature, oui oui je suis une fille intéressée), un de mes plus fidèle allié !

Merci à mon vélo, qu'on m'a volé à mon plus grand regret, il était rose avec marqué « elle » dessus, je l'aimais tellement. Maintenant, je l'ai remplacé, il est vert caca d'oie mais je sens que ça fera un beau mariage arrangé !!!

Encore un merci Global à tous et à tous ceux que je n'ai pas cité car je n'y ai pas pensé, mais le cœur y est.

UN fouillis d'herbes sèches et brisées bordait la route cimentée, et les pointes des herbes étaient lourdes de barbes d'avoine à accrocher aux poils des chiens, de lupins à emmêler dans les fanons des chevaux et de graines de trèfle à ancrer à la laine des moutons ; vie dormante qui n'attendait qu'à être dispersée, disséminée, chaque graine armée d'un appareil de dispersion, fléchettes tournantes et parachutes pour le vent, petites lances et balles de menues épines, le tout attendant l'animal ou le vent, le revers d'un pantalon d'homme ou l'ourlet d'une jupe de femme, le tout passif mais équipé pour l'activité, inerte, mais possesseur d'éléments de mouvement.

John Steinbeck
Les raisins de la colère -1939-

Odilon redon
Les fleurs du mal –1890-

CHAPITRE 1. INTRODUCTION GENERALE : EQUILIBRE CLIMAT-ESPECE 7
1. ROLE DU CLIMAT DANS LA REPARTITION DES ESPECES 8
1.1. Changements climatiques passés et répartition des espèces 8
1.2. Changements climatiques actuels, quelle conséquence sur la répartition des espèces ? 11
2. REPONSES DES ESPECES FACE A UN CHANGEMENT CLIMATIQUE 14
2.1. Modification des traits intrinsèques à l'espèce 14
2.2. Modification des aires de distribution 17
3. NECESSITE DE BIEN ESTIMER LES VITESSES DE MIGRATION 21
4. OBJECTIF DE LA THESE 24
5. PRESENTATION DU SITE ET DE L'ESPECE ETUDIES 25
5.1. Le sapin pectiné, *Abies alba* Miller 25
5.2. Le Mont Ventoux 28
CHAPITRE 2. ESTIMATION DE LA DISPERSION DU SAPIN PECTINE (ABIES ALBA MILLER) 31
PARTIE 1. ESTIMATION DE LA DISPERSION DES GRAINES DU SAPIN PECTINE PAR UNE APPROCHE DEMOGRAPHIQUE, ECHELLE D'UN MASSIF 32
1. SYNTHESE 32
2. INTRODUCTION 35
3. MATERIAL AND METHODS 37
3.1. Study site and species of interest 37
3.2. Experimental data 37
3.2.1. Regeneration plots 37
3.2.2. Seedlings inventory 38
3.2.3. Seed trees 38
3.2.4. Biotic and abiotic variables 38
3.3. Models and analysis 39
3.3.1. Comparison of spatial distribution of seedling vs. seed trees at fine scale 39
3.3.2. Environmental effect on seedling density 39
3.3.3. Dispersal modeling 40
4. RESULTS 42
4.1. Plot characterization 42
4.2. Seed dispersal limitation and spatial distribution of the recruited seedlings 42
4.3. Effect of environmental factors on seedling density 43
4.4. Dispersal model (DM) 43
4.5. Dispersal Recruitment Model (DRM) 44
4.6. Recruitment rate estimate 44
5. DISCUSSION 44
5.1. Ecology of silver fir regeneration 44

5.2. Trees-seedlings local interaction 45
5.3. Dispersal models 46
5.4. From dispersal to migration..... 47
PARTIE 2. CALIBRATION DE LA DISPERSION DU SAPIN A PARTIR D'UNE APPROCHE GENETIQUE, ECHELLE DE LA PLACETTE 61
1. INTRODUCTION 61
2. MATERIEL ET METHODE 63
2.1. Site expérimental 63
2.1.1. Placette 164 63
2.1.2. Cartographie des semis 64
2.1.3. Cartographie des semenciers 64
2.2. Matériel génétique et marqueurs 66
2.2.1. Matériel génétique 66
2.2.2. Marqueurs moléculaires 66
2.3. Analyses 67
2.3.1. Caractérisation de la structure génétique spatiale (SGS) 67
2.3.2. Estimation des flux de gènes historiques (σ) à partir de la SGS 68
2.3.3. Mesure directe des flux de gènes 69
2.3.4. Contribution des mères à la régénération 72
3. RESULTATS 72
3.1. Caractérisation de la structure génétique spatiale (SGS) 72
3.1.1. SGS intra-cohorte 72
3.1.2. SGSI entre adultes et semis 75
3.1.3. Distance de dispersion des flux de gènes historiques 77
3.2. Mesure des flux de gènes directs 77
3.3. Contribution des mères à la régénération 78
4. DISCUSSION 81
4.1. La structure génétique spatiale est faible 81
4.2. Estimation directe et indirecte de la variance axiale de dispersion des graines 82
4.3. Approches démographiques *vs* approches génétiques 82
4.4. Contribution des mères à la régénération 84
CHAPITRE 3. EVOLUTION DEMOGRAPHIQUE ET CONSANGUINITE DE LA REGENERATION DU SAPIN A L'ECHELLE DE LA PLACETTE 87
1. REGIME DE REPRODUCTION ET IMPACT SUR LA DESCENDANCE 88
2. RECHERCHES EFFECTUEES SUR LE REGIME DE REPRODUCTION DU SAPIN AU SEIN DE L'URFM 91
3. PRESENTATION DU DISPOSITIF EXPERIMENTAL 94
3.1. Site expérimental 94
3.2. Suivi de la régénération 95
4. DEMOGRAPHIE DES SEMIS SUR LA PLACETTE 164 96

4.1. Méthodologie 96
4.1.1. Variables environnementales affectant la densité de semis 96
4.1.2. Répartition des semis 97
4.2. Résultats 99
4.2.1. Répartition des semis 99
4.2.2. Variables environnementales influençant la dynamique des semis 104
4.3. Discussion 107
5. EVALUATION DE LA PURGE CHEZ LA REGENERATION 110
5.1. Méthodologies 110
5.1.1. Matériel génétique 110
5.1.2. Marqueurs moléculaires 110
5.1.3. Mesure de la diversité génétique 110
5.2. Résultats 113
5.2.1. Evaluation du niveau d'homozygotie chez les adultes et semis de la placette 164 113
5.2.2. Evolution de l'indice de fixation en fonction de l'âge des semis 114
5.3. Discussion 117
5.3.1. Déficit en hétérozygotes 118
5.3.2. Evolution du déficit en hétérozygotes par cohorte 118
5.3.3. Purge des individus les plus consanguins 119
5.3.4. Conclusion 120

CHAPITRE 4. PERSPECTIVES : MODELISATION DE LA DYNAMIQUE DES SAPINIERES FACE AU CHANGEMENT CLIMATIQUE 121

1. MODELISATION DES ECOSYSTEMES FORESTIERS 122
2. PRESENTATION DU MODELE « MIGRATION » 125
2.1. Structure du modèle Migration 127
2.1.1. Concept général 127
2.1.2. Description des processus inclus dans le modèle 130
2.2. Format des fichiers d'entrée 137
2.2.1. Peuplements 137
2.2.2. Climat 139
2.3. Exports des simulations 139
2.4. Calcul des distances de migration 140
2.5. Evaluation de la réduction de l'étendue du sapin 140
2.6. Schéma récapitulatif du fonctionnement du modèle 140
3. PLAN DE SIMULATIONS 141
3.1. Type de scène 142
3.2. Impact de la forme de la courbe de dispersion sur les capacités de migration 145
3.3. Impact des niveaux de fructification 146
3.3.1. Variation du nombre de graines par cône 146
3.3.2. Variation du diamètre à la fructification 146

3.4. Impact du milieu d'accueil sur les capacités de migration du sapin 147
3.5. Impact de l'augmentation de la température à 1200 et 1600 m d'altitude 147
3.6. Impact de la mortalité massive sur l'étendue du sapin sur un gradient altitudinal 147
4. RESULTATS ET INTERPRETATIONS 148
4.1. Déplacement des températures et des optimums 148
4.1.1. Résultats 148
4.1.2. Interprétation 150
4.2. Impact de la forme de la courbe de dispersion sur les capacités de migration 152
4.2.1. Résultats 152
4.2.2. Interprétation 154
4.3. Impact des niveaux de fructification sur les capacités de migration 155
4.3.1. Résultats 155
4.3.2. Interprétation 158
4.4. Impact du type de milieu d'accueil sur les capacités de migration du sapin 159
4.4.1. Résultats 159
4.4.2. Interprétation 159
4.5. Impact de l'augmentation de la température sur les capacités de migration 160
4.5.1. Résultats 160
4.5.2. Interprétation 162
4.6. Impact de la mortalité massive sur l'étendue du sapin sur un gradient altitudinal 164
4.6.1. Résultats 164
4.6.2. Interprétation 165
5. CONCLUSION 166
5.1. Limite du modèle 166
5.2. Apport du modèle 167
5.3. Perspectives pour le modèle 168
5.4. Devenir du sapin 170
CONCLUSION 171
RÉFÉRENCES 173
ANNEXES 189

--- *Avant propos* ---

Ce travail s'inscrit dans le contexte actuel du **changement climatique** (CC) qui va imposer aux espèces de s'adapter aux nouvelles conditions écologiques et/ou de migrer dans le but de « suivre » le climat qui leur est favorable. La nouveauté de ce changement climatique est la rapidité à laquelle il s'opère (de l'ordre du siècle) et son origine anthropique. Plusieurs études ont montré que l'impact du CC se fait déjà sentir à l'échelle globale. La revue de Parmesan (2006) sur les réponses écologiques et évolutives des espèces référence de nombreux cas où les espèces ont déjà dû modifier leur comportement face au CC. Plusieurs types de réponses sont observés, certaines espèces modifient leur phénologie, d'autres sont capables de s'adapter et finalement le CC peut induire une modification de l'aire de répartition des espèces, soit par extinction aux marges les plus chaudes, soit par colonisation aux marges froides de l'aire de répartition.

Dans ma thèse, je me suis intéressée aux potentialités de **migration** du **sapin pectiné** (***Abies alba*** Mill.) face au CC. Les arbres ont la particularité d'avoir de longs cycles reproductifs, on fait donc l'hypothèse qu'ils ne pourront s'adapter suffisamment rapidement face au CC en cours et que la réponse principale des arbres sera la migration. Cette dernière intègre tous les processus du cycle de vie des arbres (fructification, dispersion, recrutement croissance et mortalité). Nous avons calibré les processus clefs du cycle puis développé un **modèle de dynamique forestière** les intégrant afin de répondre à la question : « **Est-ce que le sapin, à longs cycles reproductifs, sera capable de migrer assez vite face au CC ?** ». Dans ce modèle nous avons mis l'accent sur les processus de **dispersion des graines** (à l'origine du mouvement dans l'espace chez les végétaux) et de **recrutement** (permettant l'installation du sapin dans de nouveaux sites).

Le site expérimental pour l'étude des potentialités de migration du sapin est le **Mont Ventoux**. Ce massif est situé à la limite sud-ouest des Alpes françaises. Il culmine à 1909 m et présente une grande gamme de conditions climatiques allant d'un climat méditerranéen à basse altitude et sur sa face sud, à un climat subalpin aux hautes altitudes et sur sa face nord. Le sapin se situe là à la limite sud de son aire de répartition, en France. De plus, le sapin présente une **forte dynamique de recolonisation** sur ce site : le Mont Ventoux a été totalement déboisé au début du 18ème siècle, puis a été reboisé avec trois essences de pins (*Pinus nigra*, *Pinus sylvestris*, *Pinus uncinata*) (Guende 1978). Le sapin subsistait sous forme de populations reliques, à partir desquelles l'espèce a recolonisé la face nord du massif (de 950 à 1650 m d'altitude) en même temps que le hêtre (*Fagus sylvatica*) qui a subi la même histoire. En plus de son histoire, le Mont Ventoux est un site

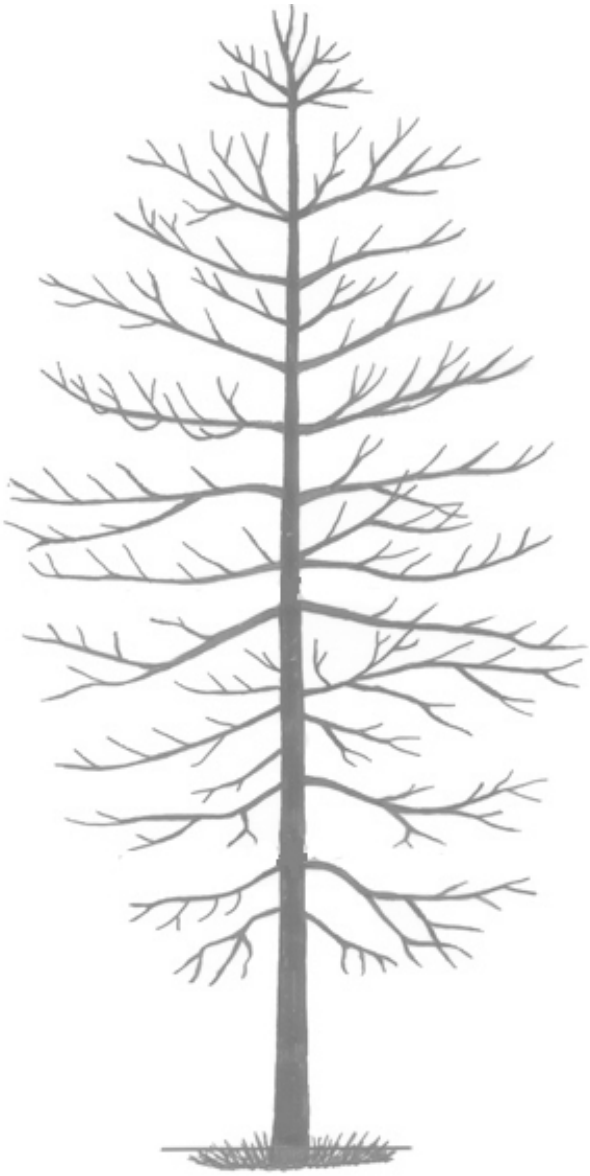
intéressant de part le fort gradient altitudinal qu'il présente, qui, dans notre étude représente un gradient climatique (que nous n'appréhendons qu'à travers le gradient thermique) (Jump *et al.* 2009).

J'ai réalisé ma thèse dans l'unité de recherche « **Ecologie des forêts méditerranéennes** » de **l'INRA d'Avignon**. Cette unité a longtemps travaillé sur la dynamique du sapin sur le Mont Ventoux. Un des résultats principaux des travaux effectués était que le sapin présentait de faibles capacités de dispersion (Sagnard *et al.* 2007). Un autre constat plus récent sur la dynamique du sapin est que celui-ci dépérit dans la partie basse de son aire de distribution actuelle, autour de 1000 m d'altitude (l'étude du dépérissement est l'objet de la thèse de M. Cailleret). Face à ces constats (recolonisation, faibles capacités de dispersion et dépérissement) la question de la subsistance du sapin sur le Mont Ventoux se pose, c'est pourquoi il était intéressant de déterminer les potentialités de migration du sapin face au CC.

Cette thèse s'articule en 4 chapitres : 1) Introduction sur l'impact du CC sur la répartition des espèces, 2) Calibration de la fonction de dispersion du sapin et du recrutement par des approches démographiques ; mesure des flux de gènes du sapin et calibration de la fonction de dispersion par des approches génétiques, 4) Démographie des semis et détection de la consanguinité chez le sapin à une échelle locale, 5) Modélisation de la dynamique des sapinières face au CC et perspectives.

Chapitre 1. INTRODUCTION GENERALE :

EQUILIBRE CLIMAT-ESPECE



1. ROLE DU CLIMAT DANS LA REPARTITION DES ESPECES

L'aire de répartition d'une espèce correspond à la portion du territoire occupée par l'ensemble des populations de cette espèce sur la zone étudiée. Il s'agit d'un concept complexe en écologie souvent lié aux patrons d'abondance des espèces en nombre d'individus (Brown 1984). L'importance du climat dans l'explication de la distribution des animaux et des plantes a été reconnue très tôt en écologie (von Humboldt and Bonpland 1807, de Candolle 1855). Le contrôle climatique est en effet un principe central de la biogéographie[a]. Depuis le XIX^{éme} siècle, le climat est considéré par de nombreux géographes comme le premier facteur à l'échelle globale, ayant une influence sur la distribution des espèces (Pearson and Dawson 2003). Ce dernier agit sur la limite de distribution des espèces soit par l'intermédiaire de limitations physiologiques directes telles que les dommages dus au gel (destruction des tissus, mortalité et incapacité à se reproduire) (Körner and Paulsen 2004), soit par limitations indirectes liées à un stress biotique (par exemple la sécheresse en climat méditerranéen).

Le concept de niche a été proposé par Grinnell en 1917 qui considère la niche comme l'ensemble des conditions du milieu abiotique (température, précipitations...) nécessaires à la survie des individus d'une espèce. Cette vision, principalement basée sur des facteurs abiotiques a été modifiée par Elton (1927) pour inclure les relations biotiques et les interactions entre espèces. Hutchinson (1957) propose de distinguer la niche fondamentale et de la niche réalisée. La niche fondamentale est déterminée par les besoins propres à l'espèce (donc en termes de conditions environnementales) où celle-ci pourrait vivre indéfiniment. La niche réalisée est restreinte par rapport à la niche fondamentale par des interactions avec d'autres espèces, ou des capacités de dispersion limitées. Ces définitions montrent que parmi les facteurs déterminant la distribution des espèces, le climat a longtemps été pressenti comme un facteur fondamental (Parmesan 2006).

1.1. Changements climatiques passés et répartition des espèces

Un changement climatique (CC) désigne l'ensemble des variations climatiques en un endroit donné, au cours du temps, telles qu'un réchauffement ou un refroidissement des températures,

[a] La biogéographie est une branche de l'écologie, en lien avec la géographie physique, qui étudie la répartition spatio-temporelle des être vivants et des communautés.

une augmentation ou une diminution de la pluviométrie ou un changement du régime des vents.

Le climat a varié tout au long de l'histoire de notre planète et les preuves attestant ces changements sont de plus en plus nombreuses. Les changements climatiques sont dus à plusieurs contraintes externes découlant des variations de la rotation de la terre sur elle-même et autour du soleil (cycles de Milankovitch) et des contraintes internes telles que l'activité volcanique, ou la teneur en gaz à effet de serre dans l'atmosphère. Même si reconstruire le climat passé est une tâche difficile, plusieurs types d'indicateurs (« proxy ») sont disponibles, tels que les gaz contenus dans les carottes de glaces issues des glaces accumulées aux pôles ou la nature des pollens trouvés dans les sédiments. En comparant les résultats obtenus à l'aide de plusieurs indicateurs, le climat de la planète a été reconstitué jusqu'à plusieurs millions d'années. Le climat passé de la planète a été caractérisé par des alternances de périodes froides et chaudes. L'échelle de temps de ces changements climatiques passés est de l'ordre de plusieurs millénaires (Cheddadi *et al.* 2005), même si certaines études relatent des variations climatiques importantes de l'ordre de la décennie (Alley *et al.* 2003). Tous ces changements ont façonné la répartition des espèces. Le quaternaire, daté à environ -1.5 Ma, a été caractérisé par des périodes glaciaires (avec une forte progression de la calotte glaciaire) et interglaciaires (recul de cette calotte). Face à ces variations climatiques, les espèces ont connu des réductions et des expansions de leur aire de répartition en fonction des cycles glaciaires/interglaciaires (Davis and Shaw 2001, Petit *et al.* 2002, Taberlet and Cheddadi 2002). Ces phénomènes sont bien documentés et l'évolution géographique de certaines espèces a été reconstituée, notamment pour des arbres déjà présents avant le quaternaire (figure 1-1). Lors des périodes glaciaires les arbres se sont réfugiés dans des « zones refuges » pour ensuite recoloniser le continent. Les études phylogéographiques ont permis d'étudier plus précisément les routes de colonisation empruntées lors des remontées vers le nord (Petit *et al.* 2002) (figure 1-2).

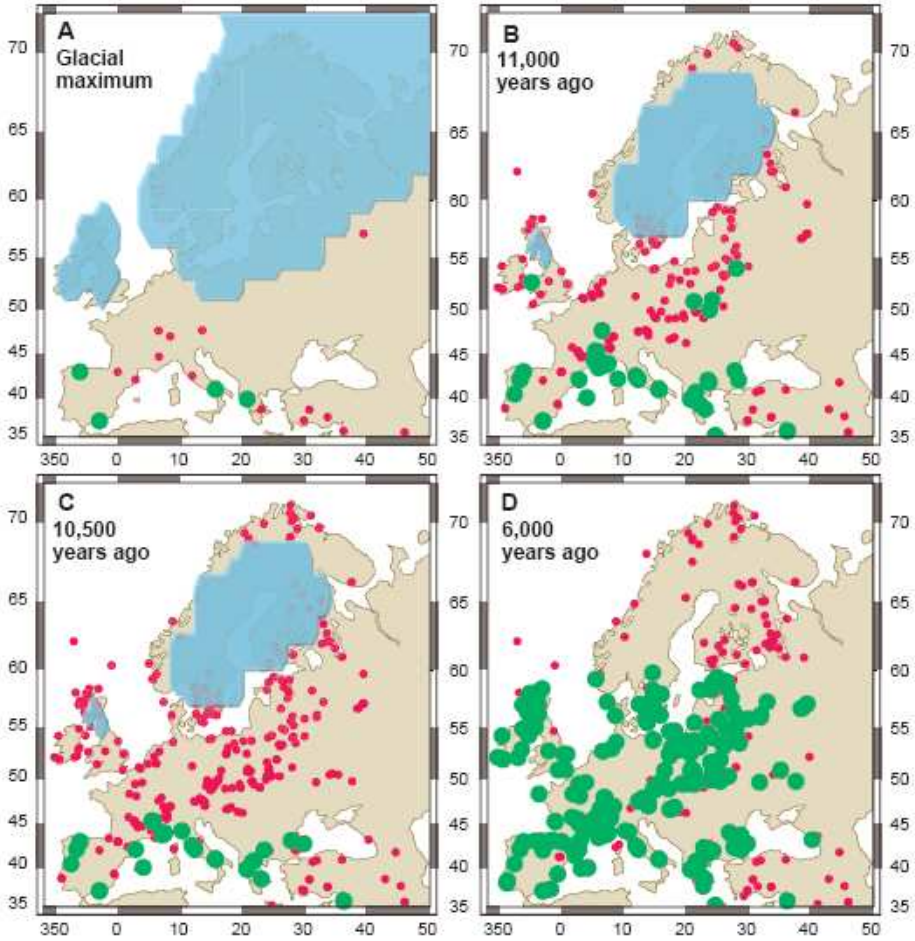


Figure 1-1 : Distribution géographique du genre Quercus obtenue à partir de données polliniques, lors de la dernière glaciation. A : maximum glaciaire (-18000 ans) : Les chênes ont survécu dans quelques refuges autour du bassin Méditerranéen (points verts) et n'étaient pas présents dans les autres (points rouges). A et B : recul progressif des glaces et remontée du hêtre. C : évènement froid et recul du chêne vers le sud. D : Etendue maximale du chêne en Europe. Extrait de Cheddadi *et al.* 2005.

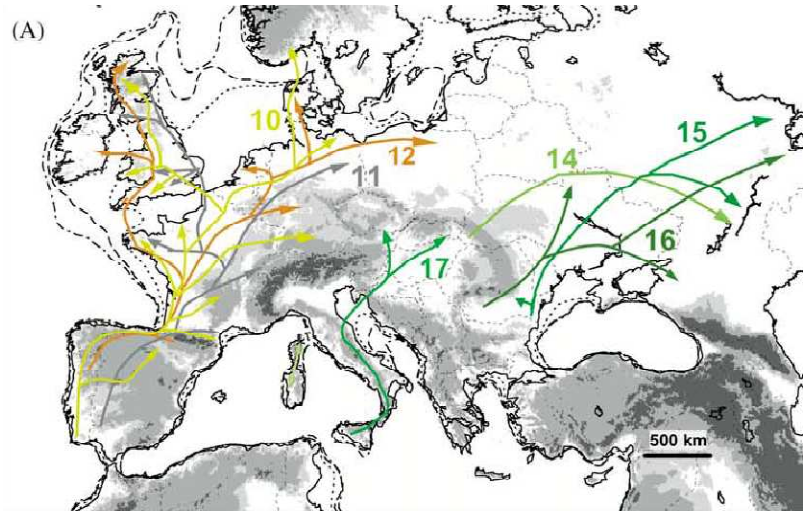


Figure 1-2 : Routes de colonisation des principaux haplotypes d'ADN chloroplastiques de chêne en Europe. Extrait de Petit *et al.* 2002.

1.2. Changements climatiques actuels, quelle conséquence sur la répartition des espèces ?

Le climat a fortement évolué depuis l'ère industrielle. La particularité de ce changement réside en 2 points : son origine est anthropique et la vitesse à laquelle il se produit est rapide, de l'ordre du siècle (IPCC 2007). Il existe trois types de preuves attestant ce réchauffement : la hausse de la température elle-même, les effets de cette augmentation sur des caractéristiques physiques de notre environnement comme la fonte des glaces au niveau des pôles ou des glaciers en montagne, et enfin les conséquences de ces variations sur les espèces animales ou végétales (extinction, déplacement d'aire). Le climat évolue vers des températures plus élevées, et une modification du régime des pluies. La pluviométrie moyenne évolue vers des précipitations plus fortes dans l'hémisphère nord (5 à 10%), mais avec une diminution en été en Méditerranée Les projections modélisées sur la base de divers scénarios socio-économiques prévoient une augmentation très probable des précipitations aux latitudes élevées, au contraire, une diminution probable sur la plupart des terres émergées subtropicales et méditerranéennes (conformément aux tendances relevées récemment), et une augmentation de l'activité cyclonique. Selon les chiffres du rapport IPCC (2007), la température moyenne de la terre a augmenté de 0.74°C [0.56-0.92] entre 1906 et 2005 avec un réchauffement récent sur les continents de l'ordre de 0.27°C (±0.07) par décennie depuis 1979, plus marqué dans l'hémisphère nord (0.33 °C (±0.09) par décennie) que dans l'hémisphère sud (0.13 °C (±0.07) par décennie). Entre 1995 et 2006 figurent onze des douze années parmi les plus chaudes depuis 1850. Ce réchauffement est en grande partie dû à l'émission de gaz à effet de serre (dioxyde de carbone et méthane principalement) dans l'atmosphère imputable à une forte industrialisation depuis 200 ans, à la consommation des hydrocarbures, à l'agriculture et enfin à la déforestation (figure 1-3).

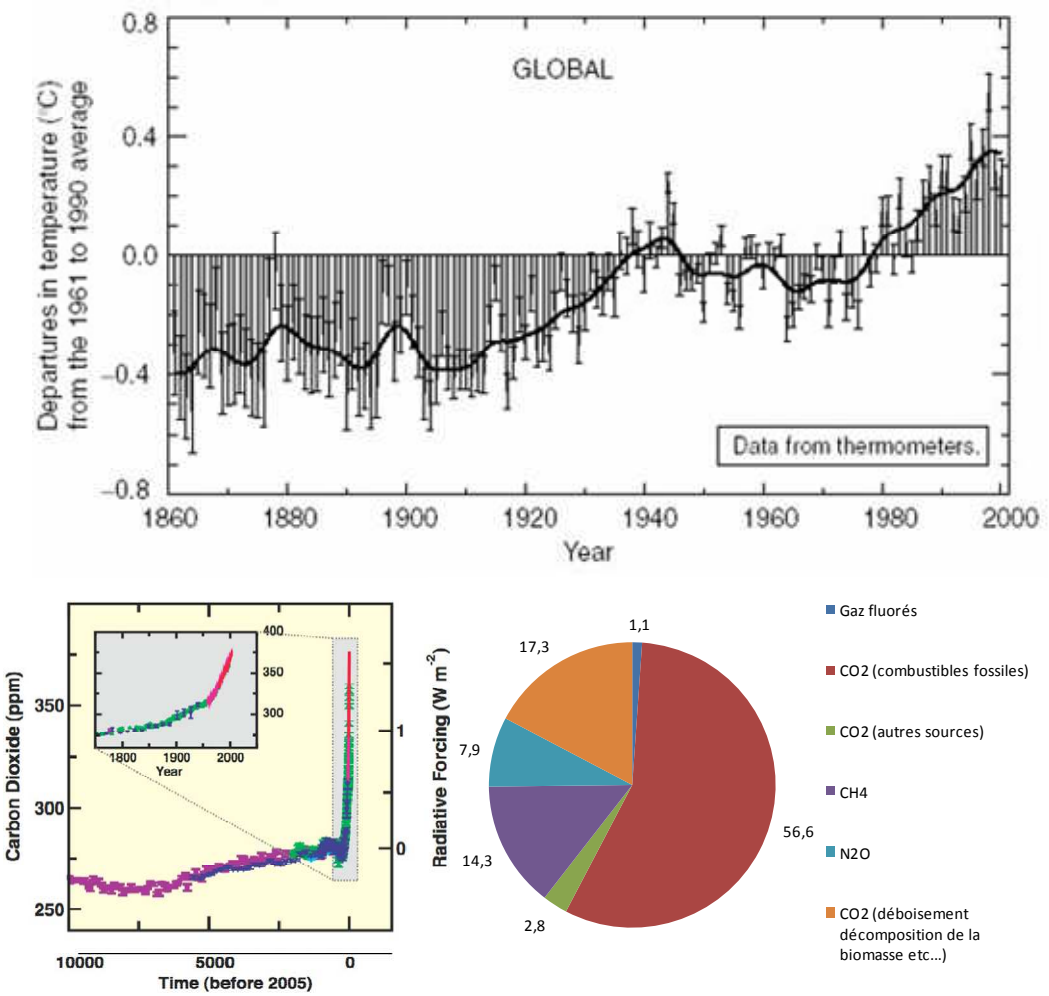


Figure 1-3 : a) : Anomalies de la température annuelle globale de l'air (°C) de 1850 à 2005 par rapport aux moyennes établies de 1961 à 1990. Les courbes lisses sont des moyennes flottantes avec un pas de temps de 10 ans. La courbe noire obtenue par le CRUTEM3 est comparée aux données issues de NCDC (Smith and Reynolds 2005; courbe bleu), de GISS (Hansen *et al.* 2006; courbe rouge) et de Lugina *et al.* 2006 ; courbe verte) (adapté de Brohan *et al.* 2006). b) : Concentration en CO_2 dans l'atmosphère durant les 10000 dernières années (grand graphique) et depuis 1750 (médaillon). Les mesures proviennent des carottes de glace (symboles de couleurs différentes correspondant aux diverses études) et d'échantillons atmosphériques (lignes rouges) (adapté du rapport de l'IPCC 2007). c) : Camembert des différentes sources d' émission des gaz à effets de serre.

Les projections futures basées sur des modèles de circulation générale atmosphérique prévoient une augmentation de la température moyenne comprise entre 1.8°C[1.1-2.9] et 4°C[2.4-6.4] entre la fin du siècle précédent et la fin de ce siècle selon différents scénarii socio-économiques envisagés (Figure 1-4).

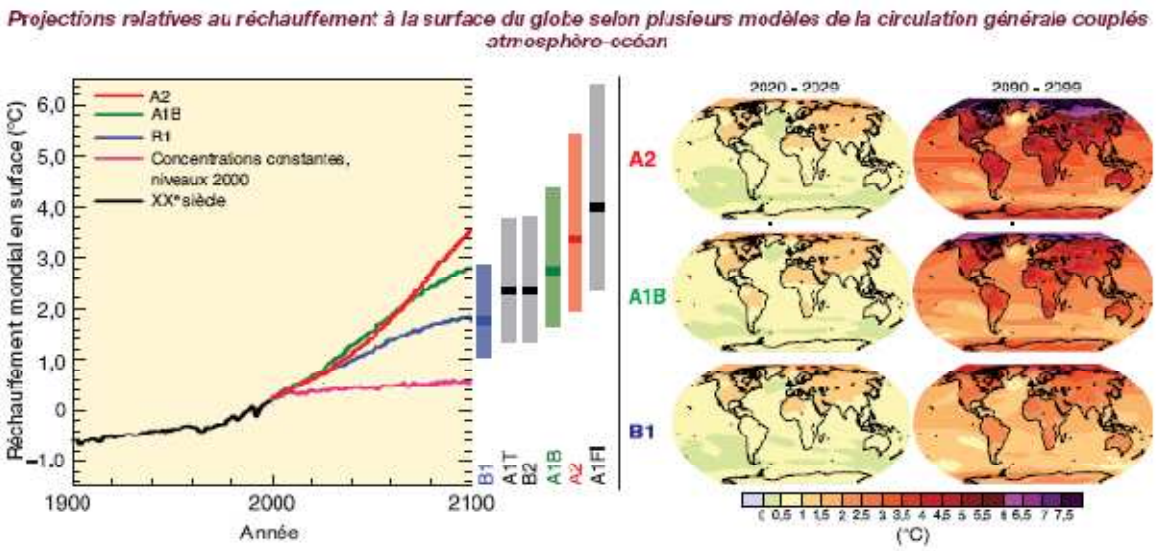


Figure 1-4 : Estimation du réchauffement de la surface de l'air d'ici à 2100. Gauche : Les lignes en traits pleins correspondent à des moyennes globales multi-modèles du réchauffement en surface (relatif 1980-1999) pour les scénarios A2, A1B et B1, indiqués comme le prolongement des simulations du XXème siècle. La ligne rose représente l'expérience dans laquelle les concentrations étaient maintenues constantes par rapport aux valeurs de 2000 (Extrait du Rapport I de l'IPCC 2007). A droite : Evolution projetée de la température en surface pour le début et la fin du XXIème siècle par rapport à la période 1980-1999, selon des projections moyennes. Extrait du rapport de l'IPCC.

A l'échelle du globe, ces prévisions indiquent que les différents types climatiques vont subir une translation vers les pôles. Loarie *et al.* (2009) ont calculé des vitesses de déplacements du climat pour le siècle prochain en considérant une augmentation moyenne des températures. Leurs résultats montrent que le climat se déplace en moyenne de 0.42 km/an. La vitesse de déplacement du climat est moins rapide au niveau des reliefs (0.08 km/an), elle est maximale dans les déserts et mangroves (1.26 km/an). Ainsi, les espèces dont la répartition dépend fortement du climat, vont voir les conditions écologiques favorables à leur survie, autrement dit leur niche, se déplacer vers les pôles. Sous certaines hypothèses de dépendances des espèces au climat, il est possible de prédire les futures aires de répartition des espèces par modélisation. De nombreuses approches sont proposées, dont des approches statistiques basées sur la « théorie des niches ». Dans une première étape, ces modèles caractérisent la niche bioclimatique de chaque espèce en fonction de variables environnementales à partir de la répartition observée, faisant l'hypothèse qu'à large échelle, la niche réalisée des espèces coïncide avec leur niche fondamentale. La deuxième étape est de simuler la répartition future des espèces en fonction des scénarii climatiques. Badeau *et al.* (2004) ont modélisé les distributions futures de plusieurs essences forestières françaises (figure 1-5). Les résultats des simulations pour le sapin pectiné (*Abies alba* Mill.) montrent que la répartition géographique de cette espèce va fortement diminuer en France. Même si ces approches sont critiquables, car

elles ne prennent compte ni les interactions entre espèces, ni les capacités de dispersion ni l'augmentation du CO^2 ni les capacités d'évolution des espèces (c'est-à-dire d'évolution de leur niche fondamentale), elles permettent d'estimer des aires potentielles futures des espèces, en faisant l'hypothèse que les espèces ne s'adapteront pas. Face à ces changements deux grands types de réponse sont possibles qui sont la modification de leur traits d'histoire de vie (via la plasticité phénotypique et/ou l'adaptation) ou la modification de leur aire de distribution (par des extinctions en marge chaude de leur aire de répartition et via la migration en marge froide).

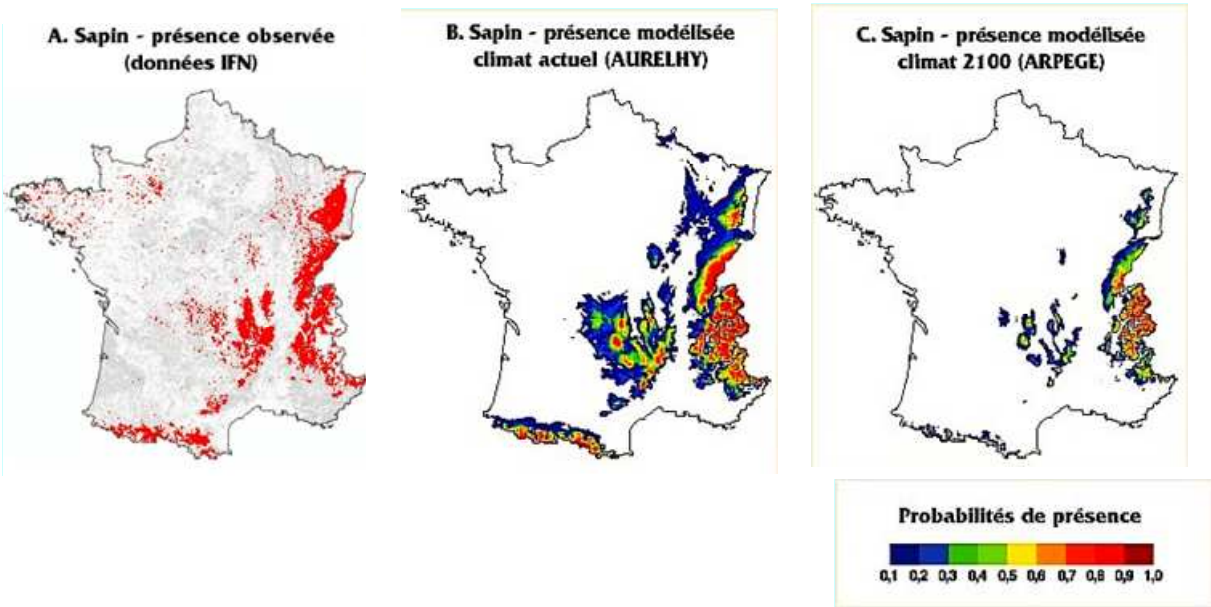


Figure 1-5 : Modélisation de la niche bioclimatique de sapin (*Abies alba* Mill.) actuelle (B) et en 2100 (C), à partir de la présence observée (A). Extrait de Badeau *et al.* 2004.

2. REPONSES DES ESPECES FACE A UN CHANGEMENT CLIMATIQUE

2.1. Modification des traits intrinsèques à l'espèce

Face au changement climatique actuel, les espèces présentent plusieurs types de réponses pour s'accommoder à l'évolution de leur habitat. Tout d'abord, les espèces peuvent s'accommoder au CC via la plasticité phénotypique. La plasticité phénotypique est la capacité d'un organisme à exprimer différents phénotypes à partir d'un même génotype donné en réponse à des variations des conditions environnementales biotiques ou abiotiques. Certaines formes de plasticité peuvent améliorer la valeur sélective des individus (capacité d'un certain génotype à se reproduire) dans différents environnements. Dans ce cas, la plasticité constitue

une réponse directe et rapide aux changements environnementaux et permet à des espèces de perdurer et de se reproduire malgré l'évolution de leur habitat. Les études concernant les capacités des espèces à modifier leurs traits d'histoire de vie (intrinsèques à une espèce) via la plasticité phénotypique sont nombreuses (Walther *et al.* 2002). Les traits modifiés peuvent être de différentes natures, par exemple les traits morphologiques ou physiologiques peuvent être plastiques. Rozendaal *et al.* (2006) ont montré que les traits des feuilles (surface foliaire, teneur en nutriments) de 38 espèces d'arbres tropicaux présentaient une grande plasticité face à des conditions d'éclairement différentes. La phénologie constitue un autre trait très fortement influencée par les changements climatiques. La phénologie est l'étude des phénomènes périodiques dont l'occurrence est déterminée par des variations environnementales (en particulier climatiques). Un grand nombre d'études, s'intéressant à la phénologie de différents traits d'histoire de vie, ont montré une précocité plus grande, depuis les années 1960, de l'arrivée d'oiseaux migrateurs, l'émergence des papillons, de la ponte des amphibiens, de la feuillaison et la floraison des plantes (Walther *et al.* 2002, Parmesan and Yohe 2003). Kramer (1995) a montré, chez sept essences forestières européennes, considérées comme adaptées à leur environnement, que la date de débourrement et la chute des feuilles présentaient une grande plasticité. Cette étude montre que les arbres possèdent une grande plasticité, et sont capables de répondre à l'évolution du climat en modifiant leur phénologie. La plasticité phénotypique constituerait donc un avantage face à l'évolution du climat, en permettant aux individus plastiques de présenter une niche plus large. Cependant, certains auteurs considèrent que la plasticité peut être une contrainte à l'établissement de nouvelles populations (mieux adaptées à un nouveau climat), en permettant aux populations préexistantes de survivre (Eriksson 2006, Miner *et al.* 2005). D'autres auteurs considèrent que la plasticité peut être un frein à l'adaptation (différenciation génétique due à des pressions de sélection s'exerçant sur un trait). La sélection naturelle (sélection des individus les plus en adéquation avec leur environnement, conduisant à l'adaptation) agit sur des phénotypes et non sur des génotypes. La sélection ne peut donc pas « sélectionner » génétiquement des phénotypes plastiques (non gouvernés par des gènes). La plasticité est elle-même un caractère variable entre individus, qui peut donc évoluer au fil des générations : Fallour-Rubio *et al.* (2009) ont mis en évidence une évolution de la plasticité en 3 générations chez le cèdre depuis son introduction en France fin XIXème.

A l'échelle des populations et des espèces, l'adaptation par sélection constitue une autre réponse à l'évolution de l'environnement. L'adaptation est favorisée par une forte diversité

génétique au sein d'une espèce et/ou d'une population (Savolainen *et al.* 2007). Lors d'un changement climatique, une forte variation génétique au sein d'une population augmente en effet la probabilité que certains gènes soient plus efficaces au sein du nouvel environnement, et soient ainsi naturellement sélectionnés. A l'heure actuelle, beaucoup de caractéristiques observées sur les espèces sont le résultat de la sélection naturelle favorisant les caractéristiques procurant les meilleures valeurs sélectives. Un exemple très connu est celui des « pinsons de Darwin » qui ont colonisé les îles Galapagos, pour lesquels la forme du bec a été sélectionnée en fonction de la nourriture disponible sur l'île colonisée, menant jusqu'à la spéciation. Dans le cadre du changement climatique, la vitesse à laquelle l'adaptation des espèces et/ou population s'opère est fondamentale. En effet si la vitesse d'adaptation des espèces est plus lente que celle à laquelle se déroule le changement, les espèces risquent de ne pas survivre (Petit *et al.* 2008). Un exemple d'adaptation rapide est celui du moustique d'Amérique du Nord *Wyeomyia smithii* dont l'entrée en diapause hivernale (déterminée génétiquement) est déclenchée par une certaine durée du jour au delà de laquelle l'insecte hiverne. Bradshaw and Holzapfel (2001) ont montré que la photopériode, qui détermine l'entrée en diapause, avait évoluée vers une durée plus courte en parallèle de l'allongement de la période végétative. En 24 ans, les populations nordiques ont reculé de 9 jours l'entrée en diapause. Ce cas est très intéressant car il montre que l'adaptation d'une espèce peut se faire sur un court laps de temps, cohérent avec l'échelle temporelle du changement climatique actuel.

L'adaptation par évolution génétique semble être plus lente chez les arbres à cause de leurs longs cycles reproductifs, qui selon les espèces peuvent atteindre plusieurs décennies, notamment chez lez gymnospermes (Davis and Shaw 2001, Petit and Hampe 2006). Cependant, les arbres présentent une forte diversité génétique intra-spécifique, qui leur permet de s'adapter rapidement (Petit *et al.* 2003, Kramer *et al.* 2008). Une forte diversité génétique est maintenue par une dispersion du pollen à longue distance (de l'ordre du kilomètre pour certaines espèces) et une forte dépression de consanguinité lors de la phase de régénération, favorisant l'allogamie (Petit and Hampe 2006). Les travaux de Kramer *et al.* (2008) sur le hêtre suggèrent que les arbres peuvent s'adapter rapidement si les temps de régénération sont courts et si les mères participant à la reproduction sont nombreuses. En effet, les semis produits au temps « T0 », ayant survécu jusqu'à maturité au temps « Tn » seront adaptés au temps « T0 ». Ils produiront une descendance adaptée au temps « T0 » et non au temps « Tn ». Ainsi plus le temps de génération est court, plus la différence environnementale (en

termes de climat dans notre cas) sera faible et les semis de la nouvelle génération mieux adaptés. Certaines études ont montré que les populations marginales « chaudes » (localisées en périphérie sud de l'aire de répartition) présentent une plus faible diversité génétique intra-populationnelle que les populations centrales, due à leur isolement géographique (Hampe and Petit 2005). Ainsi, elles n'auraient pas une diversité génétique suffisante pour s'adapter assez rapidement au CC.

2.2. Modification des aires de distribution

Face aux CC la modification des aires de distribution des espèces par extinction et/ou migration est la réponse la plus attendue. Les études de changement d'aire de répartition des espèces lors du quaternaire nous confirment l'ampleur que peuvent avoir ces modifications (Cf. § « Changements climatiques passés et répartition des espèces », figure 1-1). La réponse des espèces par modification de leur aire de répartition va changer selon la zone le l'aire considérée. Nous parlerons ici de marges « chaudes » pour les conditions environnementales les plus chaudes de l'aire de répartition d'une espèce (latitude ou altitude) ou encore de marge froide pour les conditions les plus froides. Mais, en situation de réchauffement, les termes de marge « arrière » et marge « avant », respectivement pour marge chaude et marge froide rendent mieux compte de la dynamique des populations aux limites de l'aire de répartition des espèces. Les populations situées aux marges chaudes vont voir leur effectif diminuer fortement car le milieu devient défavorable à leur survie, si celles-ci n'arrivent pas à modifier leurs traits d'histoire de vie. Alors que les populations situées aux limites froides de l'aire de répartition vont coloniser de nouveaux milieux devenus à priori favorables à l'espèce, *via* la migration.

Durant le quaternaire, des extinctions de populations d'espèces aux marges chaudes de leur aire de répartition ont été révélées par des études paléontologiques. Par exemple, Davis and Shaw (2001) ont montré que des populations de certaines espèces de pins (*Pinus banksiana* et *Pinus resinosa*) s'étaient éteintes au sud de leur aire de répartition, alors qu'elles s'étendaient aux marges nord. A l'heure actuelle, certaines études mettent en évidence l'extinction de taxons aux marges chaudes de leur aire de répartition telles que les amphibiens, papillons ou encore les oiseaux (Parmesan 2006), mais très peu ont décrit des extinctions d'arbres aux marges chaudes. La problématique de la survie des arbres face au changement climatique s'est beaucoup développée ces dernières années, notamment à cause des évènements de sécheresses tels que l'été 2003 en Europe. Des études ont montré que la croissance des arbres

déclinait après des épisodes de sécheresse (Breda *et al.* 2006, Granier *et al.* 2007, Cailleret and Davi 2010). Selon les prédictions futures météorologiques, la fréquence des évènements de sécheresse va augmenter pendant le siècle à venir, affectant certainement la résistance des arbres. En considérant que les conditions climatiques risquent d'être de plus en plus défavorables aux marges chaudes des aires de répartition des arbres, le déclin de la croissance des arbres sera de plus en plus fort, conduisant sans doute à l'extinction des populations situées aux marges chaudes. Depuis quelques années, des preuves montrant une réduction de la croissance de certaines espèces d'arbres aux niveaux des marges chaudes ont déjà été données (Peñuelas and Boada 2003, Hampe 2005, Jump *et al.* 2006, Lavergne *et al.* 2006, Piovesan *et al.* 2008, Cailleret and Davi 2010), indiquant la sensibilité des arbres aux augmentations des températures et sécheresses. Des travaux de modélisation prédisent l'extinction de populations aux marges chaudes de leur aire de répartition (Sykes and Prentice 1996, Sykes *et al.* 1996, Badeau *et al.* 2004). Les travaux de Badeau *et al.* (2004) sur l'aire de répartition potentielle future du sapin en France, prédisent une forte réduction de son aire (figure 1-5) dans la partie sud (marge chaude). On note également que le sapin pourra potentiellement survivre sur les reliefs situés aux marges chaudes (Pyrénées et Alpes), « l'altitude compensant la latitude » (Jump *et al.* 2009). Cela signifie que les conditions environnementales des reliefs (notamment au sommet) sont plus similaires aux conditions environnementales des marges froides de l'aire de répartition du sapin.

Enfin, le problème des populations situées en marge chaude est qu'elles sont fragmentées. En région méditerranéenne, bien que présentant une forte diversité génétique par la proximité des refuges glaciaires (exemple du hêtre, Comps *et al.* 2001), les populations sont souvent fragmentées. La fragmentation est associée à la réduction de l'effectif efficace des populations (nombre d'individus prenant part à la reproduction) (Ellstrand and Elam 1993, Excoffier *et al.* 2009) et à l'augmentation de la dérive génétique. De même, la fragmentation peut entrainer une diminution des flux de gènes entre populations car celles-ci sont plus isolées spatialement (Young *et al.* 1996, Hamilton 1999). Ces facteurs peuvent réduire leur potentiel adaptatif. De plus elles ne reçoivent pas de flux de gènes de populations vivants dans un climat encore plus chaud, ce qui leur permettrait d'améliorer leur potentiel adaptatif.

Contrairement aux populations situées aux marges chaudes, les populations des marges froides vont voir leur surface s'étendre vers des milieux potentiellement favorables à leur installation. Comme évoqué dans les paragraphes précédents, les travaux concernant l'évolution de la répartition des espèces lors du quaternaire fournit de précieuses indications

en ce qui concerne la migration des espèces aboutissant à la colonisation de nouveaux milieux et les vitesses auxquelles s'est déroulé la colonisation. Ainsi, lors des périodes interglaciaires, de nombreuses espèces se sont étendues vers les pôles (Davis and Shaw 2001, Petit *et al.* 2002, Cheddadi *et al.* 2005) (figure 1-1). De nos jours, plusieurs études rapportent le déplacement d'aire de répartition de certaines espèces au cours du XXème siècle. Dans l'hémisphère Nord, des migrations vers de plus hautes latitudes ont été documentées. Par exemple, 12 espèces d'oiseaux en Angleterre se sont déplacées, d'environ 20 km vers le nord en seulement 20 ans (Thomas and Lennon 1999) ; certaines espèces de papillons se sont étendues vers le nord, sur 35 espèces de papillons (espèces non migrantes) 63 % ont migré vers le nord de 5 à 240 km (Parmesan *et al.* 1999). La méta-analyse de Parmesan and Yohe (2003) reporte que les espèces se sont déplacées en moyenne de 6.1 km par décennie depuis 1950. D'autres études indiquent également un déplacement des plantes vers des environnements plus favorables à leur survie, que ce soit en latitude ou an altitude (Walther *et al.* 2005a, Walther *et al.* 2005b, Lenoir *et al.* 2008, Bodin 2010, Lenoir *et al.* 2010). Certaines études ont montré des déplacements de végétaux en latitude (Sturm *et al.* 2001), par exemple le houx commun (*Ilex aquifolium*) atteint en Europe des localités où il était absent autrefois entre 1944 et 2004 (Walther *et al.* 2005b). En ce qui concerne les déplacements en altitude, beaucoup de travaux s'accordent sur une remontée des plantes (Grabherr *et al.* 1994, Kelly and Goulden 2008, Vittoz *et al.* 2008). Les travaux de Lenoir *et al.* (2008) basés sur 171 espèces forestières du sous-bois montrent une remontée de ces espèces dans les massifs montagneux de l'Europe de l'Ouest d'environ 29 mètres par décennie au cours du XXème siècle. Chez les arbres, certaines études montrent une relative stabilité de la limite supérieure « treeline » au cours des dernières décennies (Wardle and Coleman 1992, Butler *et al.* 1994, Cuevas 2002, Klasner and Fagre 2002), certaines soulignent néanmoins l'augmentation de la densité des ces forêts dans ces zones. D'autres études détectent une remontée de la limite supérieure des arbres en altitude avec une augmentation générale des températures (Meshinev *et al.* 2000, Kullman 2002). Quand la limite supérieure des arbres varie, son déplacement est de l'ordre du décamètre à plusieurs centaines de mètres. Par exemple, la limite supérieure de *Picea glauca* s'est déplacée de 10 à 20 m entre 1850 et 1990, dans le Nord-Ouest du Canada (Szeicz and Macdonald 1995), alors que les limites supérieures de *Betula pubescens*, *Sorbus aucuparia*, *Picea abies*, *Pinus sylvestris*, *Salix* sp., et *Acer platanoides* ont augmenté de 120 à 375m en deux fois moins de temps (de 1950 à 2000) (Kullman 2002).

Les résultats sur la modification de l'aire de répartition amènent à se demander si l'extinction des espèces aux marges arrière (chaudes) se fera plus rapidement que la colonisation des espèces aux marges avant (froides) ou l'inverse. Cette différence déterminera le maintien des populations et le cas échéant, leur aire de répartition potentielle (figure 1-6) (en supposant que les espèces ne modifient pas suffisamment vite leurs traits d'histoire de vie par plasticité ou adaptation).

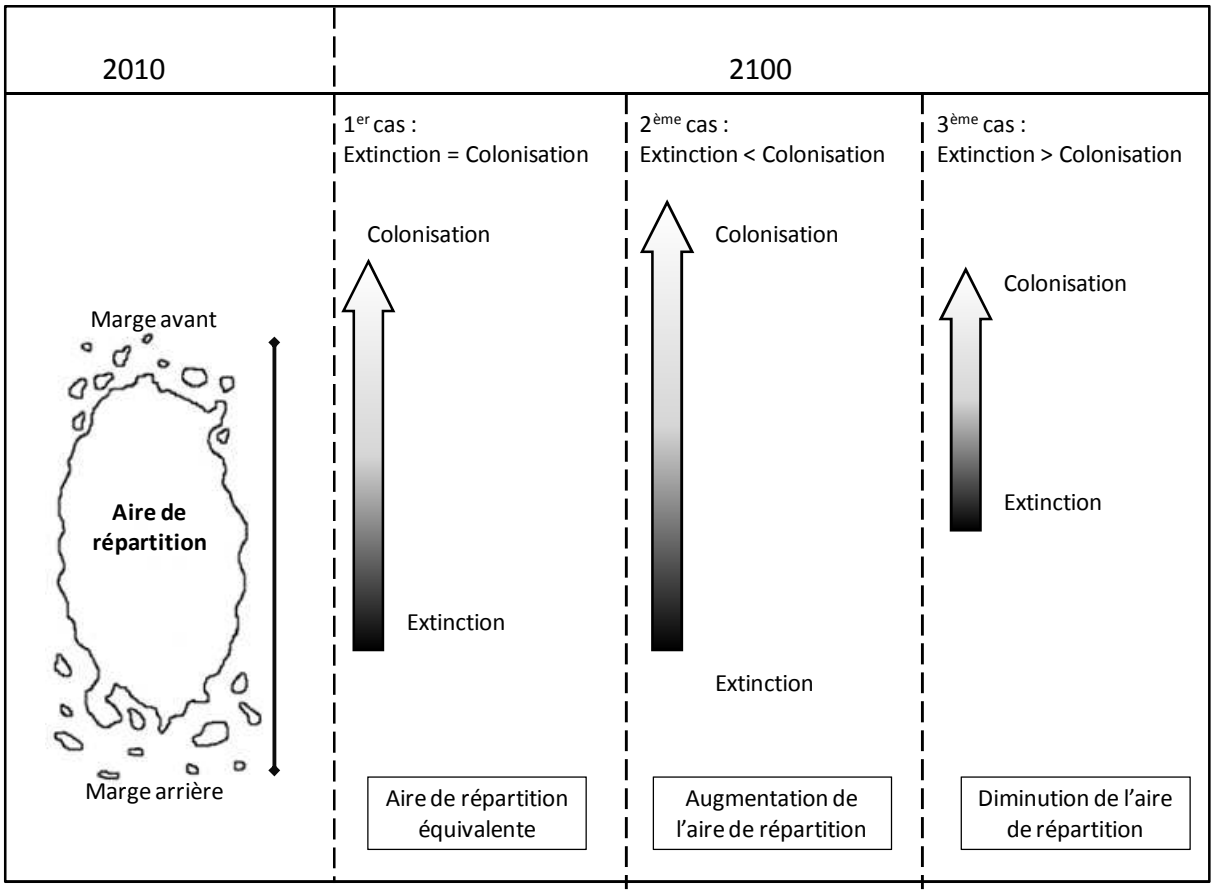


Figure 1-6: Schéma théorique de l'évolution de l'aire de répartition des espèces face à un changement climatique, déterminé par les vitesses d'extinction aux marges arrière, et par les vitesses de colonisation aux marges avant. Dans le premier cas l'aire de répartition reste identique car la vitesse de colonisation (marge avant) est identique à la vitesse d'extinction (marge arrière). Dans le deuxième cas l'aire de répartition augmente car la vitesse de colonisation (marge avant) est plus rapide que la vitesse d'extinction (marge arrière). Dans le troisième cas l'aire de répartition diminue car la vitesse de colonisation (marge avant) est plus lente que la vitesse d'extinction (marge arrière).

De façon générale, le climat influence les vitesses de colonisation et d'extinction, la question est de savoir si les espèces sont capables de migrer en accord avec le déplacement du climat. Dans cette étude, nous mettrons l'accent sur la migration, qui permet aux espèces de se déplacer et de coloniser de nouveaux milieux (Pitelka *et al.* 1997). Cette dernière dépend fortement des capacités de dispersion des espèces et de la disponibilité en habitats favorables au recrutement des individus (Lortie *et al.* 2005). Elle est la résultante de tous les processus

du cycle de vie des arbres, à savoir la fructification, la dispersion des graines, le recrutement[a], la croissance et la mortalité. Les arbres sont des espèces pérennes, qui ont la particularité de ne pas se reproduire dès leur première année de vie. Nous appellerons « âge à la première fructification » le temps entre le recrutement et la production de graines. Plus l'âge à la première fructification est retardé, plus le temps de génération sera long et la colonisation ralentie. Ainsi, l'interaction entre tous les processus de vie des arbres, déterminera la potentialité de migration des espèces, dans le cas où l'adaptation et la compétition ne sont pas prises en compte (figure 1-7).

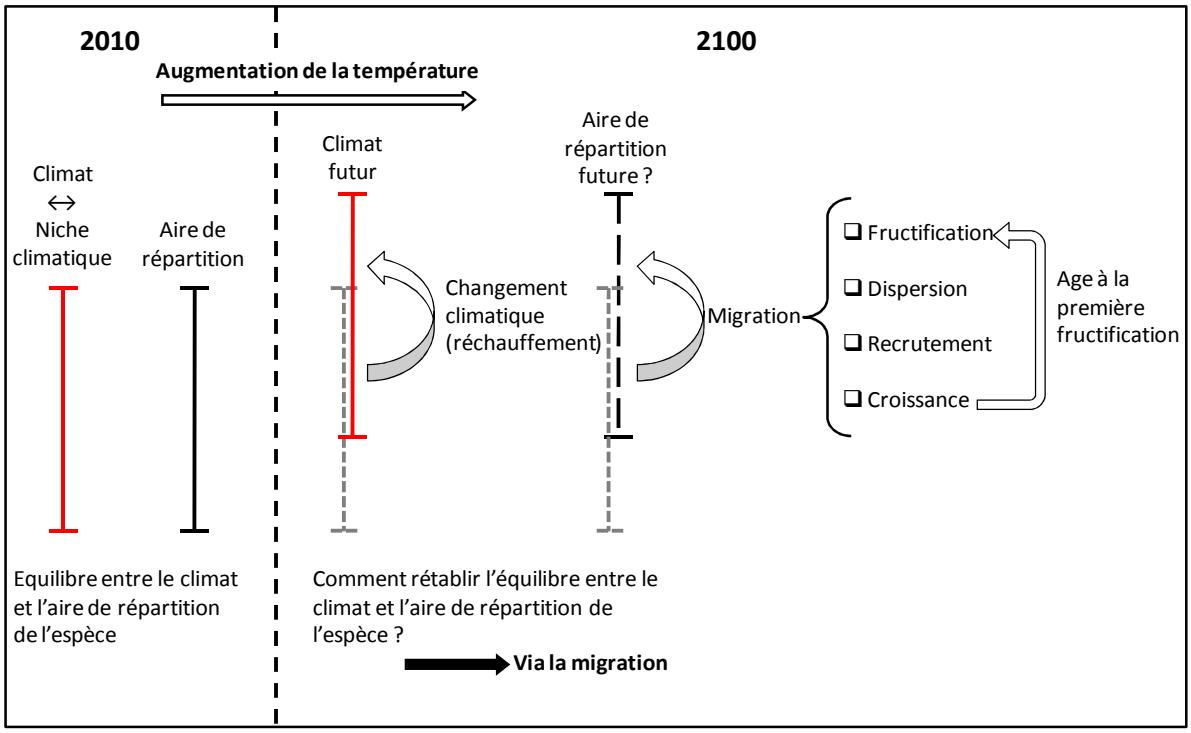


Figure 1-7: Schéma théorique de l'évolution de l'aire de répartition des espèces face au changement climatique via la migration.

3. NECESSITE DE BIEN ESTIMER LES VITESSES DE MIGRATION

Les études soulignant l'importance de bien estimer les vitesses potentielles de migration des arbres face au changement climatique actuel sont nombreuses. En effet, elles vont déterminer la capacité de coloniser de nouveaux milieux, et de « suivre le déplacement du climat » (Malcolm *et al.* 2002, Higgins *et al.* 2003, Iverson *et al.* 2004).

[a] Le recrutement est l'entrée de nouveaux individus dans une population ou communauté (Ribbens *et al.* 1994). On peut considérer que cette entrée a lieu au stade graine (entrée dans la banque de graines) ou qu'elle a lieu lorsque le semis atteint un certain âge, diamètre ou une certaine hauteur.

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, voire de kilomètres par an (Davis *et al.* 1981, MacDonald *et al.* 1993, Brewer *et al.* 2002, Petit *et al.* 2002). Delcourt et Delcourt (1987) ont estimé les vitesses de migration de l'érable (*Acer*) et du hêtre (*Fagus*) à 172 et 214 m/an respectivement. Ces vitesses de migration passées sont en contradiction avec les vitesses observées à notre époque (Clark 1998, Clark *et al.* 1998a, Pakeman 2001, McLachlan *et al.* 2005). Le paradoxe de Reid décrit les disparités entre les capacités de migration actuellement observées et les capacités de migration passées. Clark (1998) résout ce paradoxe en considérant que la clé du problème est la dispersion à longue distance. En prenant en compte la dispersion à longue distance, les vitesses de migration augmentent considérablement, la dispersion à longue distance expliquerait donc pourquoi les arbres se sont dispersés si vite dans le passé. A l'heure actuelle ces vitesses sont revues à la baisse (McLachlan *et al.* 2005, Petit *et al.* 2008). La découverte de refuges glaciaires situés au nord de la limite haute des arbres pendant les périodes glaciaires (Tollefsrud *et al.* 2008 pour *Picea abies* en Europe Magri 2008 pour le hêtre en Europe), ainsi que les études moléculaires (McLachlan *et al.* 2005, Magri *et al.* 2006) ont revu à la baisse les vitesses de migration du quaternaire, de l'ordre de quelque décamètres par an (figure 1-8). Ces résultats sont plus en accord avec les distances de dispersion calculées sur des essences forestières à partir d'approches démographiques (Ribbens *et al.* 1994) ou génétiques (Burczyk *et al.* 2006). Par exemple, les distances de dispersion estimées pour plusieurs espèces d'érable par Ribbens *et al.* (1994) sont de l'ordre du décamètre par an, les résultats de Clark *et al.* (1999) vont dans le même sens. Bontemps (2008) et Oddou-Muratorio *et al.* (2011) estiment des distances de dispersion du hêtre commun (*Fagus sylvatica*) de l'ordre du décamètre par an à l'aide d'une approche génétique, Sagnard *et al.* (2007) ont trouvé des distances de dispersion du même ordre avec des approches démographiques. Le désaccord entre les vitesses de migration passées, calculées à partir de « proxy » tels que les pollens ou calculées à partir de données moléculaires (distances similaires à celles mesurées actuellement par des méthodes démographiques ou génétiques) montre l'importance d'estimer avec exactitude la migration dans le cadre du changement climatique (400 m/an). Cela passe par une bonne estimation de la dispersion qui est le processus conférant le mouvement dans l'espace, sans lequel les arbres ne migreraient pas.

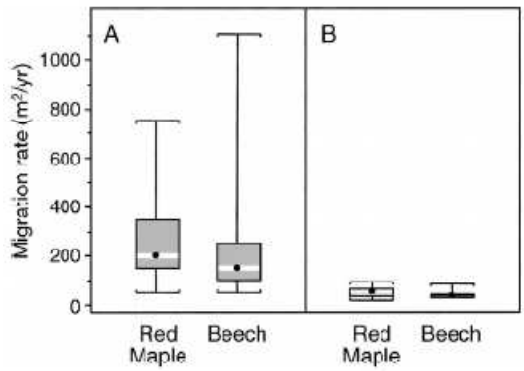


Figure 1-8 : Gamme de taux de migration potentielle de l'érable rouge et du hêtre américain en supposant que (A) : les relevés de pollen (Davis *et al.* 1981, Delcourt and Delcourt 1987) identifient de façon précise les refuges glaciaires ; (B) : les données moléculaires identifient de façon précise les refuges glaciaires. Les points noirs sont les valeurs médianes. Les boîtes correspondent aux quartiles. Les moustaches indiquent les valeurs limites des données. Extrait de McLachlan *et al.* 2005.

Cependant le processus de dispersion n'est pas le seul processus à prendre en compte dans l'estimation des capacités de migration d'une espèce. Comme nous l'avons dit précédemment la migration intègre tous les processus du cycle de vie des arbres, à savoir la dispersion, le recrutement, la croissance, la fructification et la mortalité (figure 1-9). L'étape après la dispersion des graines, est le recrutement qui détermine l'émergence et le recrutement de nouveaux individus dans la population, cette étape conditionne donc également la distance à laquelle les espèces vont migrer. De même l'intensité de la fructification est un facteur important, car il détermine le nombre de graines dispersées, augmentant la chance qu'un semis se recrute, notamment à longue distance. La fructification dépend fortement du diamètre des arbres déterminé par la croissance. C'est pourquoi, il est nécessaire d'avoir une approche intégrative pour rendre compte des capacités de migration des espèces.

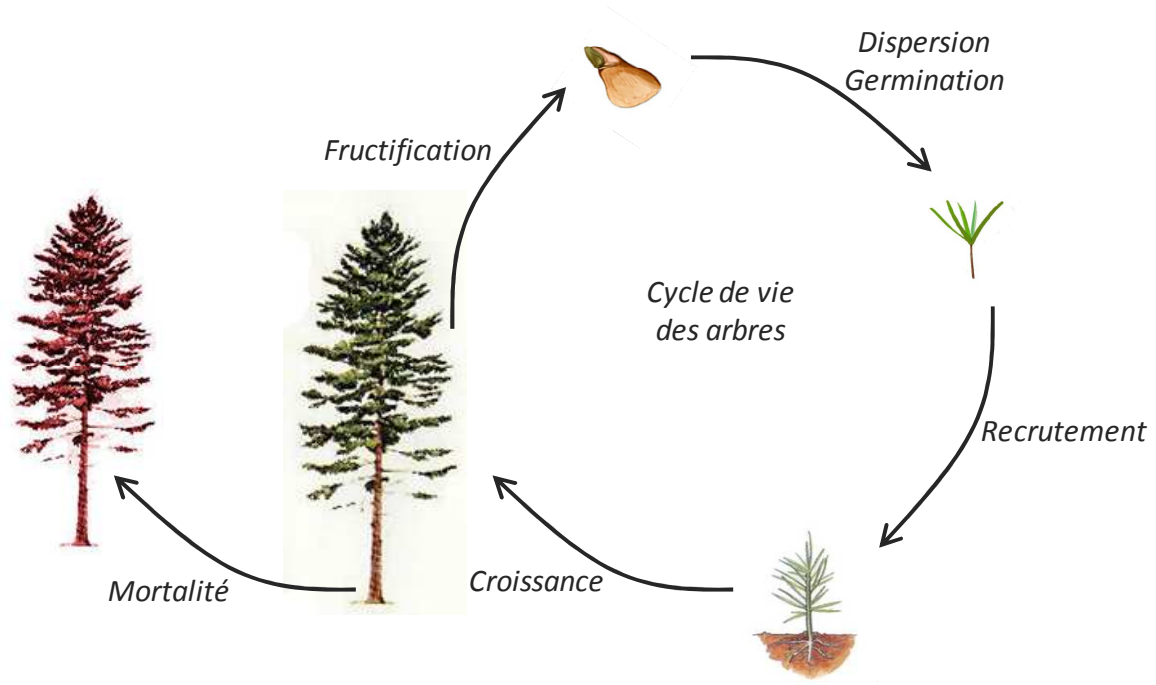


Figure 1-9 : Cycle de vie des arbres, intégrant les processus de fructification, dispersion, recrutement, croissance et mortalité.

4. OBJECTIF DE LA THESE

L'objectif de cette thèse est de répondre à la question : « Est-ce que le sapin à long cycle reproductif est capable de migrer assez vite face au changement climatique ? ».

Nous avons étudié les potentialités de migration du sapin en intégrant tous les processus du cycle de vie : fructification, dispersion, recrutement, croissance et mortalité. L'étape après la dispersion des graines est le recrutement (ce stade comprend le stade germination et le stade survie jusqu'à un certain âge ou une certaine hauteur), selon les microsites où les graines se déposent, celles-ci vont se développer ou non en semis. Dans ce travail, nous étudions de façon fine ces deux processus. Tout d'abord, nous avons estimé la dispersion du sapin pectiné (*Abies alba* Mill.) par des approches démographiques, à l'échelle de la face nord du Mont Ventoux. L'originalité de notre approche a été d'intégrer le taux de recrutement des semis de sapin, en fonction du site de déposition des graines, dans la calibration de la dispersion. Dans un deuxième temps nous avons mesuré les flux de gènes chez le sapin : face au CC, le maintien d'une forte diversité (favorisée par des flux de gènes importants) est nécessaire (Savolainen *et al.* 2007). Cette analyse a permis d'évaluer des distances de dispersion des graines et du pollen, approche complémentaire de l'approche démographique. Dans un

troisième temps, la dynamique démographique et génétique de la régénération du sapin a été étudiée à une échelle locale. Nous avons étudié i) l'impact de certaines caractéristiques du microsite de régénération sur la démographie des semis, ii) la purge de la consanguinité chez la régénération, processus important pour le maintien d'une forte diversité génétique au stade adulte (Ferriol *et al.* 2011). Dernièrement nous avons intégré tous les processus du cycle de vie des arbres dans un modèle de dynamique forestière dans le but de mesurer les potentialités de migration du sapin, dans lequel le processus de dispersion est intégré à une échelle fine. Dans notre modèle, plusieurs processus (fructification, recrutement, croissance) sont calibrés en fonction de la température, qui va évoluer au cours des simulations. La mortalité (processus densité-dépendant) et la dispersion des graines ne dépendent pas de la température.

5. PRESENTATION DU SITE ET DE L'ESPECE ETUDIES

5.1. Le sapin pectiné, *Abies alba* Miller

Le sapin pectiné, *Abies alba* Miller, appelé également le sapin argenté ou sapin blanc est un gymnosperme appartenant à l'ordre des coniférales et à la famille des Pinaceae (d'après la classification phylogénétique donnée par le National Center for Biotechnology Information voir aussi Liu (1971). Le sapin est une espèce très importante tant d'un point de vue économique, qu'écologique. Le sapin représente une production annuelle de 7.1 millions de m^3 de bois soit environ 7 % de la production annuelle française totale (Inventaire Forestier National 2008). D'un point de vue écologique, le sapin est une espèce clé de voute, en particulier en région PACA où il représente un fort intérêt patrimonial (Cheikh Al Bassatneh *et al.* 2006).

Le sapin est une espèce présente à l'état naturel uniquement eu Europe (figure 1-10). *A. alba* a connu une forte contraction de son aire de répartition lors du dernier maximum glaciaire et n'était présent que dans 5 refuges. Cependant l'analyse de la diversité génétique des populations Européennes montre que la répartition actuelle du sapin résulterait d'une expansion de cette espèce à partir de 3 refuges seulement (Konnert et Bergmann 1995, Liepelt *et al.* 2009). Ces refuges sont 1) le nord des Appenins 2) le sud des Balkans, l'est des Carpates et des Alpes dinariques 3) le nord ou l'ouest des Balkans. A l'heure actuelle, le sapin occupe une surface de 580 000 hectares. De plus son aire s'élargit depuis environ 150 ans notamment dans les Alpes du Sud. Ce phénomène est principalement dû à un changement

d'usage des terres (Carcaillet et Muller 2005), notamment la déprise agricole. Cette dernière favorise la fermeture des milieux, notamment par des essences forestières (Tatoni et Roche 1994).

Le sapin est une essence intolérante à la sécheresse et sciaphile au moins pendant les premiers stades de son développement. Plusieurs études ont montré la sensibilité du sapin à la sécheresse, notamment en termes de croissance (Macias *et al.* 2006, Cailleret et Davi 2010). On le trouve donc principalement sur les ubacs (Konnert et Bergmann 1995, Carcaillet et Muller 2005). On le trouve dans la plupart des massifs montagneux européens, généralement à une altitude comprises entre 400 et 1800 m d'altitude, c'est-à-dire à de l'étage montagnard à l'étage subalpin inférieur. Le sapin est une espèce de fin de succession qui se développe sous le couvert d'autres essences, notamment les pins. Il est souvent associé au hêtre commun (*Fagus sylvatica*), avec lequel il partage une partie de sa niche écologique ; on le trouve également en peuplements mûrs. En Europe cet arbre est le plus grand des conifères et l'un des plus grands arbres, pouvant atteindre jusqu'à 60-65 m de hauteur (figure 1-11a). Cet arbre a une très longue durée de vie, jusqu'à 500-600 ans. Il arrive à maturité sexuelle vers 10-25 ans lorsque les conditions environnementales sont favorables, mais peut se reproduire beaucoup plus tard en conditions défavorables.

Comme tous les représentants de sa famille, le sapin est une espèce monoïque, c'est-à-dire que les cônes (i.e. inflorescences femelles) (figure 1-12a) et les strobili (i.e. inflorescences mâles) (figure 1-12b) sont présents sur le même individu. Il ne présente pas de mécanismes connus d'auto-incompatibilité (Kormutak et Lindgren 1996), c'est-à-dire qu'il peut s'autoféconder. Cependant les organes reproducteurs mâles et femelles, se situent sur deux zones distinctes du houppier, les organes mâles se situant sur la partie basale et femelles sur la partie apicale.

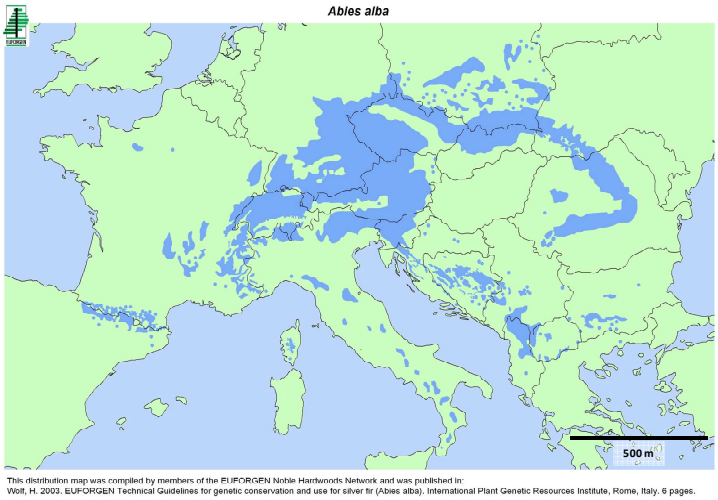


Figure 1-10 : Carte de répartition du sapin pectiné (Abies alba) en Europe. Source réseau EUFORGEN ; http://www.biodiversityinternational.org/networks/euforgen/Euf_Distribution_Maps.asp 2008.

Figure 1-11 : Sapin pectiné sur le Mont Ventoux. (a) : adulte ; (b) : germination ; (c) : semis. *Amm 2007.*

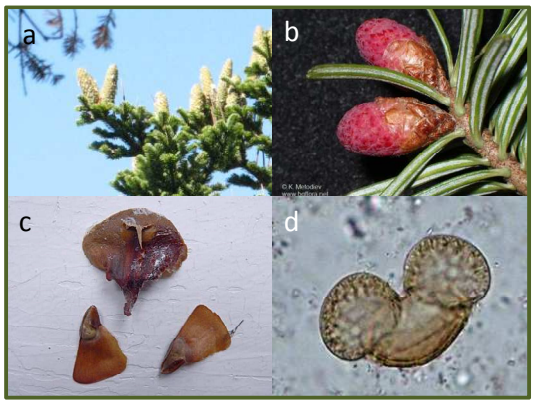


Figure 1-12 : (a) : cônes femelles se sapin pectinée (*Abies alba* Mill.) situés à l'extrémité apicale du sapin, *Amm 2007* ; (b) : cônes mâles en position basale sur l'arbre, on y distingue clairement les ailes, *source inconnue* ; (c) : graines, *source inconnue* ; (d) : grain de pollen, on y distingue clairement les 2 ballonnets, *J. Benes - http://www.lape/bf.jcu.cz/impg/pyl-abies.jpg*

Cette espèce est anémophile (la dispersion du pollen se fait pas le vent). La séparation des organes reproducteurs mâles et femelles pourrait constituer une adaptation permettant de limiter l'autofécondation. Son pollen présente 2 ballonnets (figure 1-12d) diminuant sa densité et améliorant ses capacité de dispersion. De même que le pollen, les graines sont dispersées par le vent (anémochorie). Les graines présentent des ailes (figure 1-12c), le vol des graines est caractérisé par un mouvement de tourbillon *spinning behavior* qui confèrent aux propagules des capacités de dispersion accrues (Minami et Azuma 2003). Cependant, les mesures des distances de dispersion des graines réalisées sur le Mont Ventoux montrent des capacités de dispersion relativement faibles (Sagnard *et al.* 2007), avec une distance médiane de dispersion variant entre 7 et 20 m. Une fois les graines arrivées au sol, le sapin ne constitue pas de banques de graines, mais cette espèce pérenne a la capacité de constituer une banque de semis (d'âges hétérogènes) (figure 1-11b et 1-11c) pouvant atteindre une très forte densité et pouvant subsister pendant de nombreuses années. Les semis ne se développent que sous un couvert végétal, cependant ne se développent pas si la strate supérieure est trop dense (Paluch 2005). Il faut attendre la création d'une trouée pour que les semis croissent en hauteur.

5.2. Le Mont Ventoux

Ce massif se situe à la limite sud-occidentale des Préalpes méridionales et s'étale sur 24 km d'ouest en est et sur 15 km du nord au sud (figure 1-13). Son sommet culmine à 1909 m et est localisé à 44°10' de latitude nord et 5°16' de longitude est. Le Mont Ventoux est issu de la tectogenèse pyrénéo-provençale, expliquant son orientation sud-ouest. La tectogenèse alpine a ensuite modifié la forme du massif en lui conférant une orientation secondaire selon un axe nord-sud. Les pentes du versant sud sont modérées, alors qu'elles sont très fortes sur le versant nord. Le climat y est en grande majorité typique de l'étage montagnard médio-européen, avec une pluviométrie abondante entre septembre et janvier. La pluviométrie moyenne annuelle est de 1457 mm et la température moyenne annuelle de 5.5 °C. L'influence méditerranéenne est plus prononcée sur le versant sud, alors que le versant nord subit (notamment au dessus de 1000 m) les influences du climat alpin.

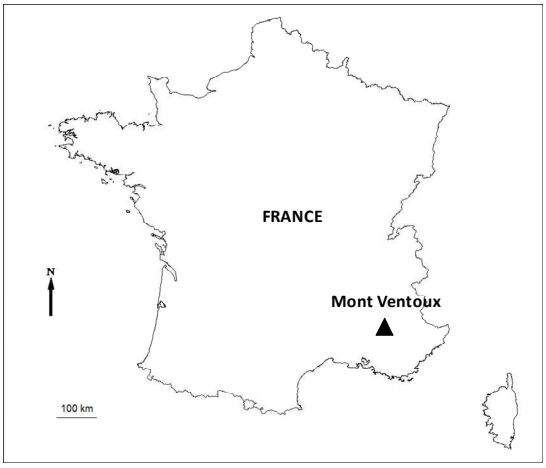


Figure 1-13 : Situation géographique du Mont Ventoux.

La Provence subit depuis longtemps les effets de l'anthropisation, qui se font sentir (notamment sur le Mont Ventoux) par la dégradation des paysages au bénéfice des activités agro-sylvo-pastorales. Le massif du Ventoux était donc au début du XIXème siècle très dégradé, sa végétation quasi inexistante. En raison de la nature du substrat et des déboisements intensifs (Thinon 1978), les sols de la majeure partie du massif sont peu évolués : lithosols, rendzines ou très localement rendzines brunifiées. La maturation édaphique étant présente dans les zones du massif ayant échappé au déboisement. La qualité des sols et les ressources, notamment hydrique, sont très hétérogènes à l'échelle du massif, impliquant des formations végétales différentes. Au XIXème siècle, le Mont Ventoux était en très grande partie déboisé, avec une absence quasi-totale de la forêt en dessous de 1100 m d'altitude. D'un côté, le bois était utilisé pour le chauffage, d'un autre le pastoralisme empêchait l'installation de la régénération (Guende 1978). Face au déboisement et à l'érosion des sols qui en découlait, une politique de reboisement a été initiée par le décret du 22 mars 1861, appelée « Restauration en Terrain de Montagne » (RTM). Cette politique a consisté à modifier l'usage des sols notamment par la limitation du pastoralisme et par reboisements. Ainsi, le Mont Ventoux a été reboisé soit par des essences indigènes (chêne, pin sylvestre, hêtre) ou non (pin noir, pin à crochet, épicéa, mélèze, etc.…). Le Mont Ventoux présente une grande gamme de conditions environnementales. Les communautés végétales varient de pineraies à des hêtraies-sapinières (figure 1-14). Les espèces de pins sont *Pinus sylvestris*, *Pinus nigra* et *Pinus uncinata*. Les espèces co-occurrentes sont l'érable blanc (*Acer opalus*), l'alisier blanc (*Sorbus aria*), le chêne blanc (*Quercus pubescens*) sont également communément présentes. Le sapin occupe une importante diversité d'habitats, allant de 1000 à 1650 m d'altitude, de sols superficiels (sur les collines et les crêtes), à des sols profonds (au

fond des vallées). Le Mont Ventoux a été sélectionné comme un des sept sites intensifs d'étude (ISS) du réseau européen d'excellence Evoltree. Plusieurs études concernant la dynamique forestière sont menées sur ce site, plus particulièrement sur les capacités d'adaptation du sapin et du hêtre, de leurs capacités de dispersion face au CC.

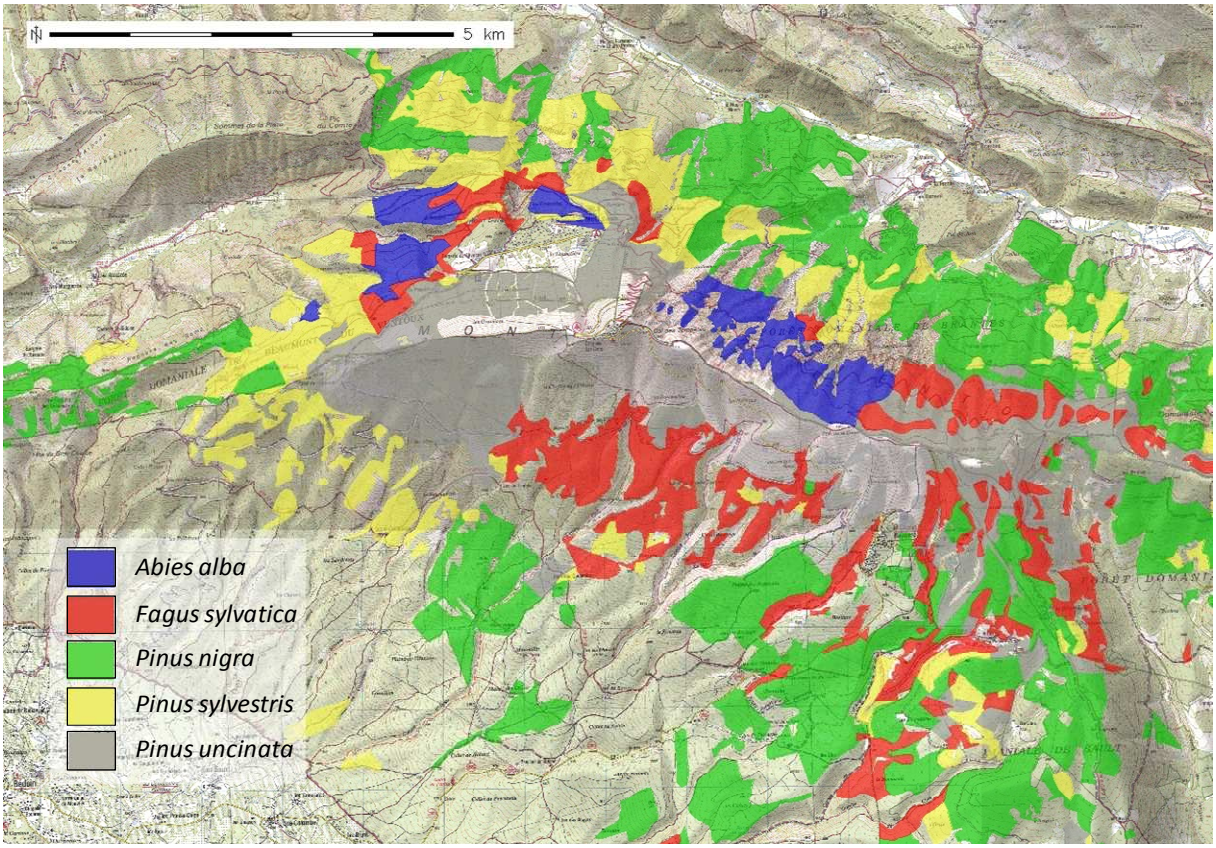
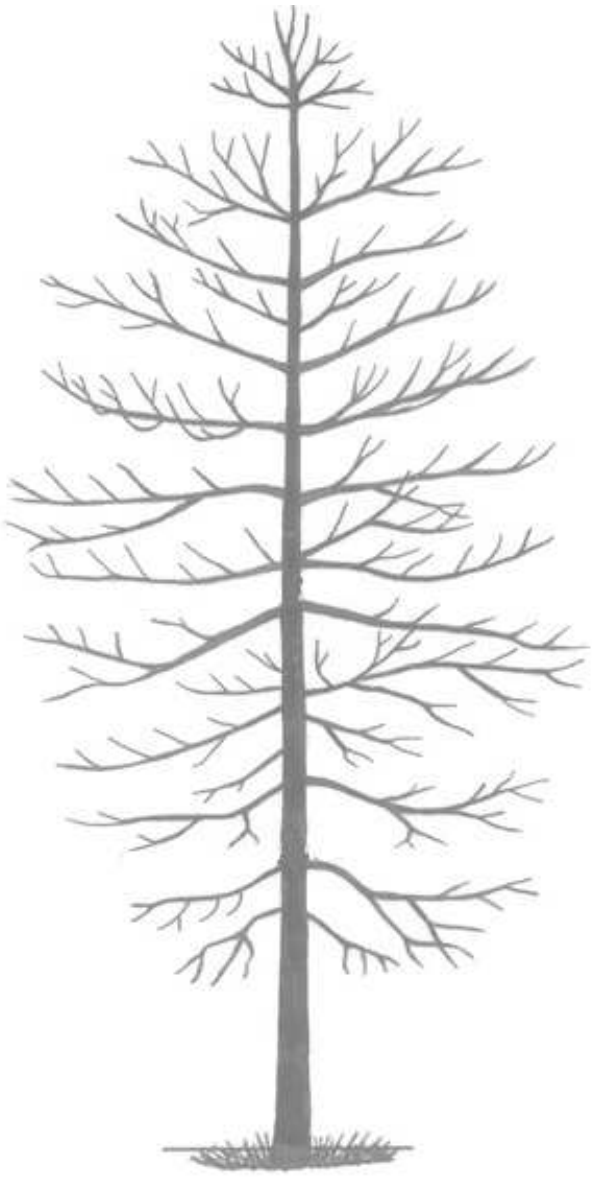


Figure 1-14 : Carte de végétation du Mont Ventoux d'après les relevés de l'ONF.

A l'heure actuelle, le Mont Ventoux est totalement boisé, à l'exception du sommet. Le sapin et le hêtre, espèce autochtones, ayant quasiment disparues au XIXème siècle, ont maintenant recolonisé le massif. Le sapin est l'essence qui a le plus régressé avec la surexploitation et la dégradation des Alpes du sud (Rameau 1992). Il a subsisté sur le Ventoux sous forme de petites populations dans le secteur occidental du flanc nord (Du Merle et Guende 1978).

Chapitre 2. ESTIMATION DE LA DISPERSION DU SAPIN PECTINE (ABIES ALBA MILLER)



PARTIE 1. ESTIMATION DE LA DISPERSION DES GRAINES DU SAPIN PECTINE PAR UNE APPROCHE DEMOGRAPHIQUE, ECHELLE D'UN MASSIF

1. SYNTHESE

Dans cette partie nous nous sommes intéressés aux capacités de dispersion et au recrutement du sapin. La dispersion est un processus fondamental pour les espèces végétales, car il confère le mouvement dans l'espace, ainsi que la structure spatiale des populations (Levin *et al.* 2003). Ce processus est particulièrement important dans le contexte du changement climatique où les espèces seront amenées à migrer face au déplacement de leur aire bioclimatique (Loarie *et al.* 2009). Néanmoins, ce processus à lui seul ne permet pas aux espèces de coloniser de nouveaux milieux, en effet, il faut que les graines arrivent dans des sites où elles puissent germer et que les semis soient recrutés puis survivent jusqu'au stade adulte afin de se reproduire. Le but de ce chapitre est de déterminer quels sont les facteurs écologiques favorisant le recrutement des semis sur un gradient altitudinal et d'estimer la dispersion du sapin en prenant en compte les caractéristiques environnementales des sites de réception des graines (plus ou moins favorables au recrutement des semis).

L'étude a été réalisée sur 30 placettes de 400 m^2 (subdivisées en 4 cellules) situées sur la face nord du Mont Ventoux, à des altitudes variant de 976 à 1622 m. Ces placettes présentent des caractéristiques très variables, en ce qui concerne la densité en arbres, la pente, l'exposition, ou encore la densité en semenciers (arbres mères). Trois cohortes de semis (nées en 2007, nées entre 2002 et 2005, nées entre 1975 et 1999) ont été dénombrés et géoréférencés. De même tous les semenciers ont été géoréférencés dans un rayon de 50 m autour du centre des placettes. Nous avons déterminé quelles variables environnementales favorisent ou non le recrutement des semis à l'aide d'un modèle linéaire généralisé (GLM). Des courbes de dispersion du sapin ont été estimées en utilisant la modélisation inverse proposée par Ribbens *et al.* (1994). Une courbe de dispersion est une famille de fonction pouvant prendre différentes formes (e. g. exponentielle, gaussienne ou encore 2Dt). Nous avons choisi une famille de fonction de type 2Dt. La modélisation inverse permet d'inférer à partir de la distribution spatiale des semis et des parents, les paramètres de la courbe de dispersion les plus probables (par maximisation de la vraisemblance). Les variables influençant le

recrutement des semis (taux de recrutement) ont été intégrées dans le modèle lors du calcul des paramètres de dispersion.

Nos résultats montrent que l'altitude détermine fortement le recrutement des semis sur la face nord du Mont Ventoux, avec un optimum de recrutement autour de 1200 m. A courte distance la pluie de graines est saturante, indiquant que cette dernière n'est pas un facteur limitant le recrutement. Un fort recrutement est favorisé par des expositions nord et par des pentes faibles. Enfin, la densité en arbres a un effet négatif sur le recrutement des semis, notons que les pins, présentant un couvert plus clair, ont un impact moins négatif. Nos résultats montrent que le sapin a de faibles capacités de dispersion, en effet, il présente une distance médiane de dispersion (MDD, distance à laquelle la moitié des graines s'est dispersée à partir d'un semencier) de 16.4, 13.8 et 19.4 m (en fonction de l'âge des semis). L'intégration du taux de recrutement des semis dans l'estimation des paramètres de la courbe de dispersion améliore considérablement le modèle, i) l'ajustement entre semis observés et estimés est meilleur lorsque les variables environnementales sont prises en compte, ii) les courbes de dispersion estimées sont plus proches de la courbe de dispersion de référence, courbe estimée à partir de pièges à graines et non de placettes de génération.

En conclusion, nos résultats montrent que le recrutement des semis, dépendant fortement de l'altitude risque d'être impacté par le réchauffement climatique. En effet, il existe une très bonne relation entre l'altitude et la température ($r^2 = 0.98$), cette dernière diminuant de 0.71 °C par 100 m d'élévation en altitude. Nos résultats montrent également que le sapin présente de faibles capacités de dispersion (MDD varies de 13.2 à 19.6 m). Dans le contexte du changement climatique, la question : « est-ce que sapin sera capable de migrer assez vite face au changement climatique actuel rapide ? » est fondamentale. Pour répondre à cette question il est nécessaire d'intégrer nos résultats sur le recrutement et les capacités de dispersion dans un modèle de dynamique forestière tel que proposé dans le chapitre 5.

La partie suivante fait l'objet d'une publication soumise à « Canadian Journal of Forest Research ». La version dans le corps du texte est la version longue (plus complète), la version courte (soumise) se trouve en annexe.

Improving the estimation of seed dispersal by integrating seedling recruitment

Annabelle Amm[a], Christian Pichot[a], Philippe Dreyfus[a], Hendrik Davi[a], Bruno Fady[a]

[a] INRA, URFM, Écologie des Forêts Méditerranéennes, UR 629, Domaine Saint Paul, Site Agroparc, F-84914 Avignon Cedex 9, France.

Abstract: Bioclimatic models predict shifts of species potential range over large distances due to climate change. According to seed trap experiments and to seedling counts or genotyping, most tree dispersal capacities are of tens of meters per year. Therefore accurate calibrations of seed dispersal and recruitment capacities are necessary to evaluate the risk of forest persistence and renewal. In this study we estimated, using inverse modeling method, *Abies alba* seed dispersal by fitting seedling counts (for three cohorts on 120 plots) to seed tree location and fertility. As compared to previous studies, our dispersal model included a recruitment rate that depends on both environmental characteristics of seed reception sites and seed supply. Elevation (from 995 to 1605 m) was the factor that most affects seedling recruitment, with an optimum value around 1200 m. Estimated *Abies alba* seed dispersal distances were short (median values for the three cohorts: 16.4 – 13.2 – 19.6 m). Our study showed that including ecological characteristics of seed reception site strongly shortened dispersal distances computed only on seedlings counts. In light of these results, we can think that silver fir survival is threatened by warming, notably in plain, where temperature shift will be larger than in mountain.

Keywords: Dispersal, seedling understory, recruitment rate, inverse modeling, elevation gradient, *Abies alba*.

2. INTRODUCTION

The 20th century has experienced substantial climate change, with average global temperatures rising by 0.6°C. Future temperatures are likely to increase even more rapidly, with a predicted rise of 0.1°C to 0.4°C per decade across Europe (IPCC 2007). Species react to ecological condition changes following three strategies: phenotypic plasticity, genetic adaptation, or migration to suitable habitat. Species that have survived to Quaternary glacial cycles seem to have migrated over considerable distances at rates initially estimated to several hundreds of meters per year (Brewer *et al.* 2002, Petit *et al.* 2002). However, the discovery of fossils remained in the North farther than previously found (Tollefsrud *et al.* 2008 for *Picea abies* in Europe) and the use of high resolution molecular data (McLachlan *et al.* 2005 for eastern North America) have decreased estimated Holocene migration rates to some tens of meters per year. These rates are better in agreement with dispersal ranges computed from seed trap experiments and seedling counts or genotyping (Ribbens *et al.* 1994, Clark *et al.* 2003, Sagnard *et al.* 2007). Niche-based models predict a high species turnover (up to 70%) in Europe (Thuiller 2004). Global meta-analyses (animals and plants) documented significant range shifts averaging 6.1 km per decade towards the poles (Parmesan and Yohe 2003). It is thus crucial to accurately study the mechanisms of tree migration in order to determine if their future distribution will match their future potential one.

Among all the processes governing tree life cycle, two strongly affect migration: seed dispersal (Clark *et al.* 1999a, Nathan and Muller-Landau 2000) and seedling recruitment (entrance of new individuals in a population or community) which is a major step in forest dynamics (Houle 1992, Clark *et al.* 1998b, Matthes and Larson 2006). From seeds to recruited seedling, occurs a drastic mortality (Shibata and Nakashizuka 1995). Distribution of recruited seedlings depends on several processes: adult fertility and location, seed dispersal, spatial distribution of suitable microsites, mortality, post-dispersal predation, and intra- and inter-specific competition (Greene *et al.* 1999, Vander Wall *et al.* 2005, Sagnard *et al.* 2007). The relative importance of each process is highly variable according to the biological traits of the species, tree density, successional status, seed predator populations and the temporal fluctuations of climatic factors. In the literature, two points of view are often opposed for interpreting recruitment limitation. Some authors consider that seed rain is the limiting factor: populations are "recruitment limited" under low and uncertain seed supply (Clark *et al.* 1999a, Wang and Smith 2002). Some others propose that microsites distribution and characteristics (Beatty 1984) are the first determinants of recruitment. Thereby most studies concerning

seedlings establishment focus either on seed dispersal or on microhabitats and few combined approaches have been reported, although they are necessary to fully understand recruitment processes (Schupp 1995, LePage *et al.* 2000). The already published combined approaches demonstrate that both factors play a significant role in recruitment limitation (Eriksson and Ehrlén 1992, Parent *et al.* 2003, Münzbergová and Herben 2005).

In this study our aim is to investigate the regeneration dynamics of *Abies alba* on Mont Ventoux (a 1900 m high mountain located in the south-east of France), to identify the environmental variables that affect seedling recruitment and to evaluate silver fir dispersal capacities. Silver fir is a common mountain late-successional tree species in Europe. Since the middle of 20th century this species shows a great expansion, due to decrease of over grazing and wood harvesting (Rameau 1992, Debussche *et al.* 1999). It is expected to greatly suffer from climate change and growth decline was already reported (Cailleret and Davi 2010). Because of its geographical location, Mont Ventoux is exposed both to Mediterranean and mountainous climatic influences, hence it exhibits a remarkably wide panel of pedo-climatic conditions. This mountain is one of the southernmost Mediterranean locations for silver fir in France, which shows a recent colonization under old pine planted stands (Barbero *et al.* 1978, Guende 1978). Mont Ventoux is an Intensive Study Site (ISS) for forest dynamics studies where several demographics and genetics experiments have already been conducted.

In this study, we first identified the environmental variables affecting seedling emergence and survival; then evaluated how they impact the effective silver fir dispersal capacities estimated from an inverse modeling methodology (Ribbens *et al.* 1994). We recently demonstrated that dispersal curves computed from seed traps or seedling counts showed different shapes, with a median dispersal distance almost 10 times greater for dispersal curves computed on seedling counts (unpublished data). However this result remains unexpected because silver fir seeds show only little secondary dispersal and we hypothesized that the gap between dispersal curves would be due to factors affecting seed germination and seedling survival. In this new study we calibrated silver fir dispersal using two approaches: the first one, called Dispersal Model (DM) was based on seedling counts and seed trees location and fertility; the second one, called Dispersal Recruitment Model (DRM) combined previous factors with a recruitment rate (seedlings/seeds ratio), depending on environmental factors affecting seed germination versus seedling emergence.

3. MATERIAL AND METHODS

3.1. Study site and species of interest

Mont Ventoux (44°11' N; 5°17' E) is a limestone mountain located at the south-westernmost limit of the Alps, culminating at 1909 m (Du Merle and Guende 1978). Climatic conditions vary from typically Mediterranean at low elevation to subalpine at high elevation, inducing an array of environmental conditions and plant communities (Barbero *et al.* 1978). For these reasons, Mont Ventoux was identified as an Intensive Study Site for national or international research projects (http://www.evoltree.eu). Main researches focus on forest dynamics (seed production, dispersal, recruitment, growth and mortality) and adaptation capacities of silver fir and European beech (*Fagus sylvatica*).

Abies alba is a keystone tree species in low to mid-altitude European mountains ecosystems. In France, it covers extensive areas (600 000 ha). It is a shade-tolerant species that forms mixed forests over a broad range of ecological conditions from sub-mediterranean to upper montane bioclimatic regions. On Mont Ventoux, silver fir is a native species often associated with *Fagus sylvatica*. It occupies an important diversity of habitats, on the northern side, from 1000m to 1650m elevation, with edaphic conditions ranging from deep soils in small valleys to superficial soils at the top of hills and on ridges. Recolonization dynamics of silver fir is recent and rapid. By 1850, Mont Ventoux was almost entirely deforested due to excessive wood harvesting and to over-grazing. Beech-fir forests were reduced to small patches in the most inaccessible parts of the mountain or in some reserved stands. The decrease of grazing combined with the reforestation efforts undertaken from 1860 to the early 20th century using mostly pine species made it possible for *Abies alba* and *Fagus sylvatica* to gradually recolonize pine-planted plots (Sagnard *et al.* 2007).

3.2. Experimental data

3.2.1. Regeneration plots

A total of 30 square seedling plots (20m x 20m) were installed on the north face of Mont Ventoux in 2002 (appendix 1). Plot locations were chosen according to the French National Forest Service (ONF) classification in order to cover most of the variability of plant communities and environmental variables. Within-plot tree density variability and seed rain heterogeneity (due to silver fir weak dispersal capacities) were taken into account by subdividing each plot into 4 cells of 100m².

3.2.2. Seedlings inventory

Seedlings from three different cohorts were inventoried in each cells: i) germinations of the year 2007, called "cohort 1"; ii) 2 to 5 years old seedlings, called "cohort 2", that may originate from a maximum of 4 dispersal events and iii) up to 30 cm high seedlings, called "cohort 3", where seedling age was estimated from a previous dendrochronological study. We estimated that this cohort may result from 25 dispersal events. For the plot with the highest number of seedlings (plot called “P164”) individual seedling location was also registered in order to perform spatial analyzes.

3.2.3. Seed trees

For 24 of the 30 regeneration plots, seed trees were identified within a radius of 50 m around these plots. For the other 6 plots, located within very dense silver fir stands, mapping of each tree within a 50 m radius circle was not possible and virtual seed trees were regularly distributed over a 10x10 m square grid within the 50 m radius circle. For all the seed trees located farther (>50 m), we also generated virtual individual trees located on a regular 10 m x 10 m square grid. Boundaries of these distant seed tree plots and percentage of *Abies alba* among all species were provided by the ONF inventory. All available information was integrated in the open-source Geographic Information System GRASS (http://grass.itc.it/) which was used to generate the virtual trees. A total of 43900 seed trees were used in our study: 900 GPS mapped trees and 43000 virtual trees.

3.2.4. Biotic and abiotic variables

Elevation, slope and aspect were measured for each plot and were considered to be homogeneous over the 4 cells (10m x 10m) of the plot. Understory light was measured, during the summer 2008, using hemispherical photographs taken below the canopy with a digital camera (CoolPix 950 and 880, Nikon Corporation, Tokyo, Japan) equipped with a fisheye lens. Photographs were then analyzed using the CANEYE software to calculate the transmitted light under the canopy (Davi *et al.* 2008). Tree density was calculated per species (fir, beech, pine) and by hectare as the sum of basal area of trees measured at breast height at the end of year 2007. As silver fir and beech build dark canopies, with less transmitted light, while pines build clearer canopies, with higher transmitted light, we pooled silver fir and beech on one hand, and the different pines species on the other hand. Both canopy cover and tree density have evolved since old seedlings cohort birth date and the transmitted light

measured during the summer 2008 cannot denote the light conditions that old cohort has suffered earlier. Hence, we only analyzed light effect on the cohorts 1 and 2.

3.3. Models and analysis

3.3.1. Comparison of spatial distribution of seedling vs. seed trees at fine scale

For plot P164, the distribution of the recruited seedlings in relation to the seed tree locations was characterized using the *F(d)* function (Hamill and Wright 1986). *F(d)* is a cumulative distribution function of the juveniles number within concentric circles around seed trees. *F(d)* only depends on plot dimensions and on seed tree locations and offers two advantages: edge corrections are not required and seed trees located outside the plot can be taken into account.

Using this function, we tested two null hypotheses by Monte Carlo simulation procedures:

i) The "uniform distribution hypothesis (H_0)", where seedlings are randomly distributed respective to seed trees (Poisson distribution). ii) The "seed rain hypothesis (H_0')", where seedling distribution matches the seed rain pattern. The seed dispersal model was previously calibrated using a seed trap approach, as described by Sagnard *et al*. (2007). Rejection limits (5% confidence intervals) were estimated from the 1000 simulated seedling distributions.

3.3.2. Environmental effect on seedling density

The effect of five major environmental factors (elevation, slope, aspect, understory light and tree density) on seedling density was analyzed using a General Linear Model (GLM) with a logarithmic link function (McCullagh and Nelder 1999).

$$f\left(NbSeedling_{obs}\right) \sim e^{\left(x_1 \times c_1 + x_2 \times c_2 + \cdots + x_n \times c_n\right)} \qquad (1)$$

$NbSeedling_{obs}$ is the number of observed seedlings, x_1, x_2,..., x_n are environmental variables and c_1, c_2,..., c_n are regression coefficients. The best fitting model was retained after analyses of deviance tables (χ^2 tests). For every environmental variable (x_n), a GLM was computed without x_n and residuals of the GLM were plotted against x_n to detect non linear relation between $log(NbSeedling_{obs})$ and x_n. Seed supply was not included in the analysis because it is estimated and not measured.

3.3.3. Dispersal modeling

i) Dispersal kernel: Dispersal curves were calibrated using inverse modeling method, developed by Ribbens *et al.* (1994). This method assumes that seed tree contribution to seed rain at a given location only depends on its individual fertility and its distance to this location. Identifying the parent of each recruit is not necessary, nevertheless every distance between each seedling and each seed tree must be known. Parameters of the dispersal function and tree fertility are computed *via* a maximum likelihood analysis. The number of seedlings N_i was calculated as follows:

$$N_i = \sum_j F_j \, p(r_{ij}) \qquad (2)$$

F_j is fertility of the ith tree; p is the probability to disperse a seed at a distance r_{ij} from the seed tree.

We used the 2Dt kernel proposed by Clark *et al.* (1999b). The probability to find a seedling established at a distance r from its parent is:

$$f(r) = \frac{p}{\pi u \left[1 + \frac{r^2}{u} \right]^{p+1}} \qquad (3)$$

In this equation p is a shape parameter, the 2Dt model becomes a Gaussian function as p becomes large, and an exponential as p tends towards zero (Clark *et al.* 1999b); u is a scaling parameter and r is the distance between seedling location to seed tree location.

Then two models were used to estimate the dispersal curves:

- The dispersal Model (DM) estimates dispersal curve by linking seedling numbers and locations with seed tree fertilities and locations.

The number of recruits N established at a distance r from its parent is (Nr):

$$N_{DM}(r) = \frac{p}{\pi u \left[1 + \frac{r^2}{u} \right]^{p+1}} * F * nb \qquad (4)$$

F is the effective seed tree fertility (number of cones) and nb is the estimated number of seedlings produced per cone.

- The Dispersal Recruitment Model (DRM) includes explicitly a recruitment rate.

The overall equation becomes:

$$N_{DRM}(r) = \frac{p}{\pi u\left[1+\frac{r^2}{u}\right]^{p+1}} \cdot S * RR \qquad (5)$$

RR is the recruitment rate; *S* is the seed tree fertility, which is the number of cones multiplied by the number of seeds per cone.

ii) Parameter estimate:

Recruitment rate (*RR*) was estimated as follow

$$RR = \frac{NbSeedling_{\exp}}{NbSeed_{\exp}} \qquad (6)$$

$NbSeed_{exp}$ is the number of expected seeds calculated from the 2Dt dispersal model, adapted from Sagnard *et al.* (2007); see appendix 2 for the detail of the seed production calculation. $NbSeedling_{exp}$ is the expected number of seedlings depending on seed supply and environmental variables, estimated with a GLM:

$$NbSeedling_{\exp} = Nbseeds_{\exp}^{cseed} * e^{(x_1 \times c_1 + x_2 \times c_2 + \cdots + x_n \times c_n)} \qquad (7)$$

x_n are the environmental variables; c_{seed} and c_n are the regression coefficient of the model.

Parameters *p* and *u***,** the dispersal curve parameters, were estimated by likelihood maximization. Assuming that observed number of seedlings *Oi* follows a Poisson distribution (Ribbens *et al.* 1994), the Poisson likelihood is estimated as follow:

$$L(O_i, p, u, nb) = \prod_{plot=1}^{120} \frac{e^{-N_i} N_i^{O_{ii}}}{o_i!} \qquad (8)$$

O is the vector of the observed seedlings over the 120 plots; N_i is the expected number of seedlings in a plot *i* calculated from the model; *nb* is the number of seedlings per cone calculated only in the DM approach. Median dispersal distance was then computed by numerical integration. In the case of DRM, the parameter estimation requires an iterative process. Indeed parameter estimation of dispersal kernel **(***p* and *u*) depends on *RR*. But *RR*

was itself estimated from seed rain which also depends on parameter *p* and *u*. The seed rain (S_0), included in the first *RR* estimation (RR_1) was estimated from the seed dispersal model. Next, seed rains (S_i) were computed from the 2Dt models calibrated with the estimated (RR_i) (Appendix 3). This procedure was repeated until convergence of parameters *p* and *u*. Dispersal curves were compared to the dispersal curve computed from seed trap experiments (control curve) in term of MDD and shape of the curves (see Sagnard *et al.* 2007).

iii) Goodness-of-fit and validation: Pearson coefficient between observed and predicted seedling numbers was computed. Programs for computation of the dispersal models, GLM and spatial analyses were performed using the R statistical environment (http://cran.r-project.org/). The packages "optim" was used to estimate model parameters.

4. RESULTS

4.1. Plot characterization

Plot elevation ranges from 976 to 1622 meters, covering most of the extension of silver fir on Mont Ventoux north face. Slope is rather steep, ranging from14 to 35 degrees, mean value is 24.52 degrees. Plots are North-west oriented (aspect ranges from 320 to 396 grades), except for 1 stand which is south-east oriented (180 grades). The mean fir-beech density is 19.43 m²/ha (0 to 65.44), which is slightly lower than the average pine density of 21.5 m²/ha (4 to 68 m²/ha). Canopies are relatively open, with a total transmitted light of 15.5 % in average (7 to 53 %). Number of emerged seedlings is very heterogeneous among the sample plots. The mean number of seedlings per m² is 1.22 (0; 11.49); 0.302 (0; 4.69) and 0.346 (0; 5.06) for the cohorts 1, 2 and 3 respectively.

4.2. Seed dispersal limitation and spatial distribution of the recruited seedlings

Analysis of seedlings distribution at short distance (on the plot “P164”), revealed that the distribution of the seedlings does not depend on seedling age. Indeed all the cohorts show the same distribution (see appendix 4 for graphical analysis). At distances less than 20 m, seedlings follow neither the seed rain distribution hypothesis (H_0) nor the random distribution hypothesis (H'_0). The observed F(d) function, for the three cohorts, cross the lower rejection limit of the random distribution hypothesis, indicating, that seedlings are away from seed

trees. At distances greater than 20 m, both confidence intervals of the seed distribution and random hypotheses overlap.

4.3. Effect of environmental factors on seedling density

Elevation was the only environmental variable where a non-monotonous relation with the seedlings number was observed (figure 2-1). Consequently, elevation values were transformed as follow:

$$\text{Elevation}' = |\text{Elevation} - \text{optim}|^{\text{power}} \quad (9)$$

Elevation' is the transformed elevation variable; *optim* corresponds to an optimal elevation for which seedling density is maximal; *power* is the value of the power coefficient.

The values of *optim* and *power* were estimated from a least square analysis, for each cohort separately. The values of *optim* are: 1200; 1200; 1220 and of *power*: 1.3; 1.25; and 1.15 for the cohorts 1, 2 and 3 respectively.

All the environmental variables included in the GLM were significant (table 1). For the three cohorts, elevation is the variable that most affects seedling density; north orientations were positively correlated with a high seedling density; steep slopes have a negative impact on cohort 2 and 3, but a positive impact on cohort 1; total transmitted light has a positive impact on cohort 1 density, whereas it has a negative impact on cohort 2 density. And finally, the higher the stand density (fir-beech and/or pine), the lower is the amount of seedlings (table 1).

4.4. Dispersal model (DM)

The estimated parameters for the DM are given in table 2. Parameters values (*p*, *u*) of the parameters for the three cohorts are different. We obtained a *p* coming to zero for the cohort 3 with dispersal curve following an exponential distribution one. The parameter *p* becomes larger for the cohorts 1 and 2, the dispersal curve follows a Gaussian distribution (figure 2-2a). The median dispersal distance (MDD) is 27.7; 18; >150 m for the cohorts 1, 2 and 3 respectively. The dispersal curves of the cohorts 1 and 2 decrease more rapidly than the dispersal curve of the cohort 3. The number of seedlings produced by a seed tree (*nb*) is also different between the three cohorts. It reaches 10.1; 0.57; 0.04 seedlings per cone for the cohort 1, 2 and 3. Dispersal curves for the cohorts 1 and 2 are closer to the control dispersal curve, computed from seed traps, than dispersal curve of the cohort 3. Within a distance of 30 m from a seed tree, 95% of the seeds are dispersed (control curve), but only 56.9%; 81% 15% for the cohorts 1, 2 and 3 respectively. The Pearson coefficient between the number of

predicted and observed seedlings (log scale) is 0.66 ($p<0.001$); 0.44 ($p<0.001$); 0.66 ($p<0.001$) for the cohorts 1, 2 and 3 respectively.

4.5. Dispersal Recruitment Model (DRM)

The estimated parameters for the DRM are given in table 2 (DRM). For the three cohorts the parameter *p* is greater than for DM: the dispersal curves are shorter. The MMD has decreased for the cohorts 1 and 2, from 27.7 to 16.4 m and 18 to 13.5 m respectively and drastically for the cohort 3 (from 174 m to 19.6 m) (table 2). Dispersal curves computed using the DRM are closer to the control curve, than dispersal curves computed using the DM (figure 2-2b). Within a distance of 30 m from a seed tree 89.4%; 95.1%; 66.6% of seeds are dispersed, according to calibrations on seedlings cohort 1, 2 and 3 respectively, which is very close to the 95% of the control curve. The Pearson coefficient between the number of predicted and observed seedlings (log scale) are 0.67 ($p<0.001$); 0.57 ($p<0.001$) and 0.72 ($p<0.001$) for the cohort 1, 2 and 3 respectively.

4.6. Recruitment rate estimate

The recruitment rate ranges from 0.004 to 0.6; 0 to 0.08 and 0 to 0.054 for the cohorts 1, 2 and 3 respectively. When the estimated number of dispersed seeds and the estimated number of seedlings, on a plot, are both close to zero, the recruitment rate can reach high values even when environmental conditions are not favorable to silver fir installation. For the three cohorts, the main variable affecting seedling recruitment is the elevation. Seed rain is the second, fourth and third most important factor for the cohort 1, 2 and 3 respectively. The order of the factors affecting is for i) cohort 1: elevation, aspect, seed supply, pine density fir-beech density, slope and light; ii) cohort 2: elevation, slope, aspect, seed supply, light, pine density and fir-beech density; iii) cohort 3: elevation, aspect, seed supply, slope, fir-beech density and pine density. The GLM regression coefficient between the number of seeds and seedlings is lower than one: 0.56; 0.24 and 0.24 for the cohorts 1, 2 and 3 respectively.

5. DISCUSSION

5.1. Ecology of silver fir regeneration

The analysis of the link between seedling density and environmental variables showed that elevation is the factor that most affects silver fir seedling density. Seedling densities are

greater at an optimal elevation around 1200 m. Elevation can be seen as an integrative factor in terms of temperature and precipitation and atmospheric humidity (Körner 2007), hence it is a powerful laboratory to study the impact of climate change on the retraction of plants at low edges (Jump *et al.* 2009). First investigations, on Mont Ventoux, have shown that temperature decreases about of 0.7°C per 100 m of elevation ($r^2 = 0.99$). The relation for precipitation and atmospheric humidity are less clear. The mechanisms that affect seedling densities at low and high elevations are different. At low elevation, the limiting factor would be water supply (Carcaillet and Muller 2005). Silver fir is principally present in mountainous regions characterized by their high humidity (Desplanque *et al.* 1998, Rolland *et al.* 1999). Tan and Bruckert (1992) confirmed this trend by showing that soil and atmospheric humidity were the two limiting factors conditioning regeneration survival. At high elevation, the limiting factor would be frost. Late frost can occur at high elevation inducing the death of young seedlings, hence limiting silver fir installation. Silver fir adult growth and viable seed production were also found to be optimal at an elevation of 1200m, on Mont Ventoux north face (Catrice 2007, Cailleret, unpublished data). Gworek (2007) found a similar pattern for the production of viable seeds of Jeffrey pine which is optimal for intermediate and high elevations, in the semi-arid Carson Range of western Nevada.

Seed rain has a significant positive impact on seedling recruitment, but seedling number increases less proportionally than seed number. Our results point out that seedling recruitment does not only depend on microsites availability, but also on seed supply (Eriksson and Ehrlén 1992, Münzbergová and Herben 2005). For the same seed supply, we can obtain really different recruitment patterns if environmental conditions of the reception site are different. On the north face of Mont Ventoux, where silver fir is in a strong expansion its seed trees are more often scattered; therefore, seed rain is a limiting factor for seedling recruitment (Sagnard *et al.* 2007).

5.2. Trees-seedlings local interaction

At a small scale (as observed within plot “P164”), all the seedling cohorts appeared to be away from seed trees. If saturation was the only process inducing seedling reduction, repulsion phenomenon could not be observed. Undoubtedly, competition contributes to this pattern: seedlings get less light under the crown of adult trees (whether seed trees or not) and have to share very local soil resources (water, nutrients) with them, leading to higher mortality rate for seedlings in the close vicinity of trees (Harms *et al.* 2000, Nathan *et al.*

2000, Bell *et al.* 2006). Another hypothesis deals with allelopathic effects that can also induce such a repulsion pattern. Silver fir is indeed one the tree species in which such effects are well known; Becker and Drapier (1985) have reported that aqueous extracts of silver fir needles had toxic properties for its own seedlings; this could explain why seedling survival is weaker under seed trees. At last, the Janzen-Connell hypothesis (Janzen 1970, Connell 1971) could be put forward: seeds and/or seedlings are predated near the seed trees, where their abundance is greater (Janzen 1970, Schupp 1992), and predation pressure decreases with distance, hence the peak of recruitment occur at a certain distance from seed trees. However, the level of applicability of the hypothesis in temperate forests is somewhat unknown; for silver fir, high intensity of browsing by roe deer or red deer have been reported but with no evidence of such a spatial pattern (Motta 1996).

5.3. Dispersal models

Our results show the importance of taking into account environmental factors driving the development of seeds into seedlings, in order to accurately calibrate dispersal curves. For the three cohorts, the dispersal curves obtained with the DRM are closer to the control dispersal curve than the one obtained with the DM, in term of median dispersal distance (MDD) and shape of the dispersal curve. When using the DRM, the MDDs are shorter; this result is particularly strong for the old cohort (from 174 for DM to 19.6 meters for DRM). Using the DRM, the tail of the curve is also closer to the tail of the control curve (see table 2 for values at 30 m and 100 m). In the light of our results, we can state that the recruitment rate integrate the weak seedling survival under seeds trees (driving to artificial elongation of the dispersal curve) (Nathan and Casagrandi 2005). If secondary dispersal is considered to be an episodic phenomenon for silver fir, the DRM which provides results closer to the control dispersal curve is better. This result is very important when regarding population colonization. If dispersal curves are calibrated without taking into account seedling site reception characteristics (*via* the recruitment rate) simulated colonization speed can be much higher than reality. As example, the probability to disperse a seed within a distance of 500 m (p=0.67), using DM, is equal to the probability to disperse a seed within a distance of 30 m, using DRM (for the old cohort).

Dispersal curves calibrated on the old cohort are really different from the control curve. This gap is due to the difficulty of reconstructing about 25 years of life history. We observe that dispersal curve of the young cohort is closer to the control dispersal curve than the

germinations, this result is not obvious. The dispersal curve of the germinations was expected to be closer to the control dispersal curve because germination is the next stage after seed fall. But, germinations represent only one year of dispersal; one of the explanations is the strong inter-annual variability of dispersal patterns (Restoux 2009). *A. alba* is an anemochorous species and Mont Ventoux is known to be very windy. If wind is high when cone disarticulation occurs, seeds are dispersed farther than when wind is weak or absent, which could be the case of the germinations born in 2007. The values of MDD (ranging from 13 to 19 m) obtained for silver fir are consistent with other values of anemochorous species, as *Abies magnifica* and *Abies concolor* with MDD equals to 26.7 and 8.83 m, estimated from seed trap experiments (Clark *et al.* 1999b); *Pinus strobus* with a MDD equals to 15 m, estimated from seedling plots experiments (Ribbens *et al.* 1994); *Pinus halepensis* with MDD ranging from 10 to 13 m, estimated from seedling plots experiments (Nathan *et al.* 2000).

One interest of calibrating dispersal curves on seedlings rather than seeds lies in the fact that spatial scale is greater in the case of seedling. Intermediate scales (up to 1000m in our study) can be assessed much more easily. Inverse modeling is a powerful methodology in estimating short and intermediate dispersal, when using flexible kernels (2Dt models, Clark *et al.* 1999b). Nevertheless, the problem of modeling long distance dispersal remains strong, leading to some uncertainties. Yet long distance dispersal is of critical importance, in particular in front of climate change (Higgins and Richardson 1999, Cain *et al.* 2000, Clark *et al.* 2001). Genetic analysis may provide interesting result (Cain *et al.* 2000), but could be limited when seed trees are numerous and/or unknown.

5.4. From dispersal to migration

The originality of our approach is to couple in a single dispersal model seed trees location and fertility (that control seed dispersal) and environmental conditions (that control recruitment). This model does not only provide seeds movement, but also where these seeds can germinate and seedlings can establish (Cain *et al.* 2000). As silver fir is mainly impacted by elevation which is a climate integrative factor, this species will be affected by climate change. Climate change impact on silver fir is all the more detectable on Mont Ventoux, because is situated in its most Mediterranean situation in France and is in expansion. Lenoir *et al.* (2008) have shown that forest plant species optimum elevation had a significant upward shift during the last century, averaging 29 m per decade, which could be the case of silver fir during the next century. As climate evolves less rapidly in mountain than in plain (Loarie *et al.* 2009),

suitable climatic conditions for silver fir persistence could still exist on the upper part of Mont Ventoux during the next century, but soil and biotic conditions may not be favorable.

Dispersal distances computed from seedling counts and seed traps are much lower than distances estimated for the interglacial periods, using paleo-ecological records. Models, based on the relation between silver fir current presence and climate, predict a strong restriction of its repartition (Badeau *et al.* 2004). Confronting weak dispersal silver fir capacities, rapid climate evolution and restriction area, the question "Does silver fir will migrate fast enough to keep pace with climate change?" remains open. The evolution of forest tree populations, in front of current climate change is complex; all the processes of forest tree life cycle (seed production, dispersal, growth, mortality *etc*.) will probably be impacted by climate evolution. A way to assess this problematic is to include the tree life cycle processes in a process-based model.

Acknowledgment: This thematic was initialized on Mont Ventoux within Ecofor project (2001), and the Ph. D of F. Sagnard throws the study of the pine-planted forests evolution versus fir-beech forests. Three others projects BRG ("Bureau des resources génétiques") ; INRA-CIRAD project and ECOGER (Écologie pour la gestion des écosystèmes et de leurs ressources) finance the continuation of this thematic. We express our gratitude to the INRA, UEFM and URFM technical teams for data collection.

Literature cited

Badeau, V. et al. 2004. Aires potentielles de répartition des essences forestières d'ici 2100. - Rendez-vous techniques de l'ONF, hors série n°3 " Forêt et milieux naturels face aux changements climatiques" 62-66.

Barbero, M. et al. 1978. The vegetation of Mont Ventoux. - La Terre et la Vie, suppl. 1: 21-38.

Beatty, S. W. 1984. Influence of microtopography and canopy species on spatial patterns of forest understory plants. - Ecology 65: 1406-1419.

Becker, M. and Drapier, J. 1985. Rôle de l'allélopathie dans les difficultés de régénération du

sapin (*Abies alba* Mill). II. Étude des lessivats naturels de feuillage, de litière et d'humus. Acta oecologica. - Oecolog. Plantar. 6: 31-40.

Bell, T. et al. 2006. Plant pathogens drive density-dependent seedling mortality in a tropical tree. - Ecol. Lett. 9: 569-574.

Brewer, S. et al. 2002. The spread of deciduous Quercus throughout Europe since the last

glacial period. - For. Ecol. Manage. 156: 27-48.

Cailleret M. and Davi, H. 2010. Effects of climate on diameter growth of two co-occurring species Fagus sylvatica and *Abies alba* along an altitudinal gradient. Submitted in Trees.

Cain, M. et al. 2000. Long-distance seed dispersal in plant populations. - Am. J. Bot. 87: 1217-1227.

Carcaillet, C. and Muller, S. D. 2005. Holocene tree-limit and distribution of *Abies alba* in the inner French Alps: anthropogenic or climatic changes? - Boreas 34: 468-476.

Clark, J. S. et al. 1998. Stages and spatial scales of recruitment limitation in southern Appalachian forests. - Ecological Monographs 68: 213-235.

Clark, J. S. et al. 1999. Seed dispersal near and far: Patterns across temperate and tropical forests. - Ecology 80: 1475-1494.

Clark, J. S. et al. 1999b. Interpreting recruitment limitation in forests. - Am. J. Bot. 86: 1-16.

Clark, J. S. et al. 2001. Invasion by extremes: Population spread with variation in dispersal and reproduction. - Am. Nat. 157: 537-554.

Clark, J. S. et al. 2003. Estimating population spread: What can we forecast and how well?. - Ecology 84: 1979-1988.

Connell, J. H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in forest trees. - P. den Boer and G. Gradwell, editors.

Davi, H. et al. 2008. Effect of thinning on LAI variance in heterogeneous forests. - For. Ecol. Manage. 256: 890-899.

Debussche, M. et al. 1999. Mediterranean landscape changes: Evidence from old postcards. - Global Ecology and Biogeography 8: 3-15.

Desplanque, C. et al. 1998. Comparative dendroecology of the silver fir (*Abies alba*) and the Norway spruce (*Picea abies*) in an Alpine valley of France. - Can. J. Forest Res. 28: 737-748.

Du Merle, P. and Guende, G. 1978. The geography of Mont Ventoux. - La Terre et la Vie, suppl. 1: 11-20.

Eriksson, O. and Ehrlén, J. 1992. Seed and microsite limitation of recruitment in plant populations. - Oecologia 91: 360-364.

Greene, D. F. et al. 1999. A review of the generation dynamics of North American boreal forest tree species. - Can. J. Forest Res. 29: 824-839.

Guende, G. 1978. The vulnerability of Mont Ventoux ecosystems and the impact of human activities. - La Terre et la Vie, suppl. 1: 39-66.

Gworek, J. R. et al. 2007. Changes in biotic interactions and climate determine recruitment of Jeffrey pine along an elevation gradient. - For. Ecol. Manage. 239: 57-68.

Hamill, D. N. and Wright, S. J. 1986. Testing the dispersion of juveniles relative to adults: a new analytic method. - Ecology 67: 952-957.

Harms, K. E. et al. 2000. Pervasive density-dependent recruitment enhances seedling diversity in a tropical forest. - Nature 404: 493–495.

Higgins, S. I. and Richardson, D. M. 1999. Predicting plant migration rates in a changing world: The role of long-distance dispersal. - Am. Nat.153: 464-475.

Houle, G. 1992. Spatial relationship between seed and seedling abundance and mortality in a

deciduous forest of north-eastern north America. - J. Ecol. 80: 99-108.

Janzen, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. Am. Nat. 104:501-528.

Jump, A. S. et al. 2009. The altitude-for-latitude disparity in the range retractions of woody species. - Trends Ecol. Evol. 24: 694-701.

Körner, C. 2007. The use of 'altitude' in ecological research. - Trends Ecol. Evol. 22: 569-574.

Lenoir, J. et al. 2008. A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century. - Science 320: 1768-1771.

LePage, P. T. et al. 2000. Seed abundance versus substrate limitation of seedling recruitment in northern temperate forests of British Columbia. - Can. J. Forest Res. 30: 415-427.

Loarie, S. R. et al. 2009. The velocity of climate change. - Nature 462: 1052-1055.

Matthes, U. and Larson, D. W. 2006. Microsite and climatic controls of tree population dynamics: an 18-year study on cliffs. - J. Ecol. 94: 402-414.

McCullagh, P. and Nelder, J. A. 1989. Generalized Linear Models. London. - Chapman and Hall.

McLachlan, J. S. et al. 2005. Molecular indicators of tree migration capacity under rapid climate change. - Ecology 86: 2088-2098.

Motta, R. 1996. Impact of wild ungulates on forest regeneration and tree composition of mountain forests in the Western Italian Alps. - For. Ecol. Manage. 88: 93-98.

Münzbergovà, Z. and Herben, T. 2005. Seed, dispersal, microsite, habitat and recruitment limitation: Identification of terms and concepts in studies of limitations. - Oecologia 145:1-8.

Nathan, R. and Muller-Landau, H. C. 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. - Trends Ecol. Evol. 15: 278-285.

Nathan, R. et al. 2000b. Spatiotemporal variation in seed dispersal and recruitment near and far from adult *Pinus halepensis* trees. - Ecology 81: 2156-2169.

Nathan, R. and Casagrandi, R. 2005. A simple mechanistic model of seed dispersal, predation and plant establishment: Janzen-Connell and beyond (vol 92, pg 733, 2004). - J. Ecol. 93: 852-852.

Parent, S. et al. 2003. Establishment and dynamics of the balsam fir seedling bank in old forests of northeastern Quebec. - Can. J. Forest Res. 33: 597-603.

Parmesan, C. and Yohe, G. 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. - Nature 421: 37-42.

Petit, R. J. et al. 2002. Identification of refugia and post-glacial colonisation routes of European white oaks based on chloroplast DNA and fossil pollen evidence. - For. Ecol. Manage. 156: 49-74.

Rameau, J. C. 1992. Dynamique de la végétation à l'étage montagnard des Alpes du Sud. - Revue Forestière Française 44: 393-413.

Restoux, G. 2009. Variabilité spatio-temporelle de la reproduction chez une espèce pérenne monoïque : Le cas du sapin pectiné, *Abies alba* Miller, en limite sud de son aire de répartition. PhD thesis. Aix-Marseille III.

Ribbens, E. et al. 1994. Seedling recruitment in forests: Calibrating models to predict patterns

of tree seedling dispersion. - Ecology 75: 1794-1806.

Rolland, C. et al. 1999. Ecological requirements of *Abies alba* in the French alps derived from dendro-ecological analysis. - *J. Veg. Sci.* 10: 297-306.

Sagnard, F. et al. 2007. Modelling seed dispersal to predict seedling recruitment: Recolonization dynamics in a plantation forest. - Ecol. Model. 203: 464-474.

Schupp, E. W. 1992. The Janzen-Connell model for tropical tree diversity: Population implications and the importance of spatial scale. - The Am. Nat. 140: 526-530.

Schupp, E. W. 1995. Seed-seedling conflicts, habitat choice, and patterns of plant recruitment. - Am. J. Bot. 82: 399-409.

Shibata, M. and Nakashizuka, T. 1995. Seed and Seedling Demography of Four Co-Occurring Carpinus Species in a Temperate Deciduous Forest. - Ecology 76: 1099-1108.

Solomon, S. et al. 2007. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. - Cambridge Univ. Press.

Tan, B.S. and Bruckert, S. 1992. Effect of physical environmental factors on the initial stages of the natural regeneration of fir (*Abies alba* Mill.) at some sites in the Jura. - Ann. For. Sci. 49: 337-350.

Thuiller, W. 2004. Patterns and uncertainties of species' range shifts under climate change. - Glob. Change Biol. 10: 2020-2027.

Tollefsrud, M. M. et al. 2008. Genetic consequences of glacial survival and postglacial colonization in Norway spruce: combined analysis of mitochondrial DNA and fossil pollen. - Mol. Ecol. 17: 4134-4150.

Vander Wall, S. B. et al. 2005. Seed removal, seed predation, and secondary dispersal. - Ecology 86: 801-806.

Wang, B. C. and Smith, T. B. 2002. Closing the seed dispersal loop. - Trends Ecol. Evol. 17: 379-386.

Tableau 2-1: Effect of microhabitat characteristics on silver fir seedlings density for each cohort. Generalized linear model coefficients are estimated using the Poisson regression model (link function: log) and n = 120 sampling locations. *Coef* is the regression coefficient between the environmental variable and seedling density. Significance of variables was assessed by an analysis of deviance (χ^2 test). The table gives the degree if freedom (*Df*), the deviance and the probability (*Pr(>|z|)*).

Cohort name	Variable	Coef	Df	Deviance	Pr(>|z|)
Cohort 1	Elevation	0,502	1	2764	< 0,001
	Aspect	0,018	1	2233	< 0,001
	Pine density	-0,025	1	1994	<0,001
	Fir-Beech density	-0,003	1	827	< 0,001
	Slope	0,008	1	141	< 0,001
	Light	0,726	1	8	< 0,01
Cohort 2	Elevation	1,423	1	2752	< 0,001
	Slope	-0,103	1	874	< 0,001
	Aspect	0,006	1	256	< 0,001
	Pine density	-0,006	1	36	< 0,001
	Light	-1,674		8	< 0,01
	Fir-Beech density	-0,003	1	95	< 0,1
Cohort 3	Elevation	1,088	1	2606	< 0,001
	Pine density	-0,129	1	540	< 0,001
	Aspect	0,015	1	562	< 0,001
	Slope	-0,054	1	619	< 0,001
	Fir-Beech density	-0,064	1	51	< 0,001

Tableau 2-2 : Estimation and goodness-of-fit of dispersal model parameters. DM: Dispersal Model, DRM: Dispersal Recruitment Model; *p* and *u* are the parameters of 2Dt dispersal kernels; MDD is the median dispersal distance, calculated from the 2Dt kernel; *p 30m* and *p 100m* are the cumulated probability of the dispersal curves observed at a distance of 30 m and 100 m from a seed tree; Fecundity is the number of seedlings (in the case of DM) or seed (in the case of DRM) produced per cone. *r* is the value of Pearson correlation (*** p < 0.001) between the observed and predicted seedlings (log scale) in the regeneration stands.

	Model	p	u	MDD (m)	p 30m	p 100m	Fecundity	r
Cohort 1	DM	2.78	2624.5	27.7	0.569	0.987	10.104	0.66***
	DRM	13.24	4884.31	16.4	0.894	0.999	/	0.67***
Cohort 2	DM	4.84	2193	18	0.81	0.999	0.569	0.44***
	DRM	7.09	1691.49	13.2	0.951	0.999	/	0.57***
Cohort 3	DM	0.16	500	174	0.151	0.385	0.042	0.66***
	DRM	0.64	197	19.6	0.666	0.92	/	0.72***
Seed (control)	/	0.99	45	6.8	0.95	0.995	253	/
	/	/	/	/	/	/	/	/

Figure legends:

Figure 2-1: Plot of the elevation values against the residuals of the GLM that fits silver fir seedling numbers to environmental variables (except elevation). Circle: observed values; Line: non-linear model fitted as follow:

$$Elevation' = |Elevation - optim|^{power} \quad (9)$$

This figure concerns the cohort 1, similar results were found for cohorts 2 and 3.

Figure 2-2: Density probability curves of dispersal calibrated on the 120 silver fir regeneration cells (30 plots x 4 cells), from DM (2a), DRM (2b) and of seed dispersal as control. These curves are 2Dt model linking the spatial distribution of seed trees with the spatial distribution of the seedlings. The values of the parameter *p* and u are for:

- DM: 2.78 and 2624; 4.8 and 2193; 0.16 and 500 for the cohorts 1, 2, 3 respectively.

- DRM: 3.240 and 4884.31 7.09 and 1691.49; 0.64 and 197 for the cohorts 1, 2, 3 respectively.

- The seeds: 0.99 and 45 (control).

Figures:

Figure 2-1:

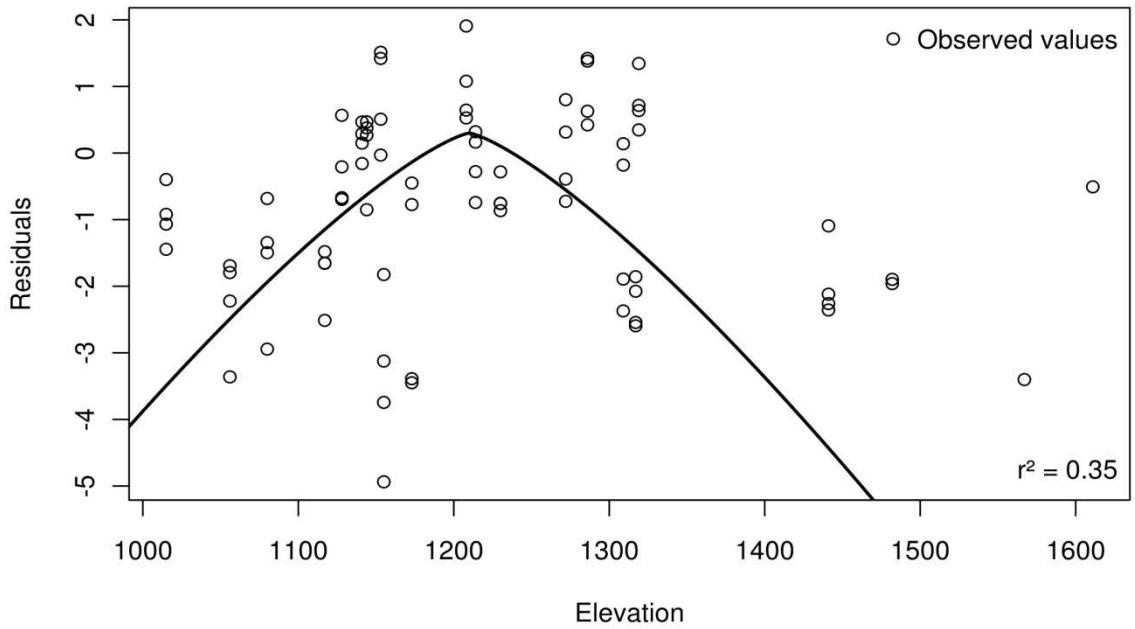
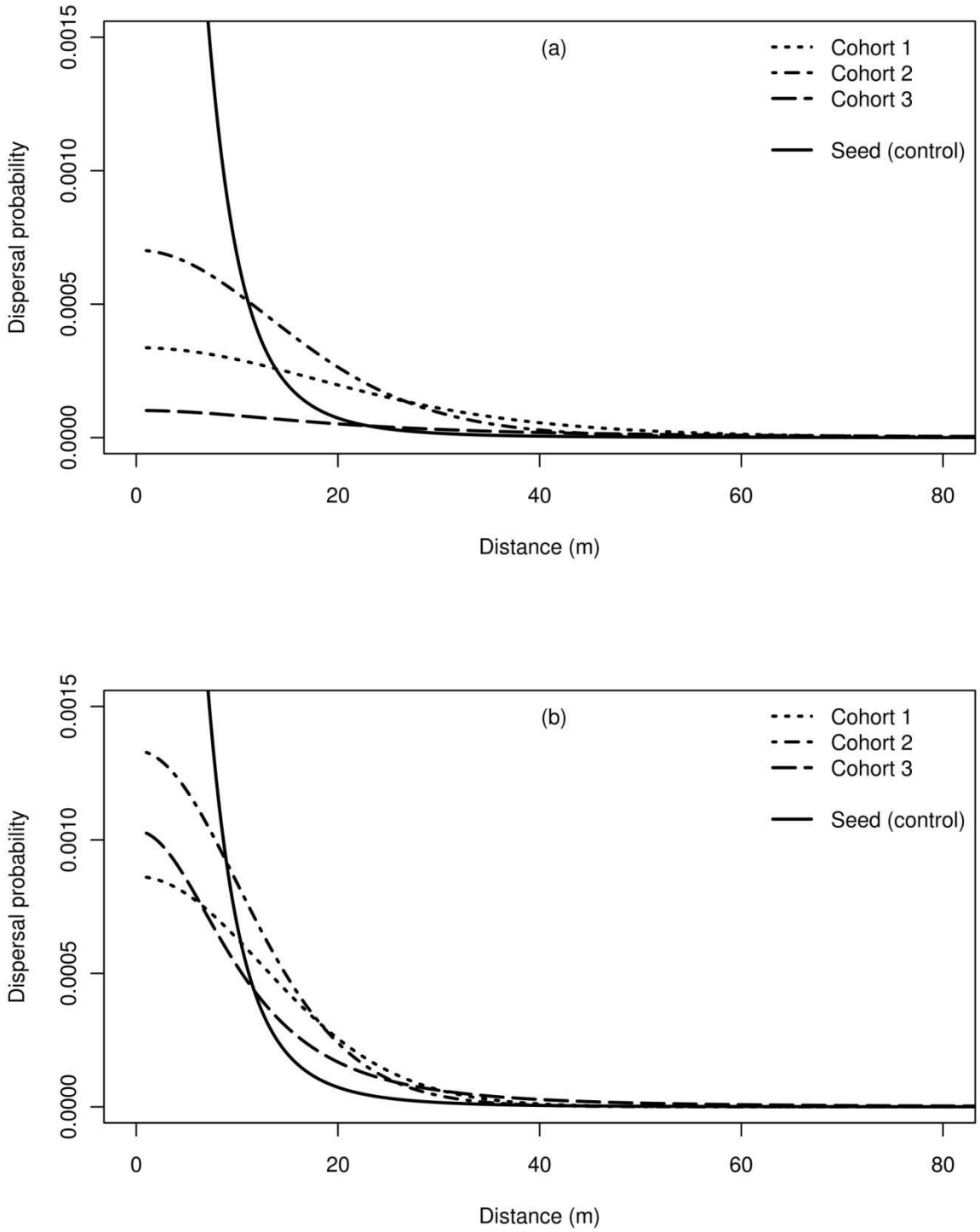
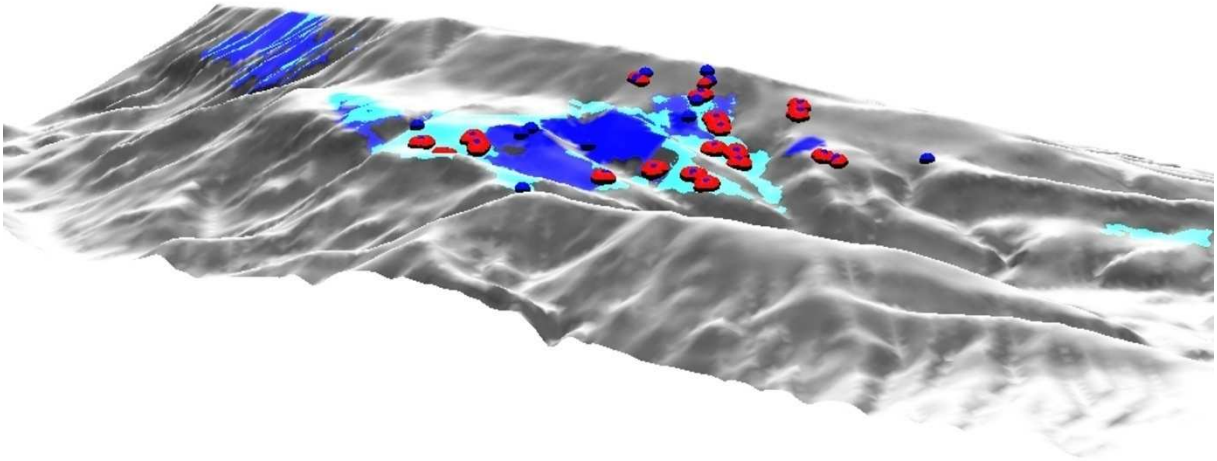


Figure 2-2:


(a)
Cohort 1
Cohort 2
Cohort 3
Seed (control)
Dispersal probability
0.0000
0.0005
0.0010
0.0015
0
20
40
60
80
Distance (m)
(b)
Cohort 1
Cohort 2
Cohort 3
Seed (control)
Dispersal probability
0.0000
0.0005
0.0010
0.0015
0
20
40
60
80
Distance (m)



Appendix 1 : Location of the regeneration plots (western part of the north face of Mont Ventoux). Blue points indicate the regeneration plots. Red points indicate the georeferenced seed trees around regeneration plots. Coloured areas represent silver fir stands in dark blue when silver fir is the main species (with rather high density in terms of basal area) and light blue when silver fir is the second or third species (in proportion).

i) Cone production: Cone production was estimated from a fertility model calibrated by Pichot *et al.* (2006)[1] on 280 silver fir trees over 4 years in the same area (2002 to 2005):

$$N_{cones} = A \times (C - 100)^{0.25} - 2.84 \times A - 25.68$$

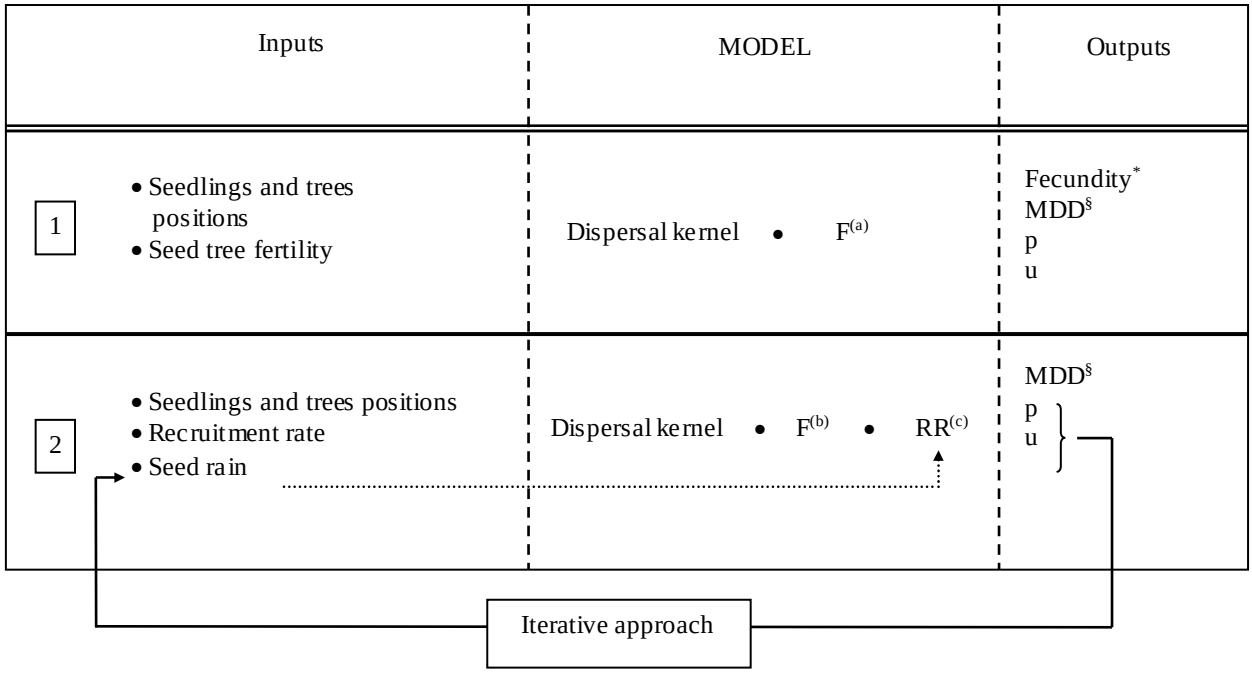
N_{cones} = number of cones; **C** = circumference of the stem (mm) at breast height; **A** = random year effect.

For virtual trees, cone production was assigned to 40, which correspond to the mean number of cones observed for adult trees. This value was balanced by the percentage of silver fir cover (given by the French national forest service). The number of seeds per cone was considered to be constant and set to the average value of 253 estimated by dissection of 153 cones (collected from 53 seed trees on Mont Ventoux).

ii) Accounting for several dispersal events: Every year, a dispersal event occurred through a seed production depending on climate and growth condition of previous years. For cohort 1 (germinations born in 2007), we calculated one year of dispersal, applying the year effect calculated for the year 2006 from seed production measurements (**A** = 23). Because only four years of dispersal were cumulated for the cohort 2 (2002-2005), we considered that seed tree diameters remained unchanged. For these four years we used the random year effect calculated for the same years. For virtual seed trees, the mean number of cones was set to 160 (4 years x 40 cones). The cohort 3 is considered to result from 25 dispersal events (1977 to 2002), during which average diameter of seed trees and then cone production increased. In order to take into account the evolution of seed tree production over this period, diameter evolution from 2002 to 1977 was simulated using allometric relations calibrated for this species (Dreyfus, unpublished data). Cones production of the dense silver fir stands (virtual seed trees) was assumed constant (1000 cones= 25 years x 40 cones per year).

[1] Pichot, C., C. Bastien, F. Courbet, B. Demesur-Musch, P. Dreyfus, B. Fady, N. Frascaria-Lacoste, S. Gerber, F. Lefêvre, M. E. Morand-Prieur, S. Oddou, E. Teissier Du Cros, A. Valadon. 2006. Déterminants et conséquences de la qualité génétique des graines et des semis lors de la phase initiale de régénération naturelle des peuplements forestiers. Actes du BRG 6 :277-297.

Appendix 2: Calculate seed production



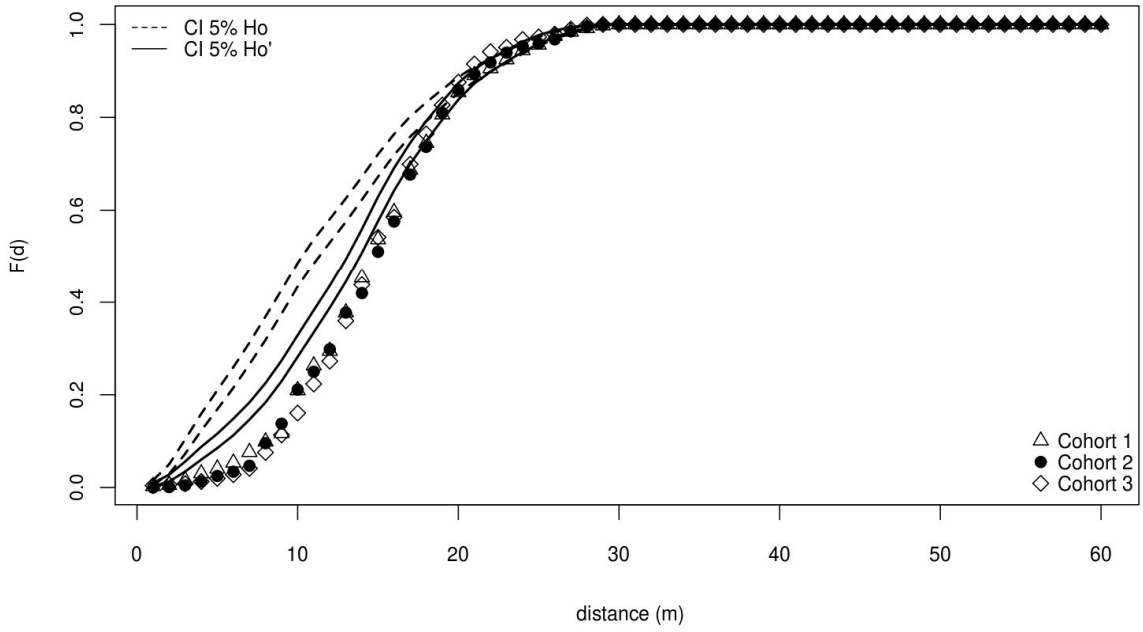
1) Dispersal model: DM
2) Dispersal recruitment model: DRM

(a) Effective seed tree fertility (diameter)
(b) Number of seeds
(c) Recruitment rate (depending on seed supply and environmental variables)

* Number of seedlings produced by one tree
§ Median distance dispersal

Appendix 3: Inputs and outputs of dispersal and dispersal recruitment models. Iterative approach is only computed for the DRM, in order to take into account the dependence between the RR and the seed rain.

The RR depends on environmental variables and seed rain (S_n). Seed rain (S_{n+1}) is computed again at each step with the estimated parameters *p* and *u*, until they become stable.



Appendix 4: Distribution of cumulated distances between each seedling and the nearest seed tree F*(d)*. CI 5% H_0 and CI 5% H'_0, are the 5% confidence envelope of the expected F*(d)* under the respective following hypotheses: "random distribution" and "seed rain distribution".

PARTIE 2. CALIBRATION DE LA DISPERSION DU SAPIN A PARTIR D'UNE APPROCHE GENETIQUE, ECHELLE DE LA PLACETTE

1. INTRODUCTION

Comme nous l'avons évoqué dans la partie précédente, la dispersion est un processus fondamental pour la colonisation de nouveaux milieux (Levin *et al.* 2003), particulièrement pour les espèces végétales pour lesquelles seul le processus de dispersion confère le mouvement dans l'espace. Dans la partie précédente, nous avons calibré la dispersion à partir d'une approche démographique, qui relie la position et l'effectif des descendants avec la position et la fertilité des parents, à l'échelle du massif. Ici nous utilisons des approches génétiques pour estimer la dispersion du sapin, à l'échelle de la placette. Ces approches mesurent la dispersion à travers les flux de gènes entre individus.

Chez les végétaux, les flux de gènes sont conditionnés par plusieurs processus qui sont la variabilité de la fructification, la concordance des floraisons mâles et femelles et la distance de dispersion du pollen et des graines (Braga and Collevatti 2010). Le processus de dispersion du pollen et des graines est à l'origine du déplacement des gènes dans l'espace. Seule la dispersion des graines permet la colonisation de nouveaux habitats (*cf.* partie 1), alors que les flux de pollen se produisent nécessairement entre populations établies. Il est généralement admis que le pollen se disperse sur de plus longues distances que les graines (Ashley 2010), de nombreuses études se sont intéressées à cette dispersion (Wang *et al.* 2010). Certaines études ont montré que la dispersion du pollen permettait de maintenir une certaine diversité génétique entre des populations fragmentées (Young *et al.* 1996). La dispersion des graines et du pollen conditionne donc très fortement les flux de gènes intra et inter-populations (Degen *et al.* 2001, Braga and Collevatti 2010).

Il existe deux grandes catégories de méthodes pour mesurer les flux de gènes (Broquet and Petit 2009). Les premières méthodes dites « indirectes » sont basées sur la mesure de la différenciation génétique entre populations ou entre individus et sur des attendus théoriques dépendant du modèle de population (Sork *et al.* 1999). Par exemple, dans le cadre du modèle d'isolement par la distance proposé par Wright (1943), à l'intérieur d'une population continue, des capacités de dispersion des graines et/ou du pollen limitées conduisent à

l'existence d'une structure génétique spatiale (SGS), c'est à dire que les individus les plus proches spatialement sont également les plus proches génétiquement (Hardy and Vekemans 1999, Rousset 2000). En plus de mesurer la SGS intra génération, il est intéressant de mesurer la SGS inter-générationnelles (SGSI). En effet, cette mesure permet de vérifier si la SGS observée peut être imputée à une dispersion limitée des graines (Hampe *et al.* 2010). A l'équilibre, l'intensité de la SGS dépend du produit de la densité efficace et de la variance de dispersion des gènes (Rousset 2000). La SGS permet donc de mesurer des flux de gènes historiques, c'est à dire cumulés sur un grand nombre de générations. L'autre approche dite « directe » repose sur des analyses de parentés ou de paternité. Les méthodes directes permettent de mesurer des flux de gènes contemporains c'est à dire de la génération des parents à la génération des descendants. Ces méthodes se sont largement développées lors de la dernière décennie avec le développement des marqueurs moléculaires hyper-variables. Des méthodes statistiques appropriées permettent maintenant d'estimer conjointement les noyaux de dispersion du pollen et des graines, ainsi que les variations de fertilité entre individus (Manel *et al.* 2005, Burczyk *et al.* 2006, Oddou-Muratorio and Klein 2008). La comparaison des flux de gènes historiques *vs* flux de gènes contemporains peut apporter des éléments de compréhension sur l'interaction entre les forces évolutives à l'œuvre à l'intérieur et entre populations et sur l'échelle de temps à laquelle ces forces jouent (Oddou-Muratorio and Klein 2008).

Notre étude se réalise sur une placette située à 1208 m d'altitude sur la face nord du Mont Ventoux, appelée P164, qui a la particularité de présenter une très forte régénération (3.7 semis / m²), la régénération s'étant principalement installée au début des années 2000 après la coupe, en 1997, de vieux individus de pin sylvestre. Dans cette partie, nous étudions d'abord la structure génétique spatiale des semis et des adultes, et la SGS inter-générationnelle, puis nous mesurons les flux de gènes historiques à partir de la SGS. Nous mesurons ensuite les flux de gènes contemporains en distinguant la dispersion du pollen et des graines. La dispersion des graines mesurée à partir des flux de gènes contemporains est comparable à l'approche démographique mise en œuvre dans le chapitre précédent.

2. MATERIEL ET METHODE

2.1. Site expérimental

2.1.1. Placette 164

La placette « 164 », installée lors du projet ECOGER en 2002, a été choisie comme site expérimental, pour l'étude à fine échelle de la régénération et de la dispersion. Elle est située sur la face nord du Mont Ventoux (coordonnées en Lambert II : 833567 ; 214321) à 1208 m d'altitude (figure 2-3). Cette placette a une surface de 400 m² (20 x 20 m) et a été subdivisée en 400 carreaux de 1 m², marqués à l'aide de piquets.

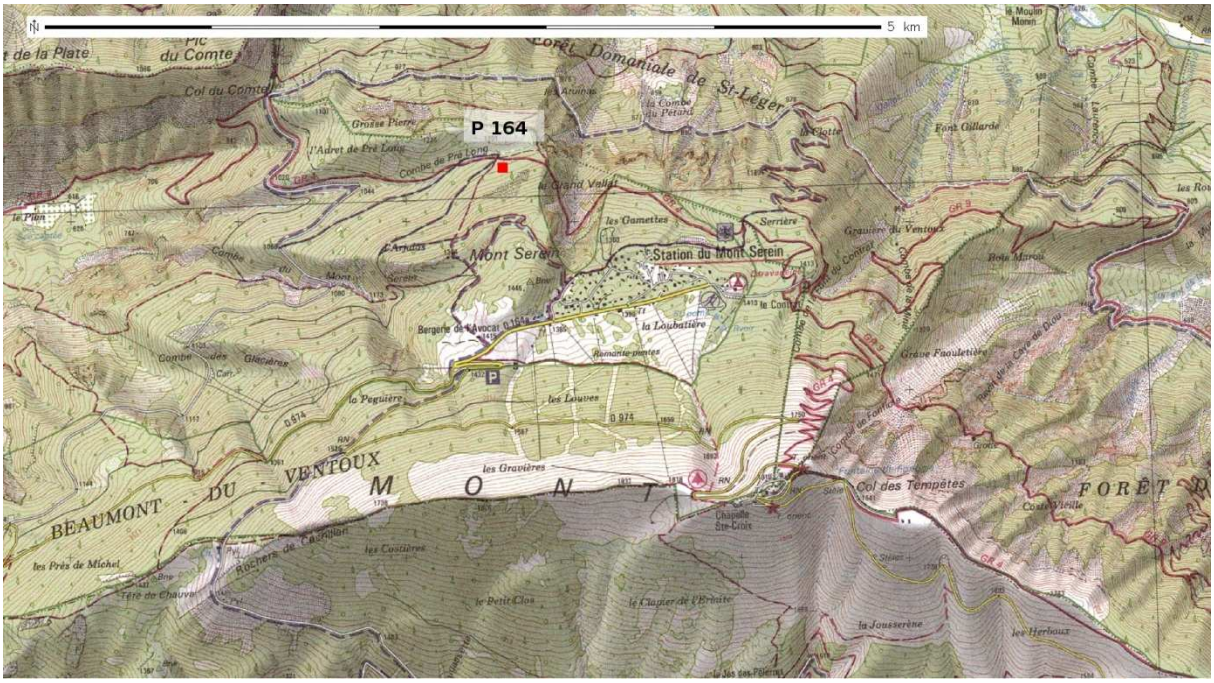


Figure 2-3 : Situation géographique de la placette 164 sur la face nord du Mont Ventoux.

Selon les sources de l'ONF, elle se situe dans une unité d'analyse pour laquelle l'essence principale (76 % de recouvrement) est le pin sylvestre (*Pinus sylvestris*), l'essence secondaire (16 % de recouvrement) est le hêtre et l'essence tertiaire (4 % de recouvrement) est le sapin. La surface terrière en sapin est de 19 m² par hectare, dans un rayon de 50 autour du centre de la placette. Cette placette a été choisie car elle présente une très forte régénération (en 2004, 1480 semis ont été recensés), sans doute une forte évolution démographique et génétique à venir.

2.1.2. Cartographie des semis

En 2004, tous les semis, âgés de plus de 1 an, ont été recensés par carreau de 1 m². Chaque semis a été bagué (avec différentes couleurs), et un numéro leur a été attribué (celui-ci déclinant le numéro de la placette plus un numéro par semis allant de 1 au maximum de semis présents sur un carreau). L'âge de chaque semis a été estimé à partir du nombre de pousses, sachant, qu'en général les individus font une pousse chaque année (l'âge a pu être mal estimé pour les individus abroutis et/ou âgés car les pousses sont plus difficiles à distinguer). Il existe une très bonne relation entre la hauteur et l'âge des semis, $r^2 = 0.93$ (figure 2-4), elle a été utilisée de manière à retrouver l'âge des semis pour lesquels l'âge n'avait pas été déterminé.

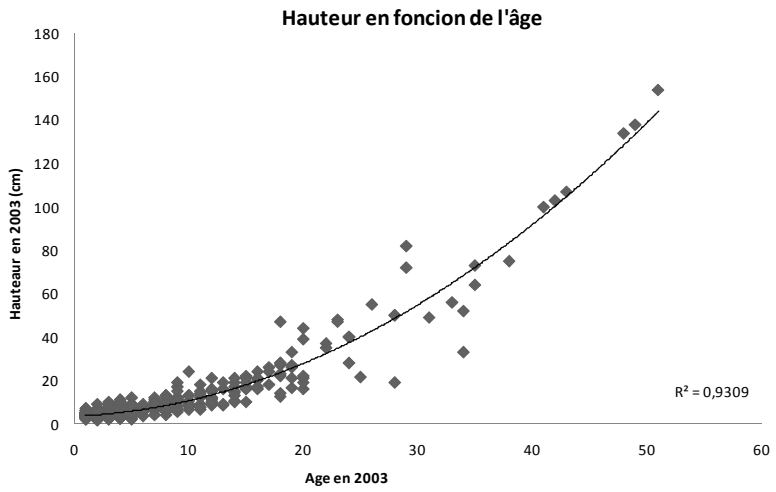


Figure 2-4 : Hauteur des semis (cm) en fonction de leur âge en 2003. La corrélation entre la hauteur et l'âge des semis est de type exponentiel.

En novembre 2007, nous avons recensés192 germinations apparues au printemps 2007, issues de graines conçues l'été 2006. En avril 2009, nous avons recensés 96 semis nés en 2005, issus de graines conçues lors de l'été 2004

2.1.3. Cartographie des semenciers

En 2009, tous les parents potentiels (diamètre supérieur à 15 cm à hauteur de poitrine), dans un rayon de 50 m autour du centre de la placette, ont été caractérisés et géoréférencés (figure 2-5).

Les coordonnées relatives des arbres ont été déterminées par rapport au centre le la placette (point de référence) dans un premier temps, puis entre les arbres entre eux quand le centre de la placette était trop éloigné. La détermination des coordonnées relatives a été faite en mesurant la distance entre l'arbre et le point référence à l'aide d'un décamètre, l'orientation a été déterminée grâce à un clinomètre qui donnait également la pente. Les coordonnées réelles ont ensuite était recalculées à partir des coordonnées du centre de la placette, les distances entre les arbres sont compensées par la pente de façon à ce que ce soit les distances « à plat » prises en compte. Le diamètre des arbres à 1,30 m (dbh) a été mesuré. Seule la fructification femelle a été mesurée au cours de l'hiver 2008 et 2009.

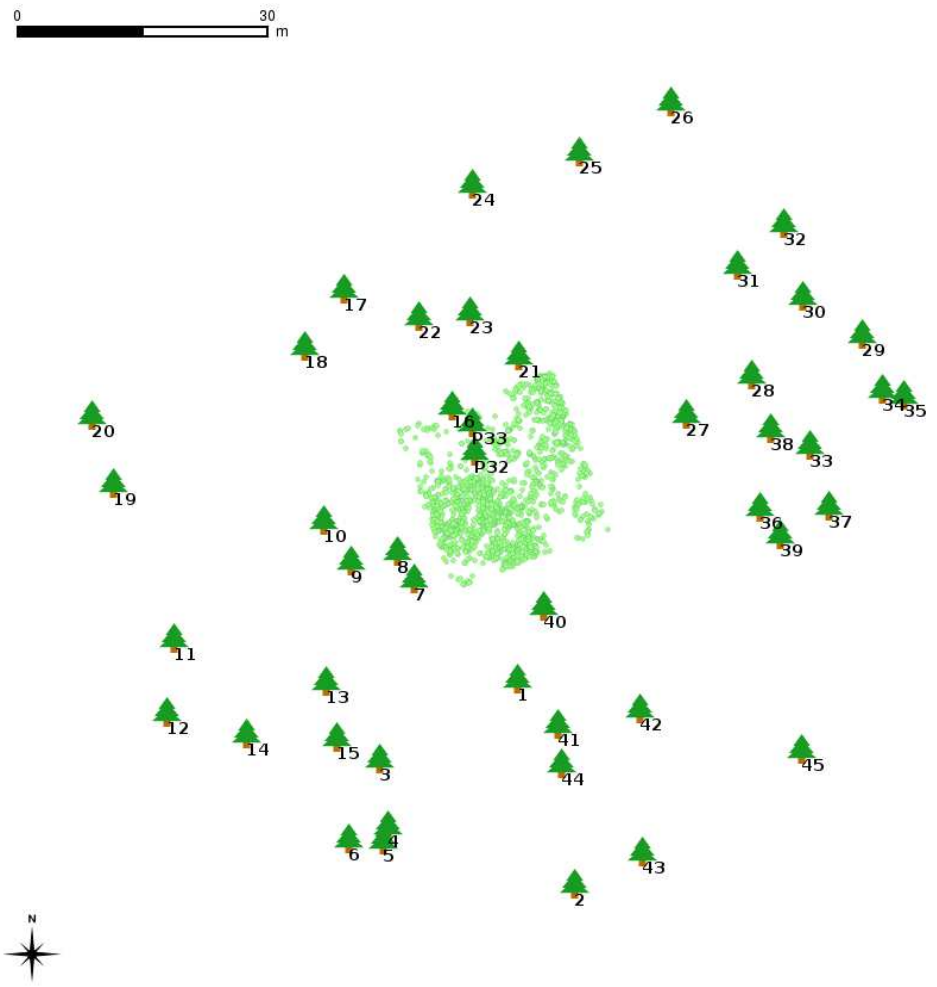


Figure 2-5 : Cartographie des semenciers et des semis de la placette 164.

2.2. Matériel génétique et marqueurs

2.2.1. Matériel génétique

Un échantillon végétal a été prélevé sur la plupart des semis et tous les parents présents sur la placette, ainsi que tous les parents dans un rayon de 50 m. Nous avons prélevé des feuilles quand le matériel était disponible, des cotylédons pour la cohorte 2007 qui ne présentait pas encore de feuilles ou bien l'individu entier lorsque celui-ci était mort. Le tableau 1 résume le nombre d'individus récoltés en fonction de leur année de naissance et de leur vitalité (en 2008) ainsi que le type de matériel végétal prélevé.

Tableau 2-3: Nombre d'individus récoltés (Total), en fonction de leur vitalité (Vivants ou Morts) et de leur année de naissance (Cohortes). Matériel : matériel récolté pour le génotypage.

Cohortes	Total	Vivants	Morts	Matériel
Adultes	45	/	/	Feuilles
cohorte1999	229	173	56	Feuilles ; bois mort
cohorte2000	382	251	131	Feuilles ; bois mort
cohorte2001	219	123	96	Feuilles ; bois mort
cohorte2002	183	96	87	Feuilles ; bois mort
cohorte2003	78	34	44	Feuilles ; bois mort
cohorte2005	190	174	16	Feuilles ; bois mort
cohorte2007	95	80	15	Cotylédons

2.2.2. Marqueurs moléculaires

Nous avons employé cinq marqueurs microsatellites nucléaires (à hérédité biparentale) développés par Cremer *et al.* (2006). Les microsatellites ou *simple sequence repeat* (SSR) sont des séquences d'ADN particulières qui se caractérisent par la répétition en tandem d'une séquence composée de 1 à 10 nucléotides, distribué dans les génomes de la plupart des espèces. Ils présentent des taux de mutation plus élevés que dans la moyenne du génome (10^{-6} à 10^{-2} mutation par nucléotide). La transmission génétique de ces séquences suit les lois de Mendel de l'hérédité. La longueur variable de ces séquences dépend du nombre de répétitions. Ces marqueurs considérés neutres (non soumis à la sélection) permettent d'évaluer les flux de gènes à l'intérieur d'une population et par delà le régime de reproduction.

Nous avons extrait l'ADN en utilisant les kits DNEasy Plant Mini Kit (Qiagen©) et amplifié les microsatellites par P. C. R. avec le Qiagen© multiplex amplification kit sur des thermocyclers Eppendorf© Mastercycler EP Gadient et un MJ Resaerch© PTC200 (en suivant les protocoles standards et Vendramin *et al.* (1996). Les lectures ont été faites sur un

séquenceur à capillaires Molecular Dynamics MegaBace© 1000. Les microsatellites utilisés sont : SF 1 dont le motif répété est $(CCG)_9$; SF 333 $(CA)_{12}$ $(TA)_4$; SF b5 $(CT)_{15}$; SF b4 $(GT)_{16}$; SF 78 $(CGCA)_8$ $(CA)_{15}$ $G(CA)_8$; SF g6 $(AC)_9$. La présence d'allèles nuls peut affecter les résultats obtenus en terme diversité génétique, nous avons donc utilisé une méthode permettant de détecter la présence d'allèles nuls par analyse de maximum de vraisemblance développée dans le logiciel ML-NullFreq (Kalinowski and Taper 2006). Dans la littérature on considère que les fréquences élevées d'allèles nuls sont au delà de 5%.

2.3. Analyses

2.3.1. Caractérisation de la structure génétique spatiale (SGS)

La méthode classique pour mesurer la SGS repose sur la mesure de la différenciation génétique entre populations ou entre individus dans une population continue (Rousset 1997 2000). Cette méthode se base sur l'hypothèse d'isolement par la distance proposée par Wright (1943). Cette hypothèse considère que quand les capacités de dispersion du pollen et/ou des graines sont limitées, et le nombre d'individu participant à la reproduction fini, une SGS sera observée, les populations/ individus les plus proches étant plus apparentés. Dans le cas d'une population continue par exemple, le modèle d'isolement par la distance permet de relier la décroissance de l'apparentement entre individus avec la distance au produit de la densité efficace d'individus (d_e) par la variance de dispersion des gènes (σ).

Les analyses de SGS au niveau individuel sont effectuées en calculant une mesure du coefficient d'apparentement entre paire d'individus d'une même population ou d'une même cohorte. Ce coefficient est également appelé « coefficient de co-ancestralité », il représente l'apparentement relatif entre deux individus *i* et *j* par rapport à l'apparentement moyen sur toute la population :

$$F_{ij} = (Q_{ij} - Q_m)/(1 - Q_m)$$

où Q_{ij} est l'identité par descendance entre deux individus *i* et *j* ; Q_m, la probabilité moyenne de l'identité par descendance de gènes tirés au hasard dans la population, donc :

$$Q_m = 1 - H_T$$

avec H_T, l'hétérozygotie attendue sous l'hypothèse d'Hardy-Weinberg.

Parmi les estimateurs du coefficient d'apparentement, nous avons utilisé celui proposé par Loiselle *et al.* (1995) qui est bien adapté aux marqueurs microsatellites (correction pour les allèles en faible fréquences). Des tests de Jacknifes ont été effectués sur les estimateurs multilocus afin d'obtenir les valeurs des intervalles de confiances mesurant la variabilité de la SGS entre marqueurs. Classiquement, l'analyse de la SGS consiste à représenter (autocorrélogramme) et à analyser les variations des valeurs moyennes d'apparentement entre individus en fonction de la distance qui les sépare ; pour la représentation graphique, les paires d'individus sont groupés en différentes classes de distance. La significativité de la SGS observée a été testée en réalisant 500 permutations aléatoires de la position des individus afin d'obtenir l'enveloppe « neutre » de l'autocorrélogramme sous l'hypothèse que l'apparentement entre individus n'est pas fonction de la distance. Toutes ces analyses ont été effectuées avec le logiciel SPAGeDi 1.3 (Hardy and Vekemans 2002).

Dans un premier temps, nous mesurons la SGS intra-cohorte pour tous les semis (en considérant toutes les cohortes), pour chaque cohorte de semis et pour les adultes. Puis nous mesurons la SGS intergénérationnelle (SGSI), c'est-à-dire la part de la SGS due aux relations parent-semis (Hampe *et al.* 2010). Pour mesurer la SGSI, nous calculons l'apparentement entre toutes les paires d'individus constituées par un adulte et un semis (en considérant toutes les cohortes), puis toutes les paires d'individus constituées par un adulte et un semis d'une cohorte donnée. De façon à tester la puissance des marqueurs à détecter des différences génétiques entre individus (en ce qui concerne les semis), nous avons sous-échantillonné 189 semis (nombre moyen de semis par cohorte) aléatoirement. Nous avons mesuré la SGS des semis du sous-échantillon et la SGSI entre chaque paire d'adultes et de semis du sous-échantillon.

2.3.2. Estimation des flux de gènes historiques (σ) à partir de la SGS

Les modèles théoriques d'isolement par la distance montrent que (sous certaines conditions, notamment à l'équilibre migration-dérive) dans un espace à deux dimensions, le coefficient d'apparentement entre paires d'individus *i* et *j* varie linéairement avec la distance géographique entre ces individus (dans une gamme de distance précise). Sous cette hypothèse, la pente de régression (b_{log}) de l'apparentement des individus sur le logarithme de la distance est un estimateur du produit de la densité efficace de la population (*de*) et de la variance axiale de dispersion (σ^2) des gènes. :

$$-\frac{1-F}{b_{log}} = 4\,\pi\,de\,\sigma^2$$

où *F* est la valeur du coefficient d'apparentement dans la première classe de distance.

Ainsi, connaissant la densité efficace de la population *de*, on peut en déduire la valeur de *σ*. *de*, est le produit de *Dobs* avec le ratio *Ne/Nobs*, avec *Dobs* la densité observée (arbre/m²), *Ne* la taille efficace de la population, *Nobs* la taille observée de la population. *Ne* reflète la force de la dérive génétique au sein de la population, son estimation requiert de tenir compte de tous les facteurs à l'origine de la variation du succès reproducteur entre individus. Il en est de même pour *de*, si l'on prend *dobs*, comme densité efficace de la population, cette dernière est surestimée, conduisant à une sous-estimation de σ. En biologie des populations, on considère généralement que *de* varie entre 1/5 et 1/10 de *dobs* (Hardy *et al.* 2006). La procédure itérative proposée dans SPAGeDi, pour mesurer la variance axiale des gènes n'a pas fonctionné sur nos données, car σ est plus grand que la taille de notre placette, nous estimons donc σ à partir des valeurs de *blog* obtenues, et de *de* égale dobs, *dobs/5* ou *dobs/10*.

2.3.3. Mesure directe des flux de gènes

Cette méthode dérive d'analyses de parentés dans le voisinage. L'analyse de parenté consiste à génotyper des adultes (parents potentiels) et des semis à l'intérieure d'une zone établie (zone de voisinage) afin d'attribuer catégoriquement un parent à chaque semis, ou d'attribuer « fractionnellement » un ou plusieurs parents à chaque semis avec une probabilité associée. Cette approche d'assignation nécessite de cartographier de façon exhaustive tous les parents potentiels dans la zone d'étude, mais la cartographie exhaustive des semis n'est pas requise. La puissance d'assignation dépend du nombre et de la variabilité des marqueurs. Cette approche permet d'estimer la forme et la gamme des noyaux de dispersion, soit en représentant la distribution des distances de dispersion et en ajustant à postériori un modèle de dispersion sur cette distribution, soit par le biais de modèles spatialement explicites (« SEMM »).

2.3.3.1. Description du modèle

Le modèle spatialement explicite développée par Burczyk *et al.* (2006) et Oddou-Muratorio and Klein (2008) a été utilisé pour estimer la forme et la gamme des noyaux de dispersion des graines et du pollen à partir des génotypes et de la position des semis et de leur parents

potentiels. Les estimations ont été réalisées à l'aide du logiciel NM+ implémenté par Burczyk *et al.* (2002 et 2006).

Soit θ la zone d'étude ou voisinage, S le nombre de semis échantillonnés et P le nombre total de parents. Le modèle considère que chaque semis i peut avoir comme mère soit (i) un adulte hors du voisinage θ avec la probabilité m_s, soit (ii) un adulte de la zone d'étude θ avec la probabilité (1- m_s). Dans ce dernier cas, le semis i peut être le résultat (i) d'une autofécondation avec la probabilité s (ii) d'un pollen issu de l'extérieur de la zone de voisinage θ avec la probabilité m_p ou (iii) d'un père issu de la zone de voisinage (1- m_p). La probabilité d'observer le génotype G_i chez le semis est :

$$P(Gi) = m_s T(G_i|BAF) + (1-m_s)\sum \Psi_{i,j}\left[s\, T(G_i|M_j, M_j) + m_p\, T\left(G_i\middle|M_j, BAF\right) + (1-s-m_p)\sum \Phi_{j,k}\, \mathrm{T}(\mathrm{G_i}|\mathrm{M_j}, \mathrm{F_k})\right]$$

Avec les notations suivantes :

- $T(G_i|BAF)$ est la probabilité mendélienne qu'un migrant issu de deux parents hors voisinage ait le génotype G_i connaissant les fréquences alléliques en dehors de ce voisinage (BAF = Background Allelic frequency).

- $T(G_i5M_j,M_j)$, $T(G_i|M_j,BAF)$ et $T(G_i|M_j,F_k)$ sont les probabilités mendéliennes qu'un semis ait le génotype G_i, sachant que sa mère ayant le génotype M_j a été respectivement (i) auto-pollinisée, (ii) fécondée par du pollen extérieur à la zone de voisinage θ et (iii) fécondée par un arbre-père du voisinage portant le génotype F_k. Les génotypes des semis et des parents (mère/père) potentiels sont utilisées pour déterminer la compatibilité descendance-parent et pour calculer les probabilités de transition.

- $\Psi_{i,j}$ représente la proportion de graines issues de la mère j et situées à la position du semis i parmi toute la pluie de graines (estimée à partir d'un noyau de dispersion) générée par les autres mères :

$$\psi_{i,j} = \tau_{ij} \Big/ \sum_{\iota\in\theta} \tau_{ij}$$

Où τ_{ij} est une fonction des paramètres qui influence le succès reproducteur d'une mère j sur le semis i.

- De même, $\Phi_{j,k}$ représente la proportion de pollen de l'arbre père k dans le nuage pollinique de la mère j, relativement à celle contribuées par les autres arbres pères de la zone de voisinage θ :

$$\Phi_{j,k} = \pi_{jk} / \sum_{\iota \in \theta} \pi_{jk}$$

Où π_{ij} est une fonction des paramètres qui influencent le succès reproducteur d'un père k sur une mère j.

2.3.3.2. Noyau de dispersion du pollen et des graines

Le noyau de dispersion des graines est la fonction de probabilité qu'un arbre-mère situé à la position (a,b) ait émis une graine retrouvée à la position (x,y). Le noyau de dispersion du pollen est la fonction de probabilité qu'un arbre-père situé à la position (a,b) ait émis le grain de pollen ayant fertilisé une mère située à la position (x,y) (Oddou-Muratorio and Klein 2008). Pour modéliser ces noyaux, nous avons utilisé la famille des exponentielles puissances :

$$p(a,b;x,y) = \frac{b}{2\pi a^2 \Gamma(2/b)} \exp\left(-\left(\frac{r}{a}\right)^b\right)$$

r est la distance entre les mères et les semis ou entre les pères et les mères. Le paramètre a est un paramètre d'échelle, lié à la distance moyenne de dispersion et le paramètre b est un paramètre de forme. Pour b=1, la courbe de dispersion est une exponentielle ; si b=2, la courbe de dispersion est une gaussienne. Pour $b \geq 1$, on considère que le noyau est à queue légère c'est-à-dire que la dispersion se fait à majorité près de l'arbre émetteur, alors que pour $b<1$, on a considère que le noyau est à queue lourde avec des évènements non négligeables de dispersion à moyenne et à longue distances.

La distance moyenne de dispersion d'un grain de pollen ou d'une graine (δ_p ou δ_s) est lié à a par l'équation suivante :

$$\delta = a \frac{\Gamma(3/b)}{\Gamma(2/\mathrm{b})}$$

La variance axiale de dispersion des gènes σ mesurée à partir des flux de gènes contemporains est :

$$\sigma = a \sqrt{\frac{\Gamma(4/b)}{2\Gamma(2/b)}}$$

2.3.3.3. Estimation des paramètres

L'estimation des différents paramètres (migration, auto-fécondation, paramètres des noyaux de dispersion) se fait par la maximisation de la vraisemblance des données (les génotypes et les positions spatiales des semis et de leur parent potentiels) pour différentes valeurs des paramètres. Le paramètre *b* est fixé, car sinon les paramètres ne convergent pas. Nous faisons varier les valeurs de *b* de façon à obtenir la meilleure vraisemblance.

2.3.4. Contribution des mères à la régénération

Afin d'évaluer la variabilité inter-interannuelle de la contribution des mères aux différentes cohortes juvéniles et son impact sur les caractéristiques génétiques de celles-ci (richesse allélique, hétérozygotie) (aspect qui sera développé dans le chapitre III), nous avons évalué la compatibilité, sous les mêmes hypothèses que la partie précédente (ségrégation mendélienne et fréquence allélique du nuage pollinique extérieur) du génotype des mères échantillonnées et de ceux des cohortes juvéniles. La probabilité de maternité a été calculée sans modèle de dispersion des graines, ou en tenant du modèle de dispersion des graines (MDD = 13 m). Nous avons testé une autre courbe de dispersion pour laquelle la MMD est le double.

3. RESULTATS

3.1. Caractérisation de la structure génétique spatiale (SGS)

3.1.1. SGS intra-cohorte

3.1.1.1. Adultes

La SGS des adultes ne diffère pas de l'hypothèse de non structuration de l'apparentement entre les individus, sur la placette 164, de même la pente de régression (*blog*) entre la distance et l'apparentement entre adultes (*Fij*) n'est pas significative au seuil de 10 % (figure 2-6). Pour de courtes classes de distances (0 à 10 m) les valeurs du *Fij* varient de 0,075 à 0, pour des classes de distance (échelle logarithmique) de 10 à 100 m les valeurs du *Fij* varient autour de 0.

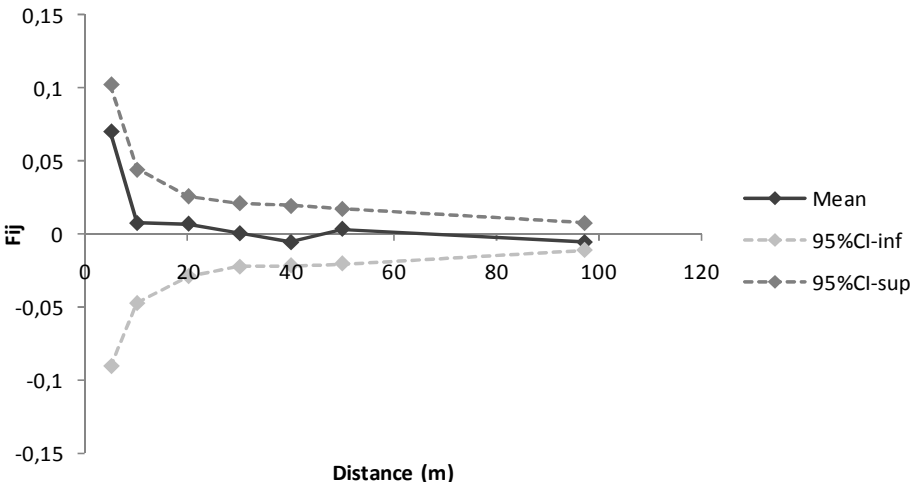


Figure 2-6 : Autocorrélogramme de l'apparentement (*Fij* -Loiselle *et al.* 1995) entre adultes, en fonction de la distance. Les courbes en pointillés correspondent aux bornes (à 95%) des intervalles de confiance pour l'hypothèse nulle de non-apparentement entre les individus. La pente de régression n'est pas significative.

3.1.1.2. Semis

La SGS des semis (toutes cohortes de semis confondues) est significative jusqu'à 12,5 m (figure 2-7), autrement dit les semis sont plus apparentés à courte distance que l'apparentement attendu sous l'hypothèse de non structuration de l'apparentement. La pente de régression entre la distance et l'apparentement (*blog*) est significative au seuil de 5 %.

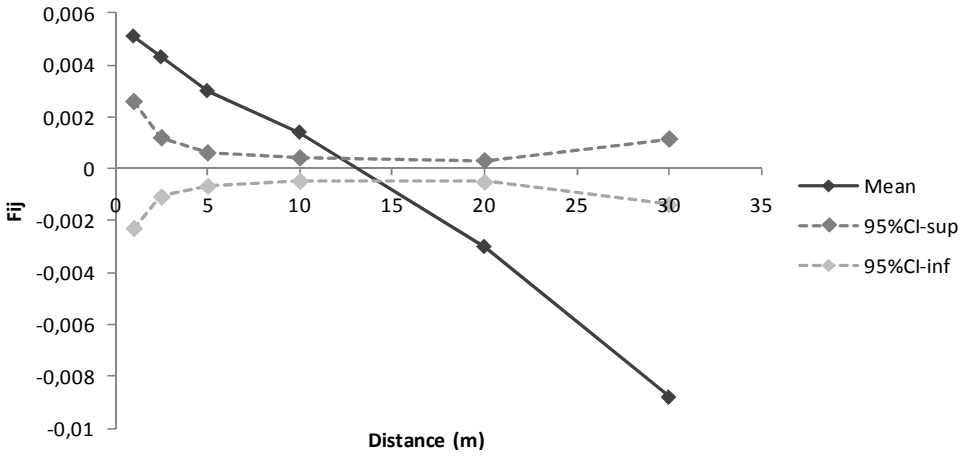


Figure 2-7 : Autocorrélogramme de l'apparentement (*Fij*) entre semis, en fonction de la distance. Les courbes en pointillés correspondent aux bornes (à 95%) des intervalles de confiance pour l'hypothèse nulle de non-apparentement entre les individus. La pente de régression est significative.

Pour de courtes classes de distances (0 à 10 m) les valeurs du *Fij* varient de 0,006 à 0,002, cette valeur est plus faible que le *Fij* des adultes pour les mêmes classes de distances. Les valeurs du *Fij* diminuent régulièrement avec l'augmentation de la distance (échelle

logarithmique), indiquant que l'apparentement entre individus diminue progressivement avec la distance.

Sous-échantillon de semis : La SGS n'est pas significative pour le sous-échantillon de 189 individus (figure 2-8), indiquant que le jeu de marqueurs n'a pas une grande puissance pour détecter la différence génétique entre individus. La pente de régression entre la distance et l'apparentement (*blog*) n'est pas significative.

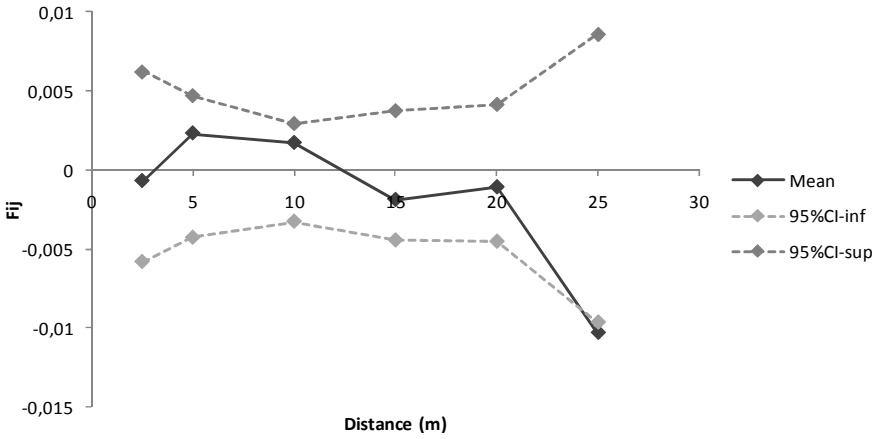
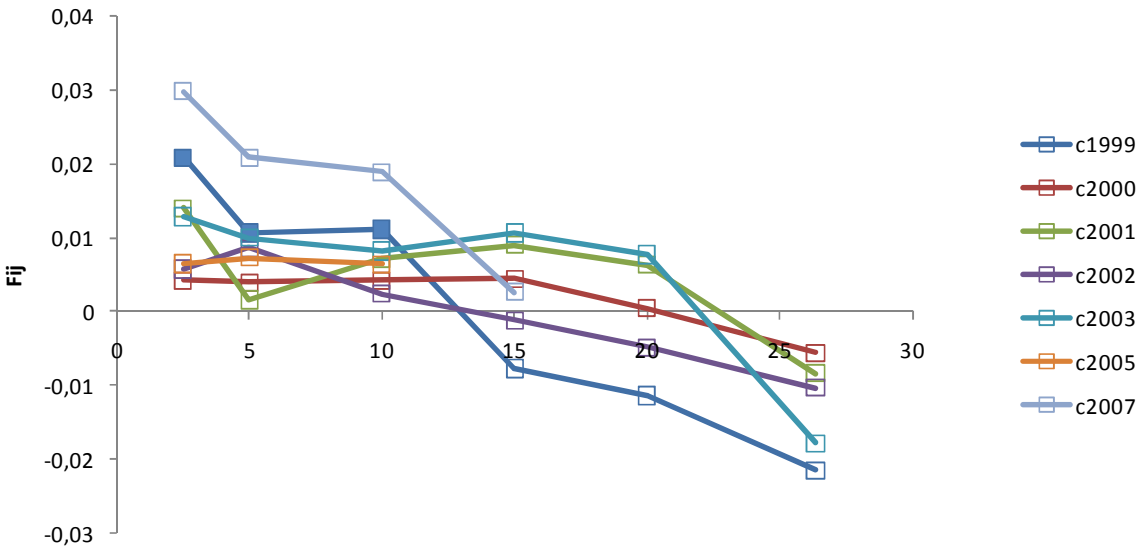


Figure 2-8 : Autocorrélogramme de l'apparentement (*Fij*) entre un sous-échantillon de semis, en fonction de la distance. Les courbes en pointillés correspondent aux bornes (à 95%) des intervalles de confiance pour l'hypothèse nulle de non-apparentement entre les individus. La pente de régression n'est pas significative.

Par cohorte de semis : la SGS au sein de chaque cohorte de semis est significative (pente globalement significativement négative) pour les cohortes nées avant l'an 2000, nées en 2002 et 2007, et n'est pas significative pour les cohortes nées en 2000, 2001, 2003 et 2005. Mais ce n'est que pour la cohorte née avant l'an 2000 (figure 2-9), que les semis proches (jusqu'à 11.5 m) sont plus apparentés que sous l'hypothèse de non structuration de l'apparentement. La figure 2-9 montre que les SGS ne sont pas similaires entre les différentes cohortes de semis, néanmoins les valeurs d'apparentement sont faibles pour l'ensemble des cohortes.



sFigure 2-9 : Autocorrélogramme de l'apparentement (*Fij*) entre différentes cohortes de semis, en fonction de la distance. Les points pleins sont les points pour lesquels la SGS est significative. Les points vides sont les points pour lesquels la SGS n'est pas significative. La courbe bleue foncé correspond à la cohorte née avant l'an 2000 ; Courbe rouge : cohorte née en 2000 ; Courbe verte : cohorte 2001 ; Courbe violette : cohorte 2002 ; Courbe bleu turquoise : cohorte 2003 ; Courbe orange : cohorte 2005 ; Courbe bleu claire : cohorte 2007. La pente de régression est significative pour les cohortes nées avant l'an 2000, nées en 2002 et 2007, et n'est pas significative pour les cohortes nées en 2000, 2001, 2003 et 2005.

3.1.2. SGSI entre adultes et semis

L'apparentement entre les adultes et les semis est plus fort que l'apparentement attendu sous l'hypothèse de non structuration de l'apparentement, jusqu'à 21 m (figure 2-10). La pente de régression entre la distance et l'apparentement adultes/semis est significative au seuil de 5 %). Pour de courtes classes de distances (0 à 10 m) les valeurs du *Fij* varient de 0,02 à 0,005.

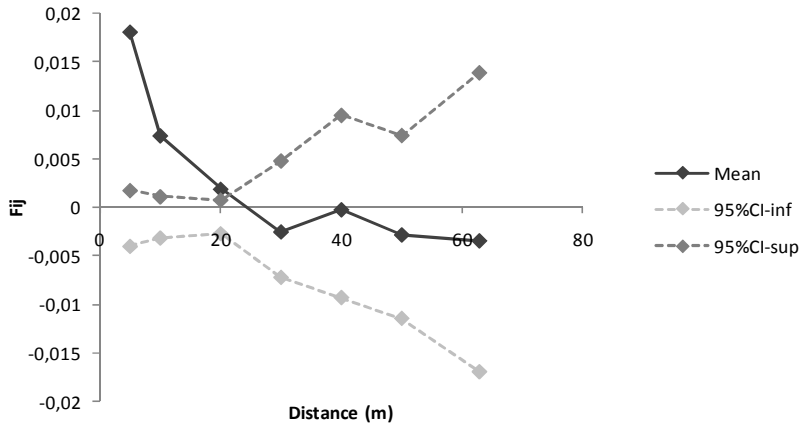


Figure 2-10 : Autocorrélogramme de l'apparentement (*Fij*) entre les semis et les adultes, en fonction de la distance. Les courbes en pointillés correspondent aux bornes (à 95%) des intervalles de confiance pour l'hypothèse nulle de non-apparentement entre les individus. La pente de régression n'est pas significative.

Entre chaque cohorte de semis et les adultes : L'apparentement entre les adultes et chaque cohorte de semis est plus fort que l'apparentement attendu sous l'hypothèse de non structuration de l'apparentement, pour la cohorte née avant l'an 2000 jusqu'à 21 m ; pour la cohorte 2000 jusqu'à 7 m ; pour la cohorte 2001 jusqu'à 10 m ; pour la cohorte 2005 jusqu'à 18 m et n'est pas significative pour les cohortes 2002, 2003 et 2007 (figure 2-11). La pente de régression entre la distance et l'apparentement adultes/semis est significative au seuil de 5 % pour la cohorte née avant l'an 2000, née en 2001 et née en 2005, elle n'est pas significative pour les autres cohortes.

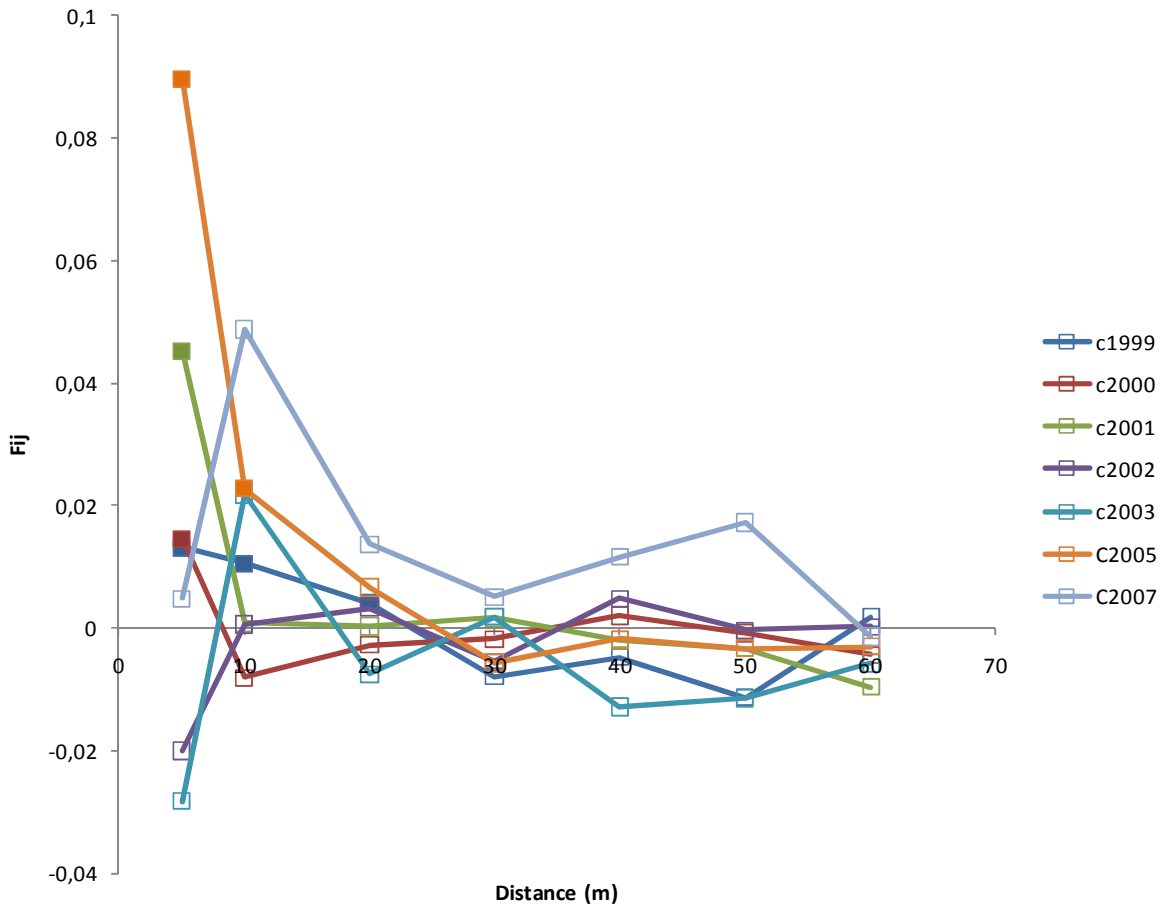


Figure 2-11 : Autocorrélogramme de l'apparentement (*Fij*) entre chaque cohorte de semis et les adultes, en fonction de la distance. Les points pleins sont les points pour lesquels la SGS est significative. Les points vides sont les points pour lesquels la SGS n'est pas significative. . La courbe bleue foncé correspond à la cohorte née avant l'an 2000 ; Courbe rouge : cohorte née en 2000 ; Courbe verte : cohorte 2001 ; Courbe violette : cohorte 2002 ; Courbe bleu turquoise : cohorte 2003 ; Courbe orange : cohorte 2005 ; Courbe bleu claire : cohorte 2007.

3.1.3. Distance de dispersion des flux de gènes historiques

Les valeurs de dispersion moyenne des gènes obtenus sur la placette 164 pour les adultes et les semis sont résumées dans le tableau 2-4. On a supposé plusieurs valeurs de densité efficace à partir de la densité d'adultes observée sur la P164 = 0.0058 (arbre/m²). Pour les semis, σ varie de 32.4 à 102.4 m pour des densités efficaces variant de *Dobs* à *Dobs*/10. Ces distances sont moins élevées que pour les adultes pour lesquels σ varie de 18.4 à 58 m, les limites supérieures des intervalles de confiance autour des ces valeurs tendent vers l'infini.

Tableau 2-4 : Distance de dispersion moyenne σ des semis et des adultes de la placette 164, en fonction de trois densités efficaces (à savoir *de* = *Dobs*, *de* = *Dobs*/5, *de* = *Dobs*/10). *F* : Coefficient d'apparentement entre les individus (soit entre semis, soit entre adultes) pour la première classe de distance ; *blog* : Valeur de la pente du coefficient de régression d'apparentement ; *Nb* : Taille efficace de voisinage.

Cohorte	*F*	*blog*	*Nb*	*Dobs*	*σ (m)*	*Dobs/5*	*σ (m)*	*Dobs/10*	*σ (m)*
Semis	0,005	-0,004	255,52	0,01	59,2[53 - 67]	0,0012	132,4[118 - 154]	0,0006	187,2[167 - 218]
Adultes	0,070	-0,011	82,00	0,01	33,5[24 - 47]	0,0012	75[53 - 105]	0,0006	106[75 - 148]

3.2. Mesure des flux de gènes directs

Le tableau suivant présente les paramètres de dispersion du pollen et des graines estimés pour la placette 164. Nous présentons également les résultats obtenus sur la placette N2, située à 1117 m d'altitude sur la face nord du Mont Ventoux.

Tableau 2-5 : Valeurs des paramètres de distance moyenne de dispersion moyenne du pollen et des graines (*δp* et *δm*) ; taux de migration du pollen et des graines (*mp* et *ms*) ; du taux d'autofécondation (*s*).

Site	δp	bp	mp	s	δs	bs	ms
P164	31,8	1,32	0,6	0,07	19,34	2*	0,19
N2	**	**	0,1	0,17	35,32	1*	0,18 [a]

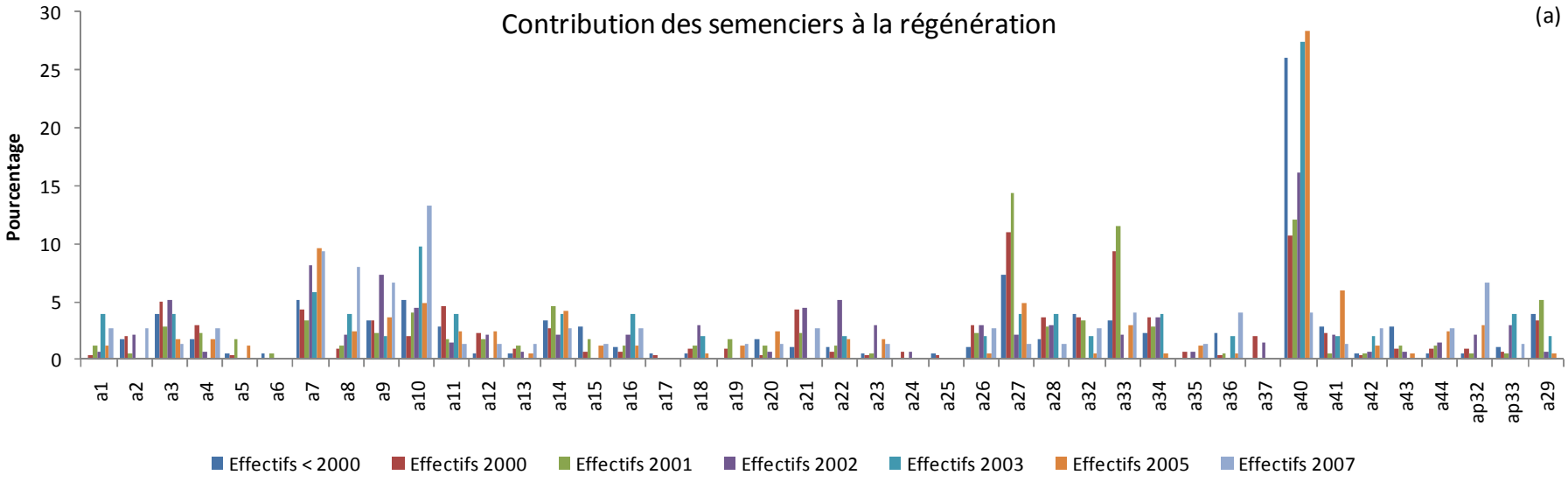
Le taux d'autofécondation (*s*) du sapin sur la placette 164 est faible, il atteint 7 %. Les taux d'autofécondation sur la placette N2 sont plus forts, 17 % lorsque les fréquences extérieures sont calculées sous l'hypothèse « BAF-R », ou de 28 % sous l'hypothèse « BAF-inside ». Les taux de migration du pollen (*mp*) sur la placette 164 sont très élevés de l'ordre de 60 % (dans

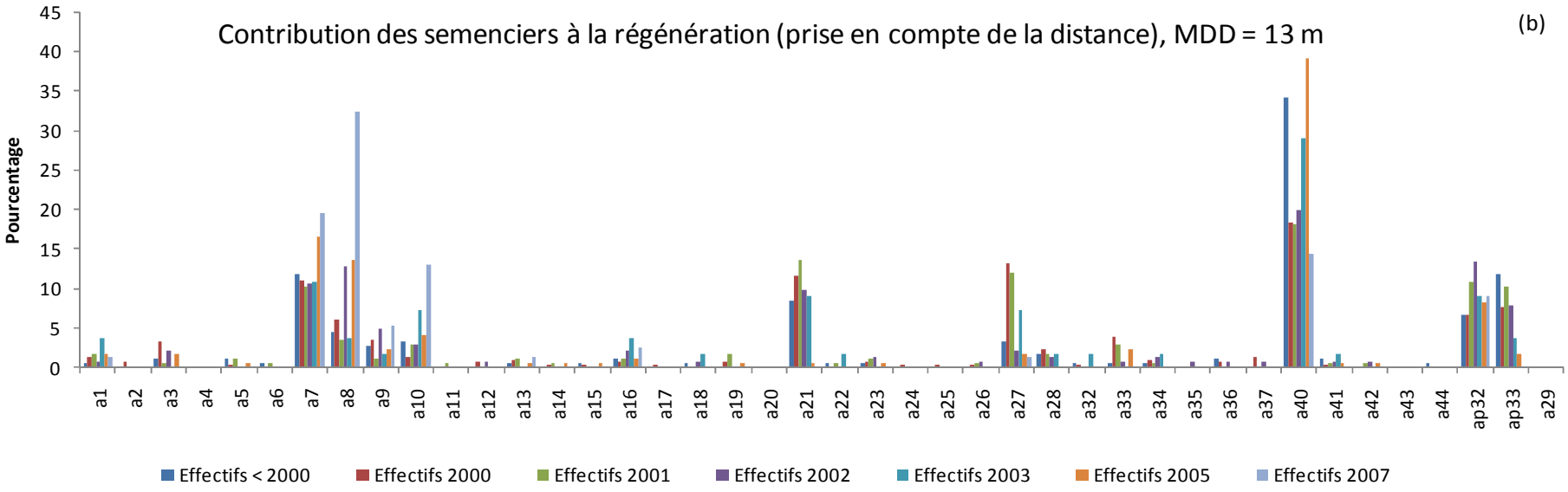
[a] * b a été fixé au départ des estimations, la valeur retenue correspond à l'estimation pour laquelle la vraisemblance est la meilleure. ** Dispersion panmictique du pollen

le cas de la placette 164), alors qu'ils atteignent 10 % pour la placette N2. Les taux d'immigration des graines (*ms*) sont plus faibles et plus semblables entre site avec un taux d'immigration de 19 % pour la placette 164 contre 18 % (BAF-R) pour la placette N2. La distance moyenne de dispersion du pollen (δp) sur la placette 164 est de 31.8 m, elle n'a pas été calculée pour la placette N2. La distance moyenne de dispersion des graines (δs) est de 19.34 m pour la placette 164, elle est plus forte pour la placette N2 avec des valeurs de 35.32 m. La valeur du paramètre de forme de la courbe de dispersion du pollen (*bp*) est de 1.32, indiquant que le noyau de dispersion est à queue légère (la majorité de la dispersion se fait à courte distance), l'estimation des paramètres de dispersion est meilleure (meilleure vraisemblance) lorsque la dispersion du pollen est panmictique. La valeur du paramètre de forme de la courbe de dispersion des graines est égal à 2 dans le cas de la placette 164, indiquant que la forme de la courbe de dispersion tend vers une Gaussienne (queue de dispersion légère). La valeur du paramètre de forme de la courbe de dispersion des graines est égale à 1 dans le cas de la placette N2 (pour les deux hypothèses du calcul des fréquences alléliques extérieures), indiquant que la forme de la courbe de dispersion tend vers une exponentielle (queue lourde).

3.3. Contribution des mères à la régénération

La contribution des mères à la régénération est inégale (figure 2-12), pour les trois analyses effectuées : a) sans prendre en compte la distance entre semenciers et semis, b) en prenant en compte la distance, *via* un modèle de dispersion (MDD de 13 m) ou c) *via* un modèle de dispersion plus long (MDD égale au double de la précédente). Lorsque la distance n'est pas prise en compte, il est plus de difficile de discriminer les mères (figure 2-12a) contribuant à la régénération. Ainsi quelques semenciers contribuent majoritairement à la régénération (a7, a9, a10, a27, a33, a40), la mère a40 étant celle contribuant le plus. Avec cette analyse toutes les mères contribuent à la régénération. Lorsque la distance entre les mères et les semis (*via* un noyau de dispersion, MDD = 13 m ou 26 m) est intégrée dans l'analyse, la discrimination entre mères contribuant à la régénération est plus forte que dans le cas précédent (figures 2-12b et 2-12c). Les mères principalement impliqués dans la régénération sont : a7, a 8, a21, a27, a 40, ap32 et ap33, que ce soit pour une distance médiane de dispersion de 13 ou 26 m. Avec cette méthode, les semenciers a4, a20 et a29 ne présentent pas de descendance pour des MDD de 13 et 26 m.


Contribution des semenciers à la régénération
(a)
Pourcentage
30
25
20
15
10
5
0
a1 a2 a3 a4 a5 a6 a7 a8 a9 a10 a11 a12 a13 a14 a15 a16 a17 a18 a19 a20 a21 a22 a23 a24 a25 a26 a27 a28 a32 a33 a34 a35 a36 a37 a40 a41 a42 a43 a44 ap32 ap33 a29
Effectifs < 2000
Effectifs 2000
Effectifs 2001
Effectifs 2002
Effectifs 2003
Effectifs 2005
Effectifs 2007


Contribution des semenciers à la régénération (prise en compte de la distance), MDD = 13 m
(b)
Pourcentage
45
40
35
30
25
20
15
10
5
0
a1 a2 a3 a4 a5 a6 a7 a8 a9 a10 a11 a12 a13 a14 a15 a16 a17 a18 a19 a20 a21 a22 a23 a24 a25 a26 a27 a28 a32 a33 a34 a35 a36 a37 a40 a41 a42 a43 a44 ap32 ap33 a29
Effectifs < 2000
Effectifs 2000
Effectifs 2001
Effectifs 2002
Effectifs 2003
Effectifs 2005
Effectifs 2007

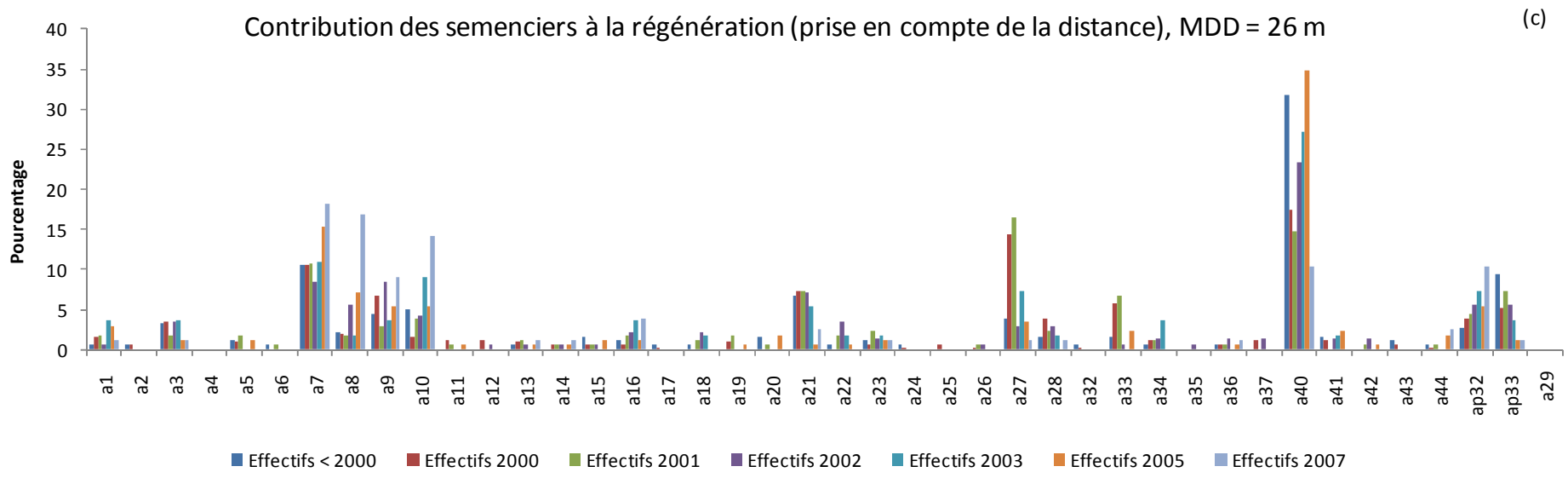


Figure 2-12 : Contribution des semenciers à la régénération de la placette 164. En abscisse : nom des semenciers ; En ordonnée : Pourcentage de semis produits par semenciers, en fonction de leur année de naissance ; (a) Contribution des semenciers sans prendre en compte la distance entre les semis et les semenciers ; (b) Contribution des semenciers en prenant en compte la distance entre les semis et les semenciers, le modèle de dispersion utilisé présente une MDD de 13 m ; (c) Contribution des semenciers en prenant en compte la distance entre les semis et les semenciers, le modèle de dispersion utilisé présente une MDD de 26 m.

La réduction de la distance médiane de dispersion (13 m), augmente la discrimination des semenciers contribuant à la régénération (figure 2-12b). En plus de déterminer quels semenciers contribuent majoritairement à la régénération, la figure 2-12 permet de montrer que ce sont les mêmes semenciers qui contribuent, d'une année sur l'autre, à la régénération. En effet, la plupart des semis sont produits par le semencier a40, à l'exception de la cohorte née en 2007 principalement issue des arbres a8, a9, a10. Seulement 48 semis sont issus de mères situées à l'extérieur de la placette, soit moins de 0.5 %.

4. DISCUSSION

4.1. La structure génétique spatiale est faible

Les niveaux d'apparentement sont faibles que ce soit chez les adultes ou chez les semis, malgré une dispersion limitée. La SGS des adultes n'est pas significative contrairement à celle des semis. Les adultes présentent un apparentement plus fort que celui des semis pour la première classe de distance ($Fij_{adultes}$ = 0.071 s.d = 0.0755 ; Fij_{semis} = 0.006 s.d = 0.0027). Une explication probable pour l'absence de SGS chez les adultes est le petit nombre d'individus analysés (d'ailleurs l'analyse du sous-échantillon de semis conclut aussi a une SGS non significative), avec un niveau moyen de polymorphisme des marqueurs. Mais on ne peut pas exclure un effet de la dynamique de recolonisation. En effet, si cette population adulte est issue, par dispersion à longue distance, de graines produites par des arbres situés dans les zones refuges du sapin, aucune SGS n'est attendue en raison du mélange des multiples queues de dispersion. Les semis sont quant à eux majoritairement issus de semenciers locaux (ms = 20%, donc 80% des graines issues de 45 adultes), sur une surface réduite.

L'apparentement entre les semis et les adultes est plus fort que l'apparentement attendu sous l'hypothèse nulle jusqu'à 21 m. Ce résultat indique que la SGS observée chez les semis peut être imputée à la dispersion limitée des graines (Hampe *et al.* 2010). La distance de 21 m pour laquelle l'apparentement est plus fort qu'attendu sous l'hypothèse nulle, est de l'ordre de grandeur de la distance moyenne de dispersion des graines (19.4 m). L'apparentement entre les adultes et chaque cohorte de semis suit des patrons différents, ce résultat pourrait être expliqué par des variations du succès reproducteur inter-annuelles. Cependant, les résultats sur la contribution des mères montrent l'inverse. Ces différences pourraient s'expliquer par le polymorphisme du jeu de marqueur.

4.2. Estimation directe et indirecte de la variance axiale de dispersion des graines

Nous avons estimée la variance axiale de dispersion des graines par des approches directes ou indirectes. Les méthodes indirectes reflètent les flux de gènes moyens, cumulés sur plusieurs générations, alors que les méthodes directes reflètent les flux de gènes contemporains, mesurés entre deux générations. La variance axiale de dispersion des gènes estimée à partir d'estimateurs indirects pour les semis est de 59.2[53 ; 67] m pour une densité efficace égale à la densité observée (0.0058 m/ha). Pour les adultes, elle est de 33.5[24 ; 47] m pour *de=dobs*, cependant il n'y a pas de structure génétique spatiale chez les adultes, il est donc assez difficile d'estimer cette valeur à partir d'estimateurs indirects. La variance axiale mesurée à partir d'estimateurs directs est de 34.3[29 ; 48] m. Les variances axiales de dispersion des graines mesurées à partir d'estimateurs indirects et directs sont du même ordre de grandeur. Généralement, ce type de résultats suggère que la SGS mesurée est représentative d'un équilibre migration/dérive. Cela confirme les études théoriques (Leblois *et al.* 2004) montrant que cet état d'équilibre peut être atteint très rapidement. Il est cependant très difficile de conclure sur l'équilibre de notre population car nos estimateurs comportent un certain nombre de biais. Les estimateurs indirects sont probablement sous-estimés sous l'hypothèse de *de=dobs*, des valeurs plus réalistes de *dobs* (*de=dobs/5* ou *de=dobs/10*) amènent à des valeurs plus élevées de σ (>100m). De même, les estimateurs directs utilisés ne reposent que sur les noyaux de dispersion ajustés à l'intérieur des placettes. Ils seraient probablement plus élevés si l'on intégrait les taux de migration du pollen importants (*mp* = 60 %) et des graines (*ms* = 20 %). Un avantage majeur des méthodes directes est qu'il est possible d'évaluer la variabilité du succès reproducteur et d'en déduire le ratio *de/dobs*. Ce ratio est un pré-requis pour les méthodes indirectes, alors qu'il est très souvent difficile à estimer (en particulier chez les arbres à long cycles reproductifs). L'avantage des méthodes directes par rapport aux méthodes indirectes est qu'elles permettent de distinguer les flux de gènes dus au pollen et les flux dus aux graines. Cependant, la méthode directe requiert un effort d'échantillonnage considérable, étant donné qu'il faut repérer exhaustivement les adultes. Cela limite donc la gamme de distance sur laquelle la fonction de dispersion est estimée.

4.3. Approches démographiques *vs* approches génétiques

Parmi les mesures classiques de la fonction de dispersion on distingue des approches démographiques (fortement développées depuis la méthode inverse proposée par Ribbens *et al.* 1994) (Cf. chapitre II. partie 1), des approches génétiques directes, toutes deux estimant

des courbes de dispersion basées sur des noyaux. Les apports et limites des approches génétiques (AGd) directes et démographiques (AD) pour mesurer la dispersion résident dans plusieurs points :

- Les AGd mesurent un succès reproducteur relatif entre individus, elles n'ont pas de valeurs prédictives contrairement aux AD qui permettent de prédire un effectif de semis en un point donné de l'espace.

- Les AGd permettent de distinguer la part de la dispersion due au pollen, par rapport à celle des graines (Burczyk *et al.* 2006, Oddou-Muratorio and Klein 2008), contrairement aux AD qui ne mesurent que la dispersion due aux graines. Sur la placette P164, la distance moyenne de dispersion du pollen est de 31.8 m, pour les graines elle est de 19.4 m (35.32 m sur la N2). Même si le pollen semble se disperser plus loin, les distances moyennes des graines et du pollen ne sont pas très différentes et sont relativement faibles. Sur le Mont Ventoux, G. Restoux (2009) a mesuré pour le sapin, des distances moyennes de dispersion du pollen variant de 20 à 50 m (en fonction de la densité du peuplement), qui sont du même ordre de grandeur que nos résultats. Les taux de migration du pollen, sont de l'ordre de 60 %, indiquant que la queue de la courbe de dispersion du pollen est lourde (b = 1.32). De plus, ce taux de migration peut expliquer le faible taux d'autofécondation mesuré (7 %). La distance moyenne de dispersion des graines mesurées à partir de données génétiques, avec un noyau exponentiel, est de 19.4 m sur la placette P164, de 35.32 m sur la placette N2. La distance médiane de dispersion des graines, mesurée à partir d'approches démographiques, varie de 13.2 à 19.6 m à l'échelle du massif, avec un noyau de type 2Dt. Pour les courbes de dispersion estimées à l'aide d'approche génétique ou démographique, les queues de dispersion sont lourdes (b = 2 pour l'approche génétique ; p varie de 0.64 à 13 pour l'approche démographique). Ces résultats montrent que les mesures des fonctions de dispersion soit par des approches génétiques (sur la placette P164 et N2), soit par des approches démographiques (échelle de la face nord du Mont Ventoux) sont robustes car ils donnent des ordres de grandeur des distances de dispersion similaires. Il serait intéressant d'approfondir ces résultats en comparant des noyaux de dispersion similaires.

- La dispersion à longue distance est difficile à détecter, pour les deux approches. Dans une certaine mesure, les AGd présentent une meilleure capacité à détecter la dispersion à longue distance (Cain *et al.* 2000). En effet, l'assignation d'un semis à un adulte permet

de mesurer plus précisément la queue de dispersion si l'échantillonnage des adultes est suffisamment large (ce qui devient presque toujours impossible sur des surfaces larges) et si les marqueurs sont très polymorphes. Dans le cas de l'AD il est difficile de distinguer les semis provenant d'événement de dispersion à longue distance de semis provenant de la courte distance, mise à part dans le cas d'une placette isolée. Que ce soit pour l'AGd ou l'AD, il faut s'assurer que les semis dénombrés ne sont pas issus de semenciers ayant disparus à proximité de la zone d'étude, dans le cas le l'AGd la disparition des sources signifie que le géntotypage n'est plus possible. Sur la placette 164 il est difficile d'appréhender la courbe de la queue de dispersion dans la mesure où tous les semis échantillonnés se situent au centre de la placette.

- Dans le cas de l'AD, lorsque la mesure de la dispersion se fait sur des semis établis, il est préférable voire nécessaire d'intégrer l'environnement (c'est à dire les facteurs favorisant ou non l'installation des semis) de façon à estimer précisément la dispersion (cf. chapitre I, partie 1). Dans le cas de l'AGd l'intégration de l'environnement n'est pas nécessaire car on ne mesure pas des comptages de semis (dont l'effectif a pu être fortement impacté par les facteurs du milieu) mais des flux de gènes (Bontemps *et al.* in prep.).

- L'AGd est nettement plus lourde, en termes d'échantillonnage, que l'AD. En effet si les deux méthodes nécessitent le même inventaire des semis et adultes, l'étape de récolte des échantillons et de génotypage de l'AGd est longue et coûteuse et de ce fait elle se réalise souvent sur de petites zones, contrairement aux AD qui peuvent se réaliser sur de plus grandes échelles. La calibration de la dispersion à partir d'AD, se faisant à l'échelle d'un massif, bénéficie des connaissances des peuplements soit par photos aériennes, ou données ONF/IFN pour estimer les sources de graines potentielles se situant à longue distance, qui sont impossibles à échantillonner à l'échelle du massif. Connaître les sources à longue distance est important dans le cas des placettes présentant de la régénération et pour lesquelles il n'y a pas de semenciers à proximité.

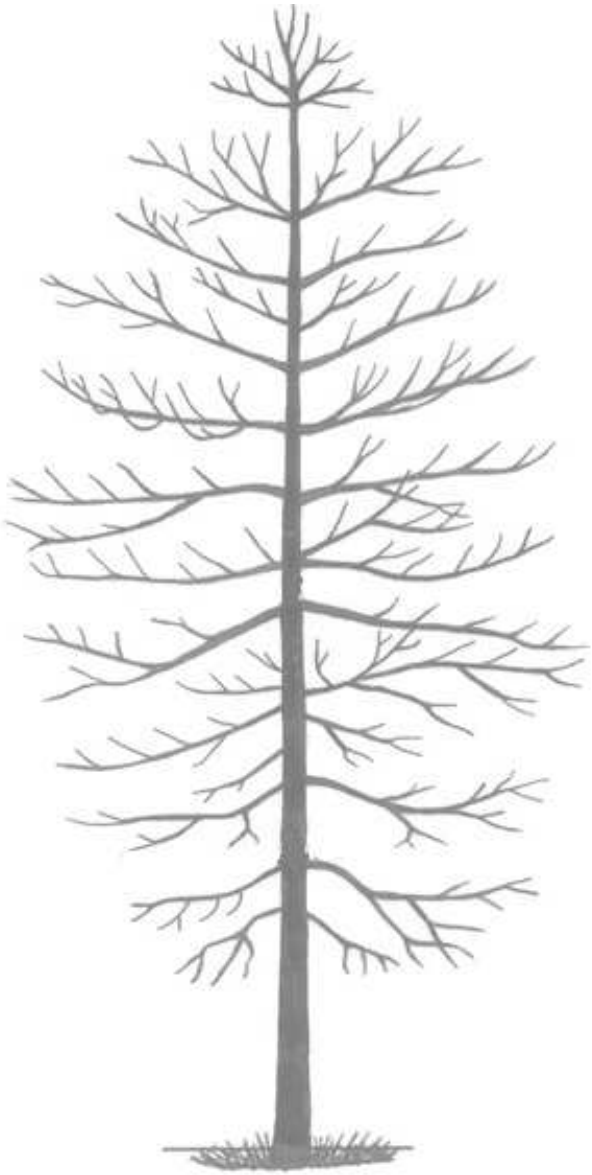
4.4. Contribution des mères à la régénération

Nos résultats montrent que la contribution des mères à la régénération est inégale. Que l'on prenne en compte ou non la fonction de dispersion des graines, pour estimer la compatibilité mère/semis, seulement très peu de mères contribuent majoritairement à la régénération. Ce résultat indique également que la densité observée *dobs* n'est pas un bon indicateur de la densité efficace *de*, 8 mères (sur les 45 potentielles) contribuant très majoritairement à la

régénération. De plus, ce sont les mêmes mères qui contribuent à la régénération d'une année sur l'autre et dans les mêmes proportions, ce qui montre que la variabilité du succès reproducteur inter-annuelle est faible. Les mères qui contribuent à la régénération sont les plus proches de la placette, ce résultat va dans le sens d'une SGS significative chez les semis, principalement issus des arbres à proximité de la placette (*ms* = 20 %), SGS qui peut être imputée à la dispersion limitée des graines.

Dans le chapitre suivant nous aborderons des aspects concernant la purge de la consanguinité au sein de la régénération sur cette même placette (P164). Les résultats ici acquis en matière de contribution des mères et de degré d'autofécondation (7 %) seront mis en relation avec l'hétérozygotie des semis.

Chapitre 3. EVOLUTION DEMOGRAPHIQUE ET CONSANGUINITE DE LA REGENERATION DU SAPIN A L'ECHELLE DE LA PLACETTE



1. REGIME DE REPRODUCTION ET IMPACT SUR LA DESCENDANCE

La régénération est une étape fondamentale du cycle de vie des arbres longévifs. En effet, elle conditionne la structure démographique et génétique des futurs peuplements. Cette étape est caractérisée par une mortalité massive des jeunes semis (Schupp 1988). En régénération naturelle, les densités atteignent souvent des dizaines de milliers de jeunes semis par hectare (Geburek and Turok 2005). Au stade adulte, elles ne sont plus que d'une dizaine, voire d'une centaine d'arbres par hectare. Une première phase de réduction massive des effectifs a lieu durant la première année de vie des semis. Dans un deuxième temps la réduction des effectifs s'opère plus lentement sur plusieurs décennies, par exemple chez le sapin qui constitue une banque de semis. Cette forte évolution démographique initiale est de nature à influencer les caractéristiques génétiques des populations. La mortalité des jeunes individus est due à des facteurs environnementaux abiotiques (qualité du microsite de régénération) et biotiques (compétition entre semis ou avec les adultes) en interaction avec leur qualité génétique notamment par la contre-sélection des individus les plus consanguins (« purge » de la consanguinité). Néanmoins la mortalité ne peut pas être imputée seulement aux conditions environnementales défavorables à la survie des semis ou seulement à la purge des individus consanguins. L'effet combiné du milieu abiotique et du génotype des semis explique certainement une grande part de la mortalité.

Les gymnospermes monoïques ne présentent pas de mécanismes d'auto-incompatibilité, qu'ils soient moléculaires, génétiques ou histologiques. Par conséquent, ils présentent un régime de reproduction mixte (Goodwillie *et al.* 2005), associant allogamie (les deux gamètes proviennent de deux individus différents) et autogamie (les deux gamètes proviennent du même individu). En général, ils sont majoritairement allogames mais montrent un certain niveau d'autogamie (Mitton 1992). L'autofécondation est un régime de reproduction répandu chez les plantes. Elle peut avoir lieu lorsque les organes sexuels (fleurs) remplissent les fonctions mâles et femelles, ou lorsque les organes mâles et femelles sont distincts, mais présents sur le même individu, on parle dans ce dernier cas d'individus monoïques, ce qui est le cas du sapin pectiné. Les taux d'autofécondation moyens peuvent atteindre 20 % chez les conifères (Mitton 1992, Petit and Hampe 2006). Ces taux varient en fonction de la densité de congénères, plus leur densité est faible, plus le taux d'autofécondation augmente (Farris and Mitton 1984, Robledo-Arnuncio *et al.* 2004, Restoux 2009). Ceci peut s'expliquer par une loi d'action de masse, plus la densité de la population est faible, plus la proportion d'autopollen est forte favorisant ainsi l'autofécondation. Au sein d'une descendance issue d'un régime de

reproduction mixte la fréquence des individus allofécondés a une influence sur la structure génétique des populations (Holsinger 2000). La capacité à s'autoféconder présente l'avantage de pouvoir se reproduire même dans des milieux à faible densité de congénères ou pour des arbres totalement isolés. Cet avantage n'est pas négligeable dans le cas de la colonisation de nouveaux milieux, ni dans des milieux très fragmentés fréquents en zone méditerranéenne (Blondel and Aronson 1999, Fady and Médail 2004). Cette capacité a néanmoins un coût en termes de diversité génétique.

La consanguinité se définit comme la proportion d'allèles identiques par descendance au sein d'un individu. Elle résulte des croisements entre individus apparentés, l'autofécondation, degré maximum d'apparentement, conduisant à une plus forte consanguinité (1/2 à partir d'un parent non consanguin). De fait elle provoque une augmentation de l'homozygotie au niveau de la population (Ritland 1990). La reproduction entre apparentés comporte un important désavantage : la dépression de consanguinité (Inbreeding Depression : ID), c'est à dire la baisse des valeurs sélectives des individus consanguins (Charlesworth and Charlesworth 1987, Sorensen 1999). En effet les individus issus de reproduction entre apparentés ont un plus fort risque de cumuler des gènes récessifs délétères. Les effets de l'ID se font sentir à plusieurs niveaux. Tout d'abord par l'avortement plus fréquent des graines autofécondées (Charlesworth and Charlesworth 1987, Husband and Schemske 1996, Keller and Waller 2002). Au delà de l'avortement des graines, l'ID ralentit la germination (Sorensen 2001), augmente la mortalité juvénile (Koelewijn *et al.* 1999), freine la croissance (Sorensen and Miles 1982, Wu *et al.* 1998, Matheson *et al.* 2002, Bower and Aitken 2007), cause des anomalies morphologiques durant le cycle de vie (Wilcox 1983) et diminue la fructification et la fertilité chez les jeunes arbres (Kärkkäinen and Savolainen 1993, Durel *et al.* 1996).

Un régime de reproduction mixte a pour conséquence d'augmenter la consanguinité, provoquant ainsi l'augmentation de l'homozygotie au niveau de la population. Cependant, de nombreuses études ont montré que les arbres présentaient une grande diversité génétique (Petit and Hampe 2006), des études trouvent même un excès d'hétérozygotes au stade adulte (Sagnard 2001, Pichot *et al.* 2006) (chez les populations partiellement autofécondées, l'homozygotie est généralement plus forte chez les jeunes individus que chez les adultes (Brown 1979)). La purge des individus les plus homozygotes aux jeunes stades pourrait-elle être à l'origine d'un excès d'hétérozygotie au stade adulte ? Comme nous l'avons évoqué ci-dessus l'ID agit aux différents stades de développement. Cette purge aurait donc pour effet que majoritairement les individus hétérozygotes atteignent le stade adulte. Ce processus est notamment important dans le contexte du changement climatique, où les espèces seront

amenées à migrer. Les individus situés sur le front de colonisation connaîtront de plus faibles densités, avec un plus fort taux de reproduction entre apparentés et d'autofécondation. Les effets délétères de la consanguinité auront moins de chances de se faire sentir si les individus présentant un fort degré de consanguinité sont purgés. Il faut noter que l'élimination des individus les plus consanguins du fait de la dépression de consanguinité peut être freinée par la diversité génétique. Chez le cèdre, Ferriol *et al.* (2011) ont montré que la dépression de consanguinité était significative au sein de chaque famille mais pas de façon absolue : les individus consanguins sont moins performants que leurs apparentés, mais, du fait de la forte variabilité génétique entre familles, un individu consanguin d'une « bonne » famille peut être plus performants qu'un individu non consanguin d'une « mauvaise » famille. La purge de la consanguinité dépend dans ce cas aussi de la structure génétique spatiale des semis, c'est-à-dire du niveau de compétition inter ou intra-famille.

Dans la littérature, beaucoup de revues essayent d'expliquer l'impact de la démographie sur la structure génétique des populations, c'est le cas des approches caractérisant la structure génétique spatiale (SGS) (Loiselle *et al.* 1996, Oddou-Muratorio *et al.* 2011). Par contre l'effet de la structure génétique sur la démographie n'a pas été autant étudié, sauf dans le cas de petites populations menacées dans le cadre de la biologie de la conservation. Dans ce chapitre, nous étudions l'effet de la qualité génétique des individus sur leur démographie en termes de survie, sur la placette 164 présentée dans le chapitre précédent. Nos hypothèses de départ étant (i) que l'excès d'homozygotie observé est le résultat de croisement entre apparentés, autrement dit que les individus les plus homozygotes sont les plus consanguins (ii) que, étant donné la petite surface couverte par la placette et les semenciers voisins (3/4 ha) nous considérons qu'il s'agit d'une seule population et qu'en conséquence nous sommes dans le cas d'une absence de structuration spatiale qui produirait aussi un déficit en hétérozygotes « effet Wahlund ».

L'indice de fixation (F_{IS}), développé par Wright (1922), sera utilisé pour mesurer le niveau d'homozygotie. Cet indice décrit la différence relative, au sein d'une population, entre l'hétérozygotie attendue (H_T) sous l'hypothèse de panmixie (les individus se reproduisent aléatoirement au sein de la population) et l'hétérozygotie observée (H_O). Il prend des valeurs positives lorsque la proportion observée d'individus hétérozygotes est plus faible que la proportion attendue et des valeurs négatives dans le cas inverse. Ritland (1990) propose d'utiliser cet indice à différents stades d'évolution des individus (semis *vs* adultes) pour estimer le degré de consanguinité des individus, ce qui suppose que l'écart entre

l'homozygotie attendue et observée est seulement dû au régime de reproduction. Une diminution des valeurs de l'indice de fixation (F_{IS}) avec l'augmentation de l'âge des cohortes étudiées, indique que les semis issus de reproduction entre apparentés meurent préférentiellement à cause des effets délétères de la consanguinité.

Dans un premier temps, une étude de l'évolution démographique des semis en termes de recrutement, de croissance et de mortalité est réalisée. Cette étude a notamment pour but de déterminer les taux de mortalité observés, sans laquelle la purge des individus consanguins ne pourrait être observée. Dans un deuxième temps, nous testerons si les individus les plus homozygotes (donc potentiellement plus consanguins) meurent préférentiellement sous l'action de la purge ; à terme, les effets de la purge devraient être à l'origine d'un niveau d'homozygotie moins fort chez les adultes que chez les semis. Pour cela nous mesurons l'indice de fixation (en tant qu'indicateur du degré de consanguinité) chez des cohortes de sapins : 7 cohortes de semis (dont deux très jeunes, 1 et 3 ans, dans le but de faire un « point zéro » du niveau de l'hétérozygotie) et une cohorte d'adultes. Puis nous comparons l'indice de fixation entre les individus vivants et les individus morts.

2. RECHERCHES EFFECTUEES SUR LE REGIME DE REPRODUCTION DU SAPIN AU SEIN DE L'URFM

Notre étude contribue à l'analyse des processus de reproduction et de régénération du sapin sur le Mont Ventoux. Nous présentons ici, de façon très succincte, les travaux précédemment réalisés au sein de l'unité Écologie des forêts méditerranéennes portant non seulement sur l'évaluation du taux d'homozygotie au sein des populations mais également sur l'évaluation du taux d'autofécondation ainsi que sur son impact sur les capacités germinatives et la survie des semis. Nous citerons les études réalisées par ordre chronologique, bien que les travaux ne se suivent pas forcément les uns les autres. Les auteurs, la date, le lieu, les méthodes et les analyses des travaux sont résumé dans le tableau 3-1. L'encadré 3-1 résume quant à lui les buts et les résultats principaux de ces études par ordre chronologique.

Sagnard (2001) : But de l'étude : (1) Impact de la densité sur le taux d'autofécondation et sur le taux de graines vides ; (2) Evaluation de l'hétérozygotie pour des cohortes d'âges différents ;

Résultats principaux : (1) Le taux d'autofécondation (de l'ordre de 15 %) augmente avec la diminution de la densité ; Le nombre de graines vides augmente avec la diminution de la densité ; (2) Le déficit en hétérozygotes diminue avec l'augmentation de l'âge des cohortes étudiées.

Bonnet (2004) et Pichot *et al.* (2006) : But de l'étude : (1) Impact de la densité sur le taux d'autofécondation et sur le taux de graines vides (2003 : 1a, 2004 : 1b) ; (2) Impact de la production individuelle de pollen sur le taux d'autofécondation (2003 : 2a, 2004 : 2b) ; (3) Impact de la qualité génétique des graines sur leur valeur phénotypique (2003 : 3a, 2004 : 3b).

Résultats principaux : (1a) Pas d'impact de la densité sur le taux d'autofécondation. Le nombre de graines vides par cône diminue avec la densité en semenciers. ; (1b) L'autofécondation augmente avec la diminution de la densité. Interaction positive d'une faible densité et d'une forte production individuelle de pollen sur les taux d'autofécondation. Le nombre de graines vides par cône diminue avec la densité en semenciers. (2a) Pas d'effet positif de la production individuelle de pollen sur le taux d'autofécondation ; (2b) Interaction positive sur les taux d'autofécondation d'une faible densité et d'une forte production individuelle de pollen. (3a) Seul 1 arbre présente un fort taux d'autofécondation (37 % en 2003). Pour les graines autofécondées : Durée de germination plus longue (60 vs 30 jours) ; Le nombre de graines germées identique aux arbres allofécondés. (3b) Les taux d'autofécondation varient de 5 à 73 % (en 2004). Durée de germination similaire entre les graines allofécondées et autofécondées ; Le nombre de graines germées est plus fort pour les graines allofécondées.

Pichot *et al.* (2006) : But de l'étude : (1) Impact de la qualité génétique des semis sur leur valeur phénotypique.

Résultats principaux : (1) Les semis vivants sont plus hétérozygotes et présentent une plus grande diversité génétique.

Catrice (2007) : But de l'étude : (1) Variabilité du succès reproducteur ; (2) Impact de la densité et du statut des arbres sur la qualité des graines.

Résultats principaux : (1) Le succès reproducteur varie beaucoup entre individus ; (2) Le nombre de graines vides augmente avec la diminution de la densité de semenciers ; Le nombre de graines pleines dépend du statut dominant des arbres.

Restoux (2009) : But de l'étude : (1) Impact de la densité sur la qualité génétique des graines ; (2) Impact de la qualité génétique des graines sur leur valeur phénotypique.

Résultats principaux : (1) L'autofécondation (jusqu'à 37 % pour la montagne de Lure) augmente avec la diminution de la densité (Mont Ventoux et Lure). Le taux d'autofécondation augmente avec la production individuelle de pollen (seulement pour le Mont Ventoux). (2) Le nombre de graines germées est plus fort pour les graines potentiellement plus allofécondées, dans des zones à plus faibles densités (expérience réalisée seulement pour le Mont Ventoux).

Encadré 3-1 : Résumé des buts et des résultats principaux des travaux réalisés sur le Mont Ventoux depuis 12 ans.

Tableau 3-1: Description des travaux réalisés sur le Mont Ventoux depuis 12 ans.[a]

Auteurs	Date	Lieu	Echantillonage		Méthodes	Marqueurs génétiques	Analyses
			Matériel prélevé	Effectifs			
F. Sagnard	2001	Ventoux : parcelle du contrat	bourgeons + feuilles + graines	763 sapins (>20 cm)	génotypage	10 isozymes ; 2 microsatelitles chloroplastiques	autofécondation ; qualité des graines ; hétérozygotie
C. Bonnet + C. Pichot	2004 ; 2006	Ventoux : gradient altitudinal (1000 à 1500 m)	graines	20 sapins (reproducteurs)	génotypage + radiographie	4 microsatelitles chloroplastiques	autofécondation ; qualité des graines
C. Pichot	2006	Ventoux : placette 164	feuilles	281 semis (dont 26 morts)	génotypage	4 microsatelitles chloroplastiques	hétérozygotie
L. Catrice	2007	Ventoux : gradient altitudinal (970 à 1524 m)	feuilles (de 63 arbres) + graines (de 53 arbres)	63 sapins (reproducteurs)	génotypage des arbres + radiographie de graines	4 microsatelitles chloroplastiques	succès reproducteur ; qualité des graines
G. Restoux	2008	Ventoux / Lure	graines	146 sapins (reproducteurs)	génotypage	4 microsatelitles chloroplastiques	autofécondation ; qualité des graines

a Chez les conifères, l'ADN chloroplastique est d'origine paternelle.

Les études réalisées sur le sapin, au sein de l'URFM montrent qu'il existe un taux d'autofécondation non négligeable, néanmoins ce taux est très variable entre années et entre individus. L'isolement des arbres est à l'origine d'une augmentation du taux d'autofécondation ainsi qu'une diminution du nombre de graines pleines par cône. Les résultats concernant la détection de la dépression de consanguinité sont quant à eux plus difficiles à interpréter. Certains résultats sont contradictoires. Pour la même expérience, Bonnet (2004) ne trouve pas de diminution du taux de germination pour les graines les plus autofécondées en 2003 (une seule descendance) alors que Pichot *et al.* (2006) trouvent une diminution significative de ce même taux pour les graines de 2004. De même Bonnet (2004) trouve une durée de germination significativement plus longue des graines issues d'autofécondation en 2003, alors que Pichot *et al.* (2006) n'observent plus cette différence pour les graines de 2004. Les deux études réalisées concernant le déficit en hétérozygotes chez la régénération, Sagnard (2001) et Pichot *et al*. (2006) vont toutes les deux dans le sens d'un déficit en hétérozygotes chez les jeunes semis de sapin. L'étude de plusieurs cohortes d'âges différents Sagnard (2001) a permis de montrer que le déficit en hétérozygotes était de plus en plus faible avec l'augmentation de l'âge de la cohorte, suggérant ainsi que les individus les plus homozygotes meurent préférentiellement. De façon générale, ces travaux montrent que le régime de reproduction mixte du sapin est à l'origine d'individus autofécondés au sein des populations, qui peuvent être purgés, mais néanmoins cette capacité présente un avantage en faible densité.

3. PRESENTATION DU DISPOSITIF EXPERIMENTAL

3.1. Site expérimental

Le site expérimental est la placette 164 présentée dans le chapitre précédent. A cette échelle fine (400 m²), les variables macro-écologiques comme l'altitude, la pente, l'exposition *etc.* ne varient pas. Cependant la variable macro-écologique « surface terrière » (soit en pins, en hêtre ou en sapin) varie. Elle a été mesurée pour chaque cellule (Cf. Chapitre I, partie II, Matériel et Méthode, présentation de la placette 164). En revanche, les variables micro-environnementales sont très hétérogènes. Les recouvrements en litière, humus, rémanent, pierre, mousse, tronc, arbuste, souche ont été estimés de manière visuelle pour chaque carreau de 1 m², en 2004. A partir des modèles de production des graines et de leur dispersion établis dans le chapitre II, le nombre de graine a été calculé pour chaque carreau. De plus, la hauteur

moyenne des semis par carreau a été calculée (somme des hauteurs totales par carreau / nombre d'individu total par carreau), dans le but de s'en servir comme d'un indice de compétition.

3.2. Suivi de la régénération

Le premier recensement de semis a eu lieu en juin 2004 : 1480 semis âgés de plus d'un an ont été dénombrés (dont 26 morts). Chaque carreau a été photographié dans le but de reconnaître les semis lors des campagnes de recensement suivantes. Sur les photos des carreaux 51 et 107 (figure 3-1), à titre d'exemple, on peut distinguer que 13 et 3 semis ont été dénombrés et bagués respectivement.

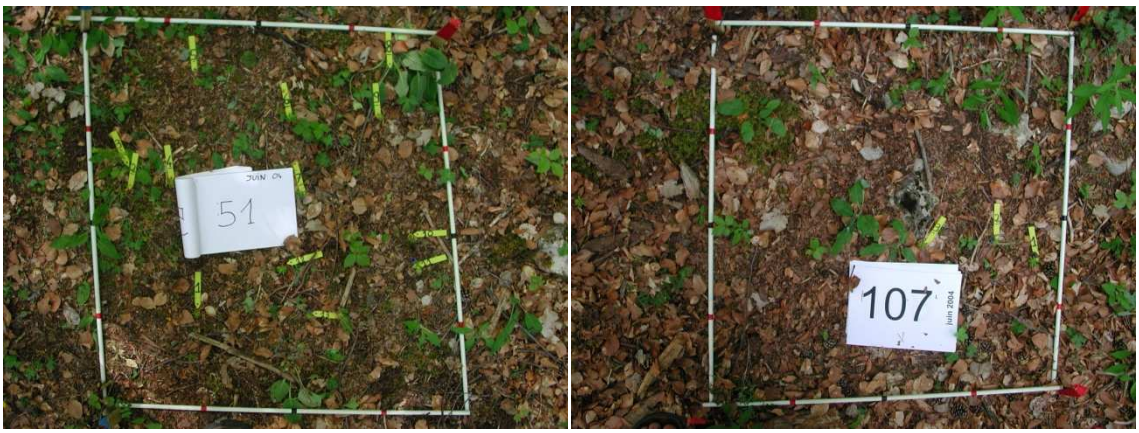


Figure 3-1: Carreaux 51 et 107 de la placette 164 ; 13 et 3 semis ont été recensés respectivement.

Des caractéristiques, tels que la hauteur (en cm) et l'état sanitaire des semis (vivant, dépérissant ou mort) ont été notées. La hauteur a été mesurée en 2004 et 2008. Les dates de suivis sont : juin 2004, juin 2005, avril et octobre 2006, avril et octobre 2007, juin 2008.

En novembre 2007, nous avons recensé 192 germinations apparues au printemps de la même année et donc issues de graines produites lors de l'été 2006. En avril 2009, nous avons recensé 96 semis nés en 2005, issus de graines de l'été 2004. La hauteur des semis de 2005 et de 2007 a également été mesurée, et leur état sanitaire a été suivi. Les dates de notation de la mortalité sont : mai et septembre 2008, août 2009 pour les semis nés en 2007 ; octobre 2008, avril et août 2009 pour les semis nés en 2005.

4. DEMOGRAPHIE DES SEMIS SUR LA PLACETTE 164

Cette partie concerne les caractéristiques démographiques des semis situés sur la placette 164, à savoir le recrutement, la mortalité et la croissance. Cette première partie ne concerne pas les cohortes 2005 et 2007, car celles-ci ne se situent que sur quelques carreaux et ne sont pas représentatives de la dynamique au niveau de la placette.

4.1. Méthodologie

4.1.1. Variables environnementales affectant la densité de semis

Tout d'abord nous avons étudié la corrélation entre le logarithme du nombre de semis observé et le nombre de graines simulé. Afin d'éviter toute hypothèse quant au type de relation entre ces deux variables, le nombre de graines par carreau a été « découpé » en 5 classes équidistantes (classe 1 : carreaux pour lesquels le nombre de graines est inférieur à 716 ; la classe 2 : 716 < nombre de graines < 1140 ; la classe 3 : 1141 < nombre de graines < 1560 ; la classe 4 : 1561 < nombre de graines < 1980 ; la classe 5 : nombre de graines > 1981. Nous avons réalisé une ANOVA pour comparer les moyennes du logarithme du nombre de semis par classe de graines.

Une analyse en composantes principales (ACP) sur matrice de corrélation a été réalisée sur les 400 carreaux de la placette 164. Les variables intégrées dans l'analyse sont : le recouvrement en litière ; en humus ; en rémanents ; en dicotylédones et en mousses ; en pierres ; en souches ; en troncs ; en arbustifs ; le nombre de graines par carreau (obtenues à partir du modèle de production/dispersion des graines. Ces variables ont subi une transformation « variable ^{2} » dans le but d'améliorer la linéarité des relations entre elles. De même, la variable « hauteur moyenne des semis par carreau » a été intégrée. L'analyse a été réalisée sans prendre en compte le nombre de semis total par carreau.

De façon à déterminer les facteurs influençant l'évolution de la démographie des jeunes semis, des analyses de type GLM (McCullagh and Nelder 1999) ont été réalisées (*cf.* chapitre II). Les variables micro-écologiques utilisées sont décrites pour chaque carreau de 1 m² (*cf.* § Site expérimental). Nous avons regardé l'effet de ces variables sur l'établissement et la mortalité

des semis. L'effet des facteurs environnementaux sur la densité des semis a été analysé à l'aide d'un GLM, avec une fonction de lien quasi logarithmique :

$$NbSemis_{obs} \sim NbGraines_{att}{}^{Cgraines} * e^{x_1 \cdot c_1 + x_2 \cdot c_2 + \cdots + x_n \cdot c_n}$$

$NbSemis_{obs}$ est le nombre de semis observés ; $NbGraines_{att}$ le nombre de graines par cellules (estimé à partie du modèle de prodution/dispersion des graines, *cf.* chapitre 2) ; x_1, x_2, ..., x_n sont les variables environnementales ; $c_{graines}$ et c_1, c_2, …, c_n sont les coefficients de régression. Le meilleur modèle a été retenu après une analyse de la déviance. On considère généralement que la distribution de semis suit une loi de poisson, loi pour laquelle la moyenne est égale à la variance, la fonction de lien dans un GLM pour ce type de modèle est une fonction logarithmique. Or dans notre cas, la variance est sur-dispersée, c'est à dire que la variance n'est pas égale à la moyenne, la distribution des semis suit une distribution quasi poisson. De façon à tester la significativité des variables, la « dispersion » de la variance a été mesurée, de façon à en tenir compte lors de l'analyse de déviance. Nous avons utilisé le package « dataRep » proposé par Halekoh *et al.* (2006).

Le même type d'analyses a été réalisé sur la probabilité de mourir, avec une fonction de lien de binomiale.

4.1.2. Répartition des semis

Un peuplement forestier peut être caractérisé par une liste d'arbres A_i recensés à l'intérieur d'un domaine d'étude borné *S*, chaque arbre étant lui-même caractérisé par ses coordonnées géographiques (x_i, y_i). L'ensemble de ces points constitue un semis de point, qui est un processus ponctuel (Goreaud 2000). Les propriétés du processus ponctuel vont définir la structure du semis de points. On distingue trois grands types de structure de semis de points, à savoir aléatoire, régulière ou agrégée. Les structures observées sont déterminées par des processus écologiques, telles que la compétition ou la facilitation. La fonction *K(d)* de Ripley (1976) permet d'analyser un processus de points. Elle prend en compte les distances entre un point et tous les autres points du domaine d'étude.

$$\widehat{K}(d) = \frac{1}{\hat{\lambda}} * \frac{1}{N} * \sum_{i=1}^{N} \sum_{i \neq j} K_{ij}$$

N le nombre total de points et k_{ij} prenant la valeur 1 si les points sont séparés par une distance inférieure à *d* ou 0 dans le cas contraire. Un point *i* situé à proximité des bordures d'étude du

domaine peut avoir des voisins *j* non mesurés (car à l'extérieur du domaine d'étude) à une distance inférieure à *d* lorsque *d* est supérieure à la distance entre le point *i* et la bordure. Cet effet de bord, baisse l'estimateur *K(d)* vers le bas. Ripley propose de remplacer k_{ij} par l'inverse de la proportion du périmètre du cercle C_{ij} centré en *i* et de rayon d_{ij}, compris à l'intérieur du domaine d'étude.

$$K_{ij} = \frac{périmètre\ total}{périmètre\ dans\ la\ zone\ d'étude} = \frac{2\pi r}{C_{intérieur}} \geq 1$$

Besag (1977) propose de linéariser cette fonction, dans le but de faciliter son interprétation :

$$L(d) = \sqrt{\frac{K(d)}{\pi} - d}$$

La valeur de L(d) est égale à 0, sous l'hypothèse de répartition aléatoire des individus. L(d) prend des valeurs positives pour des processus de point agrégés, et des valeurs négatives pour des processus réguliers. Pour tester la valeur de L(d) observée par rapport à l'hypothèse de répartition aléatoire des individus, 1000 simulations sont réalisées en distribuant *N* points aléatoirement dans le domaine d'étude.

L'indice d'autocorrélation spatiale de Moran (*Im*) permet d'analyser la distribution spatiale d'une variable quantitative. Cet indice a servi à étudier la corrélation spatiale des hauteurs des semis et de la proportion de mortalité par carreau. *Im* varie entre 1 et -1, les valeurs positives indiquent une agrégation spatiale, alors que des valeurs négatives témoignent d'une distribution régulière.

$$Im = \frac{n \sum_i \sum_j \delta_{ij} * Z_i Z_j}{2A \sum_i Z_i^2}$$

$Z_i = x_i - \bar{x}$, $\delta_{ij} = 1$, si *dij* appartient à l'intervalle de distance *k* et 0 autrement *A* est le nombre total de paire de points. Le graphique *Im* en fonction de *k* est appelé un corrélogramme.

Cf. Chapitre II, partie 1 ; paragraphe « Trees-seedlings location interactions » qui décrit quelles sont les interactions entre les sapins adultes et semis.

4.2. Résultats

4.2.1. Répartition des semis

4.2.1.1. Effectifs

Lors de l'inventaire en 2004, tous les semis âgés de plus d'un an ont été recensés. Le graphique suivant présente l'histogramme des années de naissance de ces semis. On observe un pic de recrutement après l'éclaircie qui a eu lieu en 1997 (enlèvement de la majeure partie des pins sylvestres âgés), avec un très fort recrutement en 2000, diminuant progressivement chaque année (figure 3-2).

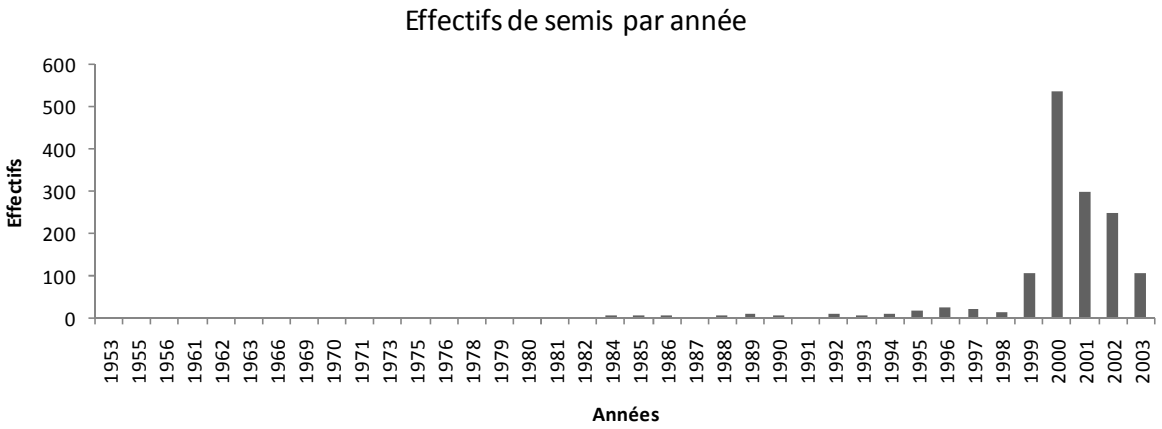


Figure 3-2 : Histogramme de l'apparition des semis en fonction des années de naissance sur la placette 164.

Le tableau 3-2 résume les effectifs de semis en fonction de leur année de naissance et de leur vitalité (vivants ou morts) en 2008. Le pourcentage de mortalité entre 2004 et 2008 sur la placette est de 43 %.

Tableau 3-2 : Effectifs de semis recensés sur la placette 164 en fonction de leur année de naissance et de leur vitalité en 2008(vivants ou morts), et la proportion d'individus morts à l'intérieur de chaque cohorte.

Année naissance	Total	Vivant	Mort	Proportion mort
<2000	286	218	68	0,24
2000	538	347	191	0,36
2001	299	166	133	0,44
2002	249	124	125	0,50
2003	108	42	66	0,61

4.2.1.2. Distribution spatiale des semis :

Les cartes ci-dessous représentent la répartition des semis sur la placette 164 en fonction de leur vitalité (figure 3-3) et de leur année de naissance (figure 3-4). Les effectifs les plus forts se retrouvent sur les cellules A2 (en bas à gauche) et B1 (en haut à droite) (figure 3-3 en haut à gauche). Quelle que soit la vitalité des semis (vivants ou morts) les effectifs sont également maximums pour les cellules A2 et B1. La répartition de la proportion de mortalité (figure 3-4 en bas à droite) semble quant à elle plus homogène sur la placette. L'indice de Moran indique que les valeurs de la proportion de mortalité ne sont pas corrélées spatialement. Quelle que soit leur année de naissance, les semis sont répartis majoritairement dans les carreaux A1 et B2 (figure 3-4).

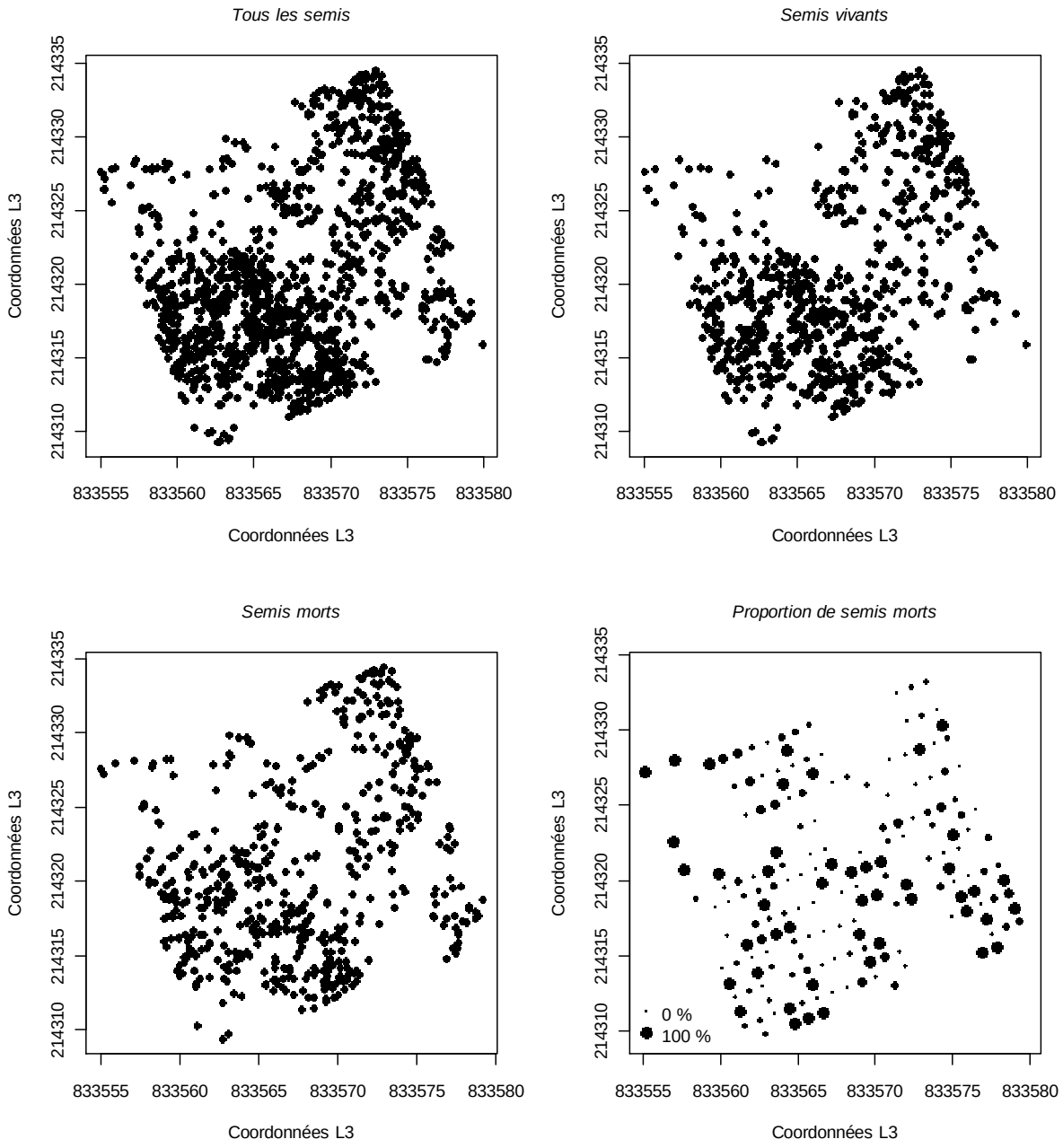


Figure 3-3 : Répartition des semis sur la placette 164, en fonction de leur vivacité (tous les semis, semis vivants et semis morts).

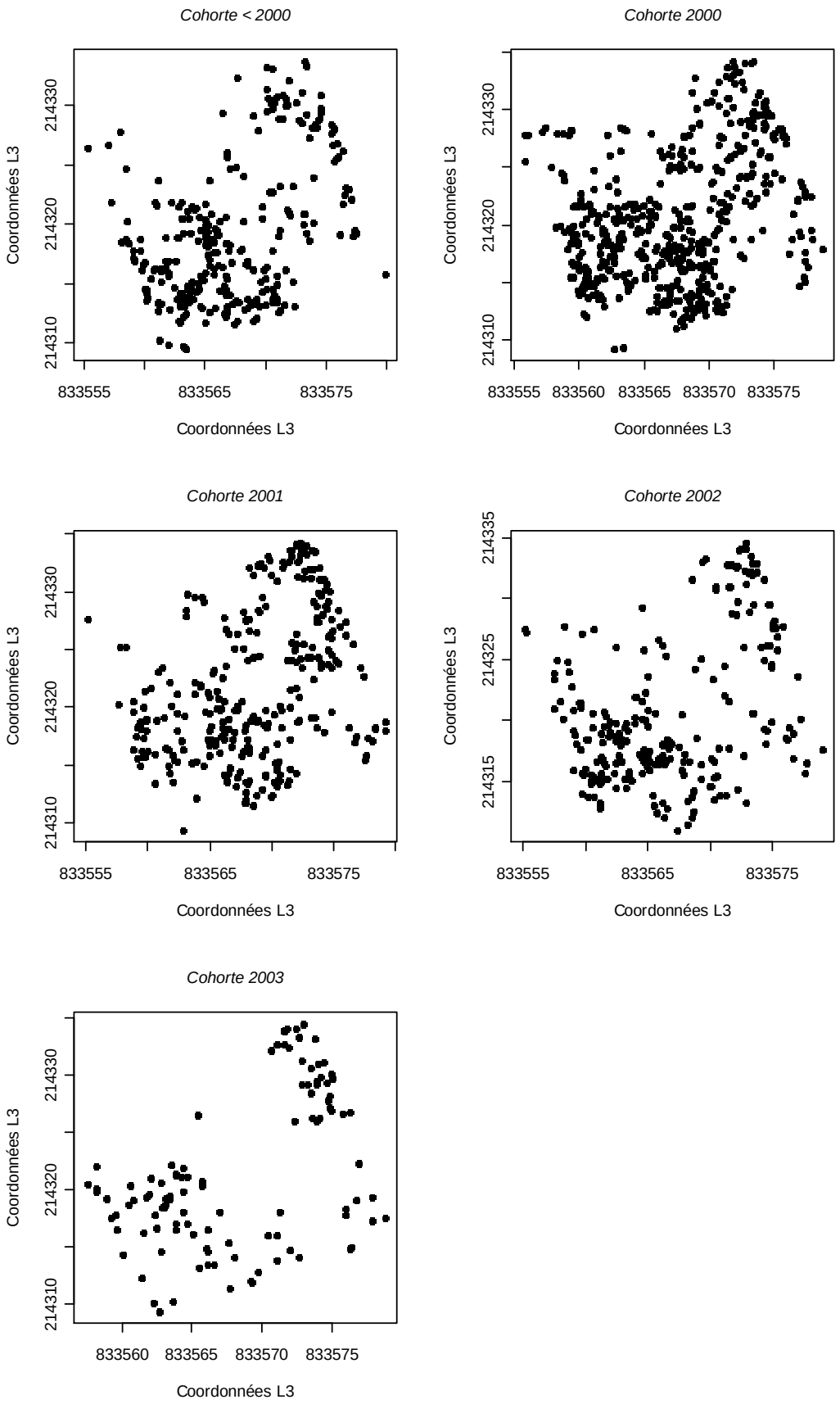


Figure 3-4 : Répartition des semis sur la placette 164, en fonction de leur âge (semis nés avant l'an 2000 ; nés en 2000 ; 2001 ; 2002 et 2003).

La distribution spatiale, à l'échelle de la placette 164, des semis (tous semis confondus) est significativement agrégée jusqu'à 10 m (figure 3-5a). Les semis vivants sont agrégés jusqu'à 10m, par contre les semis morts présentent eux une agrégation spatiale jusqu'à 5 m (figure 3-5b et 3-5c). Par année de naissance, les semis sont agrégés à 10, 10, 5, 9, 7 m respectivement pour les cohortes nées avant l'an 2000, nées en 2000, 2001, 2002 et 2003 (figure 3-5d, pour laquelle les intervalles de confiance ne sont pas représentés).

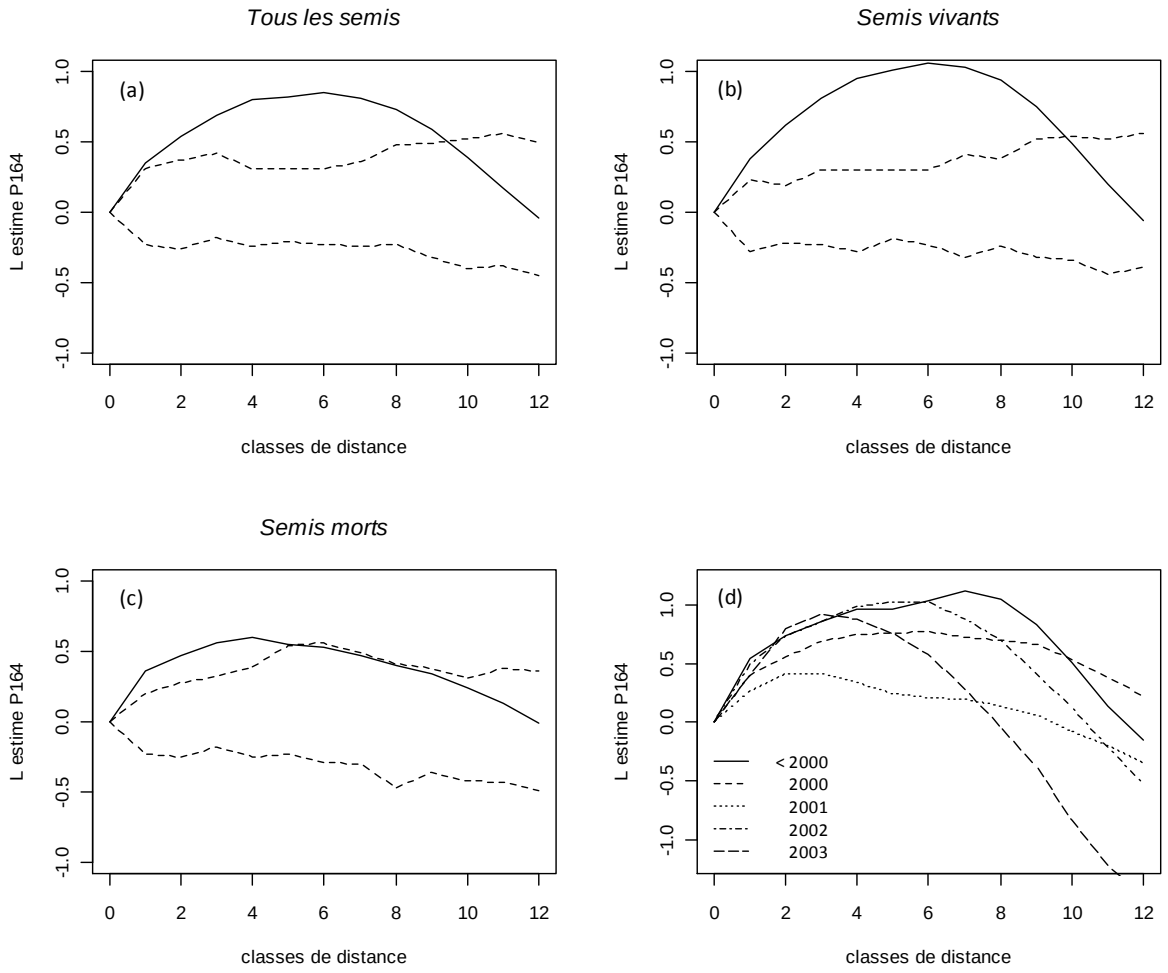


Figure 3-5 : Fonction L(d) pour tous les semis présents sur la placette 164 (a); les semis vivants (b), les semis morts (c) et par année de naissance (d).

Cf. Chapitre II, partie 1 ; paragraphe “Trees-seedlings location interactions” qui décrit quelles sont les interactions entre les sapins adultes et semis.

4.2.2. Variables environnementales influençant la dynamique des semis

4.2.2.1. Etablissement

L'annexe 2 représente la distribution spatiale des valeurs des variables environnementales sur la placette 164.

Les semis sont plus nombreux pour la première classe de graine (le plus faible nombre de graine) et la dernière classe de graine (le plus fort nombre de graine), avec un minimum de semis pour les classes intermédiaires (figure 3-6). Cependant, l'analyse de variance du logarithme du nombre de semis total, en fonction des classes de graine, ne révèle pas d'effet significatif du nombre de graines.

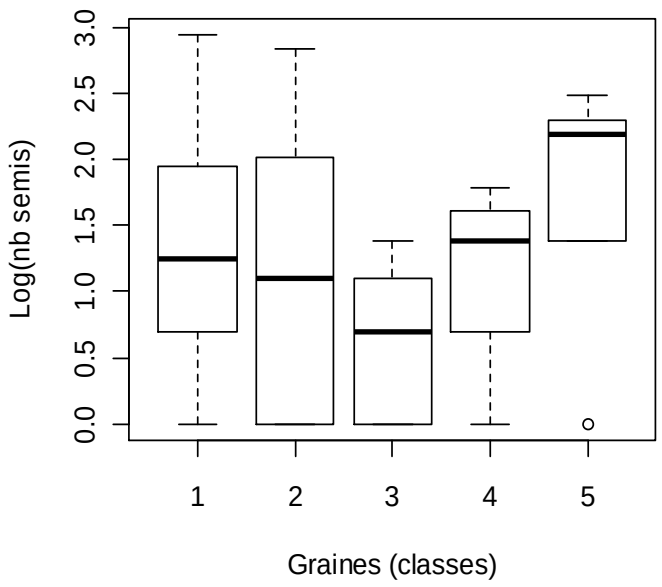


Figure 3-6 : Logarithme du nombre de semis total par carreau en fonction du nombre de graines (calculé à partir du modèle de production et dispersion 2Dt ; chapitre 1).

Puis une analyse plus générale de l'impact des variables environnementales (mesurées sur la placette) sur l'établissement des semis a été réalisée. La contribution des variables aux axes de l'ACP est représentée sur la figure 3-7. L'inertie totale extraite par ces 2 axes est de 41 % (axe 1 = 25 %, axe 2 = 16 %). L'axe 1 est fortement influencé par la variable « litière » d'une part et par les variables « mousses » et « humus » d'autre part, alors que l'axe 2 est fortement influencé par la variable « graines ». Les relevés présentant le plus de semis se situent au centre du plan de l'ACP. Les relevés se situent majoritairement autour de l'axe 1, ils ne sont pas structurés sur le plan factoriel. En effet, les relevés avec un faible nombre de semis se situent au niveau des relevés avec un fort nombre de semis.

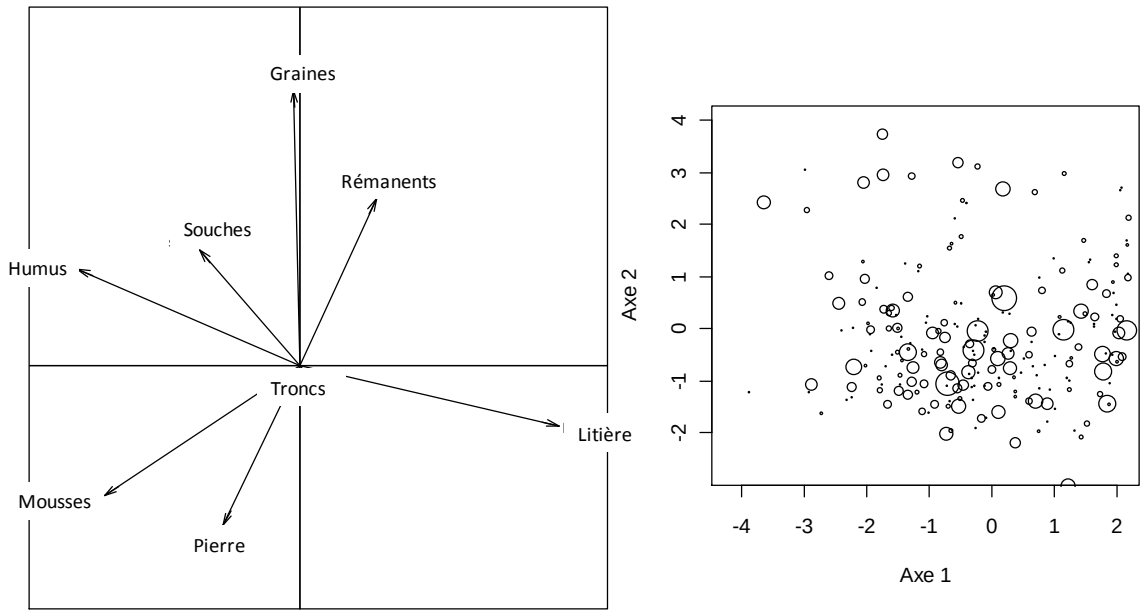


Figure 3-7 : Contribution des variables aux axes 1 et 2 de l'ACP et distribution des relevés sur ces axes (la taille du cercle est proportionnelle au nombre de semis total par carreau). L'axe 1 représente 25 % de la variabilité et l'axe 2 représente 16 %.

Après une analyse de déviance, aucune variable environnementale n'est retenue, pour expliquer la densité de semis. Cette analyse va dans le sens de l'ACP.

4.2.2.2. Croissance

La hauteur moyenne des semis en 2003 est de 6.72 cm (s.d. = 10.03) et de 11.66 cm en 2008 (s.d. = 16.35). La croissance a été en moyenne de 3.71 cm (s. d. = 4.86), la hauteur des semis en 2008 est significativement plus élevée que la hauteur des semis en 2003 ($p < 0.001$***). De plus, la hauteur moyenne (en 2003) des semis vivants en 2008 est significativement plus élevée que celle des semis morts en 2008 ($p < 0.001$***).

Les graphiques ci-dessous présentent l'histogramme de la hauteur des semis en 2003 (figure 3-8a), ainsi que la répartition de la hauteur des semis sur la placette 164 (figure 3-8b). Pour plus de lisibilité nous avons regroupé les semis de plus de 30 cm. L'histogramme montre que la placette 164 présente beaucoup de semis de petite taille (<10 cm), sur les 1480 semis présents en 2003 sur la placette, 1452 mesuraient moins de 30 cm et 1355 moins de 10 cm. L'indice de Moran indique que les hauteurs des semis sur la placette ne sont pas corrélées spatialement.

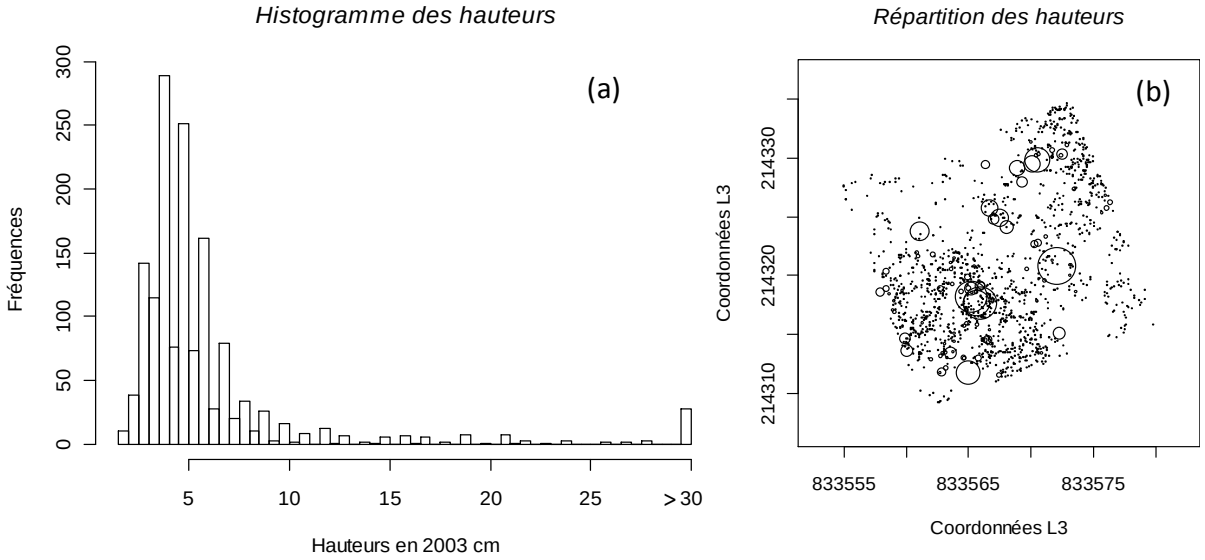


Figure 3-8 : Histogramme des hauteurs (a) ; Répartition des hauteurs sur la placette 164 (b). Le semis le plus haut mesurant 1.54 m.

4.2.2.3. Mortalité

En 2008, le pourcentage d'individus morts (depuis 2003) au sein de chaque cohorte (en fonction de leur année de naissance) varie de 20 à 60 % (figure 3-9a). Plus la cohorte est jeune, plus le pourcentage de mortalité est fort ($r^2 = 0.98$; $p < 0.001$***). Les observations de la vitalité des semis réalisées entre 2004 et 2008 permettent de déterminer le pourcentage d'individus morts chaque année (figure 3-9b). Une analyse de variance a permis de déterminer que l'année en cours a plus d'impact sur la mortalité des semis que l'année de naissance des semis. Cependant, le pourcentage de mortalité par année n'est pas corrélé avec des variables climatiques (température ou précipitation) mesurées pour la région, ou pour la face sud du Mont Ventoux (nous ne disposons pas des données météo à proximité de la placette 164).

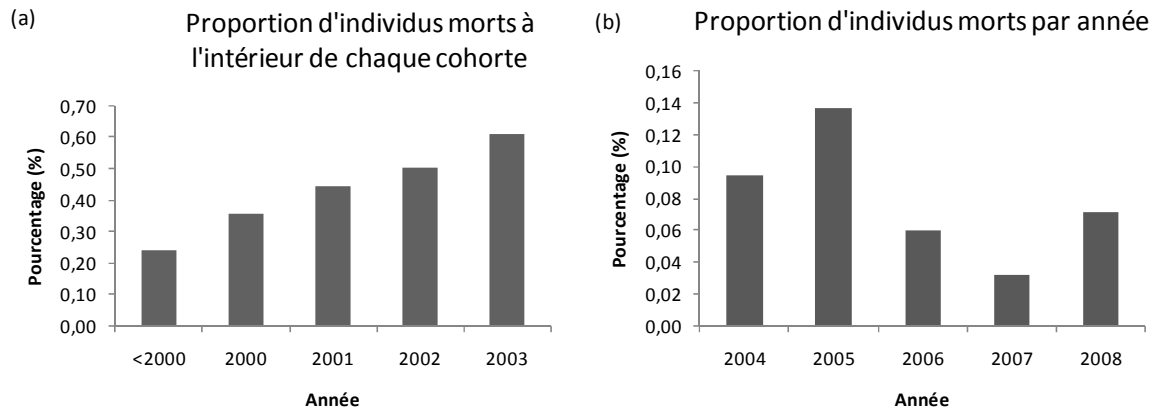


Figure 3-9 : Pourcentage de mortalité entre 2004 et 2008 en fonction de l'année de naissance de cohortes recensées sur la placette 164 (a) et pourcentage de mortalité par année d'observation (b).

Le pourcentage de mortalité, par carreau, diminue avec l'augmentation du nombre de semis dans un carreau (figure 3-10), ce qui est un résultat surprenant. En effet, on s'attend à ce que la compétition entre semis limite le recrutement ou la survie, or ce n'est pas le cas sur cette placette.

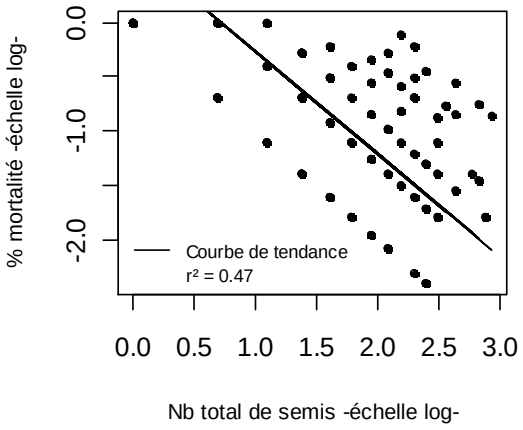


Figure 3-10 : Pourcentage de mortalité en fonction du nombre de semis total par carreau (échelle logarithmique).

Seule la variable *Pierre* est retenue après une analyse de déviance ($p < 0.01$). Le coefficient de régression entre cette variable et la probabilité de mortalité est positif. Donc, plus il y a de pierres, plus les semis risquent de mourir. L'indice de Moran indique que la proportion d'individus morts par carreau n'est pas corrélée spatialement.

4.3. Discussion

La placette P164 située sur la face nord du Mont Ventoux présente une régénération très abondante (3.7 semis / m²). La régénération du sapin a fortement augmenté après la coupe, en 1997, des pins sylvestres dominants. L'éclaircissement de la placette a permis un recrutement massif de semis, notamment à partir de l'année 2000 (en 2004, 538 semis nés l'année 2000

ont été recensés). La coupe des pins sylvestres dominants a eu pour effet d'augmenter la lumière transmise jusqu'au sol. Le sapin est une espèce sciaphile, qui peut se maintenir dans des peuplements denses pendant de nombreuses années. Des couverts denses favorisent une forte humidité relative, favorable à la survie des semis de certaines essences forestières (dont le sapin) au cours de leur premier mois de vie (Tan and Bruckert 1992, Gray and Spies 1997). Cependant l'impact de la lumière sur la survie et le recrutement des semis est complexe. Dans son étude, Paluch (2005) a montré que les couverts denses avec des arbres de diamètres importants favorisaient une forte abondance en semis, contrairement aux trouées et aux peuplements très denses, qui quant à eux défavorisaient le recrutement du sapin. Le nombre de semis recrutés est maximal pour l'année 2000, puis diminue progressivement jusqu'à l'année 2003. Ce résultat peut être imputé à des effets aléatoires de la production de semence. Les semis sont principalement recrutés sur les cellules A2 (en bas à droite) et B1 (en haut à droite) quelque soit leur vitalité ou leur année de naissance.

A une échelle fine (échelle du carreau de 1 m²), le nombre de semis observés par carreau ne dépend pas du nombre de graines par carreau (nombre de graines estimé à partir du modèle de dispersion des graines *cf.* chapitre II, parie 1). Ce résultat est cohérent avec les analyses de la répartition spatiale des semis (*cf.* chapitre II, parie 1, annexe 4), pour lesquelles les semis étaient rejetés par rapport aux semenciers, autrement dit que la répartition spatiale des semis ne suit pas la distribution spatiale des graines. Dans les peuplements forestiers denses, la pluie de graines n'est pas un facteur limitant l'émergence des semis (Beatty 1984, Sagnard *et al.* 2007), ainsi nos résultats indiquent que la pluie de graines arrive à saturation par rapport au nombre de semis émergés.

A cette échelle, ni l'analyse en composantes principales, ni le modèle linéaire généralisé n'expliquent de façon significative la densité en semis. Lorsque les relevés du nombre de semis sont projetés sur le plan représentant les deux premiers axes de l'ACP, les relevés présentant le plus de semis se retrouvent au centre. Sur ce même plan, les relevés où le nombre de semis est faible sont situés au même endroit que les relevés où le nombre de graines estimé (à partir du modèle de dispersion des graines) est élevé. Il est donc assez difficile de distinguer les facteurs affectant l'abondance des semis. Cependant lorsque l'on regarde la répartition des semis sur la placette 164, ils se situent principalement dans 2 cellules (A2 et B1) et sont agrégés entre eux, suggérant ainsi que leur répartition n'est pas aléatoire et que des facteurs macro-écologiques (exemple : la densité en semenciers) prédominent par rapport à des facteurs micro-écologiques. Plusieurs hypothèses ont été

émises dans le chapitre précédent (partie 1 § « tree-seedling interaction ») pour expliquer la répulsion des semis par rapport aux semenciers, telles que i) l'hypothèse de Janzen (1970) et Connell (1971) qui suggère que la pression de prédation des graines est plus forte sous le semencier, ainsi le pic de recrutement se situe à une certaine distance des semenciers ; ii) la compétition entre semenciers et semis pour la lumière et les ressources (eau et nutriments) iii) les effets allélopathiques des lessivats d'aiguille de sapin sur l'émergence des semis (Becker and Drapier 1985). Dans cette analyse, nous ne regardons que la position du semis par rapport aux semenciers, il serait intéressant de regarder également, l'impact des autres arbres (hêtre et pin) sur la densité et la répartition des semis, pour cela il faudra géoréférencer chaque individu. Un travail sur les 400 photos des carreaux, permettrait également de déterminer l'occupation au sol des arbres et leur position. De plus, le pourcentage de recouvrement en arbustifs (jeunes hêtres, jeunes sapin ou encore houx -*Ilex aquifolium*-), a été mesurée en ne tenant compte que du recouvrement des arbustes au sol (tiges), alors que l'étendue des branches n'a pas été prise en compte. Les branches s'étalant horizontalement limitent certainement la lumière arrivant au sol et ainsi, le recrutement des semis.

La mortalité des semis sur la placette P164 atteint 40 % en 2008 pour les cohortes étudiées entre l'année 2004 et 2008. Le pourcentage de mortalité diminue avec l'année de naissance des semis, les semis des cohortes les plus âgés ont probablement déjà subi une forte mortalité à leur naissance, de ce fait le pourcentage de mortalité observé entre 2004 et 2008 est faible, à l'inverse des cohortes les plus jeunes. L'analyse de variance a montré que l'année en cours avait plus d'influence sur la mortalité des semis que l'année de naissance des semis. Il n'y a donc pas de cohortes de semis dont les caractéristiques génétiques délétères favoriseraient leur mortalité massive au stade semis (par exemple, dus à une forte consanguinité des graines dont ils sont issus, forte consanguinité pouvant être imputée au régime de reproduction). Le pourcentage de mortalité par année n'est pas corrélé avec la température ou la pluviométrie de ces années là. Notons que les données climatiques dont nous disposons sont des données récoltées sur la face sud du Mont Ventoux. Le pourcentage de mortalité diminue avec le nombre de semis par carreau. Ainsi, il ne semble pas que ce soit la compétition entre semis qui impacte la mortalité. Il semblerait au contraire que certains sites soient favorables au recrutement des semis, ainsi de nombreux semis se retrouvent côte à côte. La facilitation peut également expliquer que la mortalité soit moins forte sur les carreaux où le nombre de semis est élevé.

5. EVALUATION DE LA PURGE CHEZ LA REGENERATION

5.1. Méthodologies

5.1.1. Matériel génétique

Le matériel génétique utilisé ici a été décrit dans le chapitre précédent (paragraphe 2.2.1).

5.1.2. Marqueurs moléculaires

Les marqueurs moléculaires utilisées ont été décrits dans le chapitre précédente (chapitre II, partie II).

5.1.3. Mesure de la diversité génétique

L'encadré 2 résume comment sont mesurés les paramètres utilisés en génétique des populations. Les paramètres classiques de mesure de la diversité génétique tels que le pourcentage de locus polymorphe (allèle le plus fréquent <0.95) (P), le nombre d'allèles par locus (AM) et l'hétérozygotie attendue à l'équilibre d'Hardy-Weinberg (HT) ont été calculés à l'aide du logiciel Fstat (Goudet 2000). L'indice de différenciation génétique entre les populations (FST) a également été calculé entre les adultes et les semis.

Pré-requis sur les paramètres utilisés en génétique des populations

Equilibre d'Hardy-Weinberg : Ce concept a été développé indépendamment par Gordfrey H. Hardy (mathématicien anglais) et Wilhelm Weinberg (physicien allemand) en 1908. C'est un concept fondamental en génétique des populations. L'équilibre d'Hardy-Weinberg (H-W) spécifie que les fréquences alléliques et génotypiques d'une population restent constantes au cours des générations, on dit qu'elles sont à l'équilibre. Cet équilibre suppose qu'il n'y a pas de sélection naturelle des individus, pas de mutation, pas de dérive génétique et pas de flux de gènes entrant ou sortant d'une population indéfiniment large et que les croisement entre individus se font aléatoirement. Evidemment ce cadre théorique n'est que très peu réalisé en populations naturelles. Néanmoins il sert de référence en permettant d'évaluer l'écart à cet équilibre.

Fréquence allélique : La fréquence allélique d'un allèle donnée est la proportion au locus considéré de cet allèle.

Si on considère un locus présentant 2 allèles A et a chez un organisme diploïde, les génotypes possibles sont : AA, Aa et aa. A partir des génotypes présents dans la population, il est possible de calculer *p* (la fréquence de l'allèle A) et *q* (la fréquence de l'allèle a), où p + q = 1, en utilisant les formules suivantes :

$$p = (2 * (nb_AA) + (nb_Aa))/2 * (nb_AA + nb_Aa + nb_aa)$$
$$q = (2 * (nb_aa) + (nb_Aa))/2 * (nb_AA + nb_Aa + nb_aa)$$

où *nb_AA* est le nombre de génotype homozygotes pour l'allèle A ; *nb_ aa* est le nombre de génotype homozygotes pour l'allèle a et *nb_Aa* est le nombre d'individus hétérozygotes.

Les valeurs de *p* et *q* peuvent être utilisées pour calculer la proportion attendue, sous l'hypothèse aléatoire des gamètes, des génotypes AA ; Aa et aa selon l'équation :

$$p^2 + 2pq + q = 1$$

Statistiques de diversité génétique de Nei (1973):

- Hétérozygotie attendue ($\mathbf{H_T}$) : Ce paramètre, encore appelé diversité génétique correspond à la fréquence théorique du nombre d'individus hétérozygotes au sein d'une population sous l'hypothèse d'Hardy-Weinberg. HT est calculé de la façon suivante :

$$H_T = 1 - \sum_{i+1}^{i+K} \overline{pi}$$

où *p* est la fréquence moyenne théorique du i^{ème} de K allèles à l'intérieure d'un population totale.

- Hétérozygotie attendue dans une sous-population ($\mathbf{H_S}$) : Ce paramètre correspond à la fréquence théorique du nombre d'individus hétérozygotes au sein d'une sous-population sous l'hypothèse d'Hardy-Weinberg. HS est calculé de la façon suivante :

$$H_S = 1 - \sum_{i+1}^{i+K} pi^2$$

p est la fréquence moyenne théorique du i^{ème} allèle au k^{ème} locus à l'intérieure de chaque sous-population.

- Hétérozygotie observée (**H_I**) : Ce paramètre correspond à la fréquence des individus hétérozygotes effectivement observée au sein d'une population. H_I est calculé de la façon suivante :

$$H_I = \frac{1}{N}\sum hi$$

où *N* est le nombre total de loci étudiés, qu'ils soient monomorphes ou polymorphes, et hi l'hétérozygotie au locus i.

Les F-statistiques de Wright (1951) :

La structure génétique d'une population peut être étudiée en utilisant les F-statistiques (Wright, 1951). A partir de trois niveaux de variations génétiques (individu ; sous-population et population totale), Wright distingue trois niveaux populationnels :

- ***F_{IS}*** : Ce paramètre, encore appelé indice de fixation, décrit la différence entre l'hétérozygotie observée individuelle (H_I) et l'hétérozygotie attendue dans la sous-population (H_S). Si les populations sont en panmixie totale alors le F_{IS} est égale à 0. Lorsqu'il prend des valeurs positives, la population présente un déficit en hétérozygotes, alors qu'elle présente un excès d'hétérozygotes lorsque le F_{IS} est négatif. Le F_{IS} est mesuré de la façon suivante :

$$F_{IS} = \frac{H_S - H_I}{H_S}$$

- **F_{ST}** : Ce paramètre, encore appelé indice de différenciation, décrit la réduction de l'hétérozygotie chez une sous-population par rapport à la population totale, due aux variations des fréquences alléliques, elles mêmes provoquées par la sélection ou à la dérive. Des valeurs élevées du F_{ST} indiquent une forte différenciation entre les populations. Le F_{ST} est mesuré de la façon suivante :

$$F_{ST} = \frac{H_T - H_S}{H_T}$$

- **F_{IT}** : Ce paramètre, encore appelé coefficient de consanguinité global, décrit la différence entre l'hétérozygotie observée individuelle (H_I) et l'hétérozygotie attendue dans la population totale (H_T). Le F_{IT} est mesuré de la façon suivante :

$$F_{IT} = \frac{H_T - H_I}{H_T}$$

Les trois indices sont liés par la relation :

$$(1 - F_{IT}) = (1 - F_{IS}) * (1 - F_{ST})$$

Encadré 3-2 : Résumé des paramètres utilisés en génétiques des populations pour mesurer la diversité génétique.

5.2. Résultats

5.2.1. Evaluation du niveau d'homozygotie chez les adultes et semis de la placette 164

Les analyses réalisées avec le logiciel Ml-Null (Kalinowski and Taper 2006) ont montré que seul le locus SFb 4 présentait une fréquence d'allèles nuls de 8%, la fréquence d'allèles nuls pour les autres loci étant inférieure à 5%. Les loci SFb 4 et SF 78 présentent plus d'allèles par locus (respectivement 24 et 20 allèles par locus) que les loci SF 1, SF 333 et SFb 5 (respectivement 5 ; 8 et 10 allèles par locus).

Les résultats concernant le calcul des paramètres de diversité génétique sont résumés dans le tableau 3-3. La différenciation génétique (F_{ST}) entre les semis et les adultes est faible (F_{ST} = 0.012), mais elle est significative au seuil de 5%. La richesse allélique, basé sur l'échantillon minimum est plus élevée chez les adultes que chez les semis, que l'on prenne en compte ou non le marqueur SFb4 (7.71 *vs* 6.68[a] ; 7.25 *vs* 5.98[b]). Cependant, le nombre moyens d'allèles par locus est plus élevé chez les semis que chez les adultes (13.40 *vs* 7.80[a] ; 10.75 vs 7.25[b]). Les valeurs de l'indice de fixation (F_{IS}) sont plus élevées chez les adultes que chez les semis (0.084 *vs* 0.044[a] ; 0.066 *vs* 0.036[b]), néanmoins les valeurs du F_{IS} calculées pour les adultes ne sont pas significatives au seuil de 5%, alors qu'elles le sont pour les semis.

Il n'y a pas de différenciation génétique (F_{ST}) entre les semis morts et les semis vivants. Le nombre moyen d'allèles par locus est plus élevé chez les semis vivants que chez les semis morts (12.6 *vs* 9.6[a] ; 9.75 *vs* 8.5[b]). La richesse allélique est plus élevée chez les semis vivants que chez les semis morts (10.03 *vs* 9.34[a] ; 8.25 *vs* 8.16[b]). Les valeurs de l'indice de fixation (F_{IS}) sont plus élevées chez les semis morts que chez les semis vivants (0.075 *vs* 0.03[a] ; 0.057 *vs* 0.026[b]) et sont significatives au seuil de 5%. Le déficit en hétérozygotes est plus fort chez les individus morts que chez les vivants même si toutefois les valeurs du F_{IS} sont assez faibles.

Par cohorte, la richesse allélique est systématiquement plus faible chez les individus morts que chez les individus vivants (que le marqueur SFb4 soit pris en compte ou non). Par contre les valeurs du F_{IS} ne sont pas systématiquement plus faibles chez les individus morts

[a] Tous les allèles
[b] Sans SFb4

que chez les individus vivants, plus de détails sont donnés dans le paragraphe suivant. Le déficit en hétérozygotes atteint des valeurs maximales de 8 % pour les adultes, les cohortes nées avant l'an 2000, et celle née en 2003.

Tableau 3-3 : Paramètres de diversité observés pour les semis (tous semis confondus et en fonction de leur année de naissance) et les adultes de la placette 164 pour tous les loci étudiés [(a)] ou sans le locus SFb4 [(b)]. N_a = Nombre moyen d'allèles par locus ; A = Richesse allélique moyenne (basée sur l'échantillon minimum); H_T = Hétérozygotie attendue (Nei) ; F_{IS} = Indice de fixation (Wright).

			Tous [(a)]					Sans SFb 4[(b)]				
Cohorte	Sous-cohorte	Effectifs	N_a	A	H_T	F_{IS}		N_a	A	H_T	F_{IS}	
Adultes	/	45	7,80	7,71	0,69	0,08	ns	7,25	7,25	0,69	0,07	ns
Semis	Vivant	931	12,60	10,03	0,66	0,03	*	9,75	8,25	0,66	0,03	*
	Mort	445	9,60	9,34	0,66	0,08	*	8,50	8,16	0,66	0,06	*
	Tous	1376	13,40	6,68	0,66	0,04	*	10,75	5,98	0,64	0,04	*
Cohorte 2007	Vivant	80	7,40	5,91	0,63	-0,02	ns	6,25	5,22	0,60	-0,07	ns
	Mort	15	4,80	4,73	0,64	-0,12	ns	5,00	4,93	0,67	-0,14	ns
	Tous	95	7,80	6,32	0,63	-0,03	ns	6,75	5,74	0,61	-0,08	ns
Cohorte 2005	Vivant	174	8,00	6,18	0,66	0,02	ns	7,50	5,63	0,63	0,01	ns
	Mort	16	4,60	4,50	0,64	-0,02	ns	4,50	4,41	0,62	-0,01	ns
	Tous	190	8,20	6,43	0,66	0,016	ns	7,75	5,97	0,63	0,01	ns
Cohorte 2003	Vivant	34	7,00	6,98	0,68	0,09	ns	5,75	5,72	0,65	0,12	ns
	Mort	44	5,80	4,86	0,68	0,06	ns	4,75	4,17	0,65	0,05	ns
	Tous	78	7,60	6,71	0,68	0,07	ns	6,25	5,68	0,65	0,08	ns
Cohorte 2002	Vivant	96	7,80	6,38	0,67	0,01	ns	7,25	5,92	0,65	0,01	ns
	Mort	87	7,00	4,81	0,64	0,05	ns	6,50	4,56	0,62	0,04	ns
	Tous	183	8,40	6,55	0,66	0,03	ns	7,75	6,19	0,64	0,03	ns
Cohorte 2001	Vivant	123	7,60	5,98	0,66	0,00	ns	6,50	5,51	0,65	-0,01	ns
	Mort	96	6,60	4,81	0,67	0,07	ns	5,50	4,31	0,65	0,03	ns
	Tous	219	8,20	6,26	0,67	0,03	*	6,75	5,53	0,65	0,01	ns
Cohorte 2000	Vivant	251	8,40	6,20	0,67	0,02	ns	6,75	5,68	0,65	0,03	ns
	Mort	131	7,60	4,72	0,65	0,12	ns	7,00	4,48	0,64	0,10	ns
	Tous	382	9,40	6,55	0,66	0,05	*	8,00	6,04	0,65	0,05	*
Cohorte < 2000	Vivant	173	8,20	6,18	0,66	0,08	*	7,50	5,63	0,64	0,08	ns
	Mort	56	6,40	5,12	0,66	0,07	*	5,75	4,75	0,63	0,08	*
	Tous	229	8,60	6,57	0,66	0,08	*	7,50	6,02	0,63	0,08	*

5.2.2. Evolution de l'indice de fixation en fonction de l'âge des semis

Le tableau 3-4 résume par cohorte et par marqueur les valeurs de F_{IS} mesurées. De façon générale, les valeurs du F_{IS} ne se différencient pas significativement de 0 quelque soit la cohorte étudiée.

Tableau 3-4 : Valeurs de l'indice de fixation (F_{IS}) par marqueur et par cohorte.

		Marqueurs					
		SF1	SF333	SF78	SFb4	SFb5	Tous
Adultes	/	0,08	0,02	0,06	0,16	0,12	0,08
cohorte 2007	Vivant	-0,10	-0,11	-0,05	0,12	-0,03	-0,03
	Mort	-0,08	-0,21	-0,01	-0,02	-0,26	-0,12
	Tous	-0,10	-0,12	-0,04	0,11	-0,08	-0,04
cohorte 2005	Vivant	-0,07	0,05	-0,03	0,05	0,07	0,01
	Mort	-0,18	0,14	0,04	-0,08	-0,08	-0,03
	Tous	-0,09	0,06	-0,02	0,04	0,06	0,01
cohorte 2003	Vivant	0,06	0,27	0,08	0,02	0,08	0,10
	Mort	-0,02	0,13	0,00	0,11	0,09	0,06
	Tous	0,02	0,19	0,03	0,06	0,08	0,08
cohorte 2002	Vivant	-0,03	0,02	-0,01	0,00	0,04	0,00
	Mort	0,08	0,02	0,08	0,08	0,00	0,05
	Tous	0,02	0,02	0,03	0,04	0,03	0,03
cohorte 2001	Vivant	-0,12	-0,01	-0,05	0,03	0,14	-0,01
	Mort	0,02	0,03	0,13	0,22	-0,10	0,06
	Tous	-0,06	0,00	0,02	0,11	0,05	0,02
cohorte 2000	Vivant	0,07	0,06	-0,04	-0,03	0,06	0,03
	Mort	0,08	0,06	0,12	0,19	0,13	0,12
	Tous	0,07	0,06	0,02	0,04	0,08	0,05
cohorte < 2000	Vivant	0,08	0,10	0,10	0,10	0,03	0,08
	Mort	0,21	-0,09	0,08	0,04	0,15	0,08
	Tous	0,10	0,06	0,10	0,08	0,05	0,08

Les tendances pour lesquelles les individus morts seraient plus homozygotes que les individus vivants ne sont pas claires lorsque l'on étudie les valeurs du F_{IS} par marqueur et par cohorte (figure 3-11, tableau 3-4). Par exemple, l'indice de fixation (F_{IS}) est plus fort chez les individus vivants que chez les individus morts au locus SF333 et pour les cohortes nées avant l'an 2000, en 2003 et en 2007.

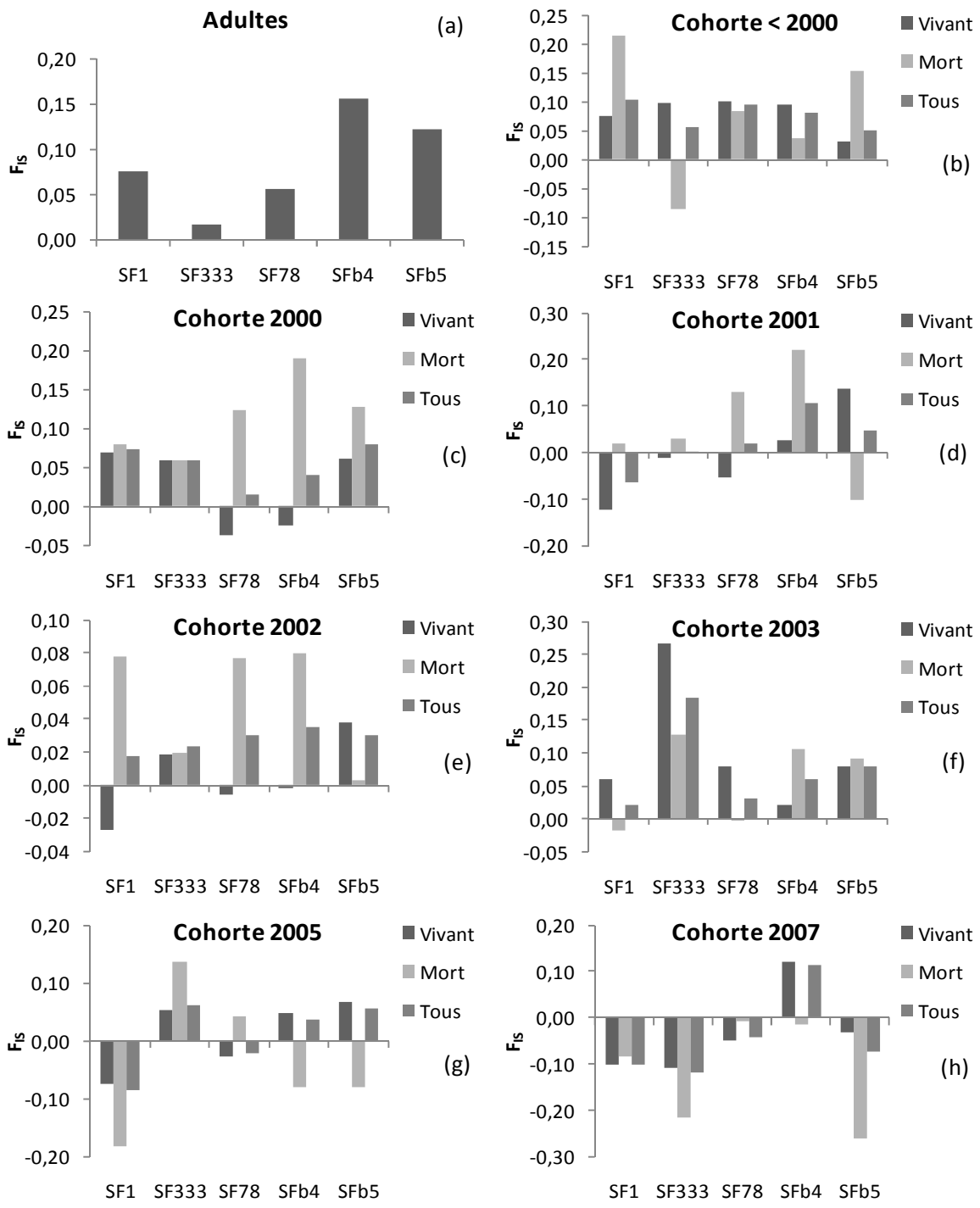


Figure 3-11 : Valeur des indices de fixation (F_{IS}) par marqueur et par cohorte. (a) : cohorte adulte ; (b) cohorte âgée (semis nés avant l'an 2000) ; (c) cohorte née en 2000 ; (d) cohorte née en 2001 ; (e) cohorte née en 2002 ; (f) cohorte née en 2003 ; (g) cohorte née en 2005 ; (h) cohorte née en 2007.

Il n'y a pas de tendances à une diminution des valeurs de F_{IS} avec l'augmentation de l'âge cohortes (figure 3-12), les adultes ayant même tendance à avoir un F_{IS} plus fort. L'indice de fixation est supérieur chez les individus morts par rapport aux individus vivants (figure 3-12)

pour les cohortes nées en 2002 ; 2001 ; 2000 et antérieurement à l'an 2000. Notons que la différence de valeur de l'indice de fixation entre les individus nés avant l'an 2000 morts ou vivants est faible.

Les cohortes nées en 2003, 2005 et 2007 présentent, quant à elles, des indices de fixation plus faibles chez les individus morts que chez les individus vivants, les semis des cohortes nées en 2005 et 2007 ne présentent que peu d'individus morts (16 et 15 individus morts pour un nombre de total semis de 190 et 95 respectivement).

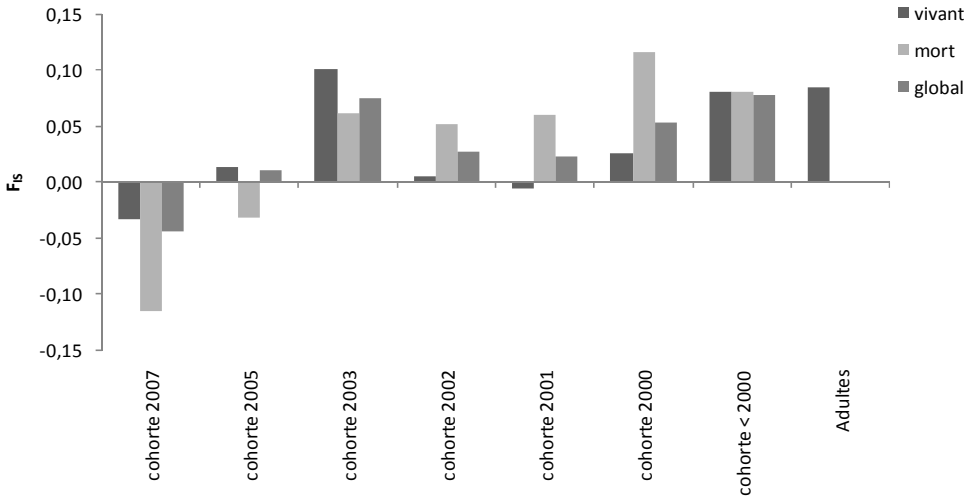


Figure 3-12 : Evolution de l'indice de fixation en fonction de l'année de naissance des cohortes.

5.3. Discussion

La différenciation génétique entre les semis et les adultes est faible mais significative (F_{ST} = 0.012). La richesse allélique (*A*) (mesure basée sur l'échantillon minimum) est plus faible chez les semis que chez les adultes (71 *vs* 6.68[a] ; 7.25 *vs* 5.98[b]). Cependant, le nombre moyens d'allèles par locus est plus élevé chez les semis que chez les adultes (13.40 *vs* 7.80[b] ; 10.75 vs 7.25[a]). Ces résultats mettent en évidence le fait que les semis ont été échantillonnés sur une zone où la densité en semenciers est forte, contrairement aux adultes qui proviennent de peuplements où la densité en semenciers était faible. Cependant, un nombre moyen d'allèles par locus est plus grand chez les semis que chez les adultes suggère que des allèles proviennent de semenciers en dehors de la zone d'échantillonnage des adultes ou d'individus morts et par conséquence non échantillonnés. Les résultats obtenus dans le chapitre précédent (partie 2) sur les taux de migration du pollen (*mp* = 60 %) et des graines (*ms* = 20 %) confirment cette hypothèse.

5.3.1. Déficit en hétérozygotes

De façon globale le déficit en hétérozygote est faible sur la placette P164. Contrairement à nos attentes, les semis présentent un déficit en hétérozygotes plus faible (F_{IS} = 0.04*) que les adultes (F_{IS} = 0.08 ns), cependant le déficit chez les adultes n'est pas significatif. Ces valeurs suggèrent que la reproduction entre individus apparentés de même que l'autofécondation est faible, ce qui est confirmé par la valeur du taux d'autofécondation (*s* = 7 %) mesuré dans le chapitre II (partie 2). Cette valeur est faible, par rapport aux taux d'autofécondation mesurés dans les autres études réalisées sur le Mont Ventoux. Sagnard (2001) trouve une valeur de *s* de 15 %, Bonnet (2004) et Pichot *et al.* (2006) trouvent une forte variabilité inter-individuelle et inter-annuelle des valeurs de *s* : 50 à 73 % en 2004 et en 2003 seule une mère est autofécondée (*s* = 37 %). Restoux, a quant a lui mesuré des valeurs de *s* de 23 % sur la montagne de Lure (située dans les Alpes de Haute Provence). Toutes ces études montrent que le taux d'autofécondation augmente avec la diminution de la densité en semenciers. La P164 ne se situe pas dans une unité d'analyse (UA), unité définie par l'ONF, où le sapin est l'essence principale, cependant les sapinières en amont de cette placette sont denses (observation personnelle), ce qui pourrait expliquer la faible valeur de *s*. Le fait que la P164 présente un faible taux d'autofécondation et par delà un faible déficit en hétérozygotes peut être imputé au caractère mature de cette placette (Sagnard 2001).

Le taux d'autofécondation a été mesuré sur des semis installés, ainsi il est possible qu'il y ait un biais dans la mesure de *s*. En effet, si la purge de la consanguinité agit avant le stade semis, cette valeur est sous-estimée. Les résultats concernant la purge embryonnaire sont contradictoires. En effet, Bonnet (2004) montre pour la seule descendance significativement autofécondée que le nombre de graines germées ne diffère pas des graines issues d'allofécondation. Cependant, Pichot (2006) montre des résultats opposés, à savoir que la proportion de graines germées est beaucoup plus grande chez les graines issues d'allofécondation. Ainsi, le faible déficit en hétérozygotes mesuré sur les semis ne traduirait qu'en partie le déficit initial au stade graines, qui n'a pas été estimé.

5.3.2. Evolution du déficit en hétérozygotes par cohorte

Nos résultats montrent qu'il n'y a pas de relation entre l'âge de la cohorte et le déficit en hétérozygotes, à savoir que les cohortes les plus jeunes ne sont pas les plus homozygotes. Les adultes présentent même un déficit plus fort (toutefois non significatif). Les fait que les

adultes semblent « plus » homozygotes pourrait être dû au fait qu'ils sont issus d'un faible nombre de semenciers qui ont recolonisé le Mont Ventoux le siècle dernier, alors que les semis sont issus d'une population mature. Résultat confirmé par l'étude de Sagnard (2001) qui a montré que les populations en phase de recolonisation présentaient un fort déficit en hétérozygotes (F_{IS} = 18 %), alors que les populations matures ne présentent pas de déficit.

En ce qui concerne les semis, le déficit en hétérozygotes n'est pas corrélé avec leur âge, il est même plus fort chez la cohorte née avant l'an 2000 (F_{IS} = 0.08*). La non-relation entre l'âge des semis et leur déficit en hétérozygotes peut être expliquée par une variabilité du régime de reproduction inter-annuelle. Les analyses sur la contribution des mères à la régénération réalisées dans le chapitre précédent, montrent que ce sont les mêmes mères qui contribuent chaque année à la régénération et dans les mêmes proportions, les faibles capacités de dispersion des graines (~20 m) peuvent expliquer ces contributions. Il est possible que la contribution paternelle soit quant à elle plus variable entre année, le pollen se dispersant sur de plus longues distances. Restoux (2009) montre que la production de pollen inter-annuelle et inter-individuelle (surtout les années de forte production) est importante, allant dans le sens d'une variabilité inter-annuelle de la contribution paternelle. A terme, il serait intéressant de mesurer les taux d'autofécondation, de dispersion du pollen et de taux de migration de ce dernier par année.

5.3.3. Purge des individus les plus consanguins

De façon générale, le déficit en hétérozygotes est plus fort chez les individus morts que chez les individus vivants, les plus homozygotes étant purgés. Ce résultat confirme la tendance de l'augmentation de l'hétérozygotie chez les arbres forestiers (Jones and Hubbell 2006). En effet, si les individus les plus homozygotes sont purgés aux jeunes stades, les adultes seront plus hétérozygotes que la régénération. Cependant, ces résultats sont moins clairs si on étudie le déficit en hétérozygotes par cohorte, par exemple, les individus morts sont plus hétérozygotes chez les cohortes 2007, 2005 et 2003. Le nombre d'individus morts est faible pour les cohortes 2005 et 2007, ce qui expliquerait qu'on ne puisse pas encore observer une différence, par contre ce n'est pas le cas pour la cohorte 2003. Cependant, quel que soit l'âge des cohortes, le pourcentage de mortalité n'atteint pas les 99 % généralement observés chez les arbres. En moyenne, la mortalité atteint 40 % en 4 ans (observations effectuées entre 2004 et 2008). Si la tendance d'une plus forte mortalité des individus les plus homozygotes se

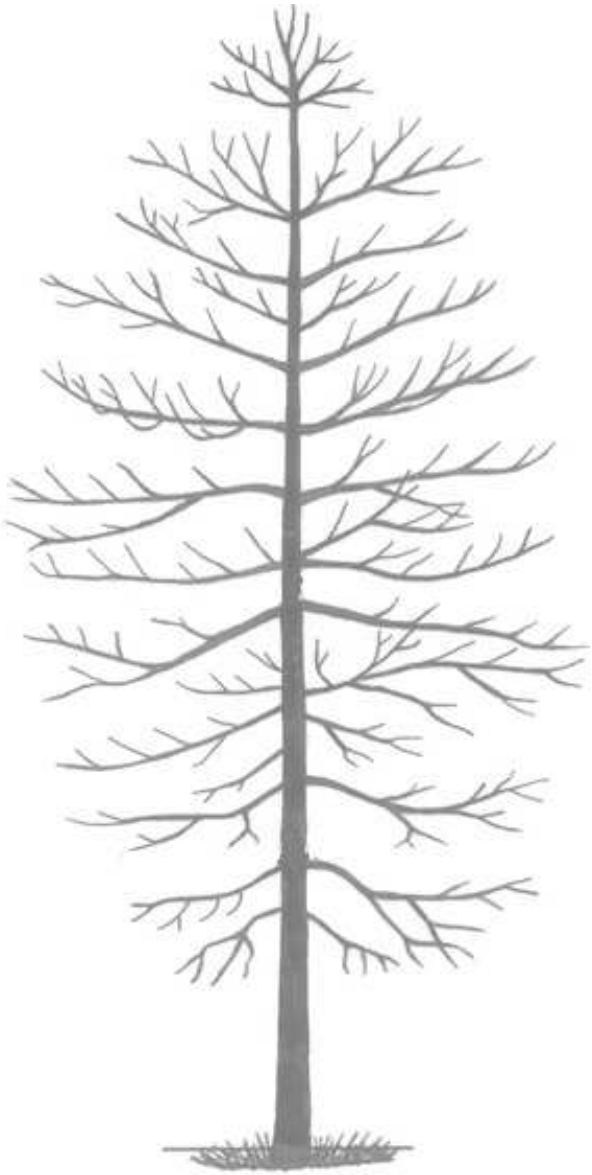
poursuit jusqu'à observer un pourcentage de mortalité de 99 %, alors il est très certainement possible que les individus survivants soient les plus hétérozygotes.

Une autre hypothèse pour expliquer que l'on n'observe pas systématiquement de déficit en hétérozygotes intra-cohorte peut être imputée à une forte diversité génétique (Ferriol *et al.* 2011). Si la compétition se fait principalement entre familles, c'est à dire que les semis sont issus de différentes mères et qu'ils sont très mélangés spatialement et que les différences génétiques entre familles sont fortes, alors il n'y a pas forcément de purge des individus les plus consanguins. En effet, un individu issu d'une « bonne » famille, mais consanguins, a plus de chances de survivre qu'un individu non consanguins, mais issu d'une « mauvaise » famille. Des analyses plus poussées sur la répartition spatiale de la descendance de chacune des mères sur la placette permettraient de répondre à cette question.

5.3.4. Conclusion

La placette P164 ne présente qu'un faible déficit en hétérozygotes. Le fait que les adultes de la P164 présentent un déficit en hétérozygotes plus fort que les semis peut être imputé au fait qu'ils sont issus d'une plus faible densité en semenciers ayant recolonisé le Mont Ventoux lors du siècle dernier. A l'heure actuelle, les semis de la P164, issus d'une plus forte densité en semenciers ne présentent qu'un faible déficit en hétérozygotes. Il y a cependant une tendance à la purge des individus les plus homozygotes, mais la mortalité observée n'est pas assez encore importante (40 %) pour confirmer cette tendance. Il serait intéressant de continuer cette analyse sur plusieurs années, jusqu'à ce que la mortalité atteigne des taux de plus de 90 %, pour évaluer l'importance du processus de purge sur les capacités évolutives du sapin. De même, une étude sur une placette en cours de colonisation, donc présentant potentiellement un déficit en hétérozygote plus fort, serait intéressante à réaliser dans le cadre du changement climatique. En effet, la migration est un processus fondamental face au CC, mais les effets fondateurs impactent fortement la diversité génétique et à terme la survie des populations, la purge des individus consanguins constituerait donc un avantage considérable pour le maintien d'une forte diversité génétique.

Chapitre 4. PERSPECTIVES : MODELISATION DE LA DYNAMIQUE DES SAPINIERES FACE AU CHANGEMENT CLIMATIQUE



1. MODELISATION DES ECOSYSTEMES FORESTIERS

Modéliser et ainsi pouvoir prédire la distribution et l'évolution des peuplements forestiers constitue un enjeu majeur tant d'un point de vue écologique qu'économique. En effet, les écosystèmes forestiers jouent un rôle fondamental en ce qui concerne les flux d'eau et de carbone, la formation du sol, la conservation de la biodiversité (Noss 1999). De plus, ils rendent de nombreux services écosytémiques, notamment en termes de production de matière ligneuse. Or, le changement climatique risque de transformer rapidement les relations végétation/climat observées actuellement (Lenoir *et al.* 2008). Les modèles permettant de prédire l'évolution des forêts sont nombreux (Davi *et al.* soumis). Certains ont pour but de reconstruire la colonisation des essences forestières au cours de l'holocène, et d'autres de prédire l'évolution de la répartition des espèces face au changement climatique actuel (, Chuine and Beaubien 2001, Thuiller 2003). Les échelles spatiales et temporelles d'intérêt pour les différents modèles sont très variables. Les modèles décrivent des systèmes allant de l'échelle de l'arbre à celle du globe, sur des durées variant de l'heure au millénaire. Bien évidemment, le type de modèle dépend de l'objet à modéliser et de la question sous-jacente à l'utilisation du modèle. On peut considérer principalement trois grands types d'objets à modéliser : (i) les flux de carbone et d'eau, (ii) la dynamique forestière et (iii) la distribution de la végétation à l'échelle globale.

Les modèles de fonctionnement permettant de modéliser les flux de carbone et d'eau sont des modèles mécanistes, basés sur des relations biophysiques (Pan *et al.* 1998, Le Roux *et al.* 2001, Kramer *et al.* 2002, Davi *et al.* 2005, Dufrene *et al.* 2005, Simioni *et al.* 2009). Ils modélisent les échanges de matière et d'énergie entre la canopée, l'atmosphère et le sol, en couplant les flux de dioxyde de carbone, de vapeur d'eau et - moins souvent - d'azote. Le s modèles de ce type intègrent divers processus tels que la photosynthèse et la respiration des plantes, l'allocation des ressources entre les différentes parties de l'arbre (racines, bois, feuilles) et la phénologie végétative et reproductive. La gamme d'échelle modélisée va de l'arbre à la parcelle forestière (Simioni *et al.* 2008) ou de la parcelle à la région (Le Maire *et al.* 2005), et ils peuvent simuler l'évolution des flux de l'heure au siècle. De façon à simuler de processus physiologiques tels que la respiration, la représentation du climat doit être infra-journalière (horaire), même si certains modèles sont dégradés de façon à pouvoir utiliser des données mensuelles. Ces modèles de fonctionnement, dont la résolution est la parcelle, ne prennent pas en compte la compétition entre espèces, ce qui est un paramètre limitant dans les forêts mixtes telles que la hêtraie-sapinière. De plus ils ne traitent pas les étapes de dispersion

et de régénération. Cependant, comme ces modèles sont basés sur des connaissances physiques et physiologiques, ils peuvent intégrer de façon explicite les effets du changement climatique sur la physiologie des plantes.

Les modèles de trouées ou « gap models » constituent un autre grand type de modèles. La disparition (mort, chablis…) d'arbres dominants produit une trouée dans la forêt, permettant ainsi l'installation de la régénération. Ces modèles reproduisent ainsi la dynamique des successions forestières, aboutissant à un état d'équilibre qui rappelle fortement le concept de « climax » (*cf.* Clements 1916, Gleason 1926, Tansley 1935, Whittaker 1953). Les modèles de trouées simulent la dynamique observée dans une parcelle forestière. Ils ont été développés à la fin des années 1960 (Botkin *et al.* 1972), dans le but d'évaluer la dynamique de parcelles forestières, en termes de structure, biomasse et composition, notamment dans le cadre du changement climatique. Trois hypothèses sous-tendent ces modèles (i) la forêt est décrite comme une composition de petites cellules (10 x 10m, par exemple), pouvant correspondre à des âges et à des stades de succession différents, (ii) ces cellules sont homogènes, horizontalement et la spatialisation des arbres à l'intérieur de celles-ci n'est donc pas nécessaire, (iii) la succession est décrite séparément à l'intérieur de chacune d'entre elles (des gap models plus récents intègrent cependant des interactions entre cellules voisines). L'établissement, la croissance, la mortalité des arbres situés sur ces cellules sont simulés comme des fonctions de facteurs biotiques (compétition) et abiotiques (climats et sols) (Leemans and Prentice 1989, Urban *et al.* 1991, Pacala *et al.* 1993, Bugmann *et al.* 1996, Shugart and Smith 1996, Chave 1999). Néanmoins, ces relations ne permettent pas de prendre en compte l'effet des changements climatiques sur la dynamique forestière. Certaines études (Pitelka *et al.* 2001, Davi *et al.* soumis) proposent d'intégrer des processus physiologiques aux modèles de trouées de façon à quantifier les effets du changement climatique sur des processus démographiques tels que la fructification ou l'établissement des semis. Ces modèles ne prennent généralement pas non plus en compte la dispersion.

Le dernier grand type de modèle concerne les modèles de distribution des espèces (SDM) à l'échelle globale (Sykes *et al.* 1996, Guisan and Zimmermann 2000, Pearson *et al.* 2002, Pearson and Dawson 2003). L'hypothèse sous-jacente à ces modèles est que le climat exerce un contrôle sur la distribution des espèces. Ils se focalisent sur la détermination des enveloppes climatiques correspondant aux espèces à travers des outils qui relient la distribution actuelle des espèces aux variables climatiques (Sykes *et al.* 1996) ou à travers la modélisation des réponses physiologiques des espèces au changement climatique (Smith *et al.*

2001, Sato *et al.* 2007). Une fois que l'enveloppe climatique d'une espèce est déterminée, il est possible de prédire, à partir d'un scénario climatique, son aire potentielle future. La définition des enveloppes climatiques se rapproche de la notion de niche proposée par Hutchinson (1957). Ce dernier définit la niche écologique fondamentale comme l'enveloppe climatique dans laquelle une espèce est capable de survivre. La niche réalisée prend en compte les interactions biotiques entre espèces limitant l'expansion des espèces, contrairement à la niche fondamentale. Cette distinction est très importante au regard de la façon de modéliser les enveloppes climatiques. Les modèles SDM ont été critiqués dans la mesure où ils prennent seulement en compte le climat comme déterminant de la répartition des espèces, mais ne rendent pas compte de certaines caractéristiques des espèces telles que les capacités de dispersion ou les interactions biotiques (compétition et facilitation sur les nouvelles zones bioclimatiques occupées). Néanmoins, ils donnent des informations très utiles telles que l'impact du changement climatique sur la restriction des aires de vie des espèces (Thuiller 2003, Badeau *et al.* 2004). En plus des modèles déterminant des enveloppes bioclimatiques à partir de variables climatiques, certains intègrent les transferts sol-végétation-atmosphère (Smith *et al.* 2001, Hickler *et al.* 2004, Sato *et al.* 2007). A la même échelle spatiale, certains modèles de niche utilisent une approche plus fonctionnelle. Par exemple, PHENOFIT (Chuine and Beaubien 2001, Cleland *et al.* 2007) détermine la probabilité de présence d'un individu sur plusieurs années, comme étant le résultat de la probabilité de survie et de produire des graines viables jusqu'au prochain cycle de reproduction.

Le processus de dispersion, à l'origine de l'expansion des espèces, est peu souvent explicité dans les modèles cherchant à évaluer l'évolution de la végétation face au changement climatique. Cette problématique a cependant été prise en compte dans certains modèles. Par exemple, TreeMig (Lischke *et al.* 2006) modélise la dynamique forestière à l'échelle régionale. Il simule l'évolution de la végétation dans des cellules de 1 km² qui communiquent *via* la dispersion des graines (implémentée par un noyau de dispersion). Le modèle BioMove (Midgley *et al.* 2010) fonctionne, quant à lui, à une échelle globale. Il intègre la dispersion *via* deux noyaux de dispersion (à courte et longue distance). Ces deux exemples montrent que la dispersion est traitée à une échelle de distance de l'ordre du kilomètre. Or, nos calibrations (*cf.* chapitre II) montrent que les graines se dispersent majoritairement, dans la situation étudiée, à des distances de l'ordre d'un à deux décamètres.

La dispersion est un processus primordial en ce qui concerne la capacité des arbres à coloniser de nouveaux milieux, dans la mesure où il confère le mouvement dans l'espace. Toutefois, le processus à lui seul n'est pas suffisant pour permettre l'expansion des populations. La fructification, le recrutement des semis, la croissance des individus, la mortalité, sont également des processus agissant sur la capacité de migration des essences forestières. C'est pourquoi l'intégration dans un modèle de tous les processus à l'origine de la migration des arbres semble un bon moyen pour répondre à la question : « Est-ce que les arbres seront capables de migrer assez vite face à l'évolution rapide du climat ? ». Nous proposons un modèle « Migration » semi-spatialement explicite, qui prend en compte les différents processus à l'origine de la migration des espèces. L'impact du changement climatique est appréhendé par des relations empiriques entre la température et des processus tels que le recrutement des semis, la croissance en hauteur, la production de graines. L'originalité de ce modèle est d'intégrer à une fine échelle spatiale la dispersion des individus. Il permet également de quantifier les vitesses de migration en fonction de la variabilité de processus tels que l'intensité de la fructification, les capacités de dispersion, et le recrutement des semis.

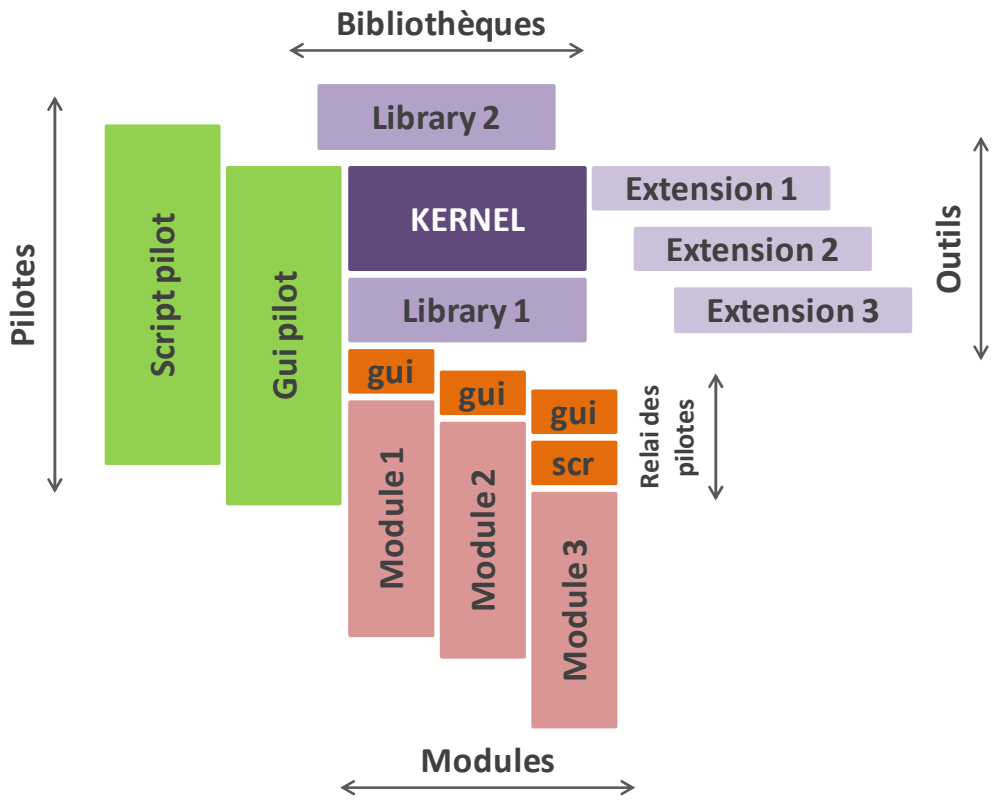
2. PRESENTATION DU MODELE « MIGRATION »

Ce modèle a été élaboré au sein de la plateforme de simulation Capsis développée par François de Coligny (De Coligny *et al.* 2003). Ce modèle intègre tous les processus du cycle de vie des arbres (figure 1-9, *cf.* chapitre 1), dont la dispersion, rarement prise en compte.

L'encadré 4-1 présente de façon succincte le fonctionnement de la plate-forme de simulation CAPSIS.

CAPSIS : Croissance d'Arbres en Peuplement et Simulation d'Interventions Sylvicoles

Capsis est une plate-forme de simulation pour l'étude de la production et de la dynamique des peuplements forestiers (http://capsis.cirad.fr/capsis/ documentation/doc_reference_v1_0). Il est principalement destiné à faciliter les choix en matière de gestion des peuplements forestiers mais constitue aussi un instrument précieux pour la recherche et l'enseignement. Cet outil permet de simuler et comparer des scénarios sylvicoles (étapes de croissance ou éclaircie) définis par l'utilisateur : densité initiale, fertilité stationnelle, type et nature des interventions, etc. La programmation dans Capsis se fait en langage Java. L'architecture de Capsis est de type noyau/modules avec pilote séparé (figure 4-1).



4-1 : L'architecture de Capsis est constituée d'un noyau central, de modules qui interagissent par le biais de pilotes. Ce logiciel intègre des « bibliothèques » (contiennent des outils utilisables par les modules, telle que la bibliothèque « Génétique »), et des extensions (outils de visualisation et extracteurs de données).

Les modèles de dynamique forestière sont intégrés dans Capsis sous forme de modules. Chaque module possède sa propre structure de données. Il contient les algorithmes permettant de modéliser la dynamique forestière au cours du temps. Les modules peuvent faire appel à des extensions de Capsis tels que des outils de gestion, de visualisation et d'extraction des données. Les simulations sont conduites par un « pilote ». Un pilote interactif propose une interface graphique ; un pilote non-interactif permet de lancer des simulations en mode « batch ». Capsis contient aussi des « bibliothèques » fournissant des outils utilisables par tous les modules. Cette architecture est permise par la programmation orientée « objet », spécialement en ce qui concerne l'héritage des classes. Les modules héritent des propriétés (objets, attributs et méthodes) du noyau et peuvent les modifier ou en ajouter de nouvelles.

Noyau : Le noyau contient les classes fondamentales pour le fonctionnement et l'organisation du logiciel, ainsi qu'un pilote qui change selon le contexte d'utilisation (figure 4-2). Chaque modèle, encapsulé dans un module, dispose d'un relais de pilotage par contexte d'utilisation, ce qui permet de détecter et charger le modules et les extensions, d'organiser les données (sessions et projets) ou de paramétrer l'application (langue, ressources…).

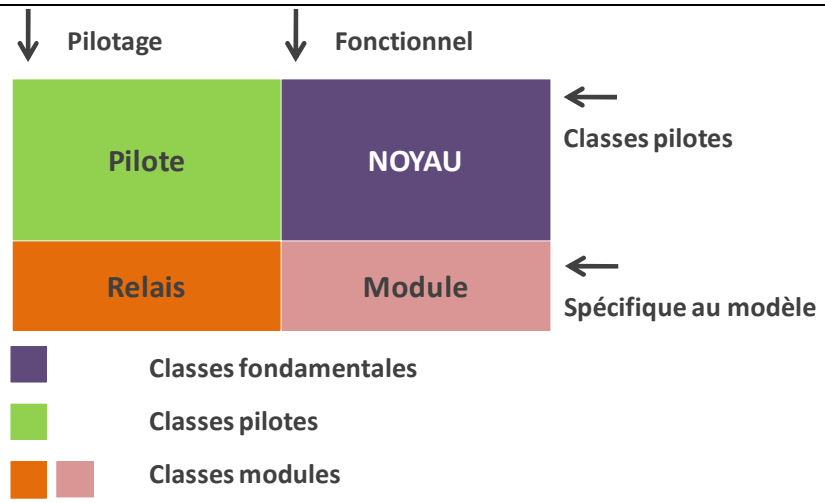


Figure 4-2 : Schéma des fonctionnalités des différentes parties de Capsis.

Les modules : Un module est une série de descriptions de structures de données et de processus reliés à celles-ci. Les deux principaux éléments d'un module sont la classe « peuplement » et la classe « modèle ». Cette dernière contient les méthodes pour simuler l'évolution, en calculant les différentes étapes d'évolution du peuplement.

Les extensions : Les extensions de Capsis sont des outils qui peuvent être écrits ou modifiés parallèlement au développement des modules sans déstabiliser l'architecture du noyau, en se conformant à des spécifications de développement. Les extensions sont classées par type, suivant l'utilisation qui en est faite. Ces outils sont principalement des mécanismes d'intervention, des visualiseurs de peuplements, des extracteurs de données (permettant de construire des graphiques), des extensions pour importer et exporter des données.

Les pilotes : Les pilotes de Capsis permettent d'utiliser les fonctionnalités du noyau complétées par les méthodes fonctionnelles d'un module pour créer des simulations. Le pilote est un groupe de classes permettant de construire des simulations dans un contexte donné.

Encadré 4-1 : Présentation de la plateforme de simulation CAPSIS (Croissance d'Arbres en Peuplement et Simulation d'Interventions Sylvicoles).

2.1. Structure du modèle Migration

Ce modèle a été construit avec l'aide précieuse de François de Coligny (INRA, UMR AMAP, Montpellier) et Philippe Dreyfus (INRA URFM, Avignon) pour les aspects de conception du modèle et d'écriture en langage Java.

2.1.1. Concept général

Comme nous l'avons dit précédemment, le but de ce modèle est de répondre à la question : « 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 est nécessaire de bien la représenter. Les courbes de dispersion calibrées pour le sapin (chapitre II), présentent de courtes distances de dispersion (MDD ≈ 15 m). Ces valeurs impliquent de représenter à fine échelle (de l'ordre d'un ou deux décamètres) le peuplement modélisé. Nous avons donc choisi un modèle semi-spatialement explicite (figure 4-3) pour lequel les arbres ne sont pas individualisés, mais se situent sur des cellules de 10 x 10 m, et sont regroupés en cohortes, en fonction de leur année de naissance et de leur cellule.

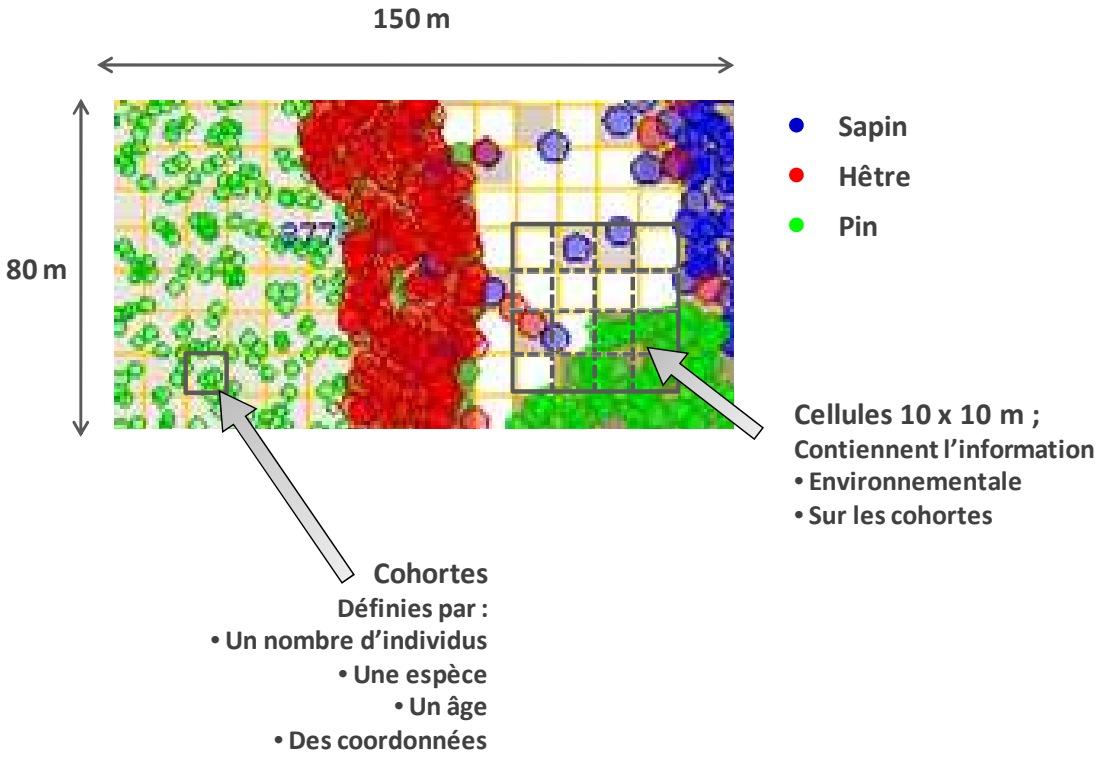


Figure 4-3 : Exemple de peuplements forestiers (issu des inventaires ONF (Office National des Forêts) sur la face nord du Mont Ventoux). Sur cet exemple, sont représentées des cohortes de différentes espèces et les cellules sur lesquelles elles reposent.

Les processus du cycle de vie modélisés (figure 1-9) font évoluer le peuplement forestier. Le climat influence sa dynamique *via* certains processus qui dépendent de la température. Cette dernière augmente au cours des simulations en fonction de différents scénarii de réchauffement climatique. Les processus calibrés (fructification, recrutement et croissance) sur la face nord du Mont Ventoux ont d'abord été reliés à l'altitude. Or, la température décroît linéairement avec l'altitude de 0.71°C/100 m (r^2 = 0.98) sur la face nord du Mont Ventoux (cette valeur est fonction de versant, de la saison ou encore entre le jour et la nuit -Rameau 1992-), valeur mesurée par des capteurs météorologiques installés par l'INRA. Lorsque les processus ont été calibrés à partir de l'altitude, cette dernière a été remplacée par la

température selon la relation altitude/température mesurée sur la face nord du Mont Ventoux. Ainsi, à partir de la température et à partir de scénarii d'augmentation de la température, nous avons pu traduire la tendance de réchauffement.

La figure 4-4 décrit le fonctionnement du modèle « Migration ». Un peuplement est d'abord généré à partir d'un fichier chargé, puis il évolue, avec un pas de temps annuel, à partir d'une année de départ jusqu'à une année cible. Pendant l'étape d'initialisation, un fichier climatique est également chargé. À chaque pas d'une année, les cohortes évoluent selon l'ensemble des processus du cycle de vie des arbres (figure 1-9). La fructification, la croissance et le recrutement sont reliés au climat (à la température) ; pas la dispersion, ni la mortalité.

Dans ce modèle, seul le sapin évolue, les autres espèces n'évoluent pas, ce choix a été fait car on s'intéresse à la dynamique du sapin, et cela permet d'alléger les simulations et de découpler les effets de l'augmentation de la compétition entre espèces, de ceux de l'évolution de la température. Néanmoins, si l'on veut étudier la dynamique d'autres espèces ou de plusieurs espèces en même temps, il est facile d'implémenter les équations relatives à leur fonctionnement dans le modèle.

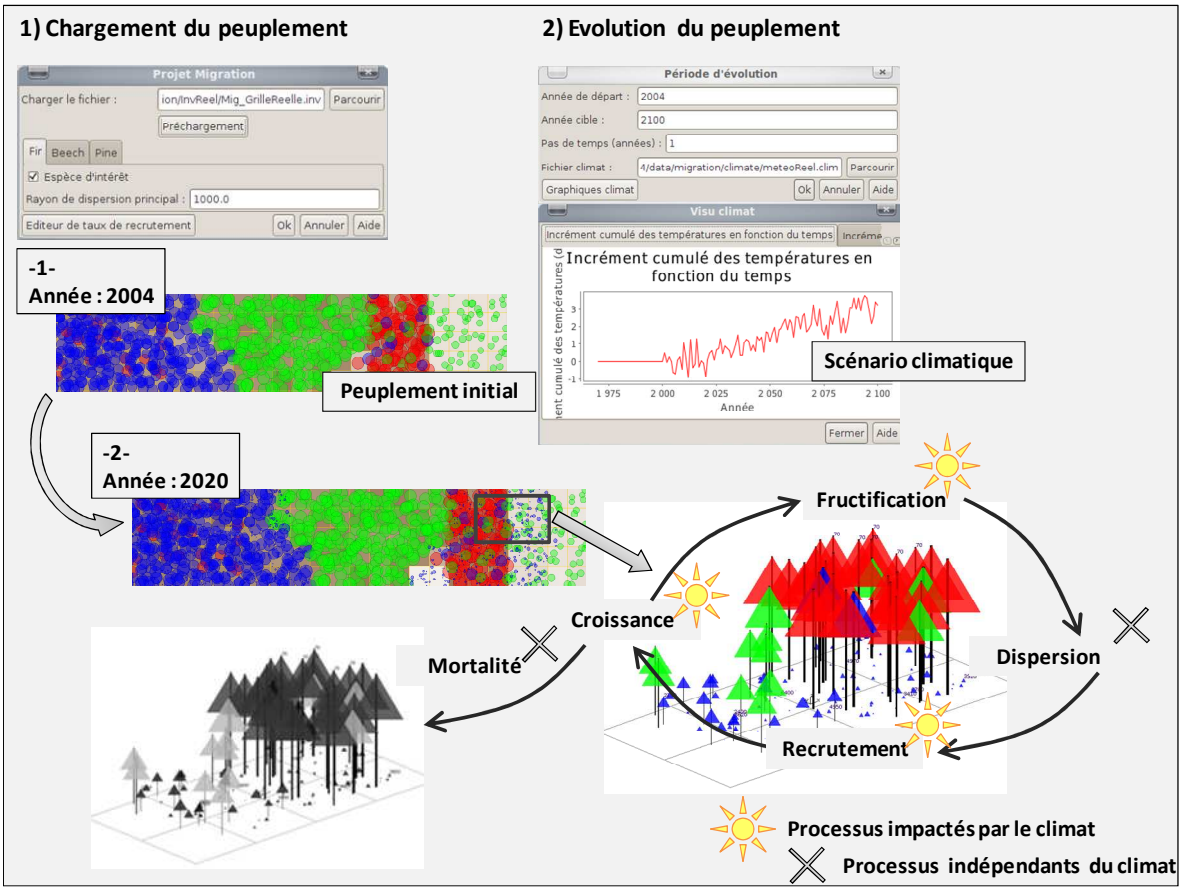


Figure 4-4 : Schéma du fonctionnement du modèle « Migration ». 1) Chargement du peuplement à

partir de fichiers d'inventaires ; 2) Evolution du peuplement, à partir d'une année de départ et jusqu'à une année cible. Les points bleus représentent les sapins, les points verts les pins et les points rouges les hêtres.

2.1.2. Description des processus inclus dans le modèle

2.1.2.1. Fructification

La fructification est prise en compte à la fois en quantité et en qualité des graines produites.

Quantité de graines produites : La quantité de graines dépend du nombre de cônes produits par arbre (équation 1). Les mesures de la fructification réalisées sur 720 arbres localisés sur plusieurs parcelles du Mont Ventoux (P 34 : 632, Mont Serein : 52 et Contrat : 36), entre 2002 et 2005, a permis de déterminer une relation entre le diamètre des arbres et le nombre de cônes produits (Pichot *et al.* 2006) :

Équation 1 :

$$\boldsymbol{N_{cônes} = max\left(0\ ;\ A * (Circ - 100)^{0.25} - 2.84 * A - 25.68\right)}$$

$$\boldsymbol{N_{cônes} = max(0\ ;\ A * (Circ - 100)^{0.25} - 2.84 * A - 25.68)}$$

$N_{cônes}$ est le nombre de cônes produits ; *Circ* la circonférence des arbres en mm ; *A* l'effet année. *Cf.* Chapitre II, Annexe 2.

Les mesures de la fructification ayant été réalisées pendant 4 années consécutives, nous obtenons 4 valeurs pour l'effet année *A*, à savoir 16 ; 18 ; 19 et 30. De façon à prendre en compte la variance inter-annuelle de la fructification, nous avons tiré au hasard une de ces 4 valeurs 126 fois (de 1975 à 2100). Ce choix a été préféré à un tirage aléatoire dans une distribution particulière, car le nombre de valeurs de l'effet année est trop faible pour connaître la moyenne et la variance de cette distribution. Le tirage aléatoire de l'effet année a été réalisé une seule fois et sera le même pour toutes les simulations. Pour l'effet année le plus fort (A = 39), les arbres fructifient à partir de 8 cm de diamètre. Pour l'effet année le plus faible (A = 16), les arbres ont une probabilité non nulle de fructifier à partir de 15 cm de diamètre. Si le diamètre des arbres est inférieur au diamètre à partir duquel les arbres fructifient (ce diamètre dépendant de l'effet année), le nombre de cônes calculé avec cette équation est négatif, mais nous considérons qu'il est égal à 0.

Qualité des graines : Un autre aspect de la fructification concerne la qualité des graines produites. Dans un cône de sapin, les graines peuvent être fécondées ou non en fonction de variables environnementales telles que la densité en congénères (Restoux 2009) ou l'altitude (Catrice 2007). Nous avons utilisé les données récoltées lors du stage de L. Catrice pour établir une relation entre le nombre de graines fécondées (donc potentiellement viables) par cônes et l'altitude (remplacée par la température dans notre modèle) (équation 2). Trois cônes par arbre ont été récoltés sur 53 arbres le long d'un gradient altitudinal allant de 970 à 1524 m. Ils ont été décortiqués et la qualité des graines (fécondée ou non) a été déterminée, a partir de la radiographie des graines. La relation entre le nombre de graines et la température a été établie à l'aide d'un modèle linéaire. La relation intégrée dans le modèle est la suivante :

Équation 2 :

$$Nb_{Fgraines} = \max\left(0\ ;\ -1381 - 0.000944 * \left(\frac{temp - 16.63}{0.0071}\right)^2 + 2.404 * \left(\frac{temp - 16.63}{0.0071}\right)\right)$$

$Nb_{Fgraines}$ est le nombre de graines fécondées par cône ; *Temp* est la température moyenne annuelle.

La relation suivante permet de calculer le nombre de graines total produites par cellule (équation 3) :

Équation 3 :

$$Nb_{TotGraines} = \sum_{i=1}^{i=n} Nb_{Fgraines} * Nb_{cônes} * Nb_{ArbresParCohorte}$$

$Nb_{TotGraines}$ est le nombre de graines total produit sur une cellule ; *n* est le nombre de cohortes présentes sur la cellule ; $Nb_{ArbresParCohorte}$ le nombre d'arbres par cohorte.

2.1.2.2. Dispersion

Le processus de dispersion a été calibré en utilisant un noyau de dispersion (Ribbens *et al.* 1994). Tout comme dans le chapitre II, nous utilisons un noyau de type 2Dt (Clark *et al.* 1999b) (équation 4).

Équation 4

$$f(r) = \frac{p}{\pi u\left(1 + \frac{r^2}{u}\right)^{p+1}}$$

f(r) est la probabilité qu'une graine se disperse à une distance *r* du semencier : *p* le paramètre de forme ; *u* le paramètre d'échelle.

Les paramètres utilisés sont ceux calibrés pour les semis mesurant jusqu'à 30 cm de hauteur (*cf.* Chapitre II). En effet, dans notre modèle, les semis sont recrutés à 30 cm de hauteur.

La dispersion des graines produites sur une cellule (cellule source) se fait du centre de la cellule en question, vers le centre de toutes les cellules voisines (cellules cibles), ainsi que vers elle-même, selon (équation 5) :

Équation 5 :

$$Nb_{GrainesDisp} = \frac{p}{\pi u \left(1 + \frac{r^2}{u}\right)^{p+1}} * Nb_{TotGraines}$$

$Nb_{GrainesDisp}$ est le nombre de graines dispersées sur une cellule cible, à une distance *r* de la cellule source (produisant $Nb_{TotGraines}$). Lorsque la dispersion d'une cellule source se fait dans sa propre cellule, on ne prend pas une distance de 0 m, car sinon aucune graine n'arriverait dans sa propre cellule, mais on prend une distance de 1 m. Cette étape de dispersion est simulée à l'aide de deux boucles imbriquées, l'une qui passe en revue toutes les cellules sources ; l'autre, qui pour chaque cellule source, passe en revue toutes les cellules cibles.

2.1.2.3. Recrutement

Une fois les graines dispersées sur les cellules cibles, leur effectif est multiplié par un taux de recrutement pour donner un effectif de semis (c*f.* chapitre II). Le taux de recrutement dépend de l'altitude (remplacée par la température), de la densité (surface terrière) en pins, en hêtre et sapin et du nombre de graines dispersées sur une cellule (équation 6). Le taux de recrutement est obtenu de la façon suivante :

Équation 6 :

$$TxR = \frac{e^{3.12 + 0.7*|Temp-8|^{1.03} + 1.18*\log(Nb_{GrainesDisp}) - 0.008*DensSapinHêtre - 0.02*DensPins}}{Nb_{GrainesDisp}}$$

TxR est le taux de recrutement calculé pour une cellule ; *DensSapinHetre* est la densité (surface terrière en m² par hectare) du sapin et du hêtre ; *DensPins* est la densité en pins (surface terrière en m² par hectare).

Le nombre de semis par cellule est donc égal à (équation 7) :

Équation 7 :

$$Nb_{semis=} Nb_{GrainesDisp} * TxR$$

Nb_{Semis} le nombre de semis par cellule.

Le taux de recrutement des semis a été calibré sur des semis mesurant jusqu'à 30 cm, issus d'environ 25 événements de dispersion. Ainsi, le taux de recrutement a été calculé en intégrant 25 années de dispersion des graines. Afin de suivre la même procédure dans le modèle, la quantité de graines produites par arbres, pendant 25 ans, a été calculée. La quantité de graines prise en compte est donc le cumul du nombre de graines produites de l'année t_{n-24} à t_n (année de simulation). La quantité de graines produites dépend du nombre de cônes, qui lui-même dépend du diamètre des arbres. Or, le diamètre des arbres a crû entre t_{n-24} à t_n. Dans les simulations, le diamètre des arbres est connu pour l'année t_n. Pour connaître le nombre de graines produites entre t_{n-24} à t_n, il est donc nécessaire de connaître la valeur du diamètre pour les années t_{n-24} à t_n. Une relation a été établie par P. Dreyfus permettant de faire « décroître » le diamètre des arbres à partir de l'année t_n jusqu'à l'année t_{n-24}. A l'aide de cette relation, on a pu calculer la quantité de graines produites par un arbre pendant 25 ans (équation 8).

Équation 8 :

$$Nb_{TotGraines25ans} = \sum_{i=1}^{i=25} Nb_{TotGraines}$$

$Nb_{TotGraines25ans}$ est la quantité de graines produites pendant 25 ans ; *i* le nombre d'années allant de 1 à 25.

Le nombre de graines produites sur 25 ans par tous les arbres de la cohorte est dispersé ($Nb_{TotGraines25ans}$) des cellules sources vers les cellules cibles. Ainsi la quantité de graines reçues par une cellule correspond à 25 années de dispersion. C'est à partir de cette quantité de graines qu'est calculé le taux de recrutement. Le nombre de semis calculé à partir de ce taux de recrutement correspond donc à 25 années de recrutement. De façon à obtenir un recrutement annuel, on divise par 25 le nombre de semis obtenu à partir d'un taux de recrutement et d'un nombre de graines par cellule cumulés sur 25 ans. Notons que nous générons des semis de 1 an, alors que la relation a été établie sur des semis âgés de 1 à 25 ans, il serait plus réaliste, pour tenir compte de l'hétérogénéité des âges des semis, de générer des semis âgés de 1 à 25 ans, selon la répartition de la régénération dans les peuplements forestiers.

2.1.2.4. Croissance en diamètre

La croissance en diamètre dépend de la compétition (statut concurrentiel individuel, densité locale) et des conditions stationnelles (dont la température, *via* l'altitude) (équation 9).

Équation 9 :

$$D_{IN} = \left(12.99 * e^{\left(-e^{0.1-1.24*DR_{max}}\right)}\right) * \left(\frac{1}{1 + 0.72 * ((IC_{HS} + 1)/100)^{2.084}}\right) * \left(\frac{1}{1 - 0.071 * ((IC_P + 1)/100)}\right) * \left(\frac{1}{1 + 1.38 * ((gha + 0.01)/60)^2}\right)$$

D_{IN} (cm) est l'augmentation annuelle du diamètre ; IC_{HS} (cm/100 m²) est un indice de compétition individuel calculé comme la somme des diamètres de tous les individus (adultes ou régénération) de hêtre ou sapin ayant un diamètre supérieur ou égal à celui de l'individu considéré (compétition asymétrique), uniquement dans la même cellule de 100 m² que lui ; IC_P (cm/100 m²) est calculé comme IC_{HS}, mais en considérant les pins plus gros que l'individu considéré (et non plus le hêtre et le sapin) ; *gha* est l'indice de densité locale correspondant à la surface terrière (m²/ha) moyenne de la cellule et des 8 cellules voisines ; DR_{max} (sans unité, entre 0 et 1) est le rapport entre le diamètre de l'arbre et un diamètre théorique optimal (équation 10).

Équation 10 :

$$DR_{max} = dbh/(Hdomi/32)$$

dbh est le diamètre (cm) de l'individu à 1.30 m de hauteur ; la constante 32 est la valeur minimum observée pour le rapport hauteur/diamètre (sans unité) pour le sapin (individus en croissance libre - hors compétition - depuis l'origine) ; calculée comme la hauteur dominante d'un peuplement de sapin de même âge que le sujet et dans les mêmes conditions stationnelles (celles de la cellule), *Hdomi* (m) est la hauteur - théorique - qu'aurait atteint le sujet s'il avait poussé en permanence dans l'étage dominant, ; elle est calculée comme suit (équation 11) :

Équation 11 :

$$Hdomi = \frac{\left(k * {Age_{tot}}^{d}\right)}{b + \left({Age_{tot}}^{d}\right)}$$

b = 2230 ; d = 2.135

Age_{tot} est l'âge total du sujet ; b et d sont des constantes ; k est obtenu en appliquant cette formule pour un âge total de référence, fixé à 80 ans (équation 12) :

Équation 12 :

$$k = \frac{\left(Hdom_{AgeTot80}\right) * (b + 80^d)}{80^d}$$

b et d sont les mêmes constantes que pour l'équation 11. $Hdom_{AgeTot80}$ est la hauteur dominante (m) pour cet âge total de 80 ans, pour le sapin, dans les conditions stationnelles de la cellule. Cette hauteur de référence, indice de fertilité stationnelle, dépend de divers facteurs stationnels, notamment l'altitude et l'exposition (mais aussi le sol, la position topographique) ; cette dépendance a été simplifiée en la réduisant à l'effet de l'altitude, elle-même reliée à la température (altitude = (temp - 16.63)/0.071) (équation 13) :

Équation 13 :

$$Hdom_{AgeTot80} = -29.4 + 0.0608 * \left(\frac{temp - 16.63}{0.071}\right) - 0.0000213 * \left(\frac{temp - 16.63}{0.071}\right)^2$$

temp est la température moyenne annuelle (°C).

2.1.2.5. Croissance en hauteur

La croissance en hauteur dépend de l'accroissement en hauteur dominante (équation 14).

Équation 14 :

$$H_{IN} = Hdom_{IN} * \left(\frac{1}{1 + 34.06 * RetH^8}\right) * \left(\frac{1}{1 + 0.29 * \left(\frac{IC_{HS} + 1}{100}\right)^{2.18}}\right) * \left(\frac{1}{1 + 0.12 * \left(\frac{gha + 0.1}{50}\right)^{0.5}}\right)$$

H_{IN} est l'augmentation annuelle en hauteur (m) ; $Hdom_{IN}$ est une augmentation annuelle en hauteur dominante (m), théorique, d'un peuplement de sapin de même âge que le sujet et dans les mêmes conditions stationnelles.

Équation 15 :

$$RetH = \min(0.7, max(0, (Hdomi - height)/Hdomi))$$

RetH (entre 0 et 1, en fait borné entre 0 et 0.7) est le retard de croissance en hauteur de l'individu depuis sa naissance, exprimé comme une proportion entre sa hauteur actuelle et *Hdomi* (définie plus haut) (équation 15).

2.1.2.6. Mortalité densité-dépendante

La mortalité « densité-dépendante », régulière et continue, induite par la compétition entre arbres, est fonction de la pression moyenne de compétition, localement, calculée comme la surface terrière (*gha*), moyenne de la cellule portant l'individu considéré et des 8 cellules avoisinantes (équation 16). A pression moyenne égale, la mortalité est d'autant plus probable que le sujet à une faible hauteur (*H*) relativement au plus grand individu (*Hmax*) de sa cellule (quelle qu'en soit l'espèce) :

Équation 16 :

$$ProbMort_{5ans} = 5 * \left(1 - e^{(-p12*gha^2)*\left(\frac{1}{\min\left(\frac{H}{Hmax}\right)-1}\right)}\right)$$

$p12 = 2.803.\ 10^{-7}$

$ProbMort_{5ans}$ est la probabilité de mortalité sur 5 ans (relation calibrée sur des observations de mortalité, faite à 5 ans d'intervalle) ; p12 est une constante.

Équation 17 :

$$Correction = 5/ProbMort_{5ans} * (1 - (1 - ProbMort_{5ans})^{0.2})$$

Correction (équation 17) est un terme correctif permettant de calculer une probabilité de mortalité annuelle (équation 18).

Équation 18 :

$$ProbMort_{an} = correction * \frac{ProbMort_{5ans}}{5}$$

$ProbMort_{an}$ est la mortalité annuelle.

Un nouvel effectif de la cohorte à l'année t_n est calculé en multipliant l'effectif à l'année t_{n-1}, par la probabilité annuelle de survie (1 - $ProbMort_{an}$).

Les relations de croissance en diamètre, en hauteur et de mortalité densité-dépendante proviennent d'un modèle spécifiquement dédié à la dynamique forestière du complexe pinearies-hêtraies-sapinières de l'arrière-pays méditerranéen (Dreyfus, soumis), et sont également implémentées, en tout ou partie, dans d'autres modules (module « Ventoux » et modules apparentés) de la plateforme Capsis.

2.1.2.7. Mortalité massive

La mortalité massive est un processus que l'on peut intégrer ou non dans le modèle. Ici, ce processus est considéré, de manière simplifiée, comme dépendant de la réserve carbonée de l'arbre, elle-même dépendant uniquement de la température annuelle (équation 19) :

Équation 19 :

$$Res_C = -21.14 * temp^2 + 291.20 * temp - 742.89$$

Res_C est la réserve carbonée de l'arbre en gC.m^{-2} de sol. Cette équation a été obtenue en utilisant le modèle CASTANEA paramétré pour le Sapin (Cailleret 2011) sur 5 parcelles du gradient altitudinal entre 1000 et 1500 m.

Si la réserve carbonée est supérieure à 100 gC.m^{-2} (ce qui correspond à une **t**empérature annuelle de 4.1 °C, soit une altitude de 1765 m), alors il n'y a pas de mortalité massive; les arbres ne meurent alors que sous l'action de la mortalité densité-dépendante (celle-ci dépend en fait implicitement de la compétition pour les ressources, notamment l'eau du sol) (équation 20) :

Équation 20 :

$$P_{MortMass} = ProbMort_{an}$$

$P_{MortMass}$ est la probabilité de la mortalité massive .

- Si la réserve carbonée est inférieure à 100 gC.m^{-2}, alors les arbres meurent. La probabilité de mourir est calculée de la façon suivante (équation 21) :

Équation 21 :

$$P_{dép} = (1 - ProbMort_{an}) - Res_C/100$$

2.2. Format des fichiers d'entrée

2.2.1. Peuplements

Les peuplements forestiers générés sont constitués des trois essences principales présentes sur le Mont Ventoux, à savoir : le sapin (*Abies alba*), le hêtre (*Fagus sylvatica*) et les pins (*Pinus nigra*, *Pinus sylvestris* et *Pinus uncinata*). L'Office National des Forêts (ONF) a classifié les

peuplements forestiers du Mont Ventoux en unités d'analyses (UA), à l'intérieur desquelles le type et la composition du peuplement (ainsi que le type de station forestière) sont relativement homogènes. Chaque UA a été décrite par l'ONF en termes de recouvrement relatif par une essence principale, une ou deux essences secondaires. L'ONF a également fourni des informations de type surface terrière et nombre de tiges à l'hectare pour ces mêmes essences sur plus de 200 placettes couvrant la gamme des situations rencontrées sur le Ventoux ; ceci nous a permis d'attribuer une surface terrière et un nombre de tiges / ha pour chaque essence sur chaque UA. Dans un premier temps, nous avons généré des inventaires « virtuels », les données de l'ONF nous servant de base pour intégrer dans les inventaires des gammes de surface terrière et nombre de tiges à l'hectare réalistes pour les trois essences. Nous utilisons également les inventaires de l'ONF en tant qu'inventaires « réels ». Deux types d'inventaires sont donc créés i) les inventaires virtuels, dont les principales caractéristiques sont tirées des données de l'ONF et ii) les inventaires réels, directement issus des données de l'ONF. L'annexe 3 montre un exemple d'inventaire.

2.2.1.1. Cellules

Les cellules sont carrées et ont une surface de 100 m². Elles ont des coordonnées (i, j), allant de i : (0, n) à j : (0, m) et sont numérotées de 1 à (n+1) x (m+1).

Chaque cellule porte une information locale sur :

- L'environnement : altitude, exposition, pente, taux de recrutement (si on souhaite fixer une valeur, sinon ce dernier est calculé selon l'équation 6)
- Le peuplement : espèce (sapin, hêtre ou pin), surface terrière, nombre de tiges à l'hectare, âge.

2.2.1.2. Cohortes

Chaque cohorte est située sur une cellule (qui peut en porter plusieurs). La définition d'une cohorte se fait à partir de son année de naissance et de son espèce.

Outre l'identifiant de la cellule et l'espèce, chaque cohorte a pour caractéristiques :

- Un nombre d'individus dans la cohorte
- Un âge

- Une surface terrière
- Un nombre de tiges à l'hectare.

Les cohortes générées dans les fichiers d'inventaire (ONF) ne sont composées que par des adultes. De façon à simuler une régénération initiale, nous faisons commencer les simulations 25 ans avant l'année de départ (2000), période pendant laquelle, nous supposons un climat constant.

2.2.2. Climat

Le climat est intégré dans le modèle en utilisant un fichier de températures. Ce fichier contient une valeur de différence de la température par année par rapport à l'année de départ pour laquelle la différence est égale à 0. La valeur de la température sur les cellules est calculée de la façon suivante :

$$température = 16.63 - 0.0071 * altitude + tIncrement$$

température est la température (moyenne annuelle) estimée d'une cellule, *altitude* est l'altitude de la même cellule, *tIncrement* est la valeur d'incrémentation trouvée dans le fichier d'entrée climatique. Pour ces fichiers d'entrée, nous utilisons un scénario d'augmentation de la température pour la région, établi par l'unité AgroClim de l'INRA (Avignon). Ce fichier a été créé à partir des données ARPEGE pour la région, il se base sur un scénario moyen d'augmentation des températures (+ 3.5 °C en 100 ans). D'autres fichiers d'entrée climatiques ont été créés, pour lesquels la température augmente soit de 2 °C[a] (limite basse des scénarios envisagés pour l'augmentation de la température de 2000 à 2100), soit de 6 °C[a] (limite haute de l'augmentation de la température) ou bien reste constante.

2.3. Exports des simulations

A partir des simulations réalisées, les données concernant le peuplement et les cellules ont été exportées. Les informations concernant le peuplement sont les cohortes, leur identifiant, l'espèce, leurs coordonnées (i, j), le nombre d'individus par cohorte, le diamètre moyen à hauteur de poitrine, la hauteur, le nombre de graines produites (dans le cas du sapin), ont été exportées. Les informations concernant les cellules sont : leurs coordonnées (i, j), leurs

[a] Pour ces 2 fichiers climatiques, la température augmente de façon régulière, ils seront arrangés prochainement.

caractéristiques environnementales (température, altitude, pente, exposition *etc.*), la surface terrière en sapin, hêtre et pin, le taux de recrutement (dans le cas du sapin).

2.4. Calcul des distances de migration

A partir des exports des simulations, les distances de migration que le sapin parcourt en 100 ans (de l'année 2000 à 2100) sont mesurées. Pour chacune des années (2000 à 2099), la distance (m) entre la cohorte juvénile la plus loin sur le front à t_0 et la cohorte juvénile la plus loin à t_{+1} a été mesurée. Les distances entre les 25ème et 50ème cohortes les plus avancées à t_0 et la cohorte la plus loin sur le front à t_{+1}ont également été mesurées.

2.5. Evaluation de la réduction de l'étendue du sapin

Nous parlerons ici d'étendue du sapin et non de répartition car les simulations réalisées ne concernent qu'une petite partie de la sapinière, et non l'ensemble de sa répartition sur la face nord du Mont Ventoux. Sur un gradient altitudinal, nous avons étudié l'impact de la mortalité massive sur le front arrière de l'étendue du sapin, en fonction de l'augmentation de la température (+ 2 °C ; + 3.5 °C, + 6 °C). Pour cela, nous avons mesuré la distance entre l'individu le plus bas en altitude et le plus haut en altitude à l'année 2100, dans las cas où l'on prend en compte la mortalité massive. Puis nous avons mesuré la même distance dans le cas où nous ne tenons pas compte la mortalité massive. Nous avons également regardé si le front avant migre plus vite, à la même vitesse, ou plus lentement que se fait l'extinction au front arrière.

2.6. Schéma récapitulatif du fonctionnement du modèle

Le schéma ci-dessous (figure 5) résume de façon synthétique le fonctionnement du modèle « Migration ». Tout d'abord, deux fichiers d'entrée sont chargés, à savoir un pour le peuplement que l'on veut représenter, un pour l'évolution des températures qui nous intéresse. Suite au chargement, le peuplement va évoluer (dans notre cas seul le sapin évolue) en fonction des différents processus du cycle de vie des arbres (fructification, dispersion, recrutement, croissance, mortalité et/ou mortalité massive). Le fichier climatique va intervenir pour les processus de fructification, recrutement croissance et mortalité massive qui dépendent de la température. Une fois la simulation terminée, les données concernant le peuplement et les cellules sont exportées. Ces données permettent de mesurer les distances que parcourt le sapin chaque année.

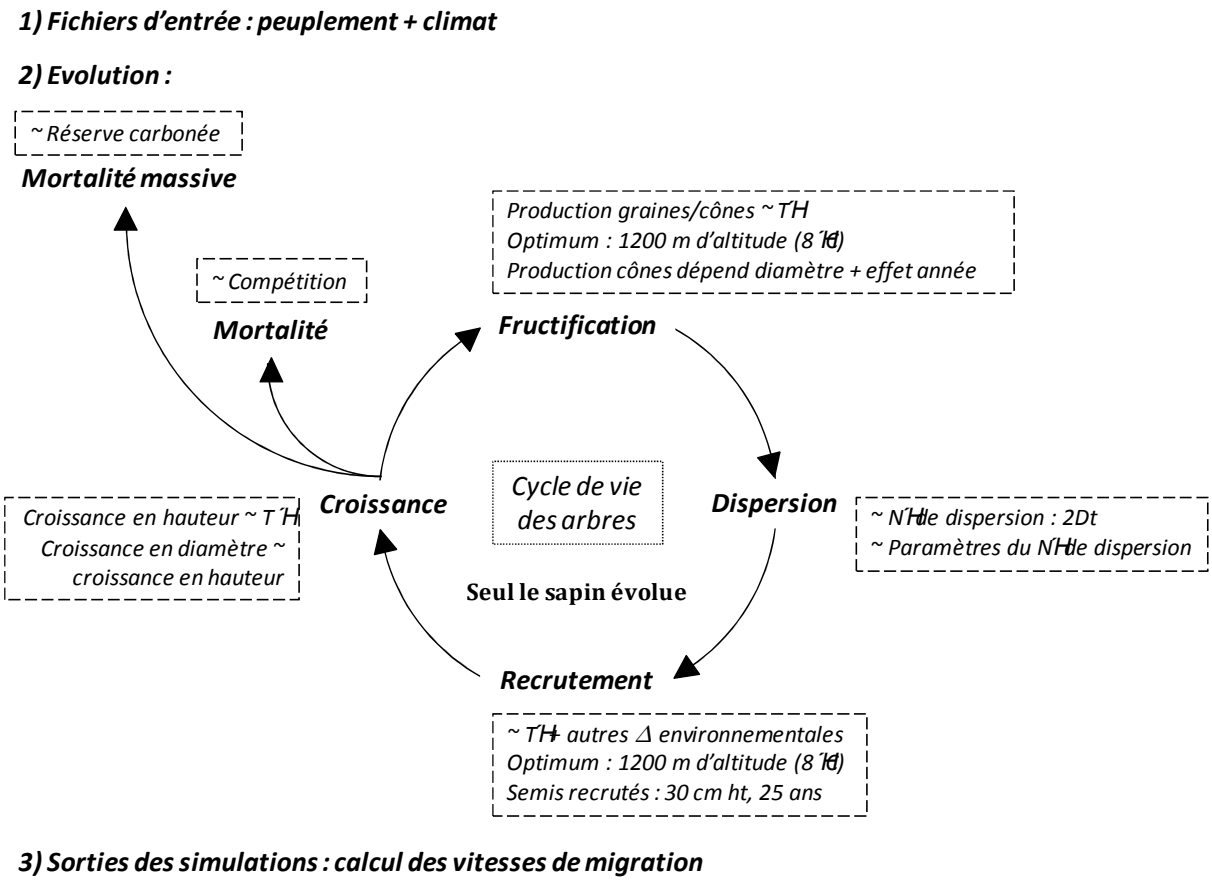


Figure 4-5 : Schéma récapitulatif du fonctionnement du modèle « Migration »

3. PLAN DE SIMULATIONS

Une série de simulations a été réalisée, en faisant varier indépendamment les paramètres potentiellement influant sur la vitesse de migration du sapin. Ces simulations restent préliminaires et ont vocation à tester le comportement global du modèle « Migration » construit dans la plateforme CAPSIS. Le tableau 1 résume les caractéristiques des différentes simulations réalisées, les dimensions de la scène modélisée, l'altitude, comment évolue le climat au cours de la simulation et enfin quel paramètre est modifié. Toutes les simulations couvrent la période 1975 à 2000. Pendant cette période, le climat est constant, cette période sert à créer la régénération. Le climat évolue de l'année 2000 à 2100 en fonction de différents scénarii climatiques.

3.1. Type de scène

Nous avons utilisé deux types de scènes : des scènes théoriques et une scène « réelle ». Pour les scènes théoriques, l'altitude est constante et le climat (température) par conséquent homogène. Le peuplement est principalement composé de pin (surface terrière = 50 m²/ha, nombre de tiges à l'hectare = 110), le sapin recouvre un quart de la scène (surface terrière = 30 m²/ha, nombre de tiges à l'hectare = 125).

La scène « réelle » provient des inventaires de l'ONF. Cette scène présente un gradient altitudinal variant de 1100 à 1630 m (soit une pente de 25°). En 1975, le peuplement de sapin s'étale entre 1100 et 1490 m d'altitude. Sur cette scène la température augmente graduellement avec l'altitude.

Tableau 4-1: Plan de simulations. Projet : nom des simulations réalisées ; Dimensions scène (m) : étendue de la scène (i , j) en mètre ; Années : période pendant laquelle se déroule la simulation ; Gradient altitudinal (m) : altitude la plus faible de la scène et altitude la plus élevée ; Climat : fichier d'entrée climatique utilisé ; Paramètres : paramètre étudié au cours de la simulation.

Projet	Dimensions scène (m)	Altitude (m)	Climat	Type de peuplement	recouvrement du sapin	Paramètres
Impact des paramètres de la courbe de dispersion	1500 x 50	1300	Constant	Principalement du pin	1/4 de la scène	p = 0,64 ; u = 197 p = 0,47 ; u = 197 p = 0,17 ; u = 197 p = 0,44 ; u = 100 p = 0,32 ; u = 50
Nombre de graines par cône	1400 x 50	1300	Constant	Principalement du pin	1/4 de la scène	50 graines / cônes 100 graines / cônes 200 graines / cônes
Diamètre à la première fructification	1400 x 50	1300	Constant	Principalement du pin	1/4 de la scène	5 à 13 cm Ø 8 à 13 cm Ø 11 à 13 cm Ø 13 à 16 cm Ø > 16 cm Ø Fructification au diamètre normal

Augmentation de la température à 1600 m d'altitude	1400 x 50	1600	/	Principalement du pin	1/4 de la scène	Température constante Température : + 2° C Température : + 3,5° C Température : + 6° C
Evolution de l'étendue altitudinale du sapin	2000 x 50	1100-1630	/		1100 à 1490 m d'altitude	Température constante Température : + 2° C Température : + 3,5° C Température : + 6° C

3.2. Impact de la forme de la courbe de dispersion sur les capacités de migration

La distance à laquelle les graines se dispersent va fortement conditionner les capacités de migration du sapin. Dans le modèle, cette distance dépend de la forme de la courbe de dispersion considérée, qui est une courbe de type 2Dt (dont la forme dépend des paramètres *p* et *u*). De façon à quantifier l'effet de la forme de la courbe de dispersion sur les capacités de migration du sapin, nous utilisons cinq jeux de paramètres *p* et *u*. Le jeu de paramètres de référence est $p = 0.64$ et $u = 197$, les autres paramètres sont choisis dans le but de faire varier soit la distance médiane de dispersion (MDD), soit la forme de la queue de dispersion. Le tableau 4-2 résume les paramètres *p* et *u* utilisés pour les différentes simulations ; la valeur de la MDD ; le pourcentage de semis dispersés à 40, 100 et 500 m à partir d'un semencier. Les courbes de dispersion sont représentées sur la figure 4-5. En se plaçant à la même altitude (1300 m), et à température constance de 1975 à 2100, nous avons étudié l'impact de la forme de la courbe de dispersion sur les capacités de migration du sapin. L'altitude de 1300 m a été choisie car elle correspond à une situation favorable pour le sapin et au dessus de son optimum de fructification et recrutement, cette même altitude sera utilisée pour les simulations suivantes (nombre de graines par cône, âge et diamètre à la fructification).

Tableau 4-2 : Paramètres de dispersion *p* et *u* utilisés dans les simulations. MDD : distance médiane de dispersion. « *40 m* (%) » correspond au pourcentage de graines dispersées à 40 m à partir d'un arbre source, en fonction des paramètres *p* et *u* du modèle de dispersion, idem pour les distances de 100 et 500 m.

p	u	MDD (m)	40 m (%)	100 m (%)	500 m (%)
0,64	197	20	76	92	97
0,47	197	26	64	84	97
0,17	197	100	31	49	70
0,44	100	20	71	86	97
0,32	50	20	67	82	93

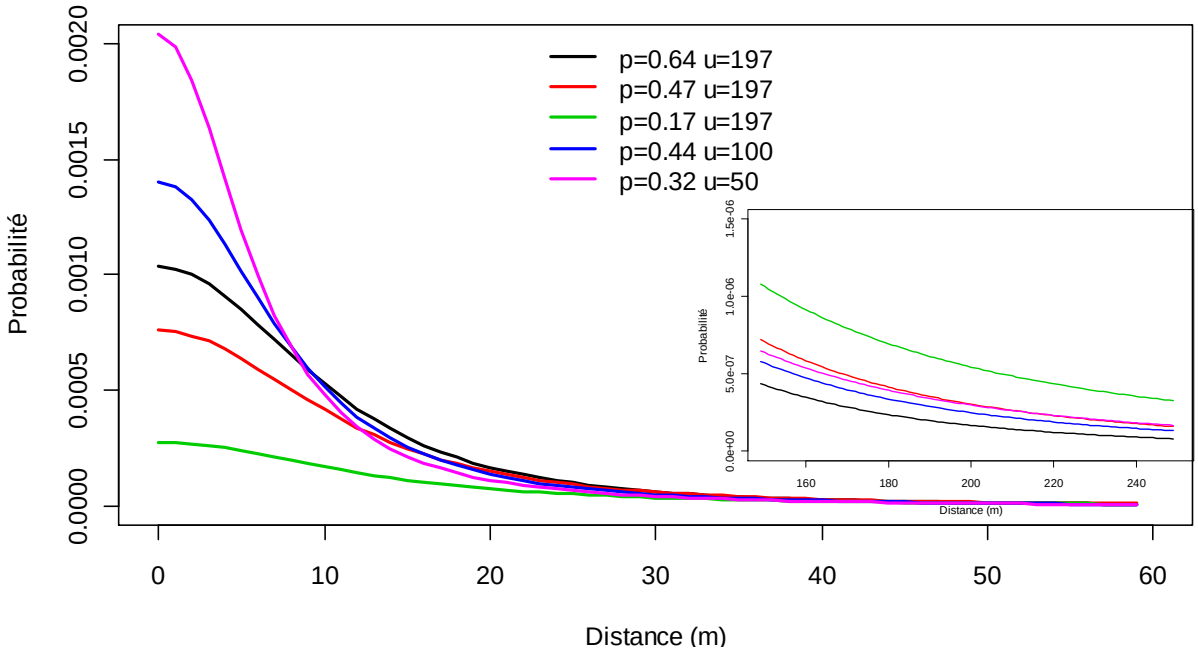


Figure 4-6 : Graphique représentant les cinq courbes de dispersion utilisées dans les simulations. Abscisses : distance (m) ; Ordonnées : Probabilité de dispersion ; Courbe noire : p = 0.64, u = 197, MDD = 200 m ; Courbe rouge : p = 0.47, u = 197, MDD = 26 ; Courbe verte : p = 0.17, u = 197, MDD = 100 ; Courbe bleue : p = 0.44, u = 100, MDD = 20 ; Courbe bleu claire : p = 0.32, u = 50, MDD = 20. Médaillon : détail des queues des courbes de dispersion entre 150 et 250 m.

3.3. Impact des niveaux de fructification

3.3.1. Variation du nombre de graines par cône

Le nombre de graines viables par cône dépend de la température (équation 2), ainsi l'augmentation de la température, selon différents scenarii, va modifier plus ou moins fortement la production de graines. Ces simulations ont pour but de montrer comment la quantité, de graines viables produites, influence les capacités de migration du sapin. En se plaçant à altitude constante (1300 m), le nombre de graines par cône a été fixé à 50, 100 et 200. La valeur de 100 graines par cônes étant une valeur moyenne.

3.3.2. Variation du diamètre à la fructification

Le diamètre, à partir duquel les arbres fructifient, risque de jouer un rôle important dans les capacités de migration des arbres. En effet, plus le diamètre de première fructification est faible, plus les temps de génération sont courts, augmentant ainsi les capacités de migration. Pour un effet année moyen (A = 23, équation 1), les arbres se mettent à fructifier à partir de 11 cm. Nous avons testé l'effet de plusieurs diamètres à la première fructification sur les capacités de migration du sapin :

- Les arbres fructifient à partir de 5 cm de diamètre. Pour les arbres mesurant entre 5 et 13 cm de diamètre, le nombre de cônes produit par année a été fixé arbitrairement à 10 cônes/arbres, avec 100 graines par cône ;
- 8 cm (8 à 13 cm Ø : 10 cônes/an avec 100 graines/cône) ;
- 11 cm (11 à 13 cm Ø : 10 cônes/an avec 100 graines/cône) ;
- 13 cm (13 à 16 cm Ø : 10 cônes/an avec 100 graines/cône) ;
- 16 cm (les arbres ne fructifient pas avant ce diamètre) ;
- Pas de modification du diamètre à la première fructification.

3.4. Impact du milieu d'accueil sur les capacités de migration du sapin

Nous avons testé l'impact du milieu « d'accueil » sur les capacités de migration du sapin. Dans un premier cas, le sapin progresse dans un peuplement de pin (surface terrière = 130 m²/ha, nombre de tiges à l'hectare = 60 nb/ha). Dans un second cas, le sapin progresse dans un peuplement de hêtre présentant la même surface terrière et le même nombre de tiges à l'hectare que dans le cas du pin.

3.5. Impact de l'augmentation de la température à 1200 et 1600 m d'altitude

Pour deux altitudes (1200 et 1600 m), nous avons étudié les capacités de migration du sapin dans un peuplement de pin, en fonction de l'augmentation de la température (climat constant, +2°C, +3.5°C ou +6°C). L'altitude de 1200 m a été choisie car elle correspond à l'optimum de recrutement des semis et de fructification. L'altitude 1600 m a été choisie parce qu'elle correspond à la limite supérieure actuelle du sapin sur la face nord du Mont Ventoux.

3.6. Impact de la mortalité massive sur l'étendue du sapin sur un gradient altitudinal

A partir d'une scène « réelle » (données ONF) nous avons mesuré l'impact de la mortalité massive sur l'étendue du sapin, sur un gradient altitudinal variant de 1100 à 1630 m d'altitude. Le sapin s'étend au début de la simulation de 1100 à 1490 m d'altitude. La mortalité massive dépendant de la température (équation 19), nous avons testé l'impact de la mortalité massive si la température augmente de 2, 3.5 et 6 °C.

4. RESULTATS ET INTERPRETATIONS

4.1. Déplacement des températures et des optimums

4.1.1. Résultats

Si on considère que la relation entre l'altitude et la température reste identique au cours des cent prochaines années, c'est-à dire que la température baisse toujours de 0.7 °C lorsque l'altitude augmente de 100 m, alors il est possible de traduire le réchauffement en un déplacement en altitude. On distingue la distance verticale (différence altitudinale) de la distance réelle (distance réelle de déplacement de la température sur la ligne de plus grande pente) (figure 7). La figure 4-6 illustre le déplacement de la température entre les années 2000 et 2100 en fonction d'une augmentation de 2, 3.5 ou 6 °C. Pour une augmentation de 2 °C, la température se déplace de 281 m en altitude, ce qui représente 665 m à parcourir en distance réelle (pente fixée à 25°). Pour une augmentation de 2 °C, la température se déplace de 281 m en altitude, ce qui représente 665 m à parcourir en distance réelle. Pour une augmentation de 3.5 °C, la température se déplace de 493 m en altitude, soit de 1166 m en distance réelle. Pour une augmentation de 6 °C, le climat se déplace de 845 m en altitude, soit 2000 m en distance réelle. A titre indicatif, si la pente est plus faible, la distance « réelle » de déplacement de la température est plus grande. Par exemple pour une pente de 10 °, la distance « réelle » de déplacement de la température est de 1618, 2839 ou 4866 m pour une augmentation de 2, 3.5 °C ou 6 °C, distance à parcourir par les espèces pour « suivre la température favorable à leur présence ». La distance que le sapin a à parcourir pour suivre le déplacement du climat est la distance réelle. Si la température augmente de 2, 3.5 ou 6 °C, le sapin devra donc migrer de 665, 1166, ou 2000 m respectivement.

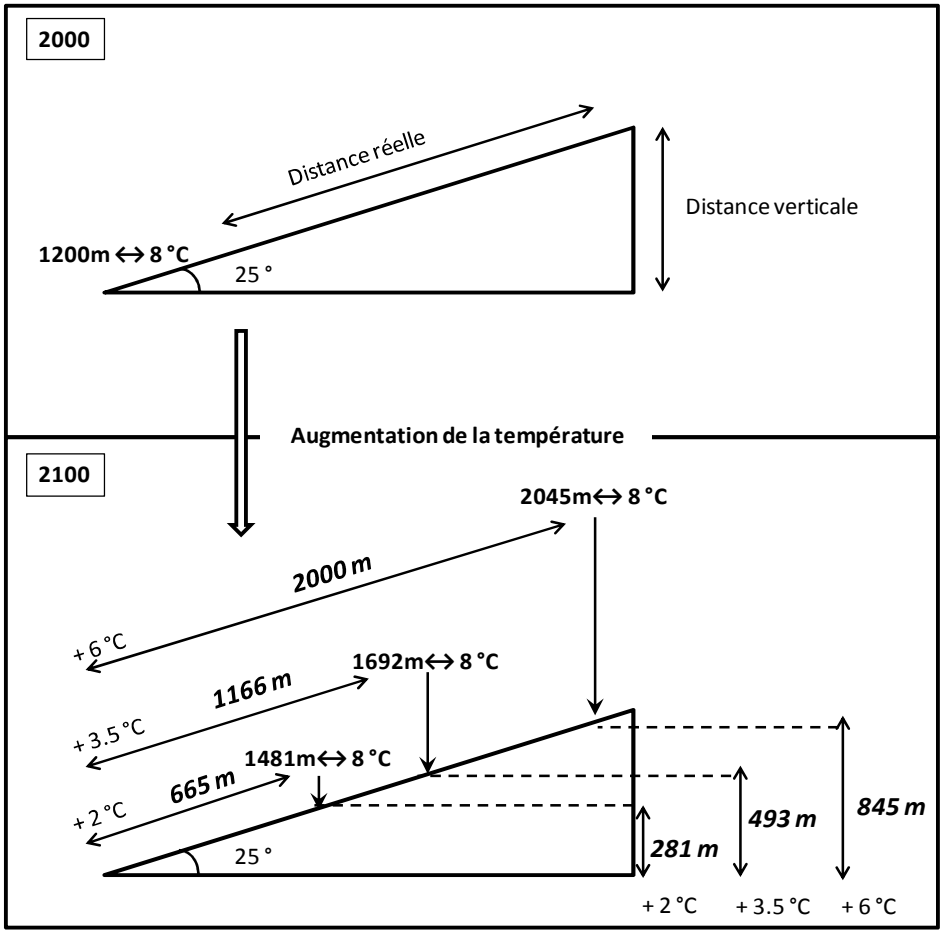


Figure 4-7 : Déplacement du climat entre les années 2000 et 2100 en fonction de l'augmentation de la température soit de 2, 3.5 ou 6 °C. Pour une augmentation de 2 °C le climat se déplace de 281 m verticalement et 665 m en distance réelle. Pour une augmentation de 3.5 °C le climat se déplace de 493 m verticalement et 1166 m en distance réelle. Pour une augmentation de 6 °C le climat se déplace de 845 m verticalement et 2000 m en distance réelle.

Les optimums de fructification, recrutement et croissance (processus influencés par le climat dans notre modèle) sont autour de 1250, 1260 et 1430 m en altitude (optimums calculés à partir des équations 2, 6 et 13). Si la température augmente, ces optimums vont se déplacer plus haut en altitude, en considérant que les relations processus/climat restent identiques au cours du siècle à venir et que l'adaptation génétique du sapin resterait négligeable. Le tableau 4-3 illustre les déplacements des optimums, entre 2000 et 2100, en fonction de l'augmentation de la température (+2, +3.5 ou +6 °C). La fructification du sapin est optimale à une altitude de 1250 m environ, à l'heure actuelle. Face à une augmentation de 2, 3.5 ou 6 °C, l'optimum se déplacera à 1530, 1750 ou 2095 m en altitude respectivement. Le recrutement des semis de sapins est optimal à une altitude de 1260 m environ à l'heure actuelle. Face à une augmentation de 2, 3.5 ou 6 °C, l'optimum se déplacera à 1540, 1750 ou 2100 m en altitude respectivement. La croissance du sapin est optimale à une altitude de 1430 m environ à l'heure actuelle. Actuellement, la croissance du sapin est optimale à une altitude de 1430 m

environ. Face à une augmentation de 2, 3.5 ou 6 °C, l'optimum se déplacera à 2095, 2100 ou 2275 m en altitude respectivement.

Tableau 4-3 : Déplacement des optimums de fructification, recrutement et croissance sur la face nord du Mont Ventoux.

Processus	**2000**		**2100**	
		+ 2°C	+ 3,5°C	+ 6°C
Fructification	1250	1530	1750	2095
Recrutement	1260	1540	1760	2105
Croissance	1430	1710	1930	2275

4.1.2. Interprétation

Il est maintenant admis que la température a augmenté depuis le début du 20ème siècle de 0.74[0.56-0.92] °C (IPCC 2007), avec un réchauffement récent sur les continents de l'ordre de 0.27°C (±0.07) par décennie depuis 1979. Le réchauffement est plus marqué dans l'hémisphère nord (0.33 °C (±0.09) par décennie) que dans l'hémisphère sud (0.13 °C (±0.07) par décennie). Les modèles climatiques prévoient une augmentation de la température moyenne comprise entre 1.8[1.1-2.9] °C et 4[2.4-6.4] °C, entre la fin du 20ème siècle et la fin 21ème selon différents scénarii socio-économiques. Loarie *et al.* (2009) ont introduit la notion d'indice de vélocité des températures (km/an), qui correspond à la vitesse de déplacement des températures en un point donné de la surface de la Terre ; cet indice est calculé à partir des prévisions d'augmentation des températures à l'échelle globale. Leurs résultats montrent que l'indice de vélocité est plus faible en région montagneuse (0.08 km/an) qu'en régions de plaines (1.26 km/an). En considérant une gamme d'augmentation des températures entre +2 °C et + 6 °C, et en supposant que la relation altitude/température (+0.7 °C/100 m d'altitude) reste constante durant le siècle à venir, la température se déplacera de 281 à 845 m en distance verticale, soit de 665 à 2000 m en distance réelle (distance à parcourir par le sapin pour « suivre » la température favorable à sa présence), sur le Mont Ventoux qui présente une forte pente de 25°, en versant Nord. Avec une pente de 10 °C, la distance à parcourir varierait entre 1618 et 4866 m en fonction des différents scénarii d'augmentation de la température. La forte pente de la face nord du Mont Ventoux, constituerait donc un avantage pour le maintien du sapin.

En connaissant l'optimum thermique (donc l'optimum altitudinal), des processus de recrutement, fructification et croissance pour le sapin, il est possible de déterminer l'altitude à laquelle se situera cet optimum dans 100 ans. Les optimums de fructification et de

recrutement, se situeront en 2100 autour de 1530, 1540 m d'altitude, si la température augmente de 2 °C ; autour de 1750, 1760 m d'altitude pour une augmentation de la température de 3.5 °C et entre 2095 et 2105 m d'altitude pour une augmentation de la température de 6 °C (résultats fondés sur les relations intégrées dans le modèle « Migration »). Si la température augmente de 2 °C, les optimums se situeront à une altitude où il existe actuellement des populations de sapin denses. Pour une augmentation de 3.5 °C, les optimums se situeront au-delà de la limite actuelle de la forêt, hormis quelques peuplements clairsemés, mais ce décalage d'optimum favorisera le développement des populations aux marges « hautes » (autrement dit, aux marges avant). Enfin, pour une augmentation de 6 °C, les optimums se situeront au-delà du sommet du Mont Ventoux ; si des populations de sapin subsistent, celles-ci ne seront donc pas dans des conditions optimales de recrutement et fructification. L'optimum de croissance, quant à lui, se situe actuellement à 1430 m d'altitude ; pour des températures augmentant de 2, 3.5 ou 6 °C, les optimums se situeront à 1710, 1930 et 2275 m d'altitude respectivement. Pour une augmentation de 2°C, 3.5 °C ou 6 °C, l'optimum de croissance se situera soit à l'extrême limite supérieure de la forêt (+2 °C) ; soit dépassera le sommet du Mont Ventoux (3.5 °C, ou 6 °C), ainsi la croissance sera fortement ralentie. Notons cependant que des études dendrochronologiques, réalisées sur des sapins de la face nord du Mont Ventoux, ont montré un optimum se situant autour de 1200 m, ce résultat est moins drastique quant à l'évolution de l'optimum de croissance.

Il faut cependant prendre la définition d'optimum avec précautions. En effet, l'optimum n'est pas une valeur fixe et peut varier entre années. Il vaudrait mieux considérer l'optimum comme un intervalle de conditions environnementales (dans nos cas l'altitude) favorable à la présence d'une espèce.

Si le sapin s'adapte au plan génétique à l'évolution du climat, il est probable que les optimums ne se déplaceront pas de façon linéaire avec le déplacement du climat. Ainsi, il est possible que les optima de fructification, recrutement et croissance se situent, à la fin du siècle, sur le gradient altitudinal de la face nord du Mont Ventoux. Cependant, l'adaptation semble être lente chez les arbres, à longs cycles reproductifs (Petit and Hampe 2006). Finalement, une adaptation locale du sapin, sur le gradient altitudinal que constitue le versant nord du Mont Ventoux, aurait pour conséquence que les populations présentent une plus faible amplitude écologique que sans adaptation locale. L'évolution du climat risquerait donc

d'affecter (en termes de mortalité) plus fortement les populations localement adaptées (car présentent une amplitude écologique plus faible) (Savolainen *et al.* 2007).

4.2. Impact de la forme de la courbe de dispersion sur les capacités de migration

4.2.1. Résultats

Pour une température constante, et à une altitude de 1300 m (pas de prise en compte de la pente), le sapin migre de 130 à 260 m en 100 ans, en fonction des paramètres *p* et *u* de la courbe de dispersion. Le sapin migre de 130 m si les paramètres de la courbe de dispersion sont égaux à $p = 0.64$ et $u = 197$ (figure 4-7a) ; comme ces paramètres sont ceux calibrés à partir des placettes de régénération (*cf.* chapitre II, partie 1), cette courbe sera appelée « courbe de référence ». Le sapin migre de 200 m si les paramètres *p* et *u* sont égaux à 0.47 et 197 (figure 4-7b) ; de 260 m si les paramètres *p* et *u* sont égaux à 0.17 et 197 (figure 4-7c) ; de 150 m si les paramètres *p* et *u* sont égaux à 0.44 et 100 respectivement (figure 4-7d) ; de 190 m si les paramètres *p* et *u* sont égaux à 0.32 et 50 (figure 4-7e) (*cf.* tableau 4-2).

La migration est maximale pour la courbe de dispersion qui présente une MDD de 100 m ($p = 0.17$, $u = 197$), avec 49 % des graines dispersées dans un rayon de 100 et 70 % dans un rayon de 500 m à partir d'un semencier. La MDD de cette courbe est 5 fois plus grande que celle de la courbe de référence ($p = 0.64$, $u = 197$, MDD = 20 m), mais la distance à laquelle le sapin migre est seulement 2 fois plus grande.

En augmentant la MDD de 6 m par rapport à celle de la courbe de référence ($p = 0.47$, $u = 197$), la distance à laquelle le sapin migre est de 200 m, contre 130 m pour la courbe de référence. En utilisant ces paramètres, 64 % des sapins sont dispersés dans un rayon de 100 m à partir des semenciers (contre 76 % pour la courbe de référence) ; 84 % à 100 m (92 % pour la courbe de référence) et 97 % à 500 m (comme la courbe de référence).

Avec une MDD de 20 m (comme la courbe de référence), mais des queues de dispersion plus lourdes, la distance de migration augmente de 20 ou 60 m. Avec une courbe de dispersion pour laquelle $p = 0.44$ et $u = 100$, la distance de migration atteint 150 m en 100 ans (figure 4-7d). Si $p = 0.32$ et $u = 50$, la distance de migration atteint 200 m en 100 ans (figure 4-7e). Pour ces courbes, 71 et 67 % des graines sont dispersées dans un rayon de 40 m (76 % pour la courbe de référence), 86 et 84 % dans un rayon de 100 m (92 % pour la courbe de référence) et 97 et 93 % dans un rayon de 500 m (97 % pour la courbe de référence).

La distance entre la graine dispersée la plus loin (notée « max graines ») et celle à laquelle le dernier semis est recruté est de 40 m (p = 0.64, u = 197) ; 70 m (p = 0.64, u = 197) ; 110 m (p = 0.17, u = 197) ; 70 (p = 0.44, u = 100) ; 60 m (p = 0.32, u = 50).

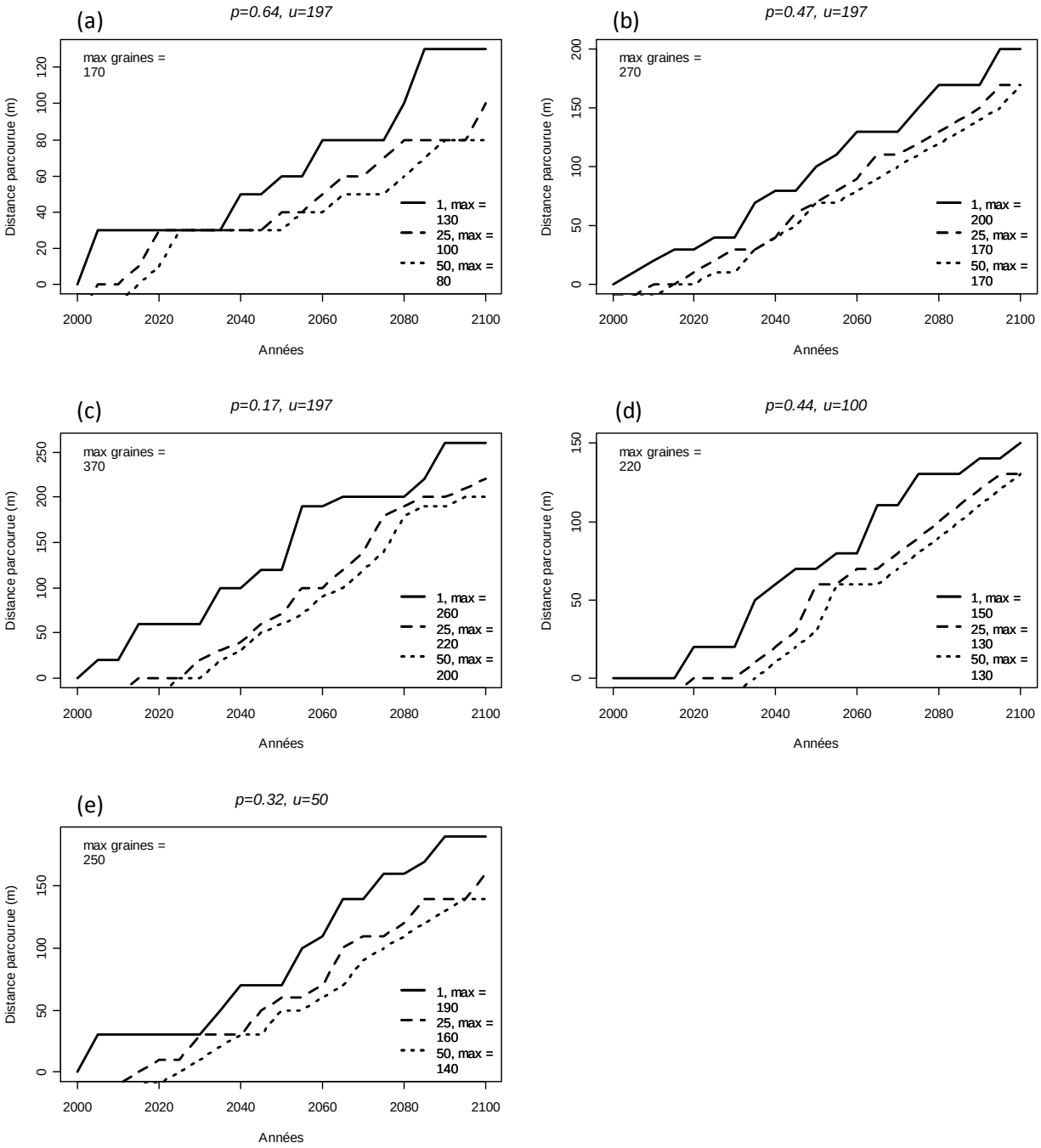


Figure 4-8 : Distance parcourue par le sapin à 1300 m d'altitude entre les années 2000 et 2100 dans un peuplement principalement composé de pins. a) : Si les paramètres de dispersion sont : *p* = 0.64 et *u* = 197 et MDD = 20m ; b) Si les paramètres sont : *p* = 0.47 ; *u* = 197 et MDD = 26m ; c) Si les paramètres sont : *p* = 0.17 ; *u* = 197 et MDD = 100m ; (d) Si les paramètres sont : *p* = 0.44 ; *u* = 100 et MDD = 20m ; (e) Si les paramètres sont : *p* = 0.32 ; *u* = 50 et MDD = de 20m.

4.2.2. Interprétation

Les simulations concernant l'importance de la forme de la courbe de dispersion sur les capacités de migration du sapin, ont mis en évidence que la forme de la queue de dispersion et la distance médiane de dispersion (MDD) a un impact sur les capacités de migration du sapin.

Le sapin migre de 130 m, en 100 ans, pour une courbe de dispersion présentant une MDD de 20 m (courbe de référence, calibrée dans le chapitre II, partie 1), jusqu'à 260 m pour une courbe de référence présentant une MDD de 100 m. Ce résultat montre, tout d'abord que même en augmentant de 5 fois la MDD (par rapport à la MDD de référence), le sapin ne migre pas 5 fois plus loin. Ce faible écart entre les distances de migration du sapin en fonction de la forme de la courbe de dispersion, contrairement aux fortes différences de la forme des courbes de dispersion, met en évidence que la migration est la résultante de tous les processus du cycle de vie. En effet, cela montre que la distance à laquelle migre le sapin ne dépend pas que de la forme de sa courbe de dispersion, mais également des autres processus tels que le recrutement, la fructification *etc*. Ce résultat montre également que quelques soient les noyaux de dispersion envisagés, du plus réaliste au plus irréaliste, en prenant en compte une large gamme d'incertitudes, le sapin ne migre pas assez rapidement pour suivre le réchauffement climatique.

En plus de la variation de la MDD, la forme de la queue de dispersion est un paramètre important quant aux capacités de migration des espèces. Ce résultat est illustré par les simulations où la MDD de la courbe de dispersion est égale à la MDD de la courbe de référence (20 m), mais avec des courbes de dispersion plus lourdes. En faisant varier la queue de la courbe de dispersion, le sapin a la capacité de migrer jusqu'à 190 m de distance (contre 130 m pour la courbe de référence). Comme évoqué dans le chapitre II, il est difficile de calibrer la queue de la courbe de dispersion, pour différentes raisons, notamment à cause de la difficulté à connaître les semenciers à longue distance. Ainsi, on peut considérer que la valeur de 130 m à laquelle le sapin migre (si on considère la courbe de référence) peut varier de plusieurs décamètres, en fonction des incertitudes sur la queue de la courbe de dispersion. Des études vont dans le sens d'une queue de dispersion des graines lourdes chez les arbres (Clark 1998, Clark *et al.* 2001), néanmoins, ce sont principalement les arbres pionniers qui montrent de grandes capacités de dispersion.

4.3. Impact des niveaux de fructification sur les capacités de migration

4.3.1. Résultats

4.3.1.1. Variation du nombre de graines par cône

Les figures suivantes montrent que les capacités de migration du sapin dépendent du nombre de graines par cône. Si le nombre de graines par cône est fixé à 50, le sapin migre de 60 m (figure 4-8a) ; de 100 m si le nombre de graines par cônes est fixé à 100, alors que pour un nombre de graines par cône fixé à 200, le sapin migre de 150 m (figure 4-8b).

La distance entre la graine dispersée la plus loin (« max graines ») et celle à laquelle le dernier semis est recruté est de 90 m pour un nombre de graines par cône fixé à 50 ; de 100 m pour 100 graines/cônes et de 150 pour 200 graines/cône.

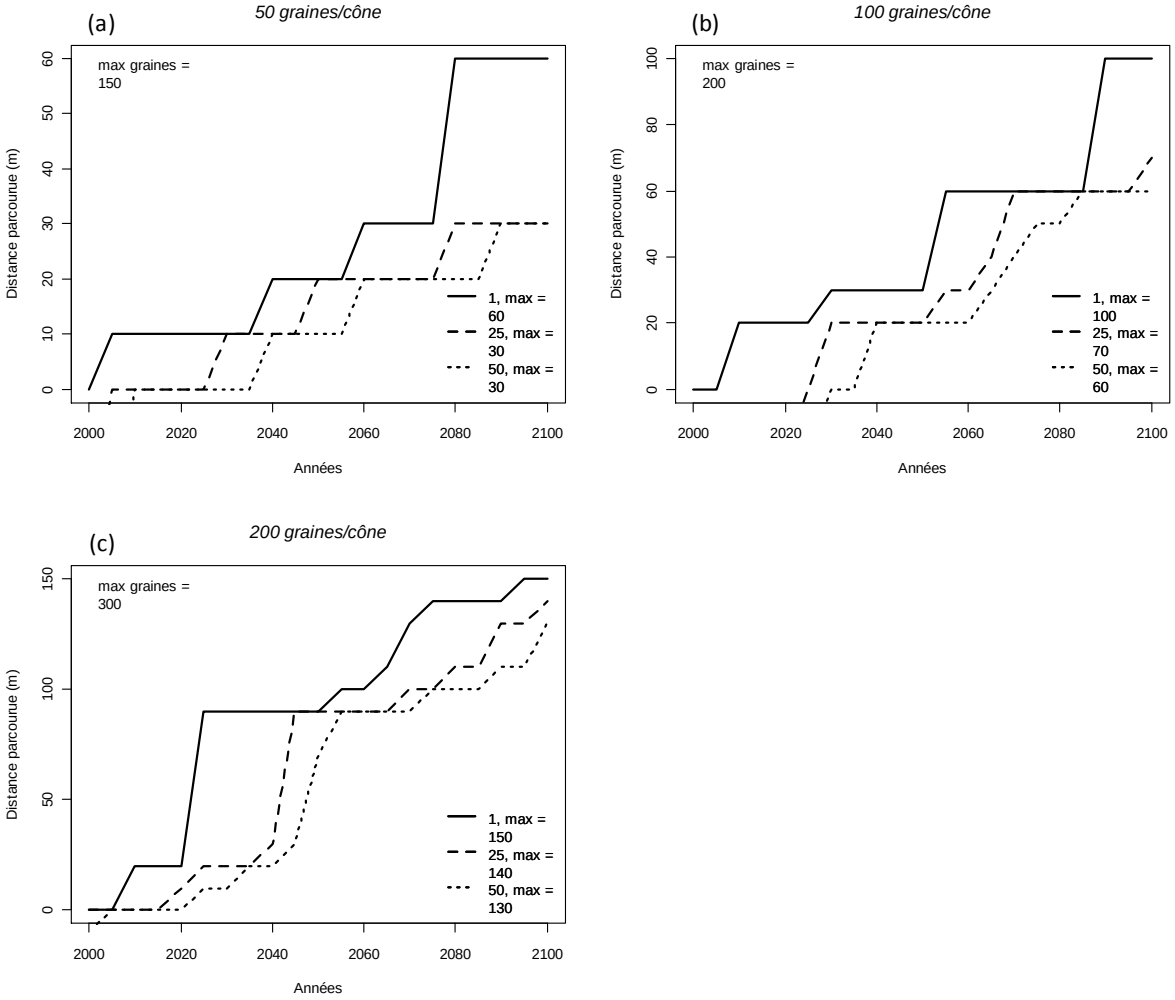


Figure 4-9 : Distance parcourue par le sapin à 1300 m d'altitude entre les années 2000 et 2100 dans un peuplement principalement composé de pins. a) : Le nombre de graines par cônes est égal à 50 ;

b) : Le nombre de graines par cône est égal à 100 ; c) : Le nombre de graines par cône est égal à 200.

4.3.1.2. Variation du diamètre à la première fructification

A une altitude de 1300 m, sans augmentation de la température, le sapin migre de 260 m s'il commence à fructifier dès 5 cm de diamètre (de 5 à 13 cm de diamètre les arbres produisent 10 cônes par an, avec 100 graines / cônes) (figure 4-9a) ; de 170 m s'il commence à fructifier à 8 cm de diamètre (de 8 à 13 cm de Ø : 10 cônes/an, 100 graines/cônes) (figure 4-9b) ; de 120 m s'il commence à fructifier à 11 cm de diamètre (de 11 à 13 cm de Ø : 10 cônes/an, 100 graines/cônes) (figure 4-9c); de 50 m s'il commence à fructifier à 13 cm de diamètre (de 13 à 19 cm de Ø : 10 cônes/an, 100 graines/cônes) (figure 4-9d); de 80 m s'il commence à fructifier à 16 cm de diamètre (tous les arbres produisent la même quantité de graines : 10 cônes/an, 100 graines/cônes) (figure 4-9e) et enfin le sapin migre de 100 m si on ne modifie pas le diamètre auquel il commence à fructifier (figure 4-9f).

La distance entre la graine dispersée la plus loin (« max graines ») et celle à laquelle le dernier semis est recruté est de 110 m pour une fructification dès 5 cm de diamètre (de 5 à 13 : 10 cônes/an, 100 graines/cônes) ; 120 m pour une fructification dès 8 cm de diamètre (de 8 à 13 : 10 cônes/an, 100 graines/cônes) ; 90 m pour une fructification dès 11 cm de diamètre (de 11 à 13 : 10 cônes/an, 100 graines/cônes) ; 70 m pour une fructification dès 13 cm de diamètre (de 13 à 19 : 10 cônes/an, 100 graines/cônes) ; 120 pour une fructification à 16 cm de diamètre (au-delà de 13 cm ø : 10 cônes/an, 100 graines/cônes) ; 100 m si on ne modifie pas le diamètre auquel il commence à fructifier.

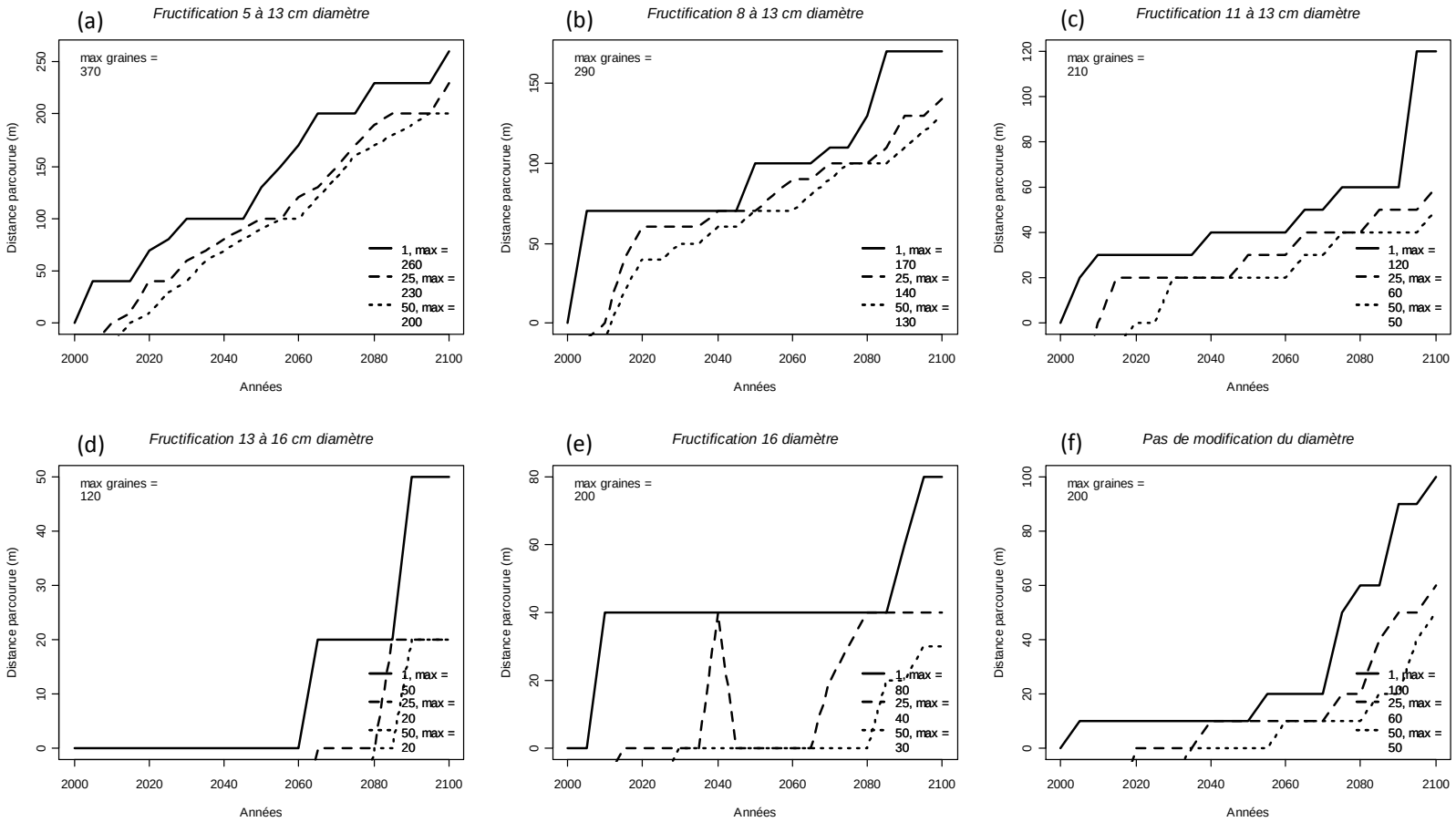


Figure 4-10 : Distance parcourue par le sapin, à 1300 m d'altitude et sans augmentation de la température, en fonction de différents diamètres à la première fructification. a) : le sapin fructifie à partir de 5 cm de diamètre (produit 10 cônes/an et 100 graines par cônes de 5 à 13 cm de diamètre) ; b) : le sapin fructifie à partir de 8 cm de diamètre (produit 10 cônes/an et 100 graines par cônes de 8 à 13 cm de diamètre) ; c) : le sapin fructifie à partir de 11 cm de diamètre (produit 10 cônes/an et 100 graines par cônes de 11 à 13 cm de diamètre) ; d) : le sapin fructifie à partir de 13 cm de diamètre (produit 10 cônes/an et 100 graines par cônes de 13 à 19 cm de diamètre) ; e) : le sapin fructifie à partir de 16 cm de diamètre (produit 10 cônes/an et 100 graines par cônes pour tous les arbres ayant un diamètre > 16 cm) ; e) : pas de modification du diamètre à la première fructification.

4.3.2. Interprétation

Les simulations réalisées en faisant varier le nombre de graines par cône montrent que ce paramètre joue un rôle important dans les capacités de migration du sapin. En augmentant le nombre de graines par cône de 50, 100 et 200, la distance à laquelle migre le sapin est de 60, 100 et 150 m. Avec l'augmentation de la température, la production de graines par cône diminue vers 1200 m d'altitude, limitant la migration à basse altitude, alors qu'elle augmente à haute altitude favorisant ainsi la migration à ces altitudes.

Les simulations réalisées en faisant varier le diamètre des arbres à la fructification montrent que plus celui-ci est faible, plus le sapin migre loin. Lorsque le diamètre à la première fructification est fixé à 5 cm (environ la moitié du diamètre auquel le sapin fructifie en moyenne), le sapin migre de 260 m, alors qu'il ne migre que de 100 m si on ne fait pas varier le diamètre à la première fructification. Si les arbres ne fructifient qu'à partir de 13 ou 16 cm de diamètre, le sapin ne migre que très peu (< 50 m). Ce résultat s'explique principalement par les temps de génération raccourcis, plus le diamètre à première fructification est faible, plus les individus sont jeunes.

Ainsi, les capacités de migration du sapin sont fortement influencées par le nombre de graine par cônes et par le diamètre à la première fructification. Cependant, les simulations réalises en faisant varier le diamètre à la première fructification nécessiteraient d'être approfondies. En effet, nous avons fixé une production de cônes à 10 cônes par année et de graines par cônes à 100 graine/cônes, dès que les arbres dépassent le diamètre à partir duquel ils fructifient. Ces valeurs sont des valeurs moyennes pour les arbres de plus faibles diamètres. Néanmoins, il serait intéressant de faire varier ces valeurs soit en augmentant ou en diminuant la production de cônes et de graines par cônes afin de cibler les effets spécifiques du diamètre et les effets de la production de graines sur les capacités de migration du sapin.

4.4. Impact du type de milieu d'accueil sur les capacités de migration du sapin

4.4.1. Résultats

Les résultats concernant la progression du sapin soit dans un peuplement de pin (figure 4-10a) soit dans un peuplement de hêtre (figure 4-10b) montrent que le peuplement a un impact très fort sur les capacités de migration du sapin. En effet, le sapin migre de 340 m dans le peuplement de pin, alors qu'il ne migre que de 90 m dans le peuplement de hêtre.

La distance entre la graine dispersée la plus loin (« max graines ») et celle à laquelle le dernier semis est recruté est de 50 m, dans le cas où le sapin progresse dans un peuplement de pin, elle est de 30 m dans le cas d'un peuplement de hêtre.

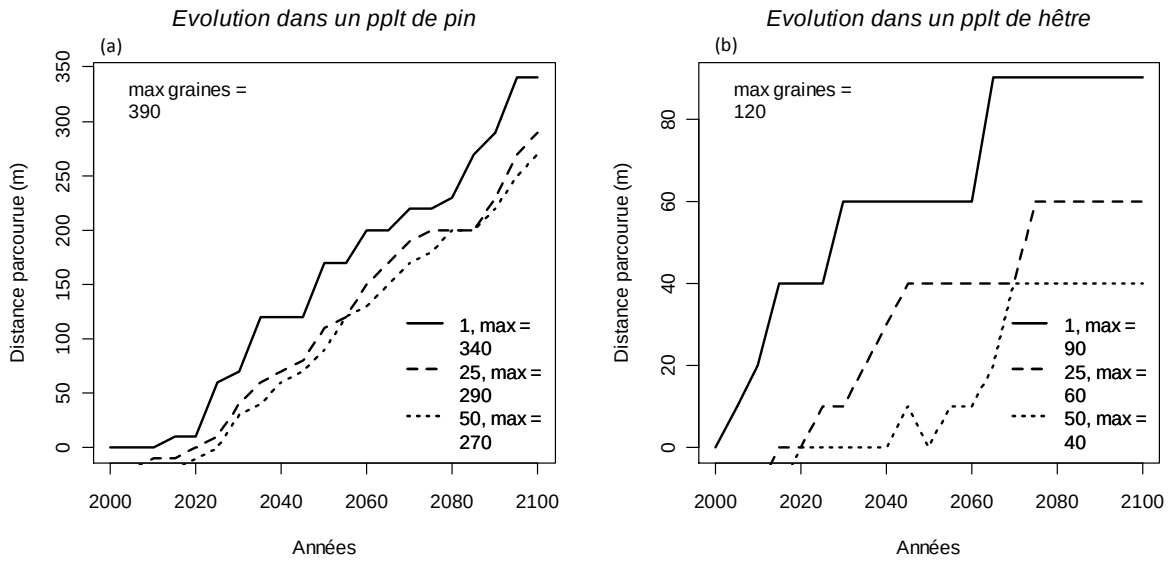


Figure 4-11 : Distance parcourue par le sapin, à 1300 m d'altitude et sans augmentation de la température, en fonction du peuplement dans lequel le sapin progresse. A) : Progression du sapin dans un peuplement de pin. B) : Progression du sapin dans un peuplement de hêtre.

4.4.2. Interprétation

Les capacités de migration du sapin varient fortement en fonction du type de peuplement dans lequel se fait le recrutement. Les simulations montrent par exemple que le sapin progresse plus vite dans un peuplement de pin que de dans un peuplement de hêtre. Favoriser les peuplements de pin par la gestion permettrait ainsi une migration accrue du sapin face au changement climatique. D'autres simulations ont été réalisées en faisant varier la densité du peuplement (résultats non présentés). Ces simulations montrent une certaine limite du modèle.

En effet, le sapin migre très fortement dans des peuplements clairs (que ce soit du pin ou du hêtre), alors qu'il est bien connu que la régénération de sapin nécessite une forte humidité relative et d'une certaine

fermeture du couvert pour survivre (Paluch *et al*. 2005). Cette limite est due à l'implémentation du taux de recrutement des semis. En effet, dans le modèle de recrutement des semis, plus la densité en arbres adultes (pour le sapin et le hêtre et pour le pin) est faible, plus le nombre de semis recrutés est important. Il faudrait spécifier dans le modèle de recrutement, une densité minimum en deçà de laquelle, il n'y a plus de recrutement.

4.5. Impact de l'augmentation de la température sur les capacités de migration

4.5.1. Résultats

4.5.1.1. Augmentation de la température à 1200 m d'altitude

A une altitude de 1200 m dans un peuplement principalement composé par du pin le sapin migre de 200 m en 100 ans, si la température reste constante (figure 4-11a) ; de 40 m si la température augmente de 2 °C (figure 4-11b) ; de 20 m si la température augmente de 3.5 °C (figure 4-11c) ; le sapin ne migre pas si la température augmente de 6 °C (figure 4-11d).

La distance entre la graine dispersée la plus loin (« max graines ») et celle à laquelle le dernier semis est recruté est de 50 m si la température reste constante ; de 100 m si la température augmente de 2 °C ; de 120 m si la température augmente de 3.5 °C ; de 50 m si la température augmente de 6 °C.

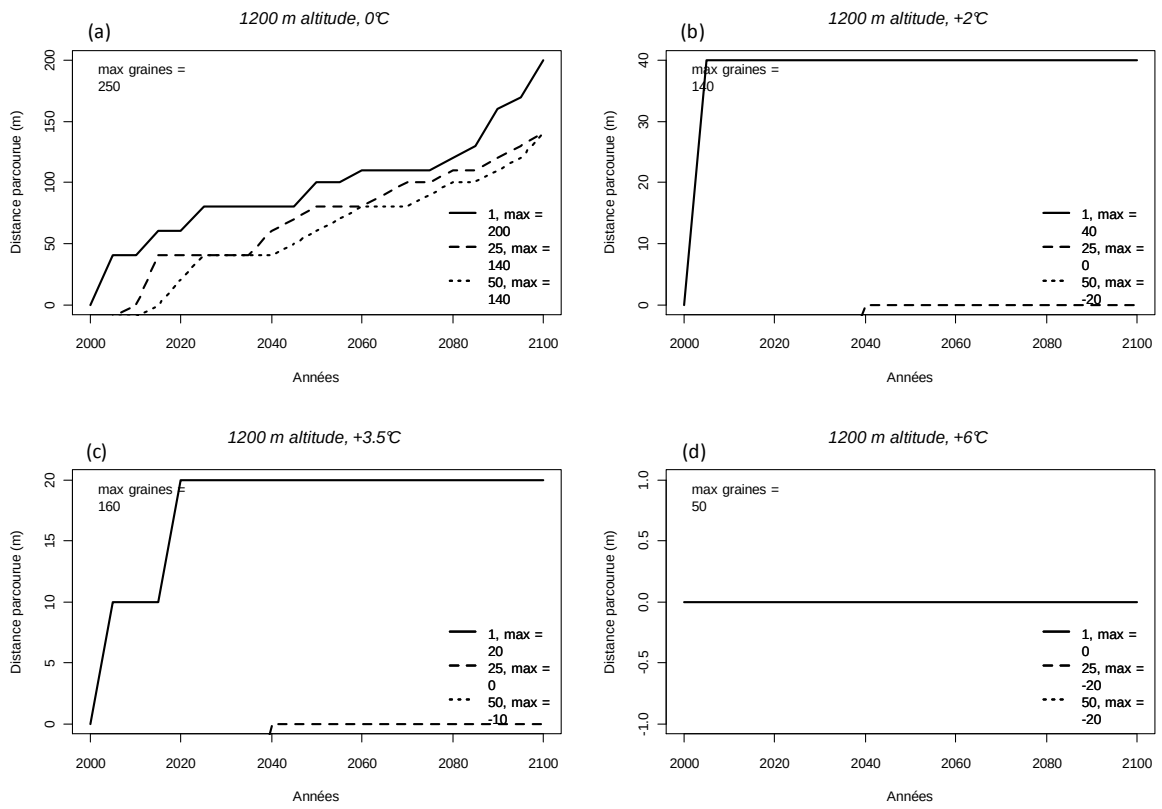


Figure 4-12 : Distance réelle parcourue par le sapin à 1200 m d'altitude entre les années 2000 et 2100 dans un peuplement principalement composé de pins. a) : Distance parcourue si la température reste constant ; b) : Distance parcourue si la température augmente de 2 °C ; c) climat augmente de 3.5 °C ; d) : Distance parcourue si la température de 6 °C ; « 1 » : Distance parcourue en considérant la cohorte la plus loin (en 2000 et en 2100) ; « 25 » : Distance parcourue en considérant la vingt-cinquième cohorte la plus loin ; « 50 » : Distance parcourue en considérant la cinquantième cohorte la plus loin. « max graines » correspond à la distance maximale auxquelles les graines se dispersent.

4.5.1.2. Augmentation de la température à 1600 m d'altitude

A une altitude de 1600 m dans un peuplement principalement composé de pin, le sapin ne migre pas si la température reste constante (figure 4-12a) ; il migre de 100 m si la température augmente de 2 °C (figure 4-12b) ; de 200 m si la température augmente de 3.5 °C (figure 4-12c) ; de 170 m si la température augmente de 6 °C (figure 4-12d).

Face à une augmentation de 2 °C de la température, le sapin ne migre pas jusqu'à l'année 2040 puis il migre de 100 m en 60 ans ; si la température augmente de 3.5 °C, le sapin migre d'abord de 50 m en 50 ans, puis rapidement de 150 m en 50 ans ; si la température augmente de 6 °C, le sapin migre rapidement de 150 m en 50 ans, mais à partir des années 2050, il ne migre plus et a atteint sa distance maximale de migration.

La limite supérieure actuelle du sapin au Mont Ventoux se situe à 1600 m d'altitude environ. Si le sapin parcourt une distance réelle de 100, 200 ou 150 m face à l'augmentation des températures de 2, 3.5 ou 6 °C, le sapin atteindra des altitudes de 1642, 1685 ou 1663 mètres.

La distance entre la graine dispersée la plus loin (« max graines ») et celle à laquelle le dernier semis est recruté est de 170 m si la température reste constante ; de 160 m si la température augmente de 2 °C ; de 50 m si la température augmente de 3.5 °C ; de 50 m si la température augmente de 6 °C.

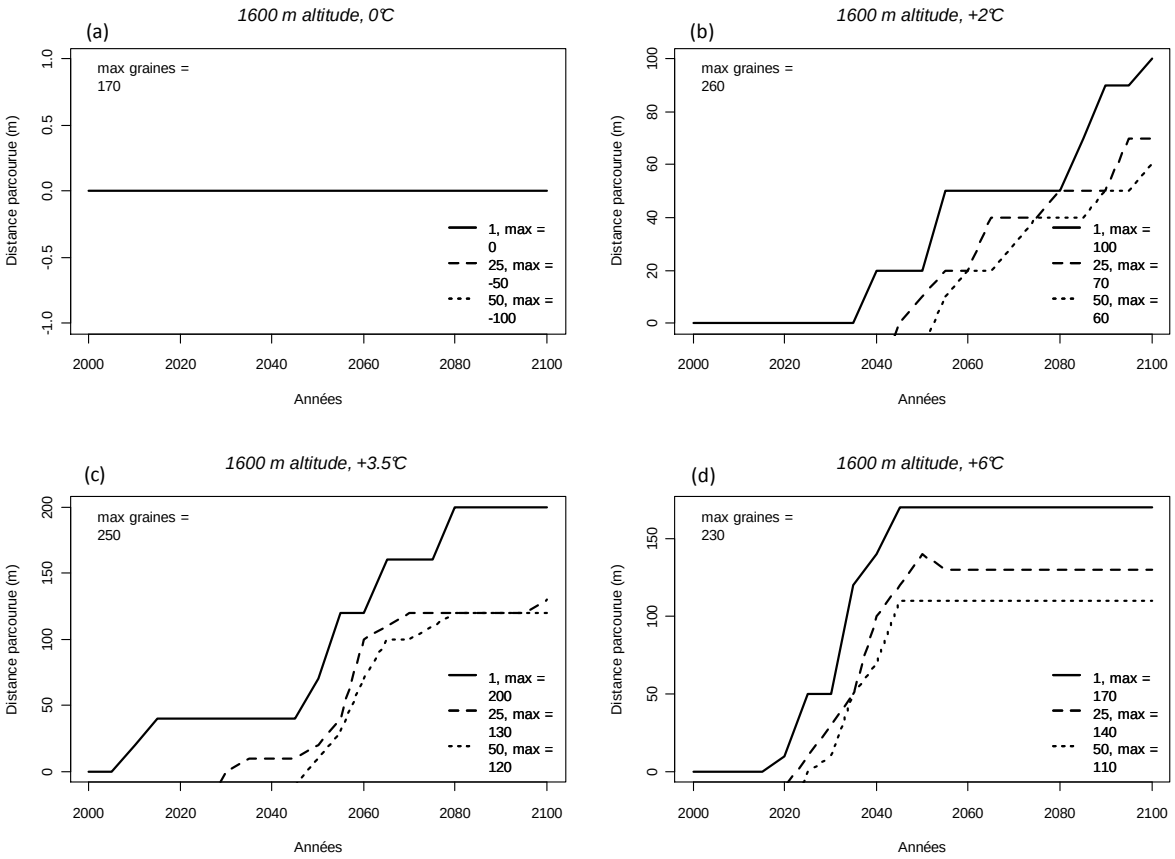


Figure 4-13 : Distance parcourue par le sapin à 1600 m d'altitude entre les années 2000 et 2100 dans un peuplement principalement composé de pins. a) : Distance parcourue si le climat reste constant ; b) Distance parcourue si la température augmente de 3.5 °C ; c) : Distance parcourue si la température augmente de 6 °C.

4.5.2. Interprétation

A 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) autour de cette altitude, d'après les études dendrochronologiques. En effet, le sapin migre de 200 m (en distance réelle) si le climat reste constant, alors qu'il ne migre que de 40 à 0 m pour des augmentations de la température entre 2 et 6 °C. Cela s'explique par le

déplacement des optimums des processus du cycle de vie des arbres (à savoir le recrutement, la fructification et la croissance dans notre cas) vers des altitudes plus hautes (*cf.* § précédent), le sapin n'étant plus à son « optimum » à 1200 m d'altitude. Le maintien du sapin à de telles altitudes peut être remis en cause : des mortalités massives sont déjà observées actuellement à 1000 m d'altitude (Cailleret, non publié), ils sont notamment imputés aux déficits hydriques depuis la sécheresse de l'été 2003 qui a touché l'Europe. Avec l'augmentation de 2 à 6 °C, les mortalités massives ont de fortes chances de monter en altitude, leur déplacement en altitude sera discuté dans le paragraphe « aires de distribution ».

Dans le contexte du changement climatique, des flux de gènes (*via* les graines) pré-adaptés à des environnements chauds, vers des populations situées à haute altitude (adaptées à des environnements plus froids) permettraient à ces dernières d'augmenter leur potentiel adaptatif (Aitken *et al*. 2008). Nos résultats montrent que l'augmentation de la température défavorise fortement, à des altitudes relativement basses (1200 m), les flux de gènes par graines par des capacités de migration réduites (200 m pour une température constante *vs* 40 m pour une augmentation de + 2 °C ; 20 m pour une augmentation de + 3.5 °C ou 0 m pour une augmentation de + 6 °C), limitant ainsi les flux de gènes par graine vers des altitudes plus élevées. Les flux de gènes par pollen sont une autre source d'échange entre populations, et sont généralement plus importants que ceux des graines. Restoux (2009) a montré que les distances moyennes de dispersion du pollen se de l'ordre du décamètre, cette distance est insuffisante pour permettre les échanges de gènes par rapport à la vitesse de déplacement du climat. Cependant nous avons estimé des distances moyennes de dispersion plus longues, autour de 40 m (variations pouvant s'expliquer par les variations inter-annuelles du succès reproducteur). En se basant sur nos résultats, les flux de gènes par pollen augmenteraient probablement le potentiel adaptatif des populations situées à des altitudes plus hautes. Dans la perspective d'une étude du potentiel adaptatif du sapin sur le Mont Ventoux sur un court laps de temps, intégrer dans ce modèle la production et dispersion du pollen et les variables environnementales les influençant, permettrait d'approfondir la question.

A 1600 m d'altitude, l'augmentation de la température a une influence positive sur les capacités de migration du sapin. Lorsque le climat reste constant, le sapin ne migre pas, alors qu'il migre de 100 à 200 m si la température augmente de 2 ou 6 °C. Cela signifie que le sapin atteindra des altitudes de 1642, 1685 ou 1663 m pour des augmentations de la température de 2, 3.5 ou 6 °C respectivement. Quelle que soit l'augmentation de la température, le sapin atteint à peu près les mêmes altitudes. Néanmoins si la température

augmente de 6 °C, les optimums de fructification, recrutement et croissance se situeront au-dessus du sommet du Mont Ventoux, alors que si la température augmente de 2 ou 3.5 °C, les optimums se situeront entre 1530 et 1760 m pour la fructification et le recrutement, favorisant sans doute le maintien du sapin. En ce qui concerne la croissance, son optimum de situera tout de même au dessus du sommet du Mont Ventoux (1930 m).

4.6. Impact de la mortalité massive sur l'étendue du sapin sur un gradient altitudinal

4.6.1. Résultats

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 14). Si la température reste constante au cours du siècle à venir, l'étendue du sapin reste la même (figure 14a), la limite basse du sapin de situe à 1100 m d'altitude, et la haute à 1490 m d'altitude. Dès 2 °C d'augmentation de la température, l'étendue du sapin est réduite de 30 % (figure 14b), par rapport à une situation où la mortalité massive n'est pas prise en compte, la limite basse du sapin se situe à 1233 m, la limite haute à 1565 m d'altitude. Face à une augmentation de 3 °C, l'étendue du sapin est réduite de 40 % (figure 14c), la limite basse du sapin se situe à 1410 m d'altitude, la limite haute à 1610 m d'altitude. Il semblerait que le front avant avance moins vite dans le cas où il y a de la mortalité massive que dans le cas inverse. Lorsque la température augmente de 6 °C, le sapin n'est plus présent en 2100 sur la face nord du Mont Ventoux. En 2090, le sapin subsiste encore, puis finit pas s'éteindre en 2100 (figure 4-13d).

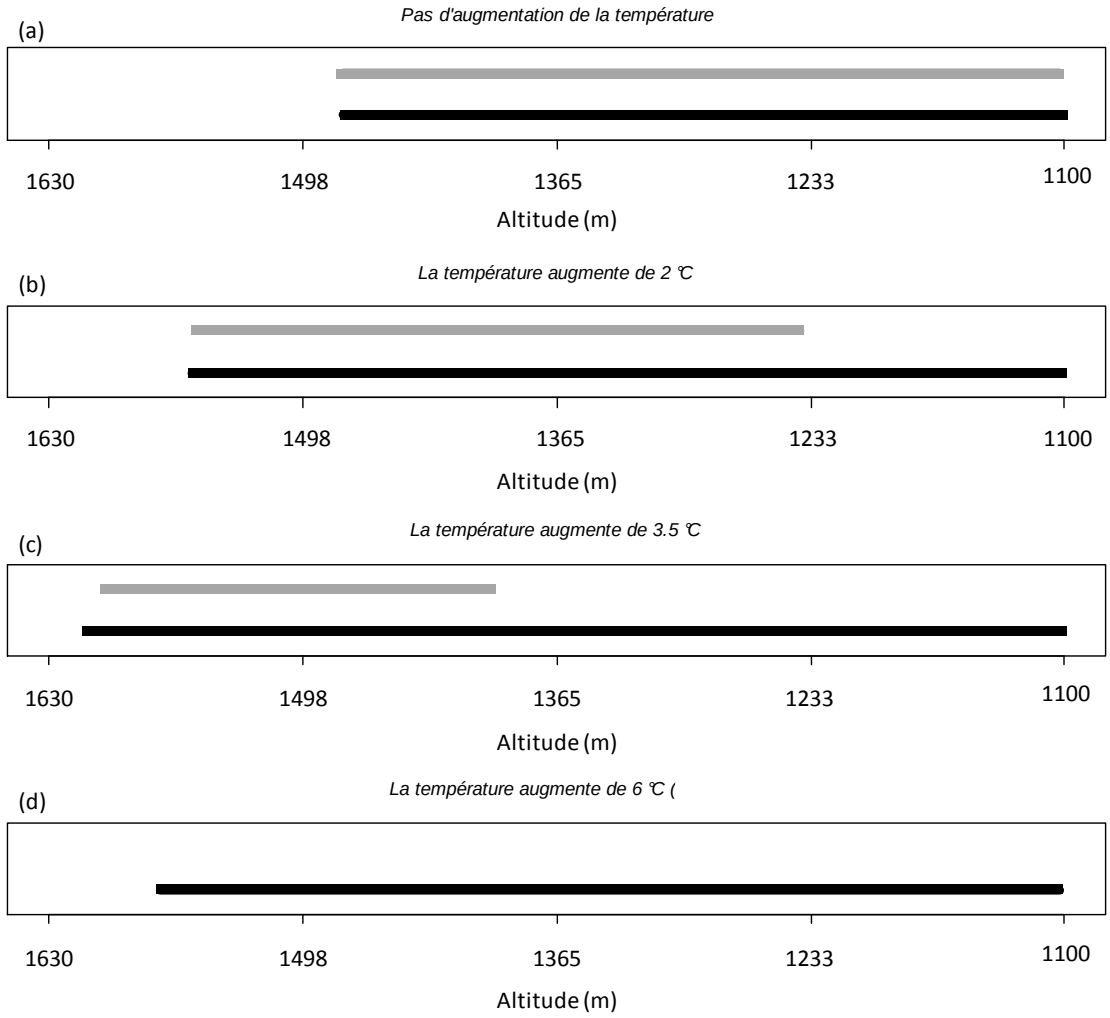


Figure 4-14 : Aire de répartition occupée par le sapin entre 1100 et 1630 m d'altitude, en 2100 en fonction de différents scénarii climatiques et de la prise en compte ou non de la mortalité massive massif. a) : La température n'augmente pas ; b) : la température augmente de 2 °C ; c) : la température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

4.6.2. Interprétation

Les simulations concernant l'impact de la mortalité massive sur l'étendue du sapin, sur un gradient altitudinal (dans notre cas la face nord du Mont Ventoux), montrent que cette dernière est fortement impactée par la mortalité massive. L'étendue se réduit de 30 % si la température augmente de 2 °C, de 40 % pour 3.5 °C et disparaît pour une augmentation de 6 °C. Par rapport à la figure 1-6 (chapitre I) (schéma théorique de l'aire de répartition des espèces face au CC), on peut donc conclure que le sapin se trouve dans le 3ème cas proposé, pour lequel la vitesse de colonisation est plus faible que la vitesse d'extinction. La réduction de la taille des populations a également un fort impact en termes de potentiel évolutif, la

réduction conduit généralement à la réduction de la diversité allélique et de l'hétérozygotie, due à une dérive génétique plus forte.

5. CONCLUSION

5.1. Limite du modèle

Dispersion : Tout d'abord, on considère que la dispersion du sapin est isotrope, c'est-à-dire que la dispersion des graines se fait de la même façon que ce soit en remontant en altitude qu'en descendant. En effet, la dispersion des graines risque d'être limitée en remontant en altitude, la pente constituant une barrière physique à la dispersion. De même, la dispersion des graines vers le bas de la pente risque d'être accrue par entraînement des graines dans la pente. Cependant, Sampol (2003) montre que la dispersion des graines (capturées dans des pièges) ne présente pas d'anisotropie significative. Sur le Mont Ventoux, l'effet du vent (généralement du nord) pourrait compenser l'effet de la pente.

Il est généralement admis que les arbres peuvent aussi se disperser par des évènements rares et brusques favorisant la dispersion à longue distance (Clark 1998). Nous n'avons pas tenu compte de ce paramètre. L'implémentation d'un tel processus serait nécessaire à terme afin d'évaluer l'impact de ce type d'évènements sur les capacités de migration (rôle du vent par exemple).

Recrutement : Contrairement à ce que l'on observe sur le terrain, nos simulations ne génèrent pas de régénération à 1600 m d'altitude (sous climat constant). Ce résultat peut être expliqué soit par l'absence de recrutement, soit par l'absence de fructification. Ces deux processus sont implémentés dans le modèle avec des courbes en « cloche », il est probable que les extrémités (à basse et haute altitude) de ces courbes soient mal représentées (diminution trop brutale des capacités de recrutement et de fructification).

Aspects techniques : Les temps de simulations sont longs du fait de la dispersion des graines à une fine échelle spatiale : pour une scène de 50 * 1500 m (750 cellules) les simulations sur 100 ans prennent en moyenne 45 minutes (pour un ordinateur dont la mémoire vive est de 4 giga). Pour de plus grandes scènes, les temps de simulations augmentent très fortement, et la place mémoire disponible devient problématique.

Climat/espèce : Les relations entre la température et les processus de recrutement, fructification et croissance sont basées sur la température annuelle moyenne, alors que le

sapin est sensible aux températures d'été (souvent corrélées à la sécheresse) (Cailleret and Davi 2010). Par ailleurs, seule la température est prise en compte dans le modèle, alors que le sapin est aussi sensible à la pluviométrie (Tan and Bruckert 1992). Le sapin est sensible aux épisodes de sécheresse (Cailleret and Davi 2010), qui sont supposés être de plus en plus fréquents et intenses durant le siècle en cours. De plus, la période de la saison sèche risque de s'étendre, sur les mois de mai et septembre, cette tendance est d'ailleurs déjà observée en région méditerranéenne.

On considère que les relations climat/espèce restent identiques pendant les 100 prochaines années. Sous l'effet du CC, les individus les plus résistants aux nouvelles conditions environnementales vont être sélectionnés. Ainsi le pool génétique des populations va être tronqué. Une nouvelle redistribution de la diversité et variabilité génétique risque de modifier les relations climat/espèce. Cependant, pour des espèces longévives telles que le sapin, les temps de génération sont longs (3 génération en 100 ans), ainsi on peut penser que la sélection n'agisse que très peu durant 3 générations.

5.2. Apport du modèle

Intégration de la dispersion : Ce modèle a comme apport principal d'intégrer le processus de dispersion à une fine échelle spatiale. Dans l'introduction de ce chapitre nous avons insisté sur le fait que ce processus était rarement pris en compte dans les modèles, que ce soit des « gap model », des modèles d'aire de répartition des espèces ou de fonctionnement. Or, ce processus est indispensable à la migration des arbres (Levin *et al.* 2003), mais il limite également leur répartition spatiale. En effet, du fait de capacités de dispersion limitée, les espèces ne peuvent pas occuper tous les environnements favorables à leur présence. Ainsi l'intégration du processus de dispersion permet d'évaluer la différence entre l'aire potentielle future d'une espèce (ce sont par exemple les aires prédites par les modèles de distribution des espèces (Thuiller 2003) et l'aire qu'elle arrive effectivement à occuper, qui sera plus ou moins grande selon ses capacités de dispersion notamment.

Intégration de tous les processus du cycle de vie des arbres : Tous les processus de vie des arbres, à l'origine de la migration, sont intégrés dans le modèle. Cette approche intégratrice permet de quantifier l'impact du climat (dans notre cas, la température) sur les différents processus du cycle de vie, et déterminer comment chaque processus impacte les capacités de migration des arbres.

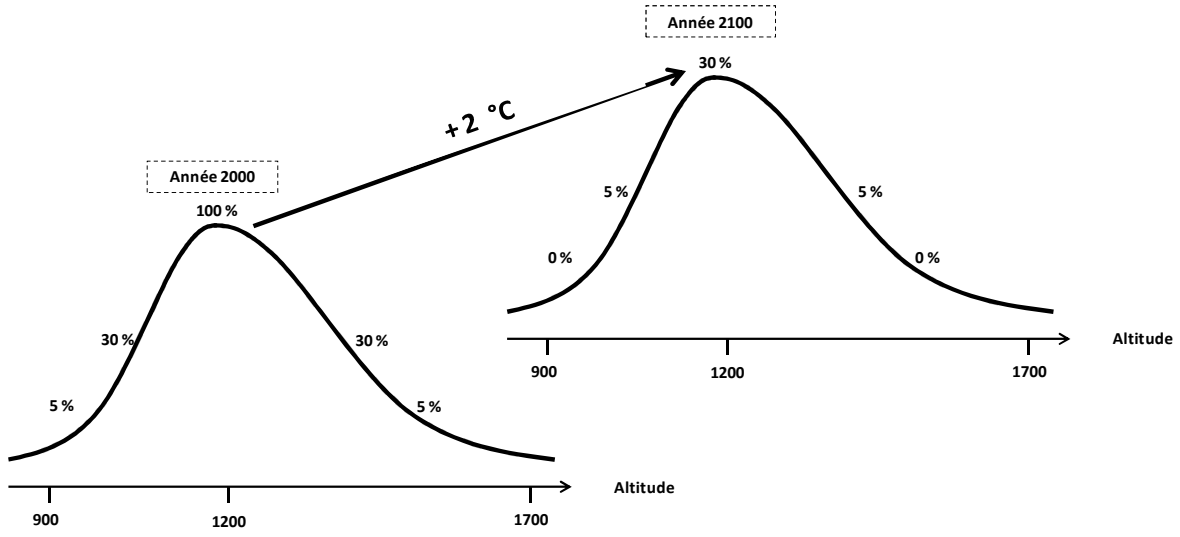
Modèle générique : Toutes les relations décrivant les processus du cycle de vie des arbres, intégrées dans le modèle ont été calibrées pour le sapin. Cependant, les processus inclus sont communs à tous les arbres forestiers, en modifiant les relations décrivant les processus du cycle de vie des arbres pour une espèce que l'on désire étudier, le modèle « Migration » peut permettre d'aboutir à des résultats concernant les potentialités de migration de l'espèce en question assez rapidement. De plus, la structure du modèle est telle que les relations peuvent être simplifiées si les connaissances sur un processus viennent à manquer.

5.3. Perspectives pour le modèle

Dans le but d'approfondir nos connaissances concernant l'impact de chaque processus du cycle de vie des arbres sur les capacités de migration, de nouvelles simulations devront être réalisées. En effet, les simulations réalisées au cours de cette thèse restent encore exploratoires et préliminaires, d'autres simulations réalisées à température et relief constants permettraient de mieux cibler l'impact de chaque processus du cycle de vie des arbres sur les capacités de migration. Cependant ces simulations ne répondraient que de façon partielle à la question de l'impact de chaque processus sur les capacités de migration. En effet, il est nécessaire d'étudier l'effet combiné des processus entre eux sur les capacités de migration, de manière à mieux estimer quelles sont les potentialités de migration du sapin face au CC (Nathan *et al*. 2011). Par exemple des simulations combinées concernant l'âge à la mise en fructification et le niveau de fructification par arbre, notamment pour les arbres de faible diamètre apporteraient des informations précieuses sur le processus impactant le plus (âge à la fructification ou intensité de la fructification) les capacités de migration. Au final, des analyses de sensibilité, faisant varier tous les processus du cycle de vie des arbres simultanément, pourraient être envisagées de façon à avoir une vision globale de l'impact de l'interaction des processus du cycle de vie des arbres sur les capacités de migration du sapin.

Le modèle mis en œuvre montre l'effet global des facteurs du milieu sur les capacités de migration du sapin. Les processus finement décrits sont considérés séparément en ce qui concerne la partie biologique. Evaluer séparément l'impact de la température sur chacun des processus, permettrait de définir une gamme de réaction pour chacun d'eux face à l'évolution de la température. Nous distinguerons les différences de température dues au relief qui sont constantes au cours des années, de l'augmentation annuelle de la température à cause du CC. Ainsi pour chaque processus sa gamme de réaction pourrait être définie de la façon suivante par 1) sur un gradient altitudinal et 2) en fonction de l'augmentation de la

température due au CC (figure 4-14). Finalement à partir de ces gammes de réaction, il serait intéressant de déterminer comment l'augmentation de la température (à cause du CC) impacte les processus à une altitude précise ou quelles sont les caractéristiques (en termes de température sur le gradient altitudinal) les plus favorables en 2100, en tenant compte de tous les processus. Ensuite, il faudrait relier les gammes de réaction des processus aux capacités de migration, et déterminer quelle est la combinaison « climat (gradient + augmentation température) / processus » qui favorise les meilleures potentialités de migration.



4-15 : Gamme de réaction d'un processus en fonction d'un gradient altitudinal à l'année 2000, et la gamme de réaction du même processus à l'année 2100, mais avec une augmentation moyenne des températures de 2 °C.

Comme nous l'avons évoqué précédemment, en tant que limite du modèle, l'intégration de la pluviométrie, dans les relations climat/espèce, serait un apport considérable notamment en région méditerranéenne où les ressources hydriques sont limitées. Si le facteur climatique le plus discriminant pour la survie du sapin est la ressource hydrique, il sera plus que nécessaire d'intégrer ce facteur dans la calibration des processus du cycle de vie des arbres, notamment pour bien évaluer la mortalité massive en front arrière.

Il serait également intéressant de tester et valider le comportement du modèle sur un autre site que le Mont Ventoux, notamment un site avec une pente globale plus faible, sur laquelle les vitesses de déplacement du climat sont plus rapides. Les gradients altitudinaux installés en Vésubie (arrière pays niçois) et en Issole (Alpes de haute Provence) dans le cadre de l'étude du dépérissement (Cailleret *et al*. in prep), pourraient être utilisés à cet effet dans la mesure où

ils présentent un relief et une pluviométrie différents du gradient altitudinal de la face nord du Mont Ventoux.

Les bibliothèques de CAPSIS, outils disponibles pour tous les modélisateurs, contiennent une bibliothèque « génétique ». Cette bibliothèque propose des fonctions dont certaines pourraient potentiellement être utilisées dans le modèle « Migration », de façon à évaluer le potentiel évolutif des populations survivantes.

5.4. Devenir du sapin

La principale conclusion de ces simulations est que le sapin ne migre pas assez vite par rapport à l'évolution du climat, même sur les fortes pentes du Ventoux. Le sapin migre au maximum de plusieurs centaines de mètres en 100 ans (en distance réelle sur une pente de 25°) pour une augmentation de 2, 3.5 ou 6°C, alors que le déplacement du climat est d'un kilomètre pour une augmentation de la température de 3.5 °C ou de 2 km pour une augmentation de 6 °C. Le maintien et l'expansion du sapin aux marges avant est probable si la température augmente de 2 ou 3.5 °C, un maintien à 6 °C semble plus difficile

Lorsque la mortalité massive est prise en compte, l'étendue du sapin, sur le gradient altitudinal de la face nord du Mont Ventoux, est réduite de 30 % pour une augmentation de la température de 2 °C, de 40 % pour une augmentation de 3.5 °C et de 100 % pour une augmentation de 6 °C.

Ces résultats amènent à se poser la question de la survie du sapin en plaine. La température diminue de 1 °C pour une augmentation de 167 m en altitude, ou de 145 km en latitude, soit un facteur 1000 (Jump *et al.* 2009). Le sapin devrait donc parcourir des distances 1000 fois plus grandes en plaines qu'en altitude pour « suivre » le climat favorable à sa présence.

CONCLUSION

Ce travail a eu pour but d'évaluer les potentialités de migration du sapin pectiné (*Abies alba* Miller) sur le Mont Ventoux face au changement climatique. La potentialité de migration étant ici considérée comme la résultante des processus du cycle de vie des arbres allant de la fécondation au recrutement. Pour ce faire, nous avons notamment mis l'accent sur les capacités de dispersion du sapin et sur les processus écologiques et génétiques déterminant ou non la présence de la régénération.

Tout d'abord, nous avons montré que les capacités de dispersion du sapin étaient faibles. La distance moyenne de dispersion (MDD) estimée varie de 19,34 à 20 m selon les approches utilisées (génétique ou démographique, respectivement). Ces résultats sont importants quant aux capacités de migration du sapin. Dans le cas de l'approche démographique, nous avons montré que l'intégration des caractéristiques environnementales du milieu d'accueil des graines, conditionnant le passage de la graine au semis, permettait d'améliorer fortement les calibrations de la fonction de dispersion.

Ensuite, à l'échelle de la face nord du Mont Ventoux, nous avons montré que le facteur « altitude » joue un rôle fondamental vis-à-vis du recrutement des semis, avec un optimum autour de 1200 m d'altitude. En considérant que le gradient altitudinal est avant tout un gradient climatique, la forte relation entre le recrutement et l'altitude indique que la régénération du sapin est sensible au climat, et que le changement climatique risque d'impacter fortement les processus de recrutement, notamment par remontée altitudinale de l'optimum de recrutement des semis.

D'un point de vue évolutif, le régime de reproduction mixte du sapin, est généralement à l'origine d'un degré non négligeable de consanguinité au sein de la régénération, consanguinité purgée au cours des générations. Pourtant, nous n'avons trouvé qu'un très faible degré de consanguinité (exprimé par un faible déficit en hétérozygotes) au sein de la régénération que nous avons étudiée. Le déficit en hétérozygote est variable en fonction de l'âge des cohortes étudiées, et il n'y a pas de relation entre l'âge des cohortes et le déficit, suggérant ainsi une forte variabilité inter-annuelle du régime de reproduction, notamment de la part paternelle. Il semblerait que les individus les plus consanguins soient purgés

majoritairement, mais cette tendance est faible, notamment à cause du faible niveau de mortalité observé sur cette placette.

Finalement, nous avons développé un modèle de dynamique forestière « Migration », intégrant les processus analysés depuis la fécondation jusqu'au recrutement, dans le but d'évaluer les potentialités de migration du sapin face au changement climatique. Ce modèle de dynamique, intégrant le processus de dispersion à une fine échelle spatiale, a permis de montrer que le sapin ne migre pas assez vite par rapport aux vitesses de déplacement du climat. De plus, les simulations réalisées en intégrant la mortalité massive permettent de montrer que l'aire de répartition du sapin sur la face nord du Mont Ventoux va se réduire de façon considérable (de 30 % dès 2 °C d'augmentation de la température), le sapin risquant même de s'éteindre (pour un scénario climatique extrême : + 6 °C). Afin de compléter ces estimations, il serait intéressant de tester les effets d'interactions entre chaque processus (fécondité, dispersion, germination, recrutement) et entre chaque processus et les chacun des facteurs du milieu envisagé, sur la capacité finale de migration du sapin. Les analyses de sensibilité seraient particulièrement indiquées dans cette perspective.

Nos résultats montrent que quelques possibilités s'ouvrent au gestionnaire pour atténuer les effets des changements climatique sur la sapinière dans le cas des scénarios climatiques les moins pessimistes. Favoriser par la sylviculture un milieu dans lequel la dispersion et le recrutement du sapin soient facilités (pin plutôt que hêtre) représente par exemple un outil d'assistance à la migration. Des opérations comme l'installation de placeaux de sapin en limite d'aire altitudinale peut représenter une deuxième stratégie. Les chances de maintien du sapin sur la face nord du Mont Ventoux sont par contre très faibles dans le cas des scénarios climatiques les plus pessimistes et il reste à parier que les interactions entre processus que nous n'avons pas étudiés soient réellement favorables au sapin, ce qui nous semble peu probable.

RÉFÉRENCES

--- **a** ---

Aitken, S. N., S. Yeaman, J. A. Holliday, T. Wang and S. Curtis McLane. 2008. Adaptation, migration or extirpation: climate change outcomes for tree populations. Evolutionary Applications, 1: 95-111.

Alleaume-Benharira, M., I. Pen and O. Ronce. 2006. Geographical patterns of adaptation within a species' range: interactions between drift and gene flow. Journal of Evolutionary Biology, 19: 203-215.

Alley, R. B., J. Marotzke, W. D. Nordhaus, J. T. Overpeck, D. M. Peteet, R. A. Pielke, R. T. Pierrehumbert, P. B. Rhines, T. F. Stocker, L. D. Talley and J. M. Wallace. 2003. Abrupt climate change. Science, 299: 2005-2010.

Ashley, M. V. 2010. Plant Parentage, Pollination, and Dispersal: How DNA Microsatellites Have Altered the Landscape. Critical Reviews in Plant Sciences, 29: 148-161.

--- **b** ---

Badeau, V., J. L. Dupouey, C. Cluzeau, J. Drapier and C. Le Bas. 2004. Aires potentielles de répartition des essences foretières d'ici 2100. Rendez-vous techniques de l'ONF, hors-série n°3 "Forêts et milieux naturels face au changement climatique": 62-66.

Barbero, M., P. Du Merle, G. Guende and P. Quezel. 1978. La végétation du mont Ventoux. La Terre et La Vie Supplément, 1: 21–38.

Beatty, S. W. 1984. Influence of Microtopography and Canopy Species on Spatial Patterns of Forest Understory Plants. Ecology, 65: 1406-1419.

Becker, M. and J. Drapier. 1985. Rôle de l'allélopathie dans les difficultés de régénération du sapin (*Abies alba* Mill.). II: Etude des lessivats naturels de feuillage, de litière et d'humus. Acta Oecologica-Oecologia Plantarum, 6: 31-40.

Bell, T., R. P. Freckleton and O. T. Lewis. 2006. Plant pathogens drive density-dependent seedling mortality in a tropical tree. Ecology Letters, 9: 569-574.

Blondel, J. and J. Aronson. 1999. Biology and wildlife of the Mediterranean region. Oxford University Press, New York.

Bodin, J. 2010. Observed changes in mountain vegetation of the Alps during the XXth century, Role of climate and land-use changes. PhD thesis, Université Nancy I.

Bonnet, C. 2004. Variation du régime de reproduction et de la qualité germinative des semences : étude de la population de sapin pectiné (*Abies alba* Mill.) du Mont Ventoux. Mémoire de DESS, Université Paris VI.

Bontemps, A. 2008. Caractérisation de la dispersion efficace du hêtre commun *Fagus sylvatica* sur le Mont Ventoux : Comparaison d'approches génétiques directes et indirectes. Mémoire de Master II, Université d'Aix-Marseille III.

Bontemps, A., E. K. Klein and S. Oddou-Muratorio. in prep. Separating the roles of seed and pollen dispersal and of the recruitment process on the genetic heterogeneity of the seed rain: a combination of simulations and case.

Botkin, D. B., J. R. Wallis and J. F. Janak. 1972. Some ecological consequences of a computer model of forest growth. Journal of Ecology, 60: 849-872.

Bower, A. D. and S. N. Aitken. 2007. Mating system and inbreeding depression in whitebark pine (*Pinus albicaulis* Engelm.). Tree Genetics & Genomes, 3: 379-388.

Bradshaw, W. E. and C. M. Holzapfel. 2001. Genetic shift in photoperiodic response correlated with global warming. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 98: 14509-14511.

Braga, A. C. and R. G. Collevatti. 2010. Temporal variation in pollen dispersal and breeding structure in a bee-pollinated Neotropical tree. Heredity, Advance online publication.

Breda, N., R. Huc, A. Granier and E. Dreyer. 2006. Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. Annals of Forest Science, 63: 625-644.

Brewer, S., R. Cheddadi, J. L. de Beaulieu and M. Reille. 2002. The spread of deciduous *Quercus* throughout Europe since the last glacial period. Forest Ecology and Management, 156: 27 - 48.

Brohan, P., J. J. Kennedy, I. Harris, S. F. B. Tett and P. D. Jones. 2006. Uncertainty estimates in regional and global observed temperature changes: A new data set from 1850. Journal of Geophysical Research-Atmospheres, 111: 21.

Broquet, T. and E. J. Petit. 2009. Molecular Estimation of Dispersal for Ecology and Population Genetics. Annual Review of Ecology Evolution and Systematics, 40: 193-216.

Brown, A. H. D. 1979. Enzyme polymorphism in plant populations. Theoretical Population Biology, 15: 1-42.

Brown, J. H. 1984. On the Relationship between Abundance and Distribution of Species. The American Naturalist, 124: 255-279.

Bugmann, H. K. M., X. D. Yan, M. T. Sykes, P. Martin, M. Lindner, P. V. Desanker and S. G. Cumming. 1996. A comparison of forest gap models: Model structure and behaviour. Climatic Change, 34: 289-313.

Burczyk, J., W. T. Adams, D. S. Birkes and I. J. Chybicki. 2006. Using genetic markers to directly estimate gene flow and reproductive success parameters in plants on the basis of naturally regenerated seedlings. Genetics, 173: 363-372.

Burczyk, J., W. T. Adams, G. F. Moran and A. R. Griffin. 2002. Complex patterns of mating revealed in a *Eucalyptus regnans* seed orchard using allozyme markers and the neighbourhood model. Molecular Ecology, 11: 2379-2391.

Butler, D. R., G. P. Malanson and D. M. Cairns. 1994. Stability of alpine treeline in Glacier National Park, Montana, U.S.A. Phytocoenologia, 22: 485-500.

--- **c** ---

Cailleret, M. and H. Davi. 2010. Effects of climate on diameter growth of co-occurring *Fagus sylvatica* and *Abies alba* along an altitudinal gradient. Trees-Structure and Function, Advance online publication: 1-12.

Cain, M. L., B. G. Milligan and A. E. Strand. 2000. Long-distance seed dispersal in plant populations. American Journal of Botany, 87: 1217-1227.

Carcaillet, C. and S. D. Muller. 2005. Holocene tree-limit and distribution of *Abies alba* in the inner French Alps: anthropogenic or climatic changes? Boreas, 34: 468-476.

Catrice, L. 2007. Dynamique du sapin pectiné (*Abies alba*. Mill.) sur le Mont Ventoux et effet d'un gradient climatique sur le succès reproducteur femelle. Mémoire de Master II, Université Paris-Sud 11.

Charlesworth, D. and B. Charlesworth. 1987. Inbreeding depression and its evolutionary consequences. Annual Review of Ecology and Systematics, 18: 237-268.

Chave, J. 1999. Study of structural, successional and spatial patterns in tropical rain forests using TROLL, a spatially explicit forest model. Ecological Modelling, 124: 233-254.

Cheddadi, R., J. L. de Beaulieu, J. Jouzel, V. Andrieu-Ponel, J. M. Laurent, M. Reille, D. Raynaud and A. Bar-Hen. 2005. Similarity of vegetation dynamics during interglacial periods. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 102: 13939-13943.

Cheikh Al Bassatneh, M., S. Simon-Teissier and T. Tatoni. 2006. Biodiversité floristique et gestion sylvicole dans les systèmes forestiers supra-méditerranéens et montagnards de la Montagne de Lure (SE France). Ecologia Mediterranea, 32.

Chuine, I. and E. G. Beaubien. 2001. Phenology is a major determinant of tree species range. Ecology Letters, 4: 500-510.

Clark, J. S. 1998. Why trees migrate so fast: Confronting theory with dispersal biology and the paleorecord. American Naturalist, 152: 204-224.

Clark, J. S., B. Beckage, P. Camill, B. Cleveland, J. Hille Ris Lambers, J. Lichter, J. McLachlan, J. Mohan and P. Wyckoff. 1999a. Interpreting recruitment limitation in forests. American Journal of Botany, 86: 1-16.

Clark, J. S., C. Fastie, G. Hurtt, S. T. Jackson, C. Johnson, G. A. King, M. Lewis, J. Lynch, S. Pacala, C. Prentice, E. W. Schupp, T. Webb and P. Wyckoff. 1998a. Reid's paradox of rapid plant migration - Dispersal theory and interpretation of paleoecological records. Bioscience, 48: 13-24.

Clark, J. S., M. Lewis and L. Horvath. 2001. Invasion by extremes: Population spread with variation in dispersal and reproduction. American Naturalist, 157: 537-554.

Clark, J. S., M. Lewis, J. S. McLachlan and J. HilleRisLambers. 2003. Estimating population spread: What can we forecast and how well? Ecology, 84: 1979-1988.

Clark, J. S., E. Macklin and L. Wood. 1998b. Stages and spatial scales of recruitment in southern Appalachian forests. Ecological Monographs, 68: 213-235.

Clark, J. S., M. Silman, R. Kern, E. Macklin and J. Hille Ris Lambers. 1999b. Seed dispersal near and far: Patterns across temperate and tropical forests. Ecology, 80: 1475-1494.

Cleland, E. E., I. Chuine, A. Menzel, H. A. Mooney and M. D. Schwartz. 2007. Shifting plant phenology in response to global change. Trends in Ecology & Evolution, 22: 357-365.

Clements, F. E. 1916. Plant Succession: An Analysis of the Development of Vegetation. Carnegie Inst. Pub., Washington, D.C.

Comps, B., D. Gomory, J. Letouzey, B. Thiebaut and R. J. Petit. 2001. Diverging trends between heterozygosity and allelic richness during postglacial colonization in the European beech. Genetics, 157: 389-397.

Connell, J. H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in forest trees. *Dynamics of populations* (eds P. den Boer & G. Gradwell). Cent. Agric. Publ. Doc., Wageningen.

Cremer, E., S. Liepelt, F. Sebastiani, A. Buonamici, I. M. Michalczyk, B. Ziegenhagen and G. G. Vendramin. 2006. Identification and characterization of nuclear microsatellite loci in *Abies alba* Mill. Molecular Ecology Notes, 6: 374-376.

Cuevas, J. G. 2002. Episodic regeneration at the *Nothofagus pumilio* alpine timberline in Tierra del Fuego, Chile. Journal of Ecology, 90: 52-60.

--- **d** ---

Davi, H., F. Baret, R. Huc and E. Dufrene. 2008. Effect of thinning on LAI variance in heterogeneous forests. Forest Ecology and Management, 256: 890-899.

Davi, H., E. Dufrene, A. Granier, V. Le Dantec, C. Barbaroux, C. Francois and N. Breda. 2005. Modelling carbon and water cycles in a beech forest Part II: Validation of the main processes from organ to stand scale. Ecological Modelling, 185: 387-405.

Davi, H., S. Oddou-Muratorio, G. Simioni, M. Alleaume-Benharira, M. Cailleret, A. Amm, F. lefevre and E. Dufrene. soumis. Mechanistic models and forest ecology under global change. Submitted to Annals of Forest Science.

Davis, M., D. West, H. H. Shugart and D. Botkin. 1981. Forest succession: concepts and application. Springer-Verlag New York.

Davis, M. B. and R. G. Shaw. 2001. Range Shifts and Adaptive Responses to Quaternary Climate Change. Science, 292: 673-679.

de Candolle, A. P. 1855. Géographie botanique raisonnée. Masson, Paris.

De Coligny, F., P. Ancelin, G. Cornu, B. Courbaud, P. Dreyfus, F. Goreaud, S. Gourlet-Fleury, C. Meredieu and L. Saint-André. 2003. Capsis : Computer-Aided Projection for Strategies in Silviculture: Advantages of a shared forest-modelling platform. *Modelling Forest Systems. Reality, models and parameters estimation - the forestry scenario* (eds A. Amaro, D. Reed & P. Soares), pp. 319-323. UK: CABI Publishing, Sesimbra, Portugal.

Debussche, M., J. Lepart and A. Dervieux. 1999. Mediterranean landscape changes: evidence from old postcards. Global Ecology And Biogeography, 8: 3-15.

Degen, B., H. Caron, E. Bandou, L. Maggia, M. H. Chevallier, A. Leveau and A. Kremer. 2001. Fine-scale spatial genetic structure of eight tropical tree species as analysed by RAPDs. Heredity, 87: 497-507.

Delcourt, P. A. and H. R. Delcourt. 1987. Long-term forest dynamics of the temperate zone. A case study of late-quaternary forests in Eastern North America. Springer-Verlag, New York.

Desplanque, C., C. Rolland and R. Michalet. 1998. Comparative dendroecology of the silver fir (*Abies alba*) and the Norway spruce (*Picea abies*) in an Alpine valley of France. Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere, 28: 737-748.

Du Merle, P. and G. Guende. 1978. Geographie du Mont Ventoux. La Terre et La Vie Supplément, 32: 11-20.

Dufrene, E., H. Davi, C. Francois, G. le Maire, V. Le Dantec and A. Granier. 2005. Modelling carbon and water cycles in a beech forest Part I: Model description and uncertainty analysis on modelled NEE. Ecological Modelling, 185: 407-436.

Durel, C. E., P. Bertin and A. Kremer. 1996. Relationship between inbreeding depression and inbreeding coefficient in maritime pine (*Pinus pinaster*). Theoretical and Applied Genetics, 92: 347-356.

--- **e** ---

Ellstrand, N. C. and D. R. Elam. 1993. Population Genetic Consequences of Small Population Size: Implications for Plant Conservation. Annual Review of Ecology and Systematics, 24: 217-242.

Elton, C. 1927. Animal ecology. Sidgwick and Jackson, London.

Eriksson, O. and J. Ehrlén. 1992. Seed and microsite limitation of recruitment in plant populations. Oecologia, 91: 360-364.

Excoffier, L., M. Foll and R. J. Petit. 2009. Genetic Consequences of Range Expansions. Annual Review of Ecology Evolution and Systematics, 40: 481-501.

--- f ---

Fady, B. and F. Médail. 2004. Mediterranean forest ecosystems. *Encyclopedia of forest sciences* (eds J. Burley, J. Evans & J. A. Youngquist), pp. 1403-1414. Academic Press, London.

Fallour-Rubio, D., F. Guibal, E. K. Klein, M. Bariteau and F. Lefevre. 2009. Rapid changes in plasticity across generations within an expanding cedar forest. Journal of Evolutionary Biology, 22: 553-563.

Farris, M. A. and J. B. Mitton. 1984. Population density, outcrossing rate, and heterozygote superiority in Ponderosa pine. Evolution, 38: 1151-1154.

Ferriol, M., C. Pichot and F. Lefevre. 2011. Variation of selfing rate and inbreeding depression among individuals and across generations within an admixed *Cedrus* population. Heredity, 106: 146-157.

--- **g** ---

Geburek, T. and J. Turok. 2005. Conservation and management of forest genetic resources in Europe. Arbora Publishers, Zvolen.

Gleason, H. A. 1926. The Individualistic Concept of the Plant Association. Bull. Torrey Bot. Club, 53: 7:26.

Goodwillie, C., S. Kalisz and C. G. Eckert. 2005. The evolutionary enigma of mixed mating systems in plants: Occurrence, theoretical explanations, and empirical evidence. Annual Review of Ecology Evolution and Systematics, 36: 47-79.

Goreaud, F. 2000. Apport de l'analyse de la structure spatiale en forêt tempérée à l'étude et à la modélisation des peuplements complexes. Thèse de doctorat, ENGREF, Nancy.

Goudet, J. 2000. FSTAT, a program to estimate and test gene diversities and fixation indices

612 (version 2.9.1). *updated from Goudet 1995*.

Grabherr, G., M. Gottfried and H. Pauli. 1994. Climate effects on mountain plants. Nature, 369: 448-448.

Granier, A., M. Reichstein, N. Breda, I. A. Janssens, E. Falge, P. Ciais, T. Grunwald, M. Aubinet, P. Berbigier, C. Bernhofer, N. Buchmann, O. Facini, G. Grassi, B. Heinesch, H. Ilvesniemi, P. Keronen, A. Knohl, B. Kostner, F. Lagergren, A. Lindroth, B. Longdoz, D. Loustau, J. Mateus, L. Montagnani, C. Nys, E. Moors, D. Papale, M. Peiffer, K. Pilegaard, G. Pita, J. Pumpanen, S. Rambal, C. Rebmann, A. Rodrigues, G. Seufert, J. Tenhunen, I. Vesala and Q. Wang. 2007. Evidence for soil water control on carbon and water dynamics in European forests during the extremely dry year: 2003. Agricultural and Forest Meteorology, 143: 123-145.

Gray, A. N. and T. A. Spies. 1997. Microsite Controls on Tree Seedling Establishment in Conifer Forest Canopy Gaps. Ecology, 78: 2458-2473.

Greene, D. F., J. C. Zasada, L. Sirois, D. D. Kneeshaw, H. Morin, I. Charron and M.-J. Simard. 1999. A review of the generation dynamics of North American boreal forest tree species. Canadian Journal of Forest Research, 29: 824-839.

Grinnell, J. 1917. The niche-relations of the California Thrasher. The Auk, 34: 427-433.

Guende, G. 1978. Sensibilité des milieux et impacts des activités humaines sur le massif du Ventoux. La Terre et La Vie Supplément, 32: 39-65.

Guisan, A. and N. E. Zimmermann. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. Ecological Modelling, 135: 147-186.

Gworek. 2007. Changes in biotic interactions and climate determine recruitment of Jeffrey pine along an elevation gradient. Forest Ecology and Management, 239: 57-68.

--- **h** ---

Halekoh, U., S. Hojsgaard and J. Yan. 2006. The R Package geepack for Generalized Estimating Equations. Journal of Statistical Software, 15: 1-11.

Hamill, D. N. and S. J. Wright. 1986. Testing the dispersion of juveniles relative to adults: A new analytic method. Ecology, 67: 952-957.

Hamilton, M. B. 1999. Tropical tree gene flow and seed dispersal. Nature, 401: 129-130.

Hampe, A. 2005. Fecundity limits in *Frangula alnus* (Rhamnaceae) relict populations at the species' southern range margin. Oecologia, 143: 377-386.

Hampe, A., L. El Masri and R. J. Petit. 2010. Origin of spatial genetic structure in an expanding oak population. Molecular Ecology, 19: 459-471.

Hampe, A. and R. J. Petit. 2005. Conserving biodiversity under climate change: the rear edge matters. Ecology Letters, 8: 461-467.

Hansen, J., M. Sato, R. Ruedy, K. Lo, D. W. Lea and M. Medina-Elizade. 2006. Global temperature change. Proceedings of the National Academy of Sciences, 103: 14288-14293.

Hardy, G. 1908. Mendelian proportions in a mixed population. Science, 28: 49-50

Hardy, O. J., L. Maggia, E. Bandou, P. Breyne, H. Caron, M. H. Chevallier, A. Doligez, C. Dutech, A. Kremer, C. Latouche-Halle, V. Troispoux, V. Veron and B. Degen. 2006. Fine-scale genetic structure and gene dispersal inferences in 10 Neotropical tree species. Molecular Ecology, 15: 559-571.

Hardy, O. J. and X. Vekemans. 1999. Isolation by distance in a continuous population: reconciliation between spatial autocorrelation analysis and population genetics models. Heredity, 83: 145-154.

Hardy, O. J. and X. Vekemans. 2002. SPAGEDi: a versatile computer program to analyse spatial genetic structure at the individual or population levels. Molecular Ecology Notes, 2: 618-620.

Harms, K. E., S. J. Wright, O. Calderon, A. Hernandez and E. A. Herre. 2000. Pervasive density-dependent recruitment enhances seedling diversity in a tropical forest. Nature, 404: 493-495.

Hickler, T., B. Smith, M. T. Sykes, M. B. Davis, S. Sugita and K. Walker. 2004. Using a generalized vegetation model to simulate vegetation dynamics in northeastern USA. Ecology, 85: 519-530.

Higgins, S. I., J. S. Clark, R. Nathan, T. Hovestadt, F. Schurr, J. M. V. Fragoso, M. R. Aguiar, E. Ribbens and S. Lavorel. 2003. Forecasting plant migration rates: managing uncertainty for risk assessment. Journal of Ecology, 91: 341-347.

Higgins, S. I. and D. M. Richardson. 1999. Predicting plant migration rates in a changing world: The role of long-distance dispersal. American Naturalist, 153: 464-475.

Holsinger, K. E. 2000. Reproductive systems and evolution in vascular plants. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 97: 7037-7042.

Houle, G. 1992. Spatial Relationship Between Seed and Seedling Abundance and Mortality in a Deciduous Forest of North-Eastern North America. Journal of Ecology, 80: 99-108.

Husband, B. C. and D. W. Schemske. 1996. Evolution of the magnitude and timing of inbreeding depression in plants. Evolution, 50: 54-70.

Hutchinson, G. E. 1957. Concluding Remarks., pp. 415-427. Cold Spring Harb. Sym., Cold Spring Harbor Symposium on Quantitative Biology.

--- i ---

IPCC. 2007. Climate Change 2007: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA., Cambridge.

Iverson, L. R., M. W. Schwartz and A. M. Prasad. 2004. How fast and far might tree species migrate in the eastern United States due to climate change? Global Ecology And Biogeography, 13: 209-219.

--- j ---

Janzen, D. H. 1970. Herbivores and the Number of Tree Species in Tropical Forests. The American Naturalist, 104: 501-528.

Jones, F. A. and S. P. Hubbell. 2006. Demographic spatial genetic structure of the Neotropical tree, *Jacaranda copaia*. Molecular Ecology, 15: 3205-3217.

Jump, A. S., J. M. Hunt, J. A. Martinez-Izquierdo and J. Peñuelas. 2006. Natural selection and climate change: temperature-linked spatial and temporal trends in gene frequency in *Fagus sylvatica*. Mol Ecol, 15: 3469-3480.

Jump, A. S., C. Matyas and J. Peñuelas. 2009. The altitude-for-latitude disparity in the range retractions of woody species. Trends in Ecology & Evolution, 24: 694-701.

--- **k** ---

Kalinowski, S. T. and M. L. Taper. 2006. Maximum likelihood estimation of the frequency of null alleles at microsatellite loci. Conservation Genetics, 7: 991-995.

Kärkkäinen, K. and O. Savolainen. 1993. The degree of early inbreeding depression determines the selfing rate at the seed stage - model and results from *Pinus sylvestris* (Scots pine). Heredity, 71: 160-166.

Keller, L. F. and D. M. Waller. 2002. Inbreeding effects in wild populations. Trends in Ecology & Evolution, 17: 230-241.

Kelly, A. E. and M. L. Goulden. 2008. Rapid shifts in plant distribution with recent climate change. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 105: 11823-11826.

Klasner, F. L. and D. B. Fagre. 2002. A half century of change in alpine treeline patterns at Glacier National Park, Montana, USA. Arctic Antarctic and Alpine Research, 34: 49-56.

Koelewijn, H. P., V. Koski and O. Savolainen. 1999. Magnitude and timing of inbreeding depression in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). Evolution, 53: 758-768.

Konnert, M. and F. Bergmann. 1995. The geographical distribution of genetic variation of silver fir (*Abies alba*, Pinaceae) in relation to its migration history. Plant Systematics and Evolution, 196: 19-30.

Kormutak, A. and D. Lindgren. 1996. Mating system and empty seeds in silver fi r (*Abies alba* Mill.). Forest Genetics, 3: 231-235.

Körner, C. 2007. The use of "altitude" in ecological research. Trends in Ecology & Evolution, 22: 569-574.

Körner, C. and J. Paulsen. 2004. A world-wide study of high altitude treeline temperatures. Journal of Biogeography, 31: 713-732.

Kramer, K. 1995. Phenotypic plasticity of the phenology of seven European tree species in relation to climatic warming. Plant Cell and Environment, 18: 93-104.

Kramer, K., J. Buiteveld, M. Forstreuter, T. Geburek, S. Leonardi, P. Menozzi, F. Povillon, M. Schelhaas, E. T. du Cros, G. G. Vendramin and D. C. van der Werf. 2008. Bridging the gap between ecophysiological and genetic knowledge to assess the adaptive potential of European beech. Ecological Modelling, 216: 333-353.

Kramer, K., I. Leinonen, H. H. Bartelink, P. Berbigier, M. Borghetti, C. Bernhofer, E. Cienciala, A. J. Dolman, O. Froer, C. A. Gracia, A. Granier, T. Grunwald, P. Hari, W. Jans, S. Kellomaki, D. Loustau, F. Magnani, T. Markkanen, G. Matteucci, G. M. J. Mohren, E. Moors, A. Nissinen, H. Peltola, S. Sabate, A. Sanchez, M. Sontag, R. Valentini and T. Vesala. 2002. Evaluation of six process-based forest growth models using eddy-covariance measurements of CO2 and H2O fluxes at six forest sites in Europe. Global Change Biology, 8: 213-230.

Kullman, L. 2002. Rapid recent range-margin rise of tree and shrub species in the Swedish Scandes. Journal of Ecology, 90: 68-77.

--- 1 ---

Lavergne, S., J. Molina and M. Debussche. 2006. Fingerprints of environmental change on the rare Mediterranean flora: a 115-year study. Global Change Biology, 12: 1466-1478.

Le Maire, G., H. Davi, K. Soudani, C. Francois, V. Le Dantec and E. Dufrene. 2005. Modeling annual production and carbon fluxes of a large managed temperate forest using forest inventories, satellite data and field measurements. Tree Physiology, 25: 859-872.

Le Roux, X., A. Lacointe, A. Escobar-Gutierrez and S. Le Dizes. 2001. Carbon-based models of individual tree growth: A critical appraisal. Annals of Forest Science, 58: 469-506.

Leblois, R., F. Rousset and A. Estoup. 2004. Influence of spatial and temporal heterogeneities on the estimation of demographic parameters in a continuous population using individual microsatellite data. Genetics, 166: 1081-1092.

Leemans, R. and I. C. Prentice. 1989. FORSKA, a general forest succession model. Institute of Ecological Botany, Uppsala.

Lenoir, J., J. C. Gegout, J. L. Dupouey, D. Bert and J. C. Svenning. 2010. Forest plant community changes during 1989-2007 in response to climate warming in the Jura Mountains (France and Switzerland). Journal of Vegetation Science, 21: 949-964.

Lenoir, J., J. C. Gegout, P. A. Marquet, P. de Ruffray and H. Brisse. 2008. A Significant Upward Shift in Plant Species Optimum Elevation During the 20th Century. Science, 320: 1768-1771.

LePage, P. T., C. D. Canham, K. D. Coates and P. Bartemucci. 2000. Seed abundance versus substrate limitation of seedling recruitment in northern temperate forests of British Columbia. Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere, 30: 415-427.

Levin, S. A., H. C. Muller-Landau, R. Nathan and J. Chave. 2003. The ecology and evolution of seed dispersal: a theoretical perspective. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 34: 575-604.

Liepelt, S., R. Cheddadi, J. L. de Beaulieu, B. Fady, D. Gomory, E. Hussendorfer, M. Konnert, T. Litt, R. Longauer, R. Terhurne-Berson and B. Ziegenhagen. 2009. Postglacial range expansion and its genetic imprints in *Abies alba* (Mill.) - A synthesis from palaeobotanic and genetic data. Review of Palaeobotany and Palynology, 153: 139-149.

Lischke, H., N. E. Zimmermann, J. Bolliger, S. Rickebusch and T. J. Loffler. 2006. TreeMig: A forest-landscape model for simulating spatio-temporal patterns from stand to landscape scale. Ecological Modelling, 199: 409-420.

Liu, T. S. 1971. A monograph of the genus *Abies*. Department of Forestry, College of agriculture, Naional Taiwan University., Taipei.

Loarie, S. R., P. B. Duffy, H. Hamilton, G. P. Asner, C. B. Field and D. D. Ackerly. 2009. The velocity of climate change. Nature, 462: 1052-U111.

Loiselle, B. A., E. Ribbens and O. Vargas. 1996. Spatial and Temporal Variation of Seed Rain in a Tropical Lowland Wet Forest. Biotropica, 28: 82-95.

Loiselle, B. A., V. L. Sork, J. Nason and C. Graham. 1995. Spatial genetic structure of a tropical understory shrub, *Psychotria officinalis* (Rubiaceae). American Journal of Botany, 82: 1420-1425.

Lortie, C. J., E. Ellis, A. Novoplansky and R. Turkington. 2005. Implications of spatial pattern and local density on community-level interactions. Oikos, 109: 495-502.

Lugina, K. M., P. Y. Groisman, K. Y. Vinnikov, V. V. Koknaeva and N. A. Speranskaya. 2006. Monthly surface air temperature time series area-averaged over the 30-degree latitudinal belts of the globe, 1881-2005. *Trends: a compendium of data on global change*. Oak Ridge National Laboratory, U.S. Department of Energy., Oak Ridge.

--- m ---

MacDonald, G. M., T. W. D. Edwards, K. A. Moser, R. Pienitz and J. P. Smol. 1993. Rapid response of treeline vegetation and lakes to past climate warming. Nature, 361: 243-246.

Macias, M., L. Andreu, O. Bosch, J. Camarero and E. Gutiérrez. 2006. Increasing Aridity is Enhancing Silver Fir *Abies alba* Mill.) Water Stress in its South-Western Distribution Limit. Climatic Change, 79: 289-313.

Magri, D. 2008. Patterns of post-glacial spread and the extent of glacial refugia of European beech (*Fagus sylvatica*). Journal of Biogeography, 35: 450-463.

Magri, D., G. G. Vendramin, B. Comps, I. Dupanloup, T. Geburek, D. Gomory, M. Latalowa, T. Litt, L. Paule, J. M. Roure, I. Tantau, W. O. van der Knaap, R. J. Petit and J. L. de Beaulieu. 2006. A new scenario for the Quaternary history of European beech populations: palaeobotanical evidence and genetic consequences. New Phytologist, 171: 199-221.

Malcolm, J. R., A. Markham, R. P. Neilson and M. Garaci. 2002. Estimated migration rates under scenarios of global climate change. Journal of Biogeography, 29: 835-849.

Manel, S., O. E. Gaggiotti and R. S. Waples. 2005. Assignment methods: matching biological questions with appropriate techniques. Trends in Ecology & Evolution, 20: 136-142.

Matheson, A. C., H. X. Wu, D. J. Spencer, C. A. Raymond and A. R. Griffin. 2002. Inbreeding in *Pinus radiata* III. The effect of inbreeding on age-age correlation and early selection efficiency. Silvae Genetica, 51: 115-122.

Matthes, U. and D. W. Larson. 2006. Microsite and climatic controls of tree population dynamics: an 18-year study on cliffs. Journal of Ecology, 94: 402-414.

McCullagh, P. and J. A. Nelder. 1999. Generalized linear models. Chapman & Hall, CRC, London.

McLachlan, J. S., J. S. Clark and P. S. Manos. 2005. Molecular indicators of tree migration capacity under rapid climate change. Ecology, 86: 2088-2098.

Meshinev, T., I. Apostolova and E. Koleva. 2000. Influence of warming on timberline rising: a case study on *Pinus peuce* Griseb. in Bulgaria. Phytocoenologia, 30: 431-438.

Midgley, G. F., I. D. Davies, C. H. Albert, R. Altwegg, L. Hannah, G. O. Hughes, L. R. O'Halloran, C. Seo, J. H. Thorne and W. Thuiller. 2010. BioMove - an integrated platform simulating the dynamic response of species to environmental change. Ecography, 33: 612-616.

Minami, S. and A. Azuma. 2003. Various flying modes of wind-dispersal seeds. Journal of Theoretical Biology, 225: 1-14.

Miner, B. G., S. E. Sultan, S. G. Morgan, D. K. Padilla and R. A. Relyea. 2005. Ecological consequences of phenotypic plasticity. Trends in Ecology & Evolution, 20: 685-692.

Mitton, J. 1992. The dynamic mating systems of conifers. New Forests, 6: 197-216.

Motta, R. 1996. Impact of wild ungulates on forest regeneration and tree composition of mountain forests in the Western Italian Alps. Forest Ecology and Management, 88: 93-98.

Münzbergová, Z. and T. Herben. 2005. Seed, Dispersal, Microsite, Habitat and Recruitment Limitation: Identification of Terms and Concepts in Studies of Limitations. Oecologia, 145: 1-8.

--- **n** ---

Nathan, R. and R. Casagrandi. 2005. A simple mechanistic model of seed dispersal, predation and plant establishment: Janzen-Connell and beyond.(vol 92, pg 733, 2004). Journal of Ecology, 93: 852-852.

Nathan, R. and H. C. Muller-Landau. 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. Trends in Ecology & Evolution, 15: 278-285.

Nathan, R., U. N. Safriel, I. Noy-Meir and G. Schiller. 2000. Spatiotemporal Variation in Seed Dispersal and Recruitment near and Far from *Pinus halepensis* Trees. Ecology, 81: 2156-2169.

Nei, M. 1973. Analysis of gene diversity in subdivided populations. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 70: 3321-3323.

Noss, R. F. 1999. Assessing and monitoring forest biodiversity: A suggested framework and indicators. Forest Ecology and Management, 115: 135-146.

--- **o** ---

Oddou-Muratorio, S. and E. K. Klein. 2008. Comparing direct vs. indirect estimates of gene flow within a population of a scattered tree species. Molecular Ecology, 17: 2743-2754.

Oddou-Muratorio, S., E. K. Klein, G. G. Vendramin and B. Fady. 2011. Spatial .vs. temporal effects on demographic and genetic structure: the roles of dispersal, masting and differential mortality on patterns of recruitment in *Fagus sylvatica*. Accepted in Molecular ecology.

--- **p** ---

Pacala, S. W., C. D. Canham and J. A. Silander. 1993. Forest models defined by field measurements. 1. The design of a ortheastern forest simulator. Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere, 23: 1980-1988.

Pakeman, R. J. 2001. Plant migration rates and seed dispersal mechanisms. Journal of Biogeography, 28: 795-800.

Paluch, J. G. 2005. The influence of the spatial pattern of trees on forest floor vegetation and silver fir (*Abies alba* Mill.) regeneration in uneven-aged forests. Forest Ecology and Management, 205: 283-298.

Pan, Y. D., J. M. Melillo, A. D. McGuire, D. W. Kicklighter, L. F. Pitelka, K. Hibbard, L. L. Pierce, S. W. Running, D. S. Ojima, W. J. Parton, D. S. Schimel and V. Members. 1998. Modeled responses of terrestrial ecosystems to elevated atmospheric CO2: a comparison of simulations by the biogeochemistry models of the Vegetation/Ecosystem Modeling and Analysis Project (VEMAP). Oecologia, 114: 389-404.

Parent, S., M. J. Simard, H. Morin and C. Messier. 2003. Establishment and dynamics of the balsam fir seedling bank in old forests of northeastern Quebec. Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere, 33: 597-603.

Parmesan, C. 2006. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. Annual Review of Ecology Evolution and Systematics, 37: 637-669.

Parmesan, C., N. Ryrholm, C. Stefanescu, J. K. Hill, C. D. Thomas, H. Descimon, B. Huntley, L. Kaila, J. Kullberg, T. Tammaru, W. J. Tennent, J. A. Thomas and M. Warren. 1999. Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming. Nature, 399: 579-583.

Parmesan, C. and G. Yohe. 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. Nature, 421: 37-42.

Pearson, R. G. and T. P. Dawson. 2003. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? Global Ecology And Biogeography, 12: 361-371.

Pearson, R. G., T. P. Dawson, P. M. Berry and P. A. Harrison. 2002. SPECIES: A Spatial Evaluation of Climate Impact on the Envelope of Species. Ecological Modelling, 154: 289-300.

Peñuelas, J. and M. Boada. 2003. A global change-induced biome shift in the Montseny mountains (NE Spain). Global Change Biology, 9: 131-140.

Petit, R. J., I. Aguinagalde, J. L. de Beaulieu, C. Bittkau, S. Brewer, R. Cheddadi, R. Ennos, S. Fineschi, D. Grivet, M. Lascoux, A. Mohanty, G. M. Muller-Starck, B. Demesure-Musch, A. Palme, J. P. Martin, S. Rendell and G. G. Vendramin. 2003. Glacial refugia: Hotspots but not melting pots of genetic diversity. Science, 300: 1563-1565.

Petit, R. J., S. Brewer, S. Bordacs, K. Burg, R. Cheddadi, E. Coart, J. Cottrell, U. M. Csaikl, B. van Dam, J. D. Deans, S. Espinel, S. Fineschi, R. Finkeldey, I. Glaz, P. G. Goicoechea, J. S. Jensen, A. O. Konig, A. J. Lowe, S. F. Madsen, G. Matyas, R. C. Munro, F. Popescu, D. Slade, H. Tabbener, S. G. M. de Vries, B. Ziegenhagen, J. L. de Beaulieu and A. Kremer. 2002. Identification of refugia and post-glacial colonisation routes of European white oaks based on chloroplast DNA and fossil pollen evidence. Forest Ecology and Management, 156: 49-74.

Petit, R. J. and A. Hampe. 2006. Some evolutionary consequences of being a tree. Annual Review of Ecology Evolution and Systematics, 37: 187-214.

Petit, R. J., F. S. Hu and C. W. Dick. 2008. Forests of the past: A window to future changes. Science, 320: 1450-1452.

Pichot, C., C. Bastien, F. Courbet, B. Demesure-Musch, P. Dreyfus, B. Fady, N. Frascaria-Lacoste, S. Gerber, F. Lefèvre, M. E. Morand-Prieur, S. Oddou, E. Teissier du Cros and A. Valadon. 2006. Déterminants et conséquences de la qualité génétique des graines et semis lors de la phase initiale de regénération naturelle des peuplements forestiers. Les Actes du BRG, 6: 277-297.

Piovesan, G., F. Biondi, A. D. Filippo, A. Alessandrini and M. Maugeri. 2008. Drought-driven growth reduction in old beech (*Fagus sylvatica* L.) forests of the central Apennines, Italy. pp. 1265-1281. Blackwell Publishing Ltd.

Pitelka, L. F., H. Bugmann and J. F. Reynolds. 2001. How much physiology is needed in forest gap models for simulating long-term vegetation response to global change? Introduction. Climatic Change, 51: 251-257.

Pitelka, L. F., R. H. Gardner, J. Ash, S. Berry, H. Gitay, I. R. Noble, A. Saunders, R. H. W. Bradshaw, L. Brubaker, J. S. Clark, M. B. Davis, S. Sugita, J. M. Dyer, R. Hengeveld, G. Hope, B. Huntley, G. A. King, S. Lavorel, R. N. Mack, G. P. Malanson, M. McGlone, I. C. Prentice and M. Rejmanek. 1997. Plant migration and climate change. American Scientist, 85: 464-473.

--- **q** ---

--- **r** ---

Rameau, J. C. 1992. Dynamique de la végétation à l'étage montagnard des Alpes du Sud. Revue Forestière Française, 44: 393-413.

Restoux, G. 2009. Variabilité spatio-temporelle de la reproduction chez une espèce pérenne monoïque : Le cas du sapin pectiné, *Abies alba* Miller, en limite sud de son aire de répartition. Thèse de doctorat, Université d'Aix-Marseille III.

Ribbens, E., J. A. Silander and S. W. Pacala. 1994. Seedling recruitment in forests: Calibrating models to predict patterns of tree seedlings dispersion. Ecology, 75: 1794-1806.

Ripley, B. D. 1976. The Second-Order Analysis of Stationary Point Processes. Journal of Applied Probability, 13: 255-266

Ritland, K. 1990. Inferences About Inbreeding Depression Based on Changes of the Inbreeding Coefficient. Evolution, 44: 1230-1241.

Robledo-Arnuncio, J. J., R. Alia and L. Gil. 2004. Increased selfing and correlated paternity in a small population of a predominantly outcrossing conifer, *Pinus sylvestris*. Molecular Ecology, 13: 2567-2577.

Rolland, C., R. Michalet, C. Desplanque, A. Petetin and S. Aime. 1999. Ecological requirements of *Abies alba* in the French Alps derived from dendro-ecological analysis. Journal of Vegetation Science, 10: 297-306.

Rousset, F. 1997. Genetic differentiation and estimation of gene flow from F-statistics under isolation by distance. Genetics, 145: 1219-1228.

Rousset, F. 2000. Genetic differentiation between individuals. Journal of Evolutionary Biology, 13: 58-62.

Rozendaal, D. M. A., V. H. Hurtado and L. Poorter. 2006. Plasticity in leaf traits of 38 tropical tree species in response to light; relationships with light demand and adult stature. Functional Ecology, 20: 207-216.

--- **s** ---

Sagnard, F. 2001. Dynamique de recolonisation des pinèdes par la hêtraie-sapinière : Etude de la structure des peuplements forestiers et de l'évolution génétique des populations de sapin pectiné (*Abies alba* Mill.) sur le Mont Ventoux. Thèse de doctorat, Université d'Aix-Marseille III.

Sagnard, F., C. Pichot, P. Dreyfus, P. Jordano and B. Fady. 2007. Modelling seed dispersal to predict seedling recruitment: Recolonization dynamics in a plantation forest. Ecological Modelling, 203: 464-474.

Sampol, E. 2003. Etude de la Dynamique de recolonisation du sapin pectiné (Abies alba Mill.) au mont Ventoux : Modélisation de la dispersion primaire des graines et de la dispersion efficace des semis. Mémoire de DEA, Aix-Marseille III.

Sato, H., A. Itoh and T. Kohyama. 2007. SEIB-DGVM: A new dynamic global vegetation model using a spatially explicit individual-based approach. Ecological Modelling, 200: 279-307.

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

Schupp, E. W. 1988. Seed and early seedling predation in the forest understory and in treefall gaps. Oikos, 51: 71-78.

Schupp, E. W. 1992. The Janzen-Connell Model for Tropical Tree Diversity: Population Implications and the Importance of Spatial Scale. The American Naturalist, 140: 526-530.

Schupp, E. W. 1995. Seed-Seedling Conflicts, Habitat Choice, and Patterns of Plant Recruitment. American Journal of Botany, 82: 399-409.

Shibata, M. and T. Nakashizuka. 1995. Seed and seedling demography of four co-occurring *Carpinus* species in a temperate deciduous forest. Ecology, 76: 1099-1108.

Shugart, H. H. and T. M. Smith. 1996. A review of forest patch models and their application to global change research. Climatic Change, 34: 131-153.

Simioni, G., P. Ritson, M. U. F. Kirschbaum, J. McGrath, I. Dumbrell and B. Copeland. 2009. The carbon budget of *Pinus radiata* plantations in south-western Australia under four climate change scenarios. Tree Physiology, 29: 1081-1093.

Simioni, G., P. Ritson, J. McGrath, M. U. F. Kirschbaum, B. Copeland and I. Dumbrell. 2008. Predicting wood production and net ecosystem carbon exchange of *Pinus radiata* plantations in south-western Australia: Application of a process-based model. Forest Ecology and Management, 255: 901-912.

Smith, B., I. C. Prentice and M. T. Sykes. 2001. Representation of vegetation dynamics in the modelling of terrestrial ecosystems: comparing two contrasting approaches within European climate space. Global Ecology And Biogeography, 10: 621-637.

Smith, T. M. and R. W. Reynolds. 2005. A global merged land-air-sea surface temperature reconstruction based on historical observations (1880-1997). Journal of Climate, 18: 2021-2036.

Sorensen, F. C. 1999. Relationship between self-fertility, allocation of growth, and inbreeding depression in three coniferous species. Evolution, 53: 417-425.

Sorensen, F. C. 2001. Effect of population outcrossing rate on inbreeding depression in *Pinus contorta* var. *murrayana* seedlings. Scandinavian Journal of Forest Research, 16: 391-403.

Sorensen, F. C. and R. S. Miles. 1982. Inbreeding depresion in height, height growth, and survival of Douglas-fir, Ponderosa pine, and Noble fir to 10 yeras of age. Forest Science, 28: 283-292.

Sork, V. L., J. Nason, D. R. Campbell and J. F. Fernandez. 1999. Landscape approaches to historical and contemporary gene flow in plants. Trends in Ecology & Evolution, 14: 219-224.

Sturm, M., C. Racine and K. Tape. 2001. Climate change - Increasing shrub abundance in the Arctic. Nature, 411: 546-547.

Sykes, M. T. and I. C. Prentice. 1996. Climate change, tree species distributions and forest dynamics: A case study in the mixed conifer northern hardwoods zone of northern Europe. Climatic Change, 34: 161-177.

Sykes, M. T., I. C. Prentice and W. Cramer. 1996. A bioclimatic model for the potential distributions of north European tree species under present and future climates. Journal of Biogeography, 23: 203-233.

Szeicz, J. M. and G. M. Macdonald. 1995. Recent white spruce dynamincs at the subtartic alpine treeline of north-western Canada. Journal of Ecology, 83: 873-885.

--- **t** ---

Taberlet, P. and R. Cheddadi. 2002. Quaternary refugia and persistence of biodiversity. Science, 297: 2009-2010.

Tan, B. S. and S. Bruckert. 1992. Effect of physical environmental factors on the initial stages of the natural regeneration of fir (*Abies alba* Mill.) at some sites in the Jura. Annales Des Sciences Forestieres, 49: 337-350.

Tansley, A. G. 1935. The Use and Abuse of Vegetational Concepts and Terms. Ecology, 16: 284-307.

Tatoni, T. and P. Roche. 1994. Comparison of old-field and forest revegetation dynamics in Provence. Journal of Vegetation Science, 5: 295-302.

Thinon, M. 1978. Quelques aspects floristiques et pédologiques de incidence écologique

des reboisements du Mont Ventoux. La Terre Et La Vie-Revue d'Ecologie Appliquee, 32: 67-109.

Thomas, C. D. and J. J. Lennon. 1999. Birds extend their ranges northwards. Nature, 399: 213-213.

Thuiller, W. 2003. BIOMOD - optimizing predictions of species distributions and projecting potential future shifts under global change. Global Change Biology, 9: 1353-1362.

Thuiller, W. 2004. Patterns and uncertainties of species' range shifts under climate change. Global Change Biology, 10: 2020-2027.

Tollefsrud, M. M., R. Kissling, F. Gugerli, O. Johnsen, T. Skroppa, R. Cheddadi, W. O. van Der Knaap, M. Latalowa, R. Terhurne-Berson, T. Litt, T. Geburek, C. Brochmann and C. Sperisen. 2008. Genetic consequences of glacial survival and postglacial colonization in Norway spruce: combined analysis of mitochondrial DNA and fossil pollen. Molecular Ecology, 17: 4134-4150.

--- **u** ---

Urban, D. L., G. B. Bonan, T. M. Smith and H. H. Shugart. 1991. Spatial applications of gap models. Forest Ecology and Management, 42: 95-110.

--- **v** ---

Vander Wall, S. B., K. M. Kuhn and M. J. Beck. 2005. Seed removal, seed predation, and secondary dispersal. Ecology, 86: 801-806.

Vendramin, G. G., L. Lelli, P. Rossi and M. Morgante. 1996. A set of primers for the amplification of 20 chloroplast microsatellites in Pinaceae. Molecular Ecology, 5: 595-598.

Vittoz, P., J. Bodin, S. Ungricht, C. Burga and G. R. Walther. 2008. One century of vegetation change on Isla Persa, a nunatak in the Bernina massif in the Swiss Alps. Journal of Vegetation Science, 19: 671-U28.

von Humboldt, A. and A. Bonpland. 1807. Essai sur la géographie des plantes. Paris.

--- **w** ---

Walther, G.-R., E. Post, P. Convey, A. Menzel, C. Parmesan, T. J. C. Beebee, J.-M. Fromentin, O. Hoegh-Guldberg and F. Bairlein. 2002. Ecological responses to recent climate change. Nature, 416: 389-395.

Walther, G. R., S. Beissner and C. A. Burga. 2005a. Trends in the upward shift of alpine plants. Journal of Vegetation Science, 16: 541-548.

Walther, G. R., S. Berger and M. T. Sykes. 2005b. An ecological 'footprint' of climate change. Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences, 272: 1427-1432.

Wang, B. C. and T. B. Smith. 2002. Closing the seed dispersal loop. Trends in Ecology & Evolution, 17: 379-386.

Wang, T., G. A. O'Neill and S. N. Aitken. 2010. Integrating environmental and genetic effects to predict responses of tree populations to climate. Ecological Applications, 20: 153-163.

Wardle, P. and M. Coleman. 1992. Evidence for rising upper limits of four native New Zealand forest trees. New Zealand Journal of Botany, 30: 303-314.

Weinberg, W. 1908. Über den Nachweis der Vererbung beim Menschen. Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde in Württemberg, 64: 368-382.

Whittaker, R. H. 1953. A Consideration of Climax Theory: The Climax as a Population and Pattern. Ecological Monographs, 23: 41-78.

Wilcox, M. D. 1983. Inbreeding depression and genetic variances estimated from self-pollinated and cross-pollinated families of *Pinus radiata*. Silvae Genetica, 32: 89-96.

Wright, S. 1922. Coefficients of inbreeding and relationship. American Naturalist, 56: 330-338.

Wright, S. 1943. Isolation by distance. Genetics, 28: 114-138.

Wright, S. 1951. The Genetical structure of populations. Annals of Eugenics, 15: 323-354.

Wu, H. X., A. C. Matheson and D. Spencer. 1998. Inbreeding in *Pinus radiata*. I. The effect of inbreeding on growth, survival and variance. Theoretical and Applied Genetics, 97: 1256-1268.

--- **x** ---

--- **y** ---

Young, A., T. Boyle and T. Brown. 1996. The population genetic consequences of habitat fragmentation for plants. Trends in Ecology & Evolution, 11: 413-418.

--- **z** ---

ANNEXES

Annexe 1:

Improving the estimation of seed dispersal by integrating seedling recruitment

Submitted to "Canadian Journal of Forest Research"

Annabelle Amm

Address: INRA, UR 629, Écologie des Forêts Méditerranéennes (URFM), Domaine Saint Paul, Site Agroparc, F-84914 Avignon Cedex 9, France.

Telephone: +33(4) 32 72 29 98

Fax: +33(4) 32 72 29 02

annabelle.amm@avignon.inra.fr

Christian Pichot

Philippe Dreyfus

Hendrik Davi

Bruno Fady

Abstract: Dispersal and recruitment play a critical role in determining the abundance and the spatial and genetic structure of regeneration. Seed dispersal confers movement in space and seedling recruitment controls abundance and spatial structure of the regeneration. In this study, using inverse modeling methods, we estimated dispersal by fitting seedling counts to seed tree location and fertility in the European silver fir *Abies alba*. Seed trees and seedlings from 3 age cohorts were exhaustively counted in 30 plots on Mont Ventoux (southeastern France) at elevations from 995 to 1605 m, where the following ecological factors were measured: elevation, slope, aspect, light availability and tree density. Our original dispersal model included a recruitment rate that depends on both environmental characteristics of seed reception sites and seed supply. Elevation was the factor that broadly affected seedling recruitment, with an optimum value around 1200 m. Estimated *Abies alba* dispersal distances, using seedling plot experiments, were short (median values for the three cohorts: 16.4 – 13.2 – 19.6 m), in accordance with dispersal distances computed using seed trap experiments. We demonstrated that including the ecological characteristics of seed reception sites realistically shortened dispersal distances computed using only seedlings counts. We thus suggest that including ecological characteristics in models that calibrate dispersal from seedling counts is a necessity.

Keywords: Dispersal, seedling, recruitment rate, inverse modeling, *Abies alba*.

1. Introduction

Among all the processes governing tree life cycle, dispersal and recruitment play a key role for regeneration (Levin *et al.* 2003). Seed dispersal confers movement in space (Nathan and Müller-Landau 2000, Clark *et al.* 1999b) and seedling recruitment (arrival of new individuals in a population or community) determines abundance and spatial structure of the regeneration (Wang and Smith 2002, Houle 1992, Matthes and Larson 2006). Both coupled processes link the end of the reproductive cycle of adult trees to their offspring.

In sedentary plants, such as trees, individuals only move via seed dispersal. The principal vectors of dispersal are either biotic (e. g. wind or water) or abiotic (e.g. animals or the plant itself). Seed dispersal patterns depend on seed tree fertility and the direction and distance of dispersal events. Either mechanistic or probabilistic approaches have been developed to model dispersal. While mechanistic models allow including a realistic representation of processes such as seed abscission and turbulence (Bohrer *et al*. 2008, Soons and Bullock 2008), inverse modeling is of more immediate use for calibrating dispersal kernels from seed traps or seedlings plots (Ribbens *et al*. 1994, Clark *et al*. 1999a). Dispersal curves computed using seed counts can be considered as a reference, as they only describe the most straightforward way that seed travel from seed trees to ground. Dispersal curves calibrated using seedling counts include steps immediately following seed deposition, such as germination and seedling recruitment, and can be used for the investigation of greater spatial scales.

The steps following seed dispersal and deposition consist in seed germination and seedling recruitment. A strong demographic evolution occurs during this stage in terms of seedling survival (Shibata and Nakashizuka 1995). The spatial structure of recruited seedlings thus depends on several processes: adult fertility and location, seed dispersal (seed supply), spatial distribution of suitable microsites, mortality, post-dispersal predation, and intra- and inter-specific competition (Greene *et al*. 1999, Van der Wall *et al.* 2005, Sagnard *et al.* 2007). The relative importance of each process is highly variable according to the life-history traits of the species, tree density, successional status, seed predator populations and the temporal fluctuations of climatic factors. In the literature, two points of view are often proposed for interpreting recruitment limitation (Clark *et al*. 2007). Some authors consider that seed rain is the limiting factor: populations are "recruitment limited" under low and uncertain seed supply (Clark *et al.* 1999a, Wang and Smith 2002). Others propose that microsite distribution and characteristics (Baetty 1984) are the first determinants of recruitment. Thereby, most studies concerning seedling establishment focus either on seed dispersal or on microhabitats and few combined approaches have been reported, although they should contribute to a better understanding of the recruitment process (Shupp 1995, LePage *et al.* 2000). The few already published combined approaches clearly demonstrate that both factors play a significant role in recruitment limitation (Parent *et al.* 2003, Eriksson and Ehrlén 1992, Münzbergovà and Herben 2005, Clark *et al*. 2007).

The present study addresses the regeneration dynamics of the European silver fir (*Abies alba* Mill.) on Mont Ventoux, a 1900 m elevation mountain located in the south-east of France. Silver fir is a common late-successional mountain tree species in Europe. Since the middle of 20th century this species has shown a great geographical expansion, due to the decrease of over grazing and over-logging practices (Rameau 1992, Debussche *et al.* 1999). It is expected to greatly suffer from climate change and growth decline was already reported (Cailleret and Davi, 2010). Because of its geographical location, Mont Ventoux is exposed both to

Mediterranean and Alpine climatic influences; hence it exhibits a remarkably wide range of pedo-climatic conditions.

Our objectives are i) to identify the environmental variables that affect seedling recruitment and ii) to evaluate silver fir dispersal capacities. We first identified the environmental variables affecting seedling emergence and survival; then evaluated how they impacted the effective dispersal capacities of silver fir. Three dispersal models were compared. Firstly, a Dispersal Recruitment Model (DRM) was calibrated. DRM is based on seedling counts and seed tree location and take into account an estimated recruitment rate (seedlings/seeds ratio), depending on environmental factors affecting seed germination and seedling emergence. Secondly this model was compared to i) a model that is only based on seedling counts and seed tree location, called Dispersal Model (DM) and ii) a previously calibrated seed dispersal model, only based on seed counts (using seed traps) and seed tree location, called Seed dispersal Model (SM) and used as reference.

2. Material and method

2.1. Study site and species of interest

Mont Ventoux (44°11' N; 5°17' E) is a limestone mountain located at the south-westernmost limit of the Alps, culminating at 1909 m (Du Merle and Guende 1978). Climatic conditions vary from typically Mediterranean at low elevation to subalpine at high elevation, inducing an wide array of environmental conditions and plant communities (Barbero *et al.* 1978). Silver fir (*Abies alba)* is a keystone tree species in low to mid-altitude European mountain forest ecosystems. In France, it covers extensive areas (600 000 ha). It is a shade-tolerant species that forms mixed forests over a broad range of ecological conditions from sub-mediterranean to upper montane bioclimatic regions. On Mont Ventoux, *Abies alba* is a native species often associated with *Fagus sylvatica* L.. It occupies an important diversity of habitats, on the northern side, from 1000m to 1650m elevation, with edaphic conditions ranging from deep soils in small valleys to superficial soils at the top of hills and on ridges. Recolonization dynamics of silver fir is recent and rapid. By 1850, Mont Ventoux was almost entirely deforested due to excessive wood harvesting and to over-grazing. Beech-fir forests were reduced to small patches in the most inaccessible parts of the mountain or in some reserved stands. The decrease of grazing combined with the reforestation efforts undertaken from 1860 to the early 20th century using mostly pine species made it possible for *Abies alba* and *Fagus sylvatica* to gradually recolonize pine-planted plots (Sagnard *et al.* 2007).

2.2. Experimental data

2.2.1. Regeneration plots

A total of 30 square seedling plots (20m x 20m) were installed on the north face of Mont Ventoux in 2002 (figure 1). Plot locations were chosen (according to the French National Forest Service classification) in order to cover most of the variability of plant communities and environmental variables. Within-plot tree density variability and seed rain heterogeneity were taken into account by subdividing each plot into 4 cells of 100m². Plots were either pure silver fir (Abies alba, referred to as fir in the text) stands or mixed stands also containing

beech (Fagus sylvatica, referred to as beech) and pines (Pinus uncinata Ramond ex DC., Pinus sylvestris L. and Pinus nigra Arnold, collectively referred to as pine).

2.2.2. Seedlings inventory

Seedlings from three different cohorts were inventoried in each cells: (i) germinations of the year 2007, called "cohort 1"; (ii) 2 to 5 years old seedlings, called "cohort 2", that may originate from a maximum of 4 dispersal events and (iii) up to 30 cm high seedlings, called "cohort 3", where seedling age was estimated from a previous dendrochronological study. We estimated that this cohort may result from 25 dispersal events, since silver fir is a shade tolerant species able to survive with a slow growth under low light regime.

2.2.3. Seed trees

Nine hundreds seed trees were mapped within a 50 m radius around 24 of the 30 regeneration plots (figure 1). Six regeneration plots were located in very dense silver fir stands leading to a homogeneous seed rainfall; hence seed tree mapping was not necessary and virtual seed trees were generated on a regular 10 x 10 m square grid, based on ONF inventories. In order to capture possible long distance dispersal events, we also generated virtual seed trees located further than 50 m from all our plots using the same approach. Virtual tree size and location were estimated from the ONF inventory that provided plot boundaries and percentage of *Abies alba* cover within the plots (figure 1). All available information was integrated in the open-source Geographic Information System GRASS (http://grass.itc.it/) which was used to generate virtual seed trees.

2.2.4. Biotic and abiotic variables

Elevation, slope and aspect were measured for each plot and were considered to be homogeneous over the 4 cells (10m x 10m) of the plot. Understory light was measured, during the summer 2008, using hemispherical photographs taken below the canopy with a digital camera (CoolPix 950 and 880, Nikon Corporation, Tokyo, Japan) equipped with a fisheye lens. Photographs were then analyzed using the CANEYE software to calculate the transmitted light under the canopy (Davi *et al.* 2008). Tree density was calculated per species (fir, beech, pine) and by hectare as the sum of basal area of trees measured at breast height at the end of year 2007. As fir and beech build dark canopies, with little transmitted light, while pine builds clearer canopies, with much transmitted light, we pooled fir and beech measurements on the one hand, and the different pines species on the other hand. As both canopy cover and tree density have evolved since seedling birth date in cohort 3, the transmitted light measured during the summer 2008 cannot denote the original light conditions of cohort 3. Hence, we only analyzed light effect on cohorts 1 and 2. Moreover, the number of expected seeds per cell (seed supply) was estimated from a previously calibrated seed dispersal model (see below § 2. iii).

2.3. Models and analysis

2.3.1. Environmental effect on seedling density:

The effect of the five major environmental factors (elevation, slope, aspect, understory light and tree density) on seedling density was analyzed using a General Linear Model (GLM) with a logarithmic link function (McCullagh and Nelder 1989).

$$NbSeedling_{obs} \sim Nbseeds_{exp^{cseed}} \times e^{\left(x_1 \times c_1 + x_2 \times c_2 + \cdot + x_n \times c_n\right)} \quad (1)$$

Where $NbSeedling_{obs}$ is the number of observed seedlings; $NbSeed_{exp}$ is the number of expected seeds per cell (seed supply), calculated from a seed dispersal model (see below § 2. iii); x_1, x_2, ..., x_n are environmental variables and c_{seed} and c_1, c_2, ..., c_n are regression coefficients. The best fitting model was retained after analyses of deviance tables (χ^2 tests). For every environmental variable (x_n), a GLM was computed without x_n and residuals of the GLM were plotted against x_n to detect non monotonous relations between $log(NbSeedling_{obs})$ and x_n.

2.3.2. Dispersal modeling

i) Dispersal kernel

Dispersal curve consists of two elements (1) an estimate of fecundity and (2) a dispersal kernel or probability density, describing the shape of the dispersal curve. Dispersal curves were calibrated using the inverse modeling method developed by Ribbens *et al.* (1994). This method assumes that seed tree contribution to the seed rain at a given location only depends on its individual fertility and its distance to this location. Identifying the parent of each recruit is not necessary, nevertheless every distance between each seedling and each seed tree must be known. Parameters of the dispersal kernel and tree fertility are computed *via* a maximum likelihood analysis. The number of seedlings N_i was calculated as follows:

$$N_i = \sum_j F_j \, p(r_{ij}) \quad (2)$$

Where F_j is fertility of the ith tree; p is the probability to disperse a seed at a distance r_{ij} from the seed tree.

Among all families of dispersal kernels proposed, we chose the 2Dt function described in Clark *et al*. (1999). This kernel describes better dispersal near and far from parent trees, in opposition to Gaussian kernels that accurately describe dispersal near the parent trees and exponential kernels that accurately describe dispersal far from parent trees (Clark *et al*. 1998). The probability to find a seedling established at a distance r from its parent is:

$$f(r) = \frac{p}{\pi u \left[1 + \frac{r^2}{u}\right]^{p+1}} \quad (3)$$

In this equation p is a shape parameter. The 2Dt model becomes a Gaussian function when p becomes large, and an exponential function when p tends towards zero (Clark *et al.* 1999a); u is a scaling parameter and r is the distance between seedling and seed tree location.

Our dispersal Recruitment Model (DRM) explicitly includes a recruitment rate parameter. The overall equation becomes:

$$N_{DRM}(r) = \frac{p}{\pi u \left[1 + \frac{r^2}{u} \right]^{p+1}} \cdot S \cdot RR \qquad (5)$$

Where *RR* is the recruitment rate; *S* is the seed tree fertility, which is the number of cones multiplied by the number of seeds per cone (fixed at 253 in our model, see appendix 1).

ii) Parameter estimate:

Recruitment rate (*RR*) was estimated as follow:

$$RR = \frac{NbSeedling_{exp}}{NbSeed_{exp}} \qquad (6)$$

Where $NbSeed_{exp}$ is the number of expected seeds per cell (seed supply), calculated from a seed dispersal model (see below § 2. iii). $NbSeedling_{exp}$ is the expected number of seedlings depending on seed supply and environmental variables, estimated according to equation 1.

x_n are the environmental variables; c_{seed} and c_n are the regression coefficient of the model.

Parameters *p* and *u***,** the dispersal curve parameters, were estimated by likelihood maximization. Assuming that observed number of seedlings *Oi* follows a Poisson distribution (Ribbens *et al*. 1994), the Poisson likelihood is estimated as follow:

$$L(O_i, p, u, nb) = \prod_{plot=1}^{120} \frac{e^{-N_i} N_i^{O_i}}{o_i!} \qquad (7)$$

Where *O* is the vector of the observed seedlings over the 120 plots; N_i is the expected number of seedlings in a plot *i* calculated from the model. Median dispersal distance was then computed by numerical integration. Parameter estimation is achieved using an iterative process. Indeed parameter estimation of dispersal kernel **(***p* and *u*) depends on *RR*. But *RR* was itself estimated from seed supply which also depends on parameter *p* and *u*. The seed supply (S_0), included in the first *RR* estimation (RR_1) was estimated from the seed dispersal model (see below § 2.iii). Next, seed supply (S_i) was computed from the DRM calibrated with the estimated (RR_i) (appendix 2). This procedure was repeated until convergence of parameters *p* and *u*.

iii) Comparison with other dispersal curves:

Our results were compared to results obtained from: a) a seed dispersal curve computed from seed traps experiments. This reference seed dispersal model (SM) was adapted from Sagnard *et al*. (2007), using a 2Dt dispersal kernel rather than an exponential power dispersal kernel (data are the same as in Sagnard *et al*. (2007) b) Dispersal curve obtained by linking seedling numbers and locations with seed tree fertilities and locations, without taking into account seedling recruitment. This more simple dispersal model (DM) was computed based on the same data as in the case of DRM, for the same three seedling cohorts.

iv) Goodness-of-fit and validation:

Pearson correlation coefficients between observed and predicted seedling numbers were computed for model validation. Programs for computation of the dispersal modeling, GLM and spatial analyses were performed using the R statistical environment (http://cran.r-project.org/). The package "optim" was used to estimate model parameters.

3. **Results**

3.1. Plot characterization

Plot elevation ranged from 976 to 1622 meters, covering most of the distribution of silver fir on the north face of Mont Ventoux. Slope was rather steep, ranging from 14 to 35 degrees, with a mean of 24.5 degrees. Plots were north-west oriented (aspect ranges from 320 to 396 grades), except for one stand which was south-east oriented (180 grades). Mean fir-beech basal area was 19.43 m²/ha (Extreme values: 0 to 65.44), which was slightly lower than average pine basal area of 21.5 m²/ha (4 to 68 m²/ha). Canopies were quite open: total transmitted light was 15.5 % on average (7 to 53 %). Number of emerged seedlings was very heterogeneous among the sample plots. The mean number of seedlings per m² was 1.22 (0 to 11.49), 0.302 (0 to 4.69) and 0.346 (0 to 5.06) for the cohorts 1, 2 and 3 respectively.

3.2. Effect of environmental factors on seedling density and recruitment rate

A non-monotonous relationship between elevation and seedling number was observed (figure 2). Consequently, elevation values were transformed, using a polynomial function of second order, as follow:

$$Elevation' = param1 \cdot Elevation^2 + param2 \cdot Elevation + cte \qquad (8)$$

Where *Elevation'* is the transformed elevation variable; *param1* and *param2* and *cte* are the parameters estimated from a least square analysis. Elevations at which seedling density was the highest were 1250 m, 1285 m and 1250 m for cohorts 1, 2 and 3 respectively.

Regression coefficients, deviance, degree of freedom and variable significance are described in table 1, for the three cohorts. The transformed elevation was the variable that most affected seedling density for cohorts 1 and 3, whereas cohort 2 density was most affected by slope. As expected, number of seeds was positively correlated with seedling density. The regression coefficient between seed supply and seedling density was much lesser than zero, in other words the number of seedlings increases much less rapidly that the number of seeds, indicating that seed supply saturates the seed capacity to germinate (table 1). Northern orientations were positively correlated with high seedling density although steep slopes had a negative impact on seedling density. Total transmitted light had no significant effect on cohort 1 density, but had a negative impact on cohort 2, while the higher was the stand density (fir-beech and/or pine), the lower was the quantity of seedlings (except for cohort 3 where pine density has a positive impact on seedling count)..

3.3. Dispersal models

The estimated parameters (*p* and *u*) are given in table 2 for DRM, DM and SM. The reference SM dispersal curve showed a short median distance of dispersal (Mdd) of 7 m. Shape parameter *p* equaled 1 and seed dispersal followed a Gaussian distribution (figure 3). Comparing DRM with DM, we observed that the shape parameter *p* was systematically greater for the dispersal curve computed using DRM than DM, for all three cohorts (table 2). In the case of DRM, *p* was equal to 13.24, 7.09 and 0.64 for cohorts 1, 2 and 3, respectively, whereas it was equal to 2.78, 4.84 and 0.16 in the case of DM. Mdd were lower for DRM than for DM. In DRM, Mdd was equal to 16.4, 13.2 and 19.6 m for cohorts 1, 2, 3 respectively, whereas it was equal to 27.7, 18 and more than 150 m in the case of DM (figure 3). Overall, Mdd values for the seed dispersal SM model were closer to DRM than to DM. Moreover, DM showed fatter tailed dispersal curves than DRM. 95 % of seeds were dispersed within a radius of 30 m (from theseed tree) in the SM model (table 2), whereas 89.4, 95.1 and 66.6% were in DRM, and only 56.9, 81 and 15% in DM, for cohorts 1, 2 and 3 respectively. The trend was the same for a radius of 100 m (*cf* table 2 for values). As for Mdd, the difference between DRM and DM was strongest for cohort 3. In conclusion, dispersal curves calibrated using DRM were more similar to our reference seed dispersal curve SM than to dispersal curves calibrated using DM (figure 3).

4. **Discussion**

4.1. Ecology of silver fir regeneration

The analysis of the link between seedling density and environmental variables showed that elevation is a factor that broadly affects silver fir seedling density. Seedling densities were maximum at an optimal elevation of 1260 m. Growth of adult silver fir (Cailleret and Davi 2010) and also rate of viable seed production (unpublished data) were also found to be optimal at an elevation of 1200m on the north face of Mont Ventoux. Elevation can be seen as an integrative factor for temperature, precipitation and atmospheric humidity (Körner 2007), and elevation gradients can thus be powerful natural laboratories to study the impact of climate change on the movement of plant range limits, especially at low elevation (Jump *et al.* 2009). On Mont Ventoux, our own unpublished data show an almost perfect correlation between elevation and temperature ($r^2 = 0.99$) which decreases approximately 0.7°C per 100 m of elevation. The relation between elevation and both precipitation and atmospheric humidity is less clear.

We suspect that mechanisms that affect seedling densities at low and high elevations are different. At low elevation, the limiting factor is probably water supply (Carcaillet and Muller 2005). Silver fir is found in mountainous regions characterized by their high humidity (Desplanque *et al.* 1998, Rolland *et al.* 1999). Tan and Bruckert (1992) confirmed this trend by showing that soil and atmospheric humidity were the two limiting factors conditioning regeneration survival. At high elevation, the limiting factor is more probably frost. Late frost at high elevation induces the death of young seedlings, hence limiting silver fir installation.

Seed rain has a significant positive impact on seedling density. The currently expanding silver fir forest of Mont Ventoux results from scattered seed trees and seed rain is a limiting factor for seedling recruitment (Sagnard *et al.* 2007). But our results also suggest that the seed supply saturates the seed capacity to germinate (see table 2 where the regression coefficient between seed supply and seedling density much lesser than zero). In conclusion, our results

point out that seedling recruitment does not only depend on microsite availability, but also on seed supply (Munzbergova and Herben 2005, Eriksson and Ehrlén 1992).

4.2. Dispersal models

Our reference seed dispersal model SM shows that seeds are dispersed at short distance: Mdd is only 7 m and 95% of the seeds are dispersed within a radius of 30 m from a seed tree. The values of Mdd (ranging from 13 to 19 m) obtained for silver fir are consistent with other values of anemochorous species. In *Abies magnifica* and *Abies concolor*, Mdd estimated from seed trap experiments equals 26.7 and 8.83 m, respectively (Clark *et al*. 1999a)In *Pinus strobus*, Mdd estimated from seedling plots experiments equals 15 m (Ribbens *et al.* 2004). In *Pinus halepensis*, Mdd estimated from seedling plots experiments ranges from 10 to 13 m, (Nathan *et al*. 2000b).

Our results show the importance of taking into account environmental factors driving the transition of seeds into recruited seedlings, in order to accurately calibrate dispersal curves. For the three cohorts, the dispersal curves obtained with the DRM were closer to the control dispersal curve than the one obtained with the DM, both in terms of Mdd and shape of the dispersal curve (figure 3). When using the DRM, Mdds are shorter; this result is particularly obvious for the “old” cohort 3 (174 m for DM compared to 19.6 m for DRM). Using the DRM, the tail of the curve also has a more similar shape to the tail of the reference SM curve than to that of the DM curve (see table 2 for values at 30 m and 100 m). As secondary dispersal can be considered to be an episodic phenomenon for silver fir, the DRM which provides results closer to the reference dispersal curve is more realistic. Recruitment rate in DRM integrates the weak seedling survival under seed trees (Nathan and Casagrandi, 2004). At short distances from seed trees, seedling density does not correlate with seed rain (Sagnard *et al.* 2007). As opposed to the number of dispersed seeds which decreases very rapidly from seed trees, seedling number decreases much less rapidly, due to the recruitment rate. Thus, if the recruitment rate is not taken into account (as in DM), the calibrated dispersal curve becomes artificially fatter-tailed. This result is very important when regarding population colonization. If dispersal curves are calibrated without taking into account seedling site reception characteristics (*via* the recruitment rate), simulated colonization speed will be much higher than reality. As an example, the probability to disperse a seed within a distance of 500 m (p=0.67), using DM, is equal to the probability to disperse a seed within a distance of 30 m, using DRM (using data from the old cohort 3).

Another point from our results concerns which type of cohort should be considered for better calibrating dispersal. Dispersal curves calibrated on the old cohort using either DRM or DM diverge the most from the seed dispersal curve. This discrepancy is probably due to the difficulty of reconstructing 25 years of life history (increased uncertainty on seed production, seed tree location and biotic environmental parameters). Against our expectations, the dispersal curve of cohort 2 was more similar to the seed dispersal curve SM than the dispersal curve of cohort 1 was. As germination is the first step after seed dispersal, we would have expected that a dispersal curve calibrated on germinations (cohort 1) would have been the most similar curve to the seed dispersal curve SM. Knowing that our “germination” cohort (cohort 1) represents only a single year of dispersal, one of the explanations could come from the existence of strong inter-annual variability of dispersal patterns (Restoux 2009). *A. alba* is an anemochorous species and Mont Ventoux is known to be very windy. If wind is high when cone disarticulation occurs, seeds are dispersed farther than when wind is weak or absent, which could be the case of the germinations born in 2007.

4.3. Importance of accurately calibrating dispersal

One interest of calibrating dispersal curves on seedlings rather than seeds lies in the fact that greater spatial scales can be investigated. Intermediate scales such as the one in our study (up to 1000m) can be assessed much more easily. At such spatial scales, inverse modeling is a powerful methodology for estimating dispersal, especially when using flexible kernels such as 2Dt models (Clark *et al.* 1999a). Nevertheless, such an approach cannot model long distance dispersal very accurately. Yet long distance dispersal is of critical importance for understanding range movements, particularly under climate change (Cain *et al*. 2000, Higgins *et al*. 1999, Clark *et al*. 2001). Genetic analysis may be an interesting alternative approach (Cain *et al*. 2000), but could be limited when seed trees are numerous and/or unknown.

The originality of our approach is to couple within a single dispersal model, seed tree location and fertility (which control seed dispersal) and environmental conditions (which control recruitment). This model does not only provide a measure of seed movements, it also indicates where seeds can germinate and seedlings can establish (Cain *et al*. 2000). We have shown that silver fir has weak dispersal capacities. Its impressive colonization dynamics of the last 150 years owes thus probably much more to seed supply and microsite availability than to long distance dispersal. Therefore, in the context of climate change, the question “Will silver fir migrate fast enough to keep pace with its ecological niche?” remains wide open.

Acknowledgment: We thank ECOFOR, BRG, ECOGER and the INRA-CIRAD concerted action for financial support. We express our gratitude to the INRA Avignon, UEFM and URFM technical teams for data collection.

Literature cited

Badeau, V., J. L. Dupouey, C. Cluzeau, J. Drapier, and C. Le Bas. 2007. Aires potentielles de répartition des essences forestières d’ici 2100. - Rendez-vous techniques de l'ONF, hors série n°3 “ Forêt et milieux naturels face aux changements climatiques” 62-66.

- Barbero, M., P. Du Merle, G. Geunde, and P. Quézel. 1978. The vegetation of Mont Ventoux. - La Terre et la Vie, suppl. 1: 21-38.

- Beatty, S. W. 1984. Influence of microtopography and canopy species on spatial patterns of forest understory plants. - Ecology 65: 1406-1419.

- Becker, M. and Drapier, J. 1985. Rôle de l’allélopathie dans les difficultés de régénération du sapin (*Abies alba* Mill). II. Étude des lessivats naturels de feuillage, de litière et d’humus. Acta oecologica. - Oecolog. Plantar. 6: 31-40.

- Bohrer, G., G. G. Katul, , R. Nathan, R. -L. Walko, and R. Avissar. 2008. Effects of canopy heterogeneity, seed abscission and inertia on wind-driven dispersal kernels of tree seeds. J. Ecol. 96: 569-580.

- Cailleret M. and Davi, H. 2010. Effects of climate on diameter growth of two co-occurring species Fagus sylvatica and Abies alba along an altitudinal gradient. Trees. doi: 10.1007/s00468-010-0503-0.

- Cain, M. L., B. G. Milligan, and A. E. Strand. 2000. Long-distance seed dispersal in plant populations. - Am. J. Bot. 87: 1217-1227.

- Carcaillet, C. and Muller, S. D. 2005. Holocene tree-limit and distribution of *Abies alba* in the inner French Alps: anthropogenic or climatic changes? - Boreas 34: 468-476.

- Clark, C. J., J. R. Poulsen, D. J. Levey, C. W. Ozenberg. 2007. Are Plant Populations Seed Limited? A Critique and Meta-Analysis of Seed Addition Experiments. - Am. Nat. 170: 128-142.

- Clark, J. S., E. Macklin, L. Wood. 1998. Stages and spatial scales of recruitment limitation in southern Appalachian forests. - Ecological Monographs 68: 213-235.

- Clark, J. S., M. Silman, R. Kern, E. Macklin, and J. HilleRisLambers. 1999a. Seed dispersal near and far: Patterns across temperate and tropical forests. - Ecology 80: 1475-1494.

- Clark, J. S., B. Beckage, P. Camill, B. Cleveland, J. HilleRisLambers, J. Lichter, J. McLachlan, J. Mohan, and P. Wyckoff. 1999b. Interpreting recruitment limitation in forests. - Am. J. Bot. 86: 1-16.

- Clark, J. S., M. Lewis, and L. Horvath. 2001. Invasion by extremes: Population spread with variation in dispersal and reproduction. - Am. Nat. 157: 537-554.

- Davi, H., F. Baret, R. Huc, M. Weiss, and E. Dufrêne. 2008. Effect of thinning on LAI variance in heterogeneous forests. - For. Ecol. Manage. 256: 890-899.

- Debussche, M., J. Lepart, and A. Dervieux. 1999. Mediterranean landscape changes: Evidence from old postcards. - Global Ecology and Biogeography 8: 3-15.

- Desplanque, C., C. Rolland, and R. Michalet. 1998. Comparative dendroecology of the silver fir (*Abies alba*) and the Norway spruce (*Picea abies*) in an Alpine valley of France. - Can. J. Forest Res. 28: 737-748.

- Du Merle, P., and Guende, G. 1978. The geography of Mont Ventoux. - La Terre et la Vie, suppl. 1: 11-20.

- Eriksson, O., and Ehrlén, J. 1992. Seed and microsite limitation of recruitment in plant populations. - Oecologia 91: 360-364.

-

Greene, D. F., J.C. Zasada, L. Sirois, D. Kneeshaw, H. Morin, I. Charron, and

M. J. Simard. 1999. A review of the generation dynamics of North American boreal forest tree species. - Can. J. Forest Res. 29: 824-839.

- Guende, G. 1978. The vulnerability of Mont Ventoux ecosystems and the impact of human activities. - La Terre et la Vie, suppl. 1: 39-66.

- Higgins, S. I. and Richardson, D. M. 1999. Predicting plant migration rates in a changing world: The role of long-distance dispersal. - Am. Nat.153: 464-475.

- Houle, G. 1992. Spatial relationship between seed and seedling abundance and mortality in a deciduous forest of north-eastern north America. - J. Ecol. 80: 99-108.

- Jump, A. S., C. Mátyás, and J. Peñuelas. 2009. The altitude-for-latitude disparity in the range retractions of woody species. - Trends Ecol. Evol. 24: 694-701.

- Körner, C. 2007. The use of 'altitude' in ecological research. - Trends Ecol. Evol. 22: 569-574.

- LePage P. T., C. D. Canham, K. D. Coates, and P. Bartemucci. 2000. Seed abundance versus substrate limitation of seedling recruitment in northern temperate forests of British Columbia. - Can. J. Forest Res. 30: 415-427.

- Levin, S. A. H. C. Muller-Landau, R. Nathan, J. Chave. 2003. The ecology and evolution of seed dispersal: A Theoretical Perspective. -Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 34:575–604

- Matthes, U. and Larson, D. W. 2006. Microsite and climatic controls of tree population dynamics: an 18-year study on cliffs. - J. Ecol. 94: 402-414.

- McCullagh, P. and Nelder, J. A. 1989. Generalized Linear Models. London. - Chapman and Hall.

- Münzbergovà, Z. and Herben, T. 2005. Seed, dispersal, microsite, habitat and recruitment limitation: Identification of terms and concepts in studies of limitations. - Oecologia 145:1-8.

- Nathan, R. and Muller-Landau, H. C. 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. - Trends Ecol. Evol. 15: 278-285.

- Nathan, R. et al. 2000b. Spatiotemporal variation in seed dispersal and recruitment near and far from adult *Pinus halepensis* trees. - Ecology 81: 2156-2169.

- Nathan, R. and Casagrandi, R. 2004. A simple mechanistic model of seed dispersal, predation and plant establishment: Janzen-Connell and beyond (vol 92, pg 733, 2004). - J. Ecol. 93: 852-852.

- Parent, S. et al. 2003. Establishment and dynamics of the balsam fir seedling bank in old forests of northeastern

Quebec. - Can. J. Forest Res. 33: 597-603.

- Rameau, J. C. 1992. Dynamique de la végétation à l'étage montagnard des Alpes du Sud. - Revue Forestière Française 44: 393-413.

- Restoux, G. 2009. Variabilité spatio-temporelle de la reproduction chez une espèce pérenne monoïque : Le cas du sapin pectiné, *Abies alba* Miller, en limite sud de son aire de répartition. PhD thesis. Aix-Marseille III.

- Ribbens, E., J. A. Silander, and W. S. Pacala. 1994. Seedling recruitment in forests: Calibrating models to predict patterns of tree seedling dispersion. - Ecology 75: 1794-1806.

- Rolland, C., R. Michalet, C. Desplanque, A. Petetin, and S. Aimé. 1999. Ecological requirements of *Abies alba* in the French alps derived from dendro-ecological analysis. - *J. Veg. Sci.* 10: 297-306.

- Sagnard, F., C. Pichot, P. Dreyfus, P. Jordano, and B. Fady. 2007. Modelling seed dispersal to predict seedling recruitment: Recolonization dynamics in a plantation forest. - Ecol. Model. 203: 464-474.

- Schupp, E. W. 1995. Seed-seedling conflicts, habitat choice, and patterns of plant recruitment. - Am. J. Bot. 82: 399-409.

- Shibata, M. and Nakashizuka, T. 1995. Seed and Seedling Demography of Four Co-Occurring Carpinus Species in a Temperate Deciduous Forest. - Ecology 76: 1099-1108.

Soons, M. B. and Bullock, J. M. 2008. Non-random seed abscission, long-distance wind dispersal and plant migration rates. J. Ecol. 96: 581-590.

- Tan, B.S. and Bruckert, S. 1992. Effect of physical environmental factors on the initial stages of the natural regeneration of fir (*Abies alba* Mill.) at some sites in the Jura. - Ann. For. Sci. 49: 337-350.

- Vander Wall, S. B., K. M. Kuhn, and M. J. Beck. 2005. Seed removal, seed predation, and secondary dispersal. - Ecology 86: 801-806.

- Wang, B. C. and Smith, T. B. 2002. Closing the seed dispersal loop. - Trends Ecol. Evol. 17: 379-386.

Tables

Table 1: Effect of microhabitat characteristics on silver fir seedling density for each cohort. Generalized linear model coefficients are estimated using the Poisson regression model (link function: log) and n = 120 sampling locations. *Coef* is the regression coefficient between the environmental variable and seedling density. Significance of variables was assessed by an analysis of deviance (χ^2 test). The table gives the degree of freedom (*Df*), the deviance and the probability (*Pr(>|z|)*). Variables are ordered according to best model fitted.

Cohort name	Variable	Coef	Df	Deviance	Pr(>|z|)
Cohort 1	Elevation	1,167	1	4457	< 0,001
	Aspect	0,014	1	1413	< 0,001
	Fir-Beech density	-0,015	1	221	< 0,001
	Seed	0,204	1	2076	< 0,001
	Pine density	-0,013	1	330	< 0,001
	Slope	-0,013	1	265	< 0,001
Cohort 2	Slope	-0,138	1	1756	< 0,001
	Elevation	0,913	1	423	< 0,001
	Fir-Beech density	-0,018	1	482	< 0,001
	Aspect	0,005	1	136	< 0,001
	Seed	0,129	1	194	< 0,001
	Light	-3,838	1	21	< 0,001
	Pine density	-0,009	1	1	< 0,001
Cohort 3	Elevation	2,313	1	2026	< 0,001
	Aspect	0,013	1	595	< 0,001
	Seed	0,207	1	774	< 0,001
	Slope	-0,048	1	213	< 0,001
	Pine density	0,014	1	198	< 0,001
	Fir-Beech density	-0,006	1	161	< 0,001

Table 2: Estimation and goodness-of-fit of dispersal model parameters. DM: Dispersal Model, DRM: Dispersal Recruitment Model; *p* and *u* are the parameters of 2Dt dispersal kernels; Mdd is the median dispersal distance, calculated from the 2Dt kernel; *p 30m* and *p 100m* are the cumulated probability of the dispersal curves observed at a distance of 30 m and 100 m from a seed tree; Fecundity is the number of seedlings (in the case of DM) or seed (in the case of DRM) produced per cone. *r* is the value of Pearson correlation (*** $p < 0.001$) between the observed and predicted seedlings (log scale in the regeneration stands)

	Model	p	u	MDD (m)	p 30m	p 100m	r
Cohort 1	DRM	13.24	4884.31	16.4	0.894	0.999	0.67***
	DM	2.78	2624.5	27.7	0.569	0.987	0.66***
Cohort 2	DRM	7.09	1691.49	13.2	0.951	0.999	0.57***
	DM	4.84	2193	18	0.81	0.999	0.44***
Cohort 3	DRM	0.64	197	19.6	0.666	0.92	0.72***
	DM	0.16	500	174	0.151	0.385	0.66***
Seed	/	0.99	45	6.8	0.95	0.995	/

Figure legends:

Figure 1: Location of the regeneration plots (western part of Mont Ventoux north face). Triangles indicate the regeneration plots. Black points indicate the georeferenced seed trees around regeneration plots. Grey gradient areas represent silver fir stands, given by ONF. Dark grey areas represent silver fir stands where it is the main species (with high density in terms of basal area) and intermediate grey when it is the second and light grey when it is third species (in proportion).

Figure 2: Residuals of the GLM, that fits seedling numbers to environmental variables (except elevation), against elevation for cohort 1 (a); 2 (b); 3 (c). Circle: observed values; Line: non-monotonous model fitted using equation 9.

Figure 3: Dispersal curves calibrated on the 120 silver fir regeneration cells (30 plots x 4 cells), for the cohort 1 (a), cohort 2 (b), cohort 3(c). These curves are 2Dt model linking the spatial distribution of seed trees with the spatial distribution of the seedlings. The values of the parameter *p* and u are:

- Cohort 1: 2.78 and 2624; 3.240 and 4884.31, for DM and DRM respectively.

- Cohort 2: 4.8 and 2193; 7.09 and 1691, for DM and DRM respectively.

- Cohort 3: 0.16 and 500; 0.64 and 197, for DM and DRM respectively.

- Seeds: 0.99 and 45.

Figures:

Figure 1:

Figure 2:

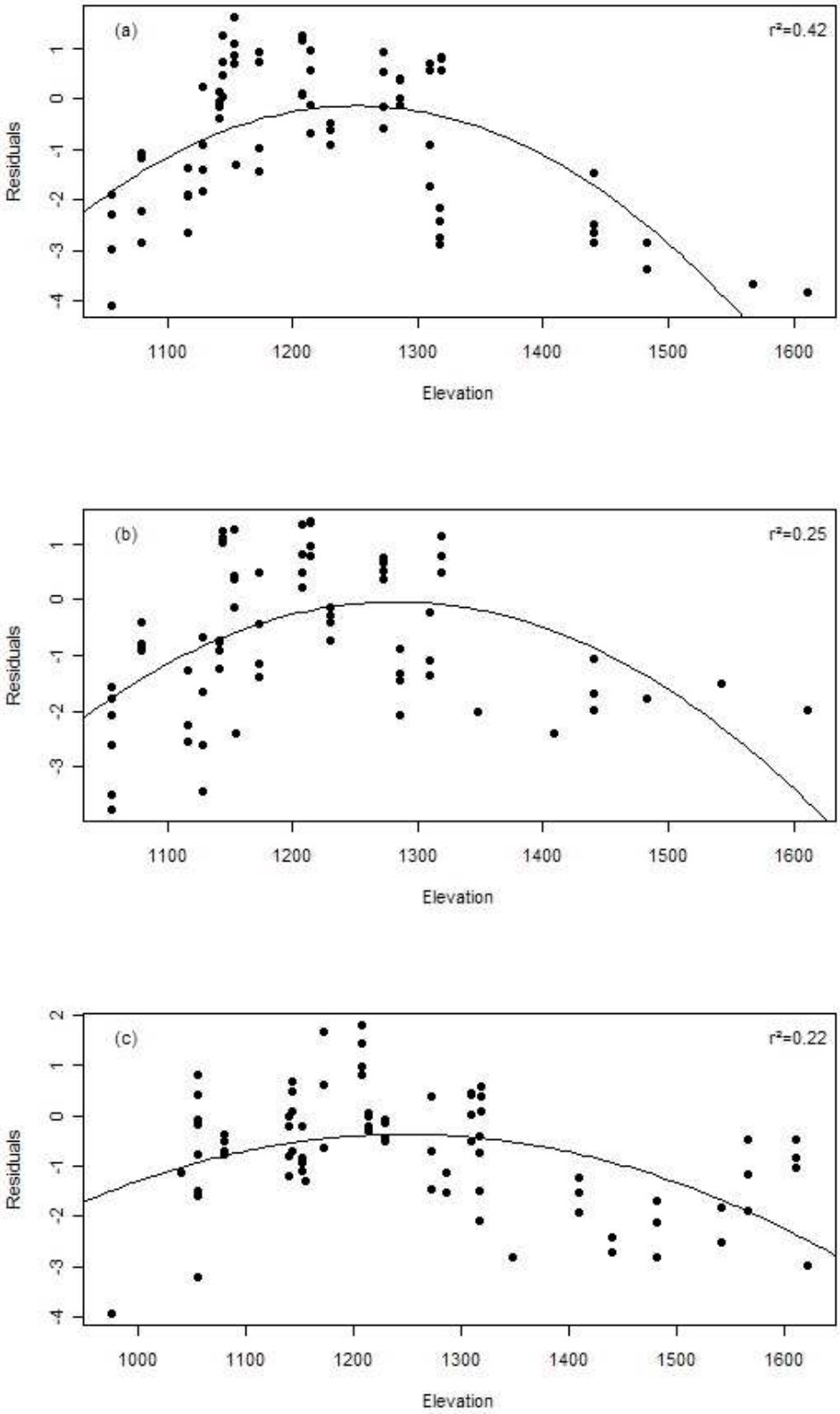
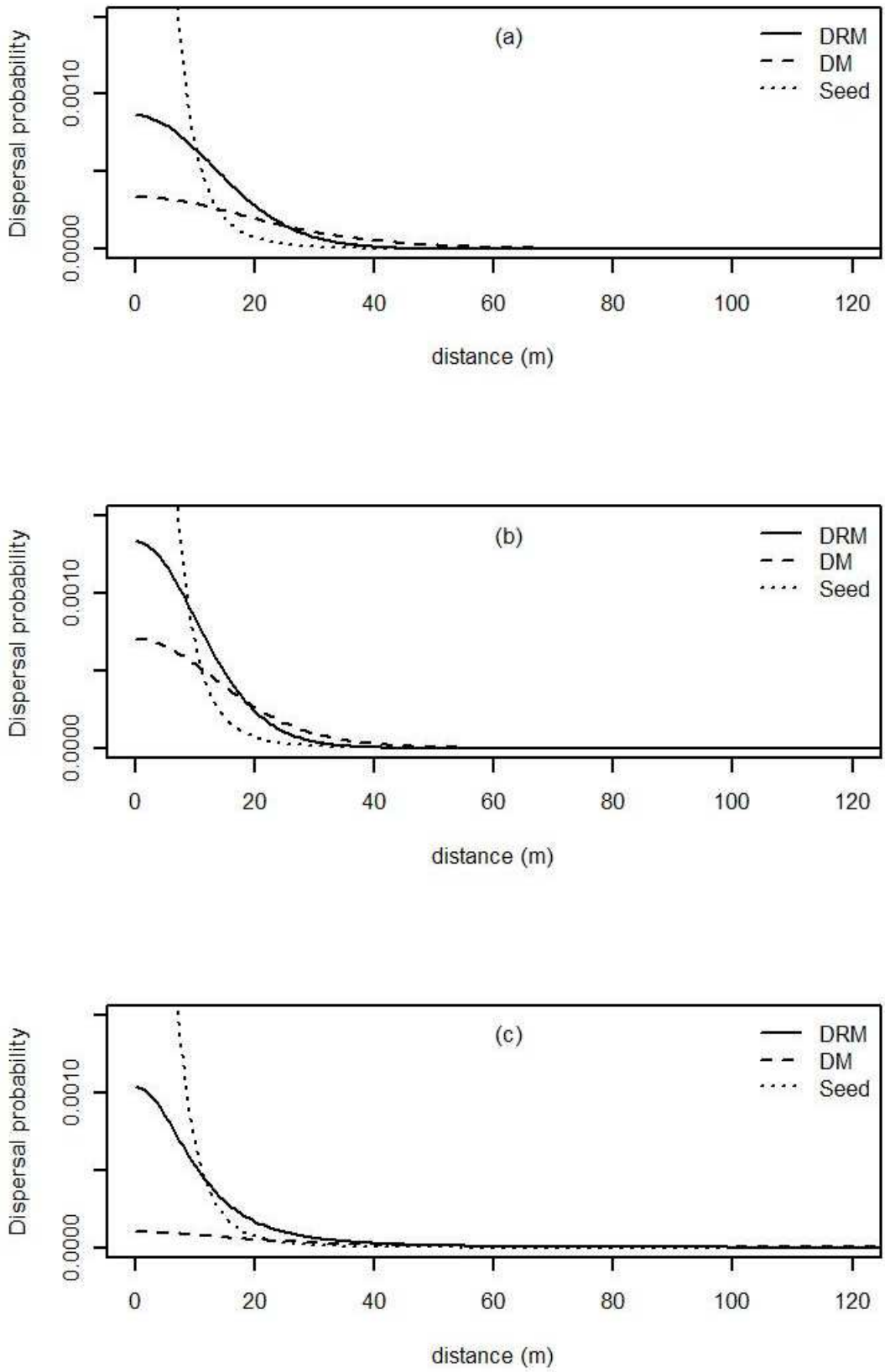

(a)
r²=0.42
Residuals
Elevation
(b)
r²=0.25
Residuals
Elevation
(c)
r²=0.22
Residuals
Elevation

Figure 3:


(a)
(b)
(c)
DRM
DM
Seed
Dispersal probability
0.0000
0.0010
0
20
40
60
80
100
120
distance (m)

Appendix:

Appendix 1:

i) Cone production: Cone production was estimated from a fertility model calibrated by Pichot *et al*. (2006)[1] on 280 silver fir trees over 4 years in the same area (2002 to 2005):

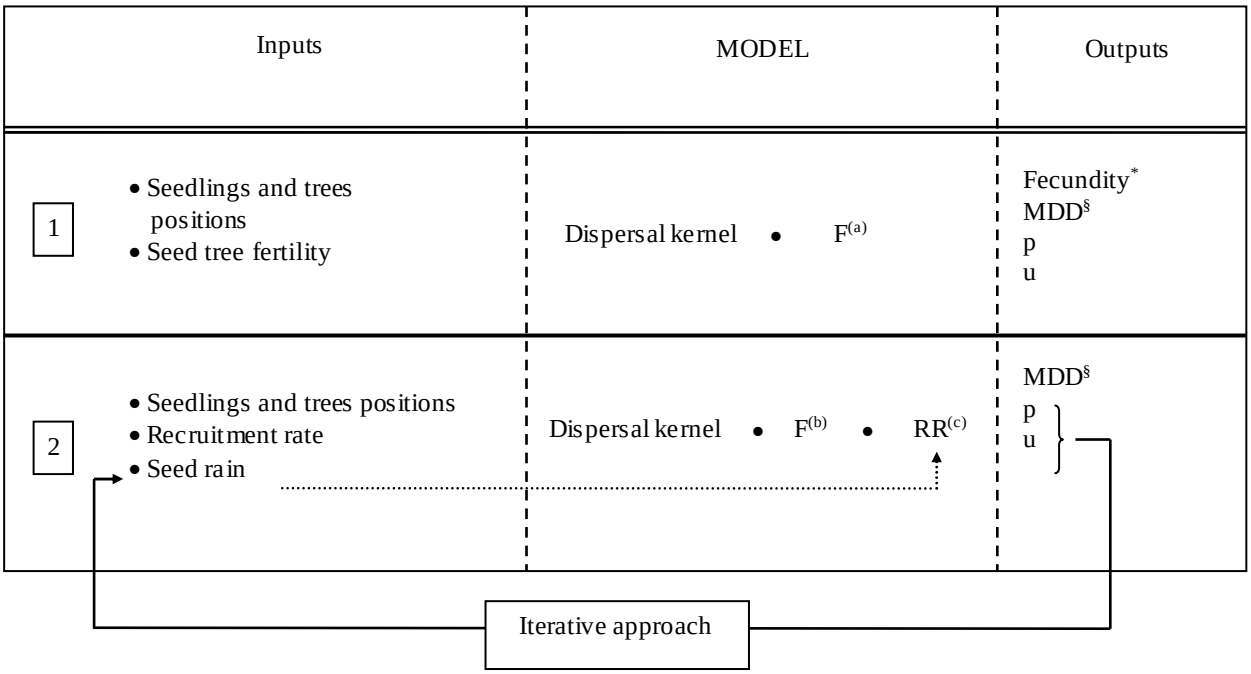
$$N_{cones} = A \times (C - 100)^{0.25} - 2.84 \times A - 25.68$$

N_{cones} = number of cones; **C** = circumference of the stem (mm) at breast height; **A** = random year effect.

For virtual trees, cone production was assigned to 40, which corresponds to the mean number of cones observed for adult trees. This value was balanced by the percentage of silver fir cover (given by the French national forest service). The number of seeds per cone was considered to be constant and set to the average value of 253 estimated by dissection of 153 cones (collected from 53 seed trees on Mont Ventoux). ii) Accounting for several dispersal events: Every year, a dispersal event occurred through a seed production depending on climate and growth condition of previous years. For cohort 1 (germinations born in 2007), we calculated one year of dispersal, applying the year effect calculated for the year 2006 from seed production measurements (**A** = 23). Because only four years of dispersal were cumulated for the cohort 2 (2002-2005), we considered that seed tree diameters remained unchanged. For these four years we used the random year effect calculated for the same years. For virtual seed trees, the mean number of cones was set to 160 (4 years x 40 cones). The cohort 3 is considered to result from 25 dispersal events (1977 to 2002), during which average diameter of seed trees and then cone production increased. In order to take into account the evolution of seed tree production over this period, diameter evolution from 2002 to 1977 was simulated using allometric relations calibrated for this species (Dreyfus, unpublished data). Cones production of the dense silver fir stands (virtual seed trees) was assumed constant (1000 cones= 25 years x 40 cones per year).

[1] Pichot, C., C. Bastien, F. Courbet, B. Demesur-Musch, P. Dreyfus, B. Fady, N. Frascaria-Lacoste, S. Gerber, F. Lefêvre, M. E. Morand-Prieur, S. Oddou, E. Teissier Du Cros, A. Valadon. 2006. Déterminants et conséquences de la qualité génétique des graines et des semis lors de la phase initiale de régénération naturelle des peuplements forestiers. Actes du BRG 6 :277-297.

Appendix 2 : Calculate Seed dispersal



1) Dispersal model: DM
2) Dispersal recruitment model: DRM

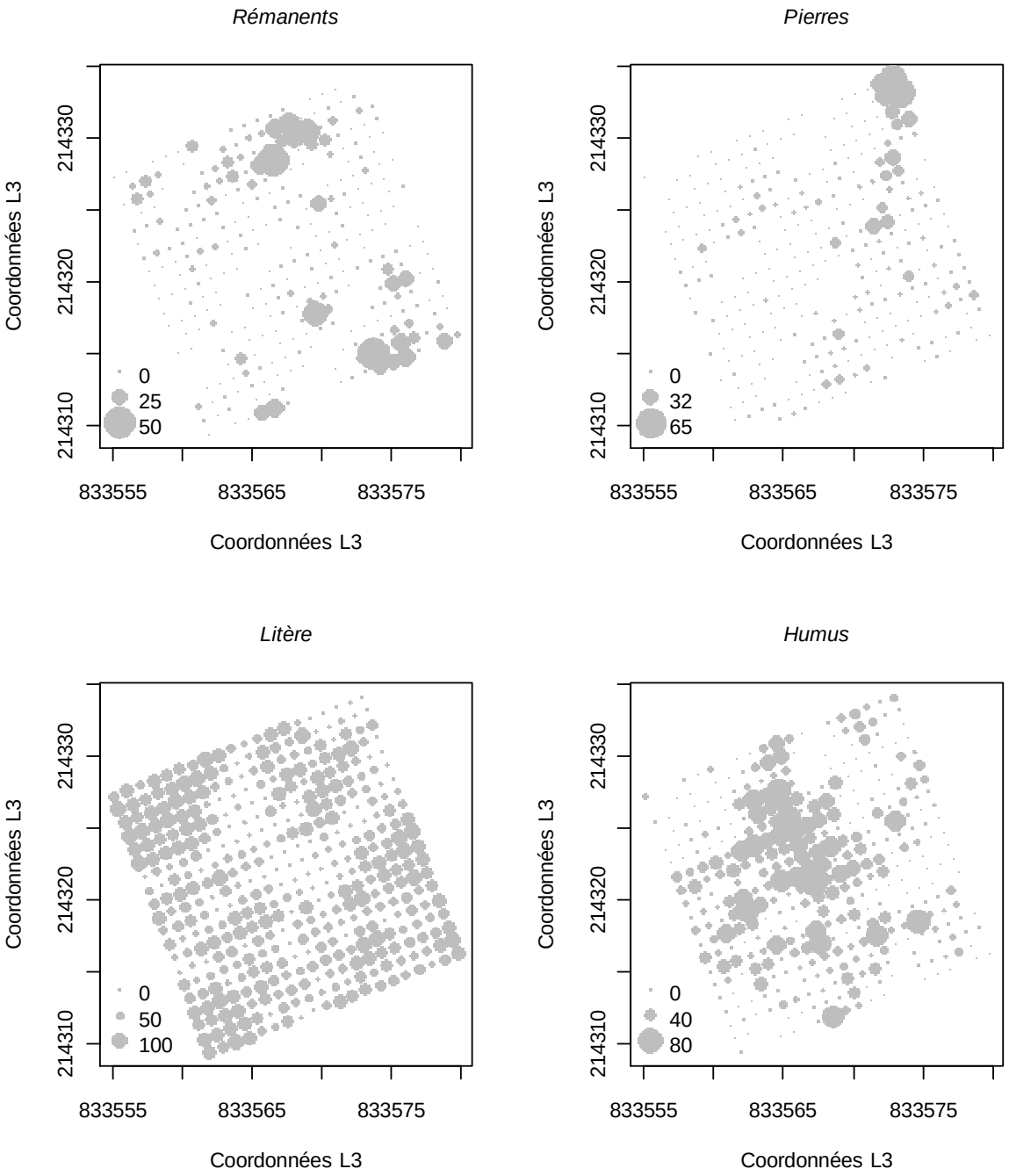
(a) Effective seed tree fertility (diameter)
(b) Number of seeds
(c) Recruitment rate (depending on seed supply and environmental variables)

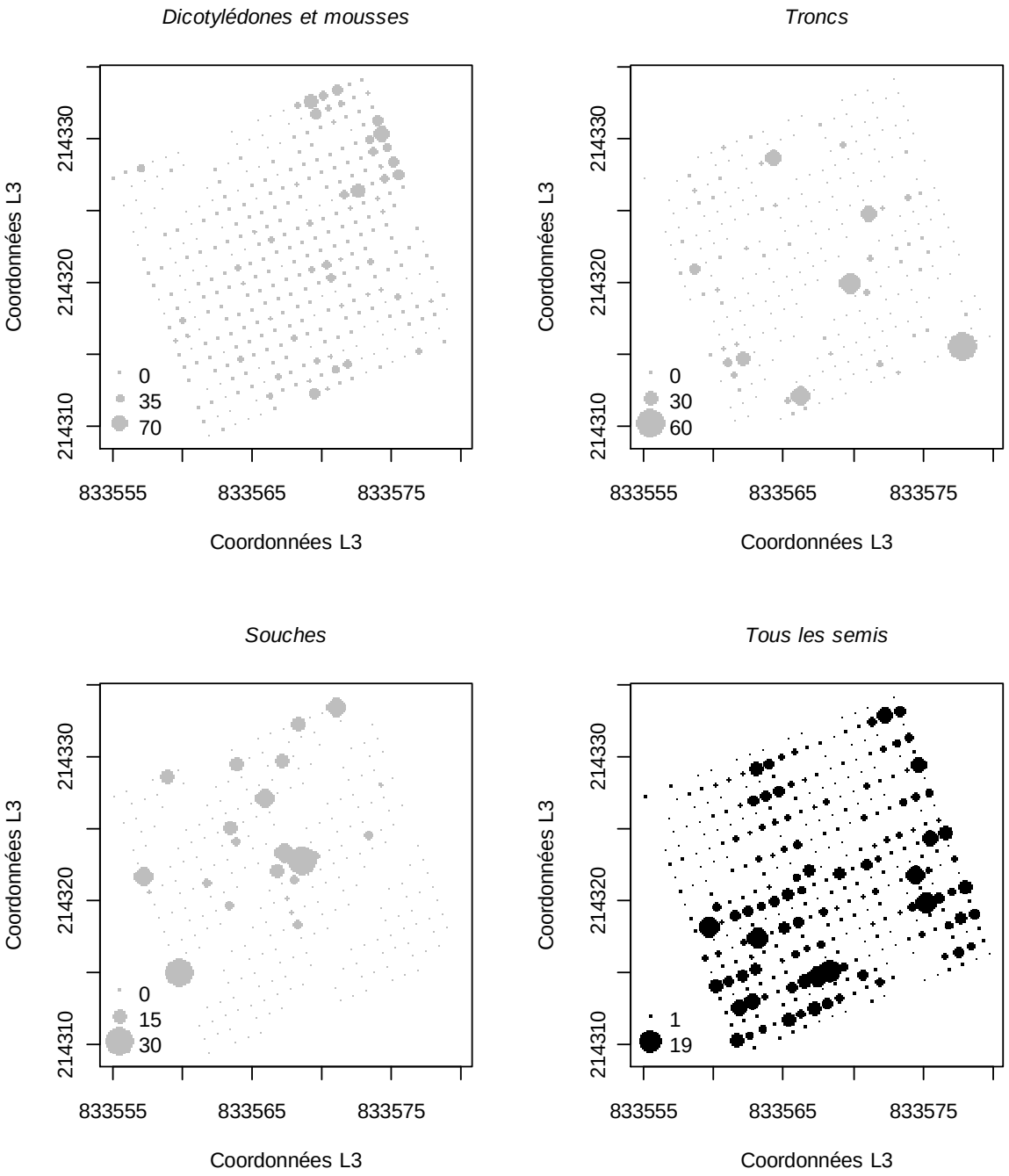
* Number of seedlings produced by one tree
§ Median distance dispersal

Appendix 3: Inputs and outputs of dispersal and dispersal recruitment models. Iterative approach is only computed for the DRM, in order to take into account the dependence between the RR and the seed rain.

The RR depends on environmental variables and seed rain (S_n). Seed rain (S_{n+1}) is computed again at each step with the estimated parameters *p* and *u*, until they become stable.

Annexe 2 : Répartition des variables environnementales mesurées sur la placette 164 (rémanents, pierre, litière, humus, dicotylédones et mousses, troncs, souches).




Dicotylédones et mousses
Coordonnées L3
214310
214320
214330
0
35
70
833555
833565
833575
Coordonnées L3
Troncs
Coordonnées L3
214310
214320
214330
0
30
60
833555
833565
833575
Coordonnées L3
Souches
Coordonnées L3
214310
214320
214330
0
15
30
833555
833565
833575
Coordonnées L3
Tous les semis
Coordonnées L3
214310
214320
214330
1
19
833555
833565
833575
Coordonnées L3

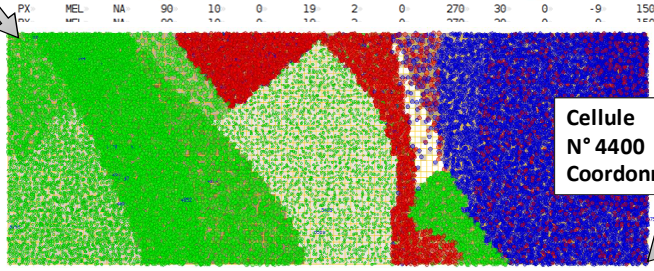
Annexe 3 : Exemple de fichiers d'inventaires, avec la scène qui en découle.

```
## Capsis 4.2 - Migration model - Annabelle Amm
## Inventory   file

initYear = 2004

# At altitude 0 (degrees)
referenceTemperature = 10

#At altitude 0 (mm)
referencePrecipitation = 700

#(m)
cellWidth = 10

sceneXExtension =  1100
sceneYExtension =  400
sceneOrigin = (0,0)

##CELL
## Nota Bene : H80H = HdomAgetot80H & H80S = HdomAgetot80S
#type  id   i   j   xl3   yl3   age  ess1_  ess2_  ess3_  ess1p  ess2p  ess3p  gha1  gha2  gha3  nha1  nha2  nha3  forcedRR  altitude  expo  pente
CELL  1    0   0   832605  212400  80  PX  MEL  NA  95  5  0  21  1  0  665  35  0  -9  1622  126  29
CELL  2    0   1   832605  212410  80  PX  MEL  NA  95  5  0  21  1  0  665  35  0  -9  1622  126  29
CELL  3    0   2   832605  212420  80  PX  MEL  NA  95  5  0  21  1  0  665  35  0  -9  1622  126  29
CELL  4    0   3   832605  212430  80  PX  MEL  NA  95  5  0  21  1  0  665  35  0  -9  1600  124  29
CELL  5    0   4   832605  212440  80  PX  MEL  NA  95  5  0  32  2  0  1900  100  0  -9  1600  124  29
CELL  6    0   5   832605  212450  80  PX  MEL  NA  95  5  0  32  2  0  1900  100  0  -9  1600  124  29
CELL  7    0   6   832605  212460  80  PX  MEL  NA  95  5  0  32  2  0  1900  100  0  -9  1600  124  29
CELL  8    0   7   832605  212470  80  PX  MEL  NA  95  5  0  32  2  0  1900  100  0  -9  1600  124  29
CELL  9    0   8   832605  212480  80  PX  MEL  NA  95  5  0  32  2  0  1900  100  0  -9  1576  123  30
CELL  10   0   9   832605  212490  80  PX  MEL  NA  95  5  0  32  2  0  1900  100  0  -9  1576  123  30
CELL  11   0   10  832605  212500  80  PX  MEL  NA  95  5  0  32  2  0  1900  100  0  -9  1576  123  30
CELL  12   0   11  832605  212510  80  PX  MEL  NA  95  5  0  32  2  0  1900  100  0  -9  1576  123  30
CELL  13   0   12  832605  212520  80  PX  MEL  NA  95  5  0  32  2  0  1900  100  0  -9  1576  123  30
CELL  14   0   13  832605  212530  80  PX  MEL  NA  95  5  0  32  2  0  1900  100  0  -9  1551  123  30
CELL  15   0   14  832605  212540  80  PX  MEL  NA  95  5  0  32  2  0  1900  100  0  -9  1551  123  30
CELL  16   0   15  832605  212550  80  PX  MEL  NA  95  5  0  32  2  0  1900  100  0  -9  1551  123  30
CELL  17   0   16  832605  212560  80  PX  MEL  NA  95  5  0  32  2  0  1900  100  0  -9  1551  123  30
CELL                                  PX  MEL  NA  95  5  0  32  2  0  1900  100  0  -9  1551  123  30
CELL                                  PX  MEL  NA  95  5  0  32  2  0  1900  100  0  -9  1528  123  29
CELL                                  PX  MEL  NA  95  5  0  32  2  0  1900  100  0  -9  1528  123  29
CELL                                  PX  MEL  NA  95  5  0  32  2  0  1900  100  0  -9  1528  123  29
CELL                                  PX  MEL  NA  90  10  0  19  2  0  270  30  0  -9  1528  123  29
CELL                                  PX  MEL  NA  90  10  0  19  2  0  270  30  0  -9  1528  123  29
CELL                                  PX  MEL  NA  90  10  0  19  2  0  270  30  0  -9  1504  121  29
CELL  25   0   24  832605  212640  80  PX  MEL  NA  90  10  0  19  2  0  270  30  0  -9  1504  121  29
CELL  26   0   25  832605  212650  80  PX  MEL  NA  90  10  0  19  2  0  270  30  0  -9  1504  121  29
CELL  27   0   26  832605  212660  80  PX  MEL  NA  90  10  0  19  2  0  270  30  0  -9  1504  121  29
CELL  28   0   27  832605  212670  80                                                    4  121  29
CELL  29   0   28  832605  212680  80                                                    0  120  30
CELL  30   0   29  832605  212690  120                                                   0  120  30
CELL  31   0   30  832605  212700  120                                                   0  120  30
CELL  32   0   31  832605  212710  120                                                   0  120  30
CELL  33   0   32  832605  212720  120
```

Année de départ

Extension et origine de la scène (m)

Cellule
N° 1
Coordonnées : (i =0, j = 0)



Cellule
N° 4400
Coordonnées : (i =39, j = 109)

Résumé : Le changement climatique (CC) actuel, très rapide, va imposer aux espèces de faire évoluer leurs traits d'histoire de vie ou leur aire de répartition. En raison de leur long cycle reproductif, les arbres pourraient ne pas avoir la capacité à s'adapter suffisamment vite et leur aptitude à la migration devrait être déterminante. Les vitesses de colonisation des essences forestières lors de l'holocène ont fortement été revues à la baisse aux cours de la dernière décennie (quelques dizaines contre quelques centaines de m/an). Dans ce contexte et en s'appuyant sur le sapin pectiné (*Abies alba* Mill.) en tant qu'espèce modèle nous avons étudié les principaux facteurs conditionnant l'aptitude à la migration.

A partir de placettes de régénérations situées sur la face nord du Mont Ventoux, nous avons estimé la dispersion et le recrutement du sapin, en intégrant les sources de graines et les principales caractéristiques environnementales. La dispersion a également été estimée à partir de données génétiques. Dans les deux cas, les distances de dispersion sont de l'ordre du décamètre. La diversité génétique et l'évolution démographique ont été étudiées au sein de la régénération de sapins afin de tester l'hypothèse de purge de consanguinité. L'espèce présente en effet un régime de reproduction mixte, et la part d'autofécondation, à laquelle s'ajoute la reproduction entre individus consanguins, est à l'origine de l'excès d'homozygotie observé généralement dans la régénération, excès diminuant avec l'âge sous l'action d'une probable purge des individus les plus homozygotes. Les semis étudiés ne présentent pas un fort excès d'homozygotie, néanmoins, les individus les plus homozygotes meurent préférentiellement. Enfin, un modèle de dynamique forestière intégrant les processus, qui contrôlent la migration, a été implémenté afin d'évaluer la compatibilité entre la migration des espèces à long cycle de vie et le CC. Les premiers résultats de nos simulations indiquent que le sapin n'est pas capable de migrer aussi vite que s'opère le réchauffement.

Mots clés : Changement climatique, migration, dynamique forestière, modélisation, dispersion, démo-génétique, purge des homozygotes, sapin pectiné.

Contribution to the estimation of forest tree migration potentialities in front of climate change: The case of silver fir (*Abies alba* Miller) on Mont Ventoux.

Summary: Current climate change (CC), really fast, will impose species to change their history life traits or their distribution range. Trees may not be able to adapt because of their long reproductive cycles hence their potentialities of migration is decisive. Past tree migration rates, during Holocene, were revised in downward these rates (several decameters against several hundred m/year). In this context, and focusing on silver fir (*Abies alba* Mill.) as "model species", we studied main factors decisive for migration potentialities.

Using regeneration plots, installed on Mont Ventoux north face, silver fir dispersal and seedling recruitment have been studied, including seed sources and main environmental characteristics. Dispersal was also estimated using genetic data. For both cases, dispersal distances are of the order of decameters. This species shows a mixed mating system, and auto-fertilization rate, plus reproduction between half-sibs, induces homozygosity excess, generally observed in regeneration, this excess decreases probably under the purge of inbred individuals. Our results show that seedlings do not have show homozygosity excess, however inbred seedlings die preferentially. Lastly, we constructed a model of forest dynamics that includes processes that determine migration, in order to evaluate the concordance between long life cycle species and CC. Our results show that silver fir does not migrate as fast as climate warming velocity.

Key words: Climate change, migration, forest dynamics, models, dispersal, demo-genetics, homozygotes purge, silver fir.