

COMPRENDRE LES FORTES VARIATIONS DES GLANDÉES ET LEURS EFFETS SUR LA BIODIVERSITÉ ASSOCIÉE

Samuel Venner

Université Lyon 1, Laboratoire de Biométrie et Biologie Évolutive (LBBE)

Mieux comprendre la dynamique des glandées et ses conséquences

Contribution du réseau RENECOFOR

S. Venner, T. Caignard, E. Schermer, M. Gamelon, MC. Venner, F. Débias, C. Saint-Andrieux, B. Guibert, A. Sibirchicot, V. Boulanger, L. Touzot, E. Baubet, S. Said, J.M. Gaillard, S. Focardi & S. Delzon

Je vais présenter quelques résultats d'un programme qui vise à mieux comprendre la dynamique des glandées et ses conséquences sur la dynamique de la biodiversité forestière, en particulier des résultats en lien étroit avec le réseau RENECOFOR. Ce programme associe 7 organismes qui ont des compétences très complémentaires et qui s'intéressent à la dynamique des glandées pour des raisons diverses, avec des objectifs très différents ; ils se sont réunis pour construire un programme autour de ce qu'on appelle le masting.

Le masting et ses conséquences

Le masting concerne la dynamique des fructifications à l'échelle d'une population d'arbres. C'est ce qui est représenté sur ce graphique, où chaque ligne correspond à la production d'un arbre de la population. Le masting, c'est une production de fruits massive certaines années, mais il n'y en a pas tous les ans, et les productions sont synchronisées entre les arbres de la population.

Le masting et ses conséquences

Glandée

1980 1985 1990 1995

Issue de Liebhold et al. 2004

Masting: productions fruitières massives, intermittentes et synchronisées

Dynamique de la biodiversité forestière

Impact économique et sociétal

- Régénération forestière
- Dégâts agricoles
-

Le masting, celui du chêne en particulier, a des conséquences très importantes sur la dynamique de l'écosystème forestier. Il a bien sûr des incidences sur le succès reproducteur des arbres, le recrutement et la régénération forestière, et donc sur les assemblages d'arbres forestiers. Mais il a aussi de fortes répercussions sur la dynamique des populations de consommateurs, que ce soient des insectes, des ongulés, des rongeurs, des oiseaux, avec de nombreux effets possibles en cascade. Il a aussi des conséquences économiques via les effets sur la régénération forestière et la filière bois, entre autres, et d'un point de vue sociétal, il pourrait jouer un rôle important, par exemple dans la dynamique de la maladie de Lyme (quoi que le lien ne soit pas encore très bien établi).

Changement climatique: quels scénarios?

1980 1985 1990 1995

Changement climatique

'Potenchêne'

Vers des fructifications régulières?

Vers des fructifications massives, mais rares (et imprévisibles)?

Biodiversité
Economie

Le problème, c'est qu'on ne comprend pas encore bien les mécanismes qui sous-tendent ces patrons de fructification, ces fortes fluctuations de glandées. Du coup on est incapable de prédire ce qu'elles vont devenir dans le contexte du changement climatique : les glandées vont-elles devenir beaucoup plus régulières ou au contraire va-t-on avoir une amplification du masting avec des fructifications qui deviendront exceptionnelles (rares) et très massives ? Les conséquences sur la dynamique de la biodiversité ou sur le plan économique seront très différentes selon qu'on est dans un cas ou dans l'autre.

Nous avons donc construit **le programme Potenchêne** qui vise à apporter de la lumière sur l'ensemble de ce système.

Je vais présenter quelques résultats qui s'appuient fortement sur les travaux menés par le réseau RENECOFOR, à commencer par la quantification des glandées annuelles à l'échelle des placettes, réalisée sur les 30 placettes de chênaies pendant 14 années de suite, de 1994 à 2007.

Masting et changement climatique : l'augmentation des températures impacte-t-elle les glandées ?

Première question traitée dans notre programme : l'augmentation des températures décrite dans le contexte du changement climatique est-elle susceptible d'impacter la dynamique des glandées ? Ce travail a été pris en charge par Thomas Caignard qui fait sa thèse à l'université de Bordeaux sous la direction de Sylvain Delzon. Il a testé l'effet des températures de diverses périodes sur les glandées, avec un résultat spectaculaire : l'intensité des glandées augmente fortement avec les températures printanières, en particulier au mois d'avril et au mois de mai, que ce soit chez le chêne sessile ou chez le chêne pédonculé. De plus, un réchauffement printanier a été observé pendant cette courte période temporelle de 14 années, et on voit aussi une augmentation de la production de glands sur cette courte période.

La dynamique pollinique donne-t-elle le tempo ?

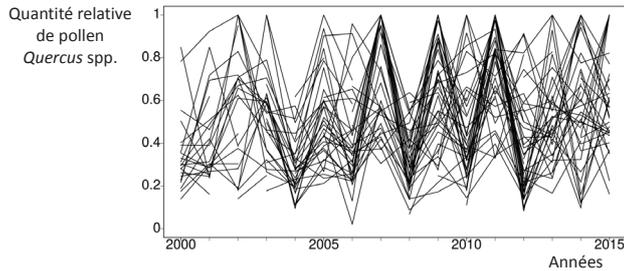
À ce moment de l'année, le cycle reproducteur en est au processus de pollinisation. D'où cette question : la dynamique pollinique donne-t-elle le tempo, est-ce elle qui pilote la dynamique des glandées ? Éliane Schermer étudie cette question, dans le cadre de sa thèse à l'université de Lyon (thèse cofinancée par l'ONF).

Elle a commencé son travail en analysant la dynamique des émissions polliniques de chêne à travers les données fournies par le RNSA (réseau national de surveillance des risques aérobiologiques) qui suit un grand nombre de sites en France.



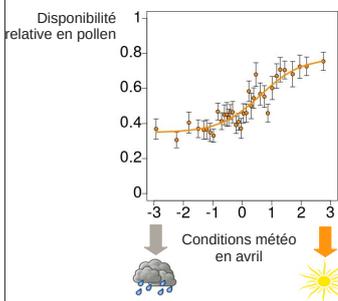
Photo : T. Triballier, ONF

Dynamiques inter-annuelles du pollen dans l'air



Une dynamique en « dents de scie »
L'allocation de ressources dans le pollen : un élément clé du masting?

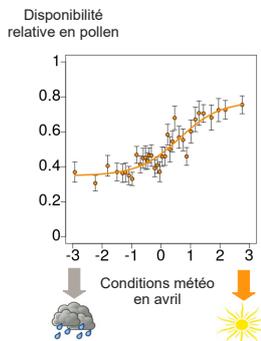
Quelles conditions météorologiques impactent la disponibilité en pollen?



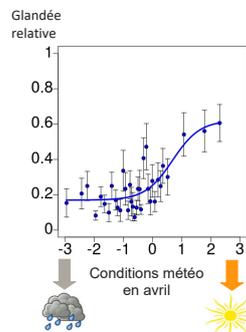
Un mois d'avril sec et chaud favorise la diffusion pollinique

Ces conditions impactent-elles la fructification?

...Et pour les fruits?



La limitation pollinique: un élément clé du masting?



Éliane s'est évidemment demandé si la disponibilité en pollens de chêne dans l'air fluctue fortement, à la façon de ce qu'on observe pour les glandées. Ce graphique représente la dynamique interannuelle du pollen dans l'air, sur les 44 sites qui sont suivis pendant les 16 dernières années. On constate d'abord que les quantités de pollen sont extrêmement fluctuantes d'une année à l'autre, avec un patron qui ressemble un peu à celui des glandées. C'est une dynamique particulière, en dents de scie, qui ne peut pas s'expliquer seulement par les conditions météo mais qui peut s'expliquer probablement par une synchronisation des arbres à l'échelle d'un site, dans leur allocation de ressources dans la production pollinique. Comme ces patrons ressemblent en partie à celui qu'on observe au niveau des glandées, la dynamique pollinique joue probablement un rôle important dans le masting.

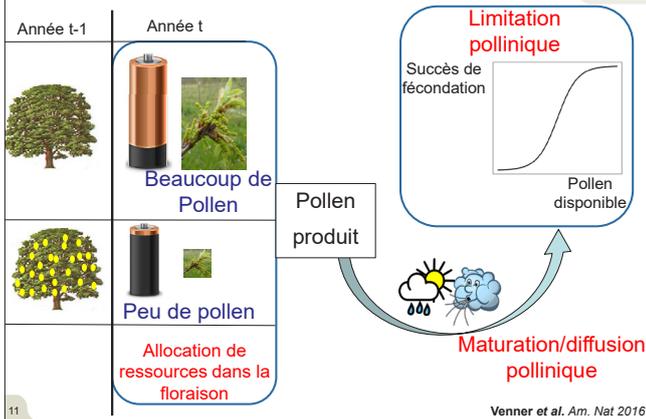
Éliane a cependant analysé finement les conditions météo susceptibles d'impacter la disponibilité en pollen. Elle a testé un ensemble de périodes différentes, et diverses combinaisons de conditions météo. Il en ressort d'abord que la période du mois d'avril joue un rôle clé. Nous avons donc créé un index météorologique du mois d'avril : plus on va dans le négatif (à gauche sur l'axe des abscisses), plus les conditions météo d'avril sont humides et froides, et les précipitations importantes ; plus on va vers le positif (vers la droite), plus le temps du mois d'avril est chaud et sec. Et on constate qu'il y a une relation très forte entre cette variable météorologique synthétique et la disponibilité en pollen dans l'air. Le mois d'avril sec et chaud favorise la diffusion du pollen. Ce n'est pas un scoop en soi, mais ça repose une question : est-ce que ces conditions impactent pareillement la fructification ?

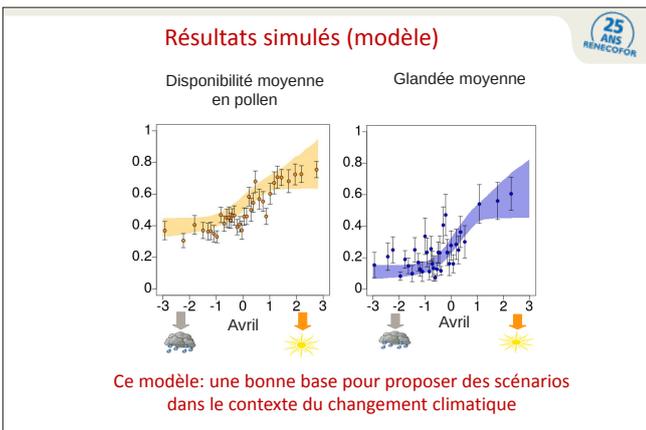
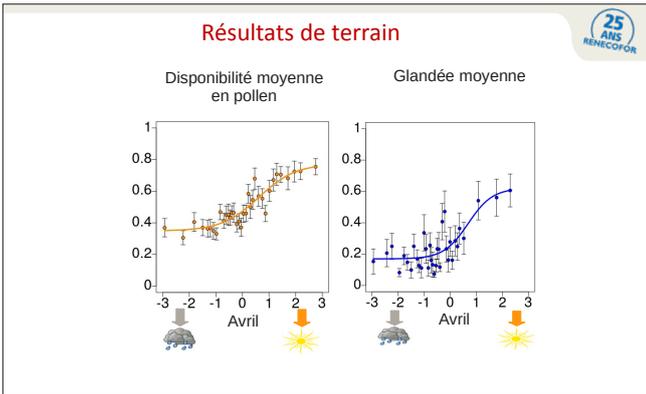
Nous avons donc réanalysé les jeux de données RENECOFOR avec cet indice climatique, que nous avons calculé année par année pour chaque site. Nous montrons ainsi qu'il y a entre l'intensité des glandées et ces conditions météo en avril une relation très similaire à celle qu'on observe pour la disponibilité en pollen. Ça suggère que la dynamique pollinique des chênes joue un rôle déterminant sur la dynamique des glandées, d'une part, et que le pollen peut être envisagé comme un facteur limitant de la fructification.

Mais ça ne suffit pas pour en être tout-à-fait convaincu ; nous avons donc construit un modèle mécaniste pour le vérifier.

Je ne vais pas présenter ce modèle en détail, mais simplement donner quelques éléments, quelques mécanismes déterminants pour comprendre le masting. D'abord on considère que l'allocation de ressources dans la floraison, et donc dans la production de pollen, dépend du niveau de glandée de l'année précédente. Si un arbre produit peu de glands une année donnée, il va pouvoir produire beaucoup de pollen l'année suivante ; au contraire, s'il produit beaucoup de glands une année donnée, il produira peu de pollen l'année suivante. Du coup, on peut calculer la quantité de pollen produite par les arbres à l'échelle d'une population. Ensuite on intègre au modèle le fait que la quantité de pollen disponible pour la reproduction dépend des conditions météo, en particulier des conditions météo du mois d'avril. Enfin on introduit un dernier élément qu'on appelle la limitation pollinique et qui est central : on considère simplement que le succès de fécondation d'une fleur femelle dépend de la quantité de pollen dans son environnement.

Approche par la modélisation





Approche plus fine, à l'échelle de l'arbre

15 sites (dont 12 RENECOFOR)
Suivis depuis 2012
150 chênes sessiles

Floraison
Fructification
Croissance
Insectes parasites des glands

Phénologie
Etat sanitaire

Grand Filets + Collecteur
Analyse en laboratoire

Un jeu de données
■ extrêmement puissant en 2022
■ Première analyse en 2018

Quelle méthode pour estimer les glandées?

(Thèse Laura Touzot)

Méthode légère simple et rapide

Tronc
Quadrat (50*50cm)
Quadrat

Peut-on estimer la glandée?

Méthode lourde 'de référence'

Grand filet + Collecteur
Analyse fine en laboratoire

Un passage par an (fin octobre)
Pas de protection contre les consommateurs

Vérifier ou tester nos hypothèses, ça consiste à voir si ce modèle mécaniste relativement simple permet d'obtenir par simulation des résultats proches de ce qui est observé sur le terrain, que ce soit pour le pollen ou pour les glandées.

Voici donc ce que ça donne : les zones colorées correspondent aux résultats de simulation, avec de nombreuses répétitions, et ça correspond assez bien aux données de terrain. Cela suggère que notre modèle pourrait constituer une bonne base pour proposer des scénarios sur le devenir du masting des chênes dans le contexte du changement climatique.

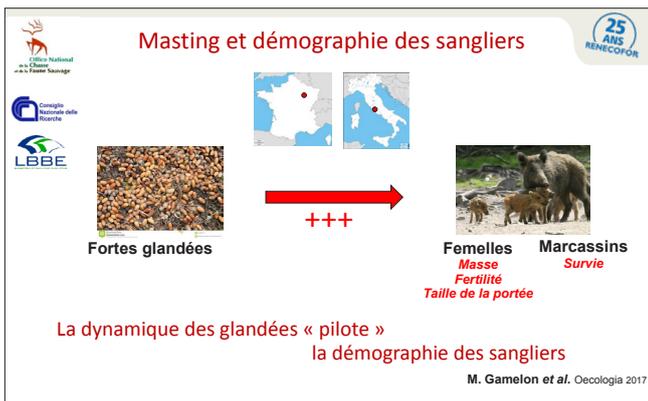
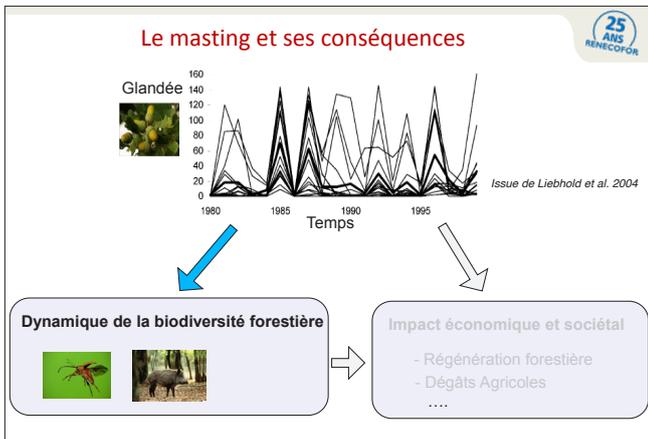
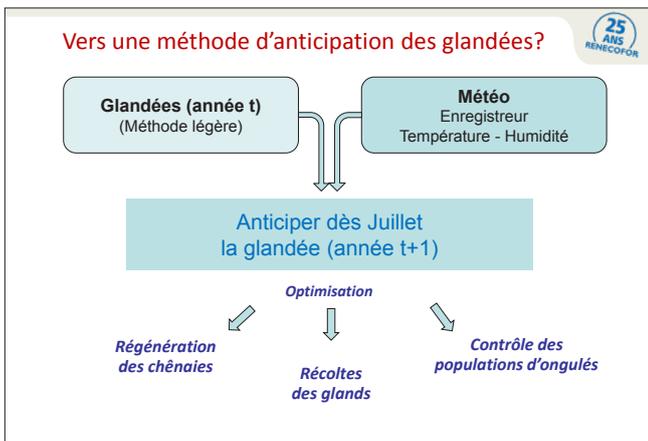
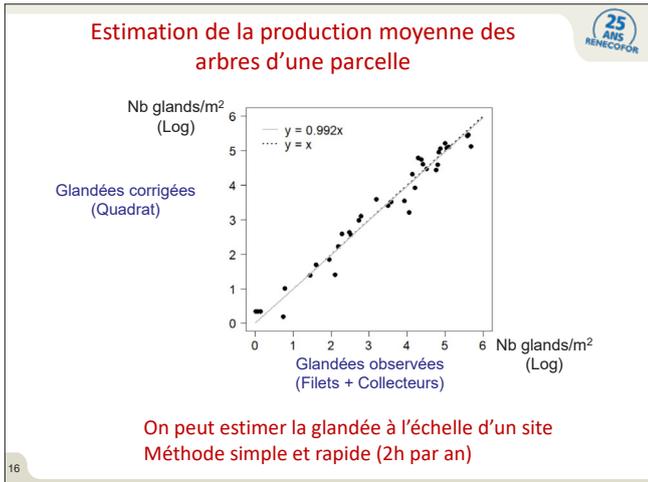
En réalité, le modèle est encore très imparfait. En particulier il simule très mal les dynamiques à l'échelle de l'individu arbre : il ne rend pas bien compte de la variabilité des fructifications entre les arbres.

Des mesures par arbre pour mieux comprendre le masting

Pour étudier cette variabilité, nous avons décidé dès 2012, avec Vincent Boulanger (du département RDI de l'ONF) et avec le soutien du réseau RENECOFOR, de mettre en place un nouveau réseau de suivi des fructifications de chêne : l'idée est d'avoir une approche beaucoup plus fine et de suivre ce qui se passe à l'échelle des individus. Sur 15 sites (dont 12 sites RENECOFOR), nous suivons au total à peu près 150 chênes sessiles. Nous avons mis en place au pied de ces chênes de grands filets de 20 m² et ce qui tombe dans ces filets est récupéré dans un collecteur au centre du filet. Grâce à ce dispositif nous allons pouvoir suivre la floraison femelle des arbres, leur fructification, le taux d'infestation par les insectes ; en parallèle, il y a aussi un suivi de la croissance de ces arbres et de leur phénologie, ainsi qu'un bilan annuel de leur état sanitaire (avec le DSF*). Ça fera un jeu de données très puissant, probablement à partir de 2022. Les résultats, c'est donc plutôt pour le 30^e anniversaire de RENECOFOR ; mais nous pourrions produire des premières analyses en 2018.

Ceci dit, nous avons déjà pu exploiter un peu les premières données fournies par ce réseau d'observation, pour répondre à une préoccupation qui nous concerne tous, chercheurs et forestiers : savoir estimer les glandées à l'échelle d'un site. Nous avons profité de ce réseau pour mettre en place une méthode simple d'estimation des glandées. Notre méthode « lourde » avec filets et collecteurs sert de référence pour tester différentes méthodes « légères » et voir si on obtient les mêmes résultats.

Une méthode simple et rapide à mettre en œuvre, et qui *a priori* marche assez bien, consiste à placer des quadrats au sol fin octobre à raison d'un seul passage par an et sans aucune protection contre les consommateurs. Permet-elle une estimation correcte des glandées ?



Ce graphe montre qu'il y a une très bonne corrélation entre les glandées estimées à partir des quadrats (estimations moyennes à l'échelle d'une parcelle) et les glandées observées avec nos dispositifs lourds (filets + collecteurs).

Cela signifie que nous avons là une méthode très simple et rapide d'utilisation qui permet, en deux heures par an, d'estimer précisément les glandées à l'échelle d'un site.

Pourquoi est-ce intéressant ? Il y a de nombreuses utilisations possibles, mais ça peut devenir intéressant en particulier pour anticiper les glandées. Avec cette méthode légère, on va en effet pouvoir suivre la dynamique des glandées sur un site. Si on enregistre sur ce même site les conditions météo (température et l'humidité) à l'aide de capteurs et enregistreurs classiques qui sont désormais abordables, nous pensons être en mesure de proposer dans les prochaines années une méthode qui permettra d'anticiper les glandées dès le mois de juillet. À ce moment-là, ça pourrait rendre service en termes de gestion pour optimiser par exemple la régénération des chênaies ou bien la récolte des fruits ou encore le contrôle des populations d'ongulés dont la démographie dépendrait de la dynamique des glandées.

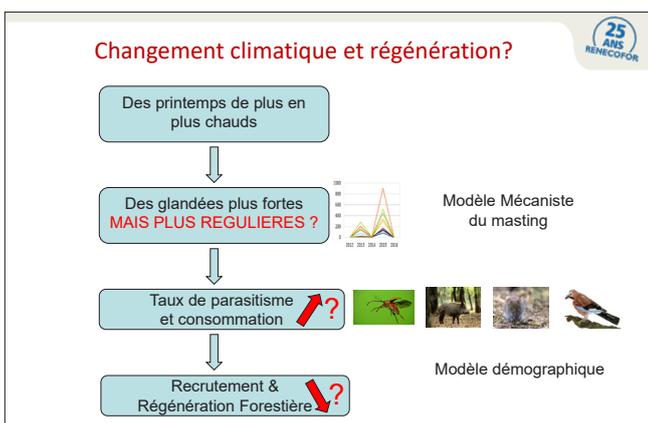
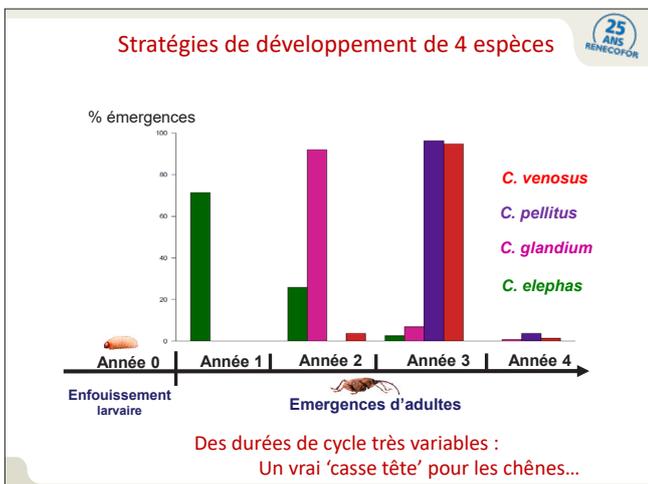
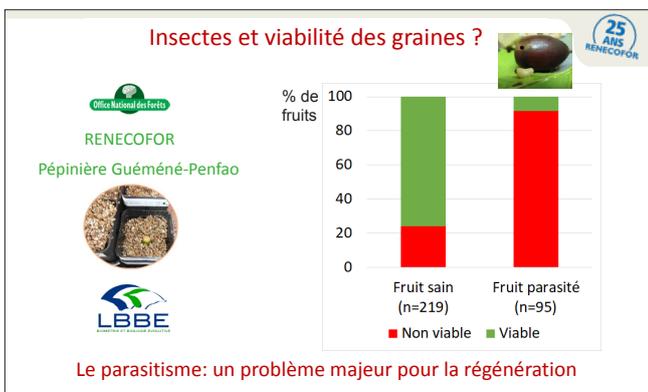
Impacts du masting sur la biodiversité animale

Ce qui m'amène à l'autre approche du programme Potenchêne : étudier l'impact du masting sur la démographie de certaines espèces et en particulier des espèces de consommateurs. Nous nous sommes focalisés surtout sur le sanglier et les différentes espèces d'insectes.

Pour ce qui est de la relation entre masting et **démographie des sangliers**, on s'éloigne un peu du réseau RENECOFOR : l'étude est conduite sur deux sites, l'un en France (Arc-en-Barrois), l'autre en Italie. Ce travail a permis de montrer qu'il y a un impact très fort de l'intensité des glandées sur les paramètres démographiques de ces populations de sanglier. Les fortes glandées s'accompagnent d'une augmentation de la masse, de la fertilité, de la taille des portées des femelles, puis de la survie des marcassins. La dynamique des glandées pilote donc au moins en partie la dynamique des sangliers et, du coup, suivre la dynamique des glandées pourrait être un moyen de mieux contrôler la démographie de ces sangliers qui pose éventuellement de nombreux problèmes.



Photo : Erwin Ulrich, ONF



L'autre volet, c'est l'impact des glandées sur la **dynamique des communautés d'insectes**. Quel est le problème avec ces insectes ? À l'échelle d'un arbre, on trouve communément 5 espèces d'insectes qui pondent dans les fruits et dont les larves se développent aux dépens des fruits. La première question est donc de savoir si la présence des insectes impacte la viabilité des graines et du coup affecte potentiellement la régénération des chênaies.

Nous avons mis en place, grâce au réseau RENECOFOR et aussi à la pépinière de Guéméné, un dispositif pour tester la viabilité des graines en fonction de leur taux d'infestation. Le constat, c'est que pour les fruits « sains », 81% des graines sont viables ; dès que les fruits sont infestés par les insectes, la viabilité chute à moins de 10% et les graines viables sont probablement moins bien parties dans la vie que celles qui ne sont pas infestées. Le parasitisme peut ou pourrait donc avoir des conséquences très négatives sur la régénération forestière.

Ces insectes posent un autre problème, qui est lié à la stratégie de développement d'au moins quatre espèces sur les cinq.

Nous avons étudié leur cycle de vie. Quand on laisse s'enterrer les larves qui se sont développées la même année dans le même arbre et qu'on suit les émergences sur plusieurs années, on fait le constat suivant : l'une des espèces sort surtout la première année et un peu la deuxième, une autre sort surtout la 2^e année et enfin deux autres espèces sortent surtout la 3^e année. Ces espèces très proches phylogénétiquement ont des cycles de durée très variable, et pour le chêne c'est probablement un vrai casse-tête de contrôler cette communauté d'insectes. On peut imaginer que la seule solution qui s'offre au chêne pour gérer ça, c'est d'avoir des fructifications massives mais complètement imprévisibles par ses consommateurs. Sinon il ne peut pas s'en sortir...

Changement climatique et régénération ?

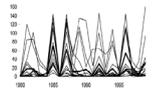
Je n'ai pas détaillé l'ensemble de notre programme, mais nous sommes encore loin de pouvoir proposer des scénarios robustes sur ce que deviendra le système dans le contexte du changement climatique. Pour autant on peut essayer de dégager quelques petites pistes. On sait *a priori* que les printemps vont être de plus en plus chauds ; en conséquence les glandées vont être de plus en plus fortes. Reste cette question : vont-elles être aussi de plus en plus régulières (ce qui est fort possible) ? Si les glandées devenaient plus fortes et plus régulières, les premiers bénéficiaires seraient sans doute les consommateurs à commencer par les insectes. Du coup on pourrait se trouver avec des taux de parasitisme très importants, et avec une très forte densité de consommateurs qui entrainerait une consommation massive de ces glands. Dès lors, ces glandées fortes et régulières pourraient paradoxalement s'accompagner d'une chute du recrutement et de problèmes de régénération forestière.

Quels besoins pour établir des scénarios robustes?

Office National des Forêts

RENECOFOR

Suivis de la dynamique des fructifications à large échelle pendant 10 ans (Méthode légère)



Réseau Graines et Plants' Conservatoire Génétique

25 ANS RENECOFOR

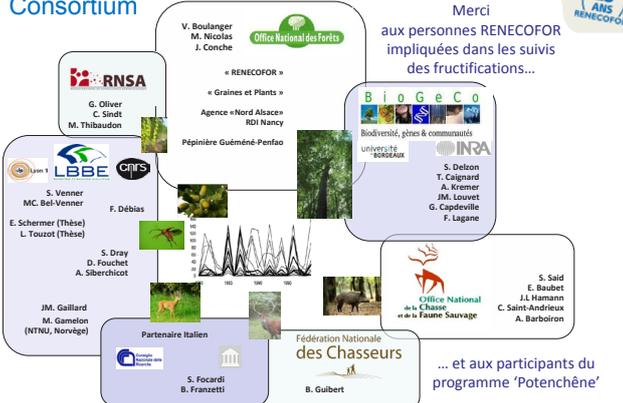
Mais comme je l'ai dit, nous sommes encore un peu légers pour proposer des scénarios robustes. Ce qu'il faudrait idéalement, pour réussir à établir ces scénarios, c'est amplifier le suivi de la dynamique des fructifications sur davantage de sites et au moins pendant 10 ans. Pour en avoir discuté avec plusieurs personnes de l'ONF intéressées par les fructifications, je pense qu'il serait pertinent que ces suivis soient mis en place non seulement avec RENECOFOR mais aussi en partenariat étroit avec le réseau graines et plants et le Conservatoire génétique des arbres forestiers.

En attendant, je tiens à remercier les personnes ici présentes et surtout les membres du réseau qui sont très largement impliqués dans le suivi des fructifications sur nos 15 sites, ainsi que les participants du programme Potenchêne.

Consortium

Merci aux personnes RENECOFOR impliquées dans les suivis des fructifications...

25 ANS RENECOFOR



RNSA
G. Oliver
C. Sindt
M. Thiabaudon

Office National des Forêts
V. Boulanger
M. Nicolas
J. Conche
« RENECOFOR »
« Graines et Plants »
Agence « Nord Alsace »
BDI Nancy
Pépinière Guéméné-Penfao

BioGeCo
Biodiversité, gènes & communautés
université de BORDEAUX

INRA
S. Delton
T. Caignard
A. Kremer
JM. Louvet
G. Capdeville
F. Lagane

Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage
S. Said
E. Baubet
JL. Mamann
C. Saint-andréoux
A. Barboiron

Fédération Nationale des Chasseurs
S. Focardi
B. Franzetti
B. Guilbert

Partenaire Italien
S. Focardi
B. Franzetti

LBBE
S. Venner
MC. Bel-Venner
E. Schermer (Thèse)
L. Touzot (Thèse)

ONFS
F. Débias
S. Dray
D. Fouchet
A. Siberchicot

Partenariat
JM. Gaillard
M. Gamelon (NTNU, Norvège)

... et aux participants du programme 'Potenchêne'