



Office National des Forêts

RenDez-Vous techniques

N° 63-64 - ÉTÉ AUTOMNE 2019

DOSSIER

60 ans de recherches INRA
en forêts publiques
du mont Ventoux

MÉTHODES

**ESTIMER
LA FRUCTIFICATION
DES CHÊNES
PAR COMPTAGE AU SOL**



Directeur de publication

Albert Maillet

Rédactrice en chef

Christine Micheneau

Comité éditorial

Claudine Richter, Patrice Mengin-Lecreulx
(et autres correspondants)

Conception graphique

Agence LINÉAL

Crédit photographique**Page de couverture :**

couverture : Photothèque INRA
(en médaillon : Erwin Ulrich / ONF)

Périodicité

4 numéros ordinaires par an
(possibilité d'éditions resserrées en numéros doubles)

Accès en ligne

<http://www.onf.fr>

Renseignements

ONF - documentation technique et générale,
boulevard de Constance, 77300 Fontainebleau
Contact : documentalistes@onf.fr
ou par fax : 01 64 22 49 73

Dépôt légal : mai 2020

2 ÉDITO

3 [MÉTHODES]

LE COMPTAGE AU SOL :
UNE MÉTHODE FIABLE ET ROBUSTE POUR ESTIMER LA FRUCTIFICATION
DES CHÊNES

Par Laura Touzot, Vincent Boulanger, Marie-Claude Bel-Venner, Marlène Gamelon,
Stefano Focardi, François Débias, Sylvain Delzon, Sonia Saïd, Eliane Schermer, Éric Baubet,
Jean-Michel Gaillard, Samuel Venner

11 DOSSIER

[CONNAISSANCES]

60 ANS DE RECHERCHES INRA EN FORÊTS PUBLIQUES DU MONT VENTOUX

57 [MÉTHODES]

LE PROFIL CULTURAL : UNE MÉTHODE D'OBSERVATION POUR ANALYSER
LES IMPACTS DE LA PRÉPARATION MÉCANISÉE DU SITE
SUR LA STRUCTURE DU SOL

Par Florian Vast, Catherine Collet, Rémi Koller, Noémie Pousse, Claudine Richter

L'INRA et Irstea ont vécu, vive l'INRAE



© Sylvain Gouraud / ONF

Albert MAILLET
Directeur Forêts
et Risques Naturels

Non, il n'y a pas d'erreur en page de couverture. Pourquoi y signalons-nous les 60 ans de recherches INRA – sans E – au mont Ventoux, alors que l'INRA et Irstea ont fusionné au premier janvier 2020 pour devenir INRAE ?

Parce que ce bilan des recherches passées retrace en quelque sorte une page d'histoire, juste avant la fusion (pour autant les travaux continuent... avec l'INRAE désormais). Et aussi pour la raison très triviale que ce numéro aurait dû paraître fin 2019 et que nous sommes en retard dans la publication. Nous avons cependant actualisé les affiliations des auteurs, pour le dossier comme pour les deux articles « ordinaires » de ce numéro.

Ces articles « ordinaires » proposent des méthodes au service de nos actions de fond : l'une concerne l'estimation de la fructification des chênes, avec un intérêt pour la recherche sur le déterminisme de ces fructifications et, indirectement, des incidences très pratiques pour la gestion des récoltes de glands et des opérations sylvicoles de renouvellement ; l'autre permet l'évaluation des effets des travaux préparatoires sur les sols.

Quant au dossier sur les recherches INRA au mont Ventoux, il ne se contente pas d'écrire une page originale de l'histoire de la recherche forestière en France. Il illustre l'intérêt de sites d'études au long cours et d'études pluridisciplinaires. Les problématiques ont profondément changé en 60 ans, mais les réponses aux questions d'aujourd'hui reposent en grande partie sur la masse des données engrangées dans le passé.

Il illustre aussi la nécessité d'un dialogue structuré entre chercheurs et gestionnaires forestiers. Le long compagnonnage entre INRA et ONF au mont Ventoux, c'est plus qu'une histoire exemplaire de coopération liée à un site exceptionnel. C'est aussi, plus largement, une histoire de mutualisation des compétences, de traduction des besoins de connaissances de l'ONF en questions de recherche et, inversement, d'interprétation et intégration des résultats en indications opérationnelles pour la gestion. Ce qui ne va pas de soi. D'où les « messages aux gestionnaires » qui concluent chacun des chapitres ; pas des recommandations univoques, mais bien des messages utiles pour concevoir la gestion en contexte incertain.

Ce dialogue s'est construit progressivement dans le cadre d'une convention de coopération conclue pour la première fois avec l'INRA en 1986 et complètement révisée le 21 février 2017. Rappelons au passage que la nouvelle convention cadre signée d'autre part avec Irstea le 31 janvier 2018 est assez proche dans sa forme et ses principes pour que la coopération se poursuive sans accroc avec le nouvel institut INRAE.

L'INRAE qui, naturellement, infusera tôt ou tard nos prochaines éditions.

LE COMPTAGE AU SOL : UNE MÉTHODE FIABLE ET ROBUSTE POUR ESTIMER LA FRUCTIFICATION DES CHÊNES

Laura Touzot^a, Vincent Boulanger^b, Marie-Claude Bel-Venner^a, Marlène Gamelon^c, Stefano Focardi^d, François Débias^a, Sylvain Delzon^e, Sonia Saïd^f, Eliane Schermer^a, Eric Baubet^f, Jean-Michel Gaillard^a, Samuel Venner^a

a. Laboratoire de Biométrie et Biologie Evolutive, CNRS (UMR 5558), Université Lyon 1

b. ONF, Pôle RDI de Fontainebleau-Compiègne

c. Centre for Biodiversity Dynamics, Department of Biology, Norwegian University of Science and Technology, 7491 Trondheim, Norway

d. Istituto dei Sistemi Complessi, CNR, via Madonna del Piano 10, 50019 Sesto Fiorentino, FI, Italy

e. BIOGECO, INRAE, Université de Bordeaux

f. ONCFS, Direction Recherche et Expertise, Unité Ongulés Sauvages

La fructification des arbres, des chênes en particulier, est pour l'ONF un sujet central, ne serait-ce que pour le renouvellement des forêts. Pourtant la recherche sur les mécanismes de fructification manque de données précises de base sur l'intensité des glandées.

Pour documenter la dynamique de fructification sur de nombreux sites, il faut une méthode simple, rapide, fiable, robuste et peu coûteuse. Le comptage des glands au sol, plutôt boudé jusqu'ici, satisfait à ces exigences.

Depuis une dizaine d'années, les enjeux de renouvellement des peuplements combinés aux changements globaux ont attiré l'attention sur la fructification des arbres, étape initiale de la régénération forestière. De nombreux travaux ont d'ores et déjà été consacrés à la caractérisation et à la compréhension du mécanisme de glandée chez les chênes, espèce dont la fructification est connue pour être irrégulière, imprévisible et hautement synchronisée entre les arbres d'un même secteur (phénomène dit de « masting »). Toutefois, les études menées à ce jour restent limitées par la rareté des jeux de données quantifiant de manière précise et à grande échelle spatio-temporelle les fructifications en milieu forestiers (Schermer *et al.*, 2016). Certaines méthodes sont déjà mises en œuvre mais elles sont soit trop contraignantes pour être déployées largement, soit trop peu fiables pour fournir une information de qualité sur la réalité des productions de glands par les arbres. Il apparaît donc nécessaire de disposer d'une méthode de mesure de l'intensité des fructifications forestières qui soit à la fois fiable, robuste, rapide à mettre en œuvre et peu coûteuse, afin qu'elle puisse être facilement utilisée par les forestiers. En outre, un tel outil permettrait de compléter les suivis à long terme déjà existants sur la composition, la croissance et la structure des peuplements forestiers, par des informations sur leur reproduction. Nous proposons ici une méthode qui répond à ce cahier des charges, basée sur le comptage au sol des glands.

Méthodes de mesure actuellement utilisées pour quantifier les fructifications

Les méthodes couramment mises en œuvre pour estimer les fructifications consistent soit à compter les glands avant leur chute (dans les arbres), soit à les collecter et dénombrer après leur chute.

La collecte des glands dans des pièges, dite *méthode de référence*

La méthode de collecte des glands dans des pièges consiste à utiliser des systèmes de collecte, tels que des filets (Fig. 1a), placés sous la couronne de l'arbre. Facilement utilisable dans tous les types de milieux (*i.e.* ouverts ou forestiers), cette méthode permet une collecte exhaustive de tous les glands tombant sur la surface couverte par les systèmes de collecte, et donc une estimation très précise de la fructification (en nombre de fruits par mètre carré). De plus, des systèmes de protection (Fig. 1b) associés à des collectes régulières permettent de limiter très fortement la prédation des fruits récoltés par les consommateurs de graines (*e.g.* sangliers, rongeurs, oiseaux).

Combinant collecte exhaustive des fruits sur une surface donnée, et maîtrise du risque de prédation sur ces fruits, cette méthode s'impose ainsi comme une *méthode de référence* pour estimer la production de glands des arbres. Cependant, malgré ses points forts évidents, elle présente plusieurs inconvénients : (i) le matériel requis pour collecter et protéger les glands des consommateurs est coûteux et exposé aux risques de dégradation (conditions météorologiques, dérangement humain) pendant la période de chute des fruits, (ii) l'entretien des dispositifs de collecte et de protection des glands nécessite de nombreuses visites sur les sites échantillonnés, et (iii) le dénombrement exhaustif des glands collectés s'avère une tâche très chronophage. Pour ces raisons, la collecte de glands dans les pièges est principalement utilisée comme méthode de référence dans le cadre de travaux de recherche.



Figure 1. Dispositif de la méthode de collecte de glands dans les pièges ou méthode de référence

- a) Filets de 20 m² (4 x 5 m) disposés sous la couronne des arbres échantillonnés de mi-août à mi-novembre et suspendus à 2 mètres du sol, au-dessus d'un collecteur.
- b) Le dispositif de collecte (80 cm de hauteur et de diamètre) est entouré d'une clôture en bois empêchant la prédation des glands par les ongulés. Fermé grâce à un couvercle entre deux événements de comptage, il permet (i) de stocker les glands collectés et dénombrés une fois par semaine durant la période de chute et (ii) de protéger la récolte d'autres prédateurs tels que les rongeurs. Afin d'éviter la fermentation des glands, deux tuyaux d'aération sont installés.

La méthode de comptage des glands dans l'arbre

La méthode de comptage dans les arbres consiste à dénombrer visuellement les glands encore sur les branches, avant leur chute. Le protocole standard prévoit que deux observateurs se tiennent sous la couronne de l'arbre et comptent autant de glands que possible pendant un laps de temps déterminé (en général 15 secondes). Cette méthode, préférentiellement utilisée en milieux ouverts sur des arbres isolés dont le houppier et les branches sont bien observables, ne nécessite que peu de matériel et d'effort humain et peut donc être qualifiée de *méthode légère*. Elle fournit un indice de fructification en milieux ouverts qui permet d'attribuer une intensité à la glandée (i.e. absente, faible, modérée, forte), dans la mesure où l'on suppose que le nombre de glands comptés est corrélé au nombre de glands réellement présents. C'est aussi la méthode la plus employée par les forestiers ; toutefois nos résultats suggèrent qu'elle ne permet pas d'estimer correctement le niveau de fructification des arbres en peuplements forestiers (encadré Fig. E2). En effet, cette méthode ne permet pas de détecter les fruits de houppiers peu visibles pour les observateurs au sol. En outre elle est saturante en milieux ouverts (encadré Fig. E1), et ne permet donc pas de dissocier une très bonne année d'une bonne année de fructifications.

La méthode de comptage au sol

Jusqu'alors la méthode de comptage au sol n'était que très peu utilisée en raison des craintes de biais d'estimation liés au risque de prédation sur les fruits tombés, puisqu'aucun système de protection contre les consommateurs de graines n'est mis en place. Elle repose sur le dénombrement des glands directement au sol juste après leur chute, dans quatre quadrats de surface connue (i.e. 0,25 m², soit 50 x 50 cm) uniformément disposés sous la couronne de l'arbre (Fig. 2). Une seule visite peu après la période de chute des fruits est nécessaire pour cette méthode qui peut donc être qualifiée de *méthode légère*. Contrairement à la méthode de comptage dans les arbres, elle présente l'avantage de ne pas être limitée par la visibilité des glands dans les arbres, ce qui lui confère un avantage significatif en milieux forestiers.

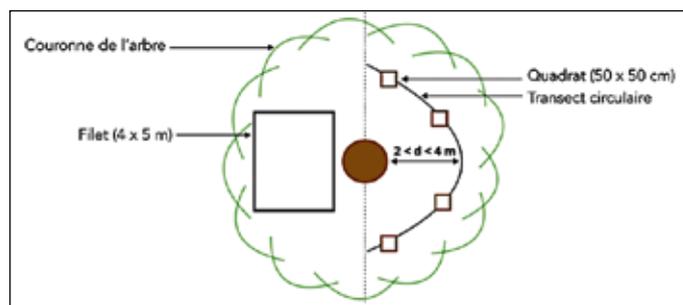


Figure 2. Protocole d'échantillonnage utilisé pour tester la méthode de comptage au sol

Sous la surface de la moitié de la couronne libre de filet (dispositif déployé pour la méthode de référence), l'observateur s'est placé à une distance (d) comprise entre deux et quatre mètres du tronc de l'arbre. En suivant un transect circulaire épousant la forme de la couronne, l'observateur a identifié quatre points de comptage également espacés au niveau desquels il a positionné des quadrats de 50 cm de côté. Pour des raisons de lisibilité, la figure n'est pas à l'échelle.

Méthode visuelle de comptage dans les branches

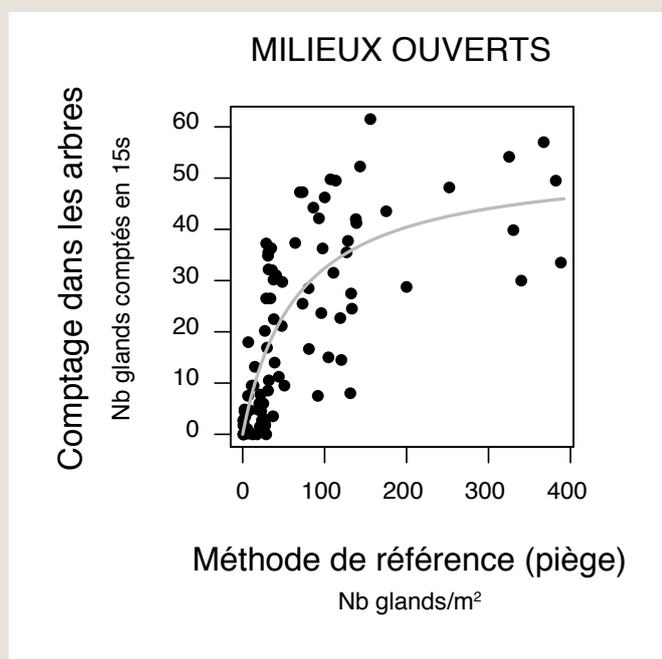


Figure E1. Relation de saturation observée en milieux ouverts entre les résultats obtenus avec la méthode de dénombrement dans les arbres et la méthode de référence.

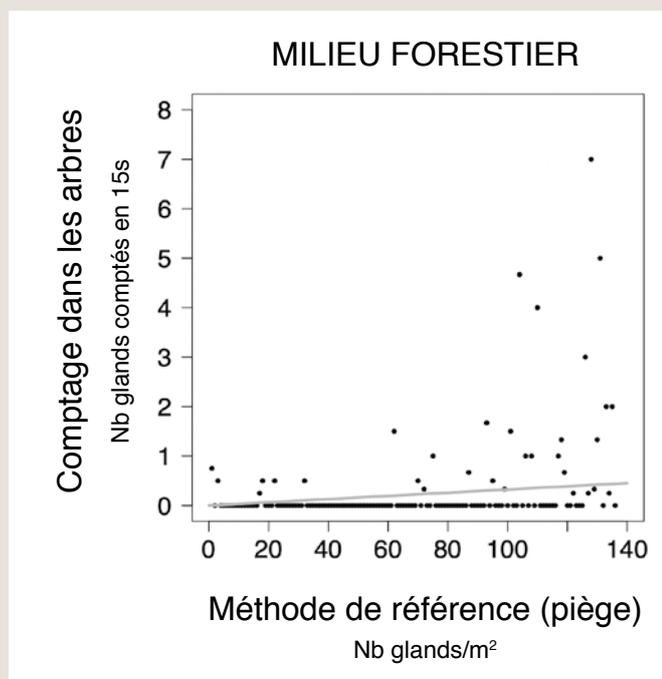


Figure E2. Comparaison des résultats obtenus avec la méthode de référence et la méthode de dénombrement dans les arbres à l'échelle de l'individu arbre en milieux forestiers.

La méthode de comptage dans les branches consiste à dénombrer autant de fruits que possible directement dans les branches pendant un laps de temps défini et identique pour tous les arbres échantillonnés. Un observateur se positionne sous la couronne de l'arbre, définit 4 points de comptage bien répartis, et compte autant de glands que possible pendant 15 secondes (durée habituelle) à chacun des points de comptage. La production de glands d'un arbre est ainsi estimée comme le nombre moyen de glands dénombrés en 15 secondes.

Performances de la méthode en milieux ouverts

Deux sites ont été choisis en milieux ouverts, offrant de bonnes conditions de visibilité des glands dans les branches. Dix-sept arbres reproducteurs avec des branches basses bien visibles y ont été sélectionnés et suivis entre 2006 et 2016. La production moyenne de glands estimée avec cette méthode a ensuite été comparée aux résultats obtenus avec la *méthode de référence* (i.e. collecte des glands dans des pièges), conduite en parallèle.

Les résultats montrent que le comptage dans les branches atteint rapidement un palier dit « de saturation » (Fig. E1), lorsque l'observateur atteint sa vitesse de comptage maximale (le nombre maximal de fruits qu'il parvient à dénombrer en 15 secondes). Cet effet de saturation empêche de discriminer les années de bonne production de glands et les années de production massive (masting). Or, nous savons que ces années de « masting » sont déterminantes à la fois pour les consommateurs de ces fruits forestiers et pour les processus de régénération forestière (Schermer *et al.*, 2016).

Performances de la méthode en milieux forestiers

Les performances de la méthode de comptage dans les branches ont aussi été testées en milieux forestiers, sur les mêmes sites et arbres que ceux utilisés pour tester la méthode de comptage au sol. Comme précédemment, les estimations de fructifications obtenues ont été comparées à celles obtenues avec la *méthode de référence*.

Dans plus de 3 cas sur 4, la méthode de comptage dans les arbres a indiqué une absence de fructifications, alors que la méthode de référence détectait une production substantielle de glands (Fig. E2). De plus, en raison des mauvaises conditions de visibilité des glands dans les branches, l'observateur n'est parvenu à dénombrer en 15 secondes qu'un maximum de 7 glands, alors qu'on a pu en compter jusqu'à 62 en milieux ouverts (Fig. E1). La corrélation observée entre les résultats de cette méthode et ceux de la méthode de référence est donc faible (0,31).

Ces résultats mettent clairement en évidence les faiblesses de cette *méthode légère* de comptage dans les branches en milieux forestiers, où son utilisation a pour conséquence de sous-estimer fortement l'intensité de la glandée.

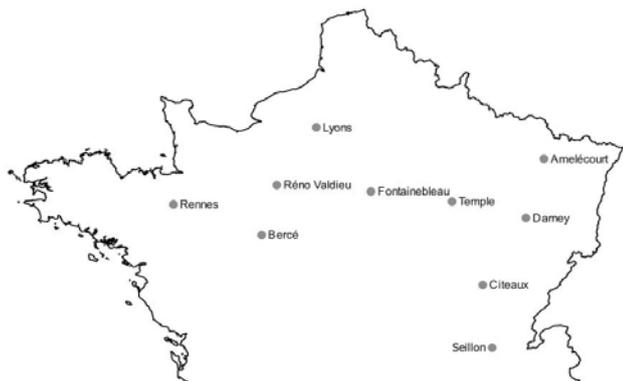


Figure 3. Répartition géographique des dix sites d'études (points gris) utilisés pour tester les performances de la méthode de dénombrement légère de comptage au sol en milieux forestiers.

Comment avons-nous testé la méthode de comptage au sol ?

Afin de tester la fiabilité de la méthode légère de comptage au sol, nous avons sélectionné 100 chênes sessiles (*Quercus petraea* ; au moins 45 cm de diamètre), matures et reproducteurs, répartis dans 10 forêts françaises (10 arbres par forêt) (Fig. 3). La répartition des sites d'études, très éloignés les uns des autres, nous a permis de tester cette méthode dans des environnements contrastés, aussi bien au niveau des conditions météorologiques rencontrées que de la diversité et densité des consommateurs de glands. Ainsi, entre 2013 et 2016, chaque arbre de chacun des 10 sites a été échantillonné avec la méthode de référence (*i.e.* méthode de collecte des glands dans les pièges) et avec la méthode légère de comptage au sol.

Mise en œuvre de la méthode de référence et de la méthode légère testée

La mise en œuvre de la méthode de référence a consisté en l'installation d'un filet de 20 m² (4 x 5 m) de mi-août à mi-novembre sous la couronne de chaque arbre, en dessous duquel un collecteur réceptionne les glands tombés dans un récipient qui les protège des prédateurs (Fig. 1). La quantité de glands produits annuellement par un arbre a été calculée comme le nombre de glands dénombrés par mètre carré de filet.

La méthode de comptage au sol a, quant à elle, été déployée peu après la période de chute des glands. Lors d'une visite annuelle de chacun des 100 arbres sélectionnés, nous avons réparti quatre quadrats de 50 cm de côté (0,25 m²) sous la couronne de l'arbre (Fig. 2). Nous avons ensuite compté la totalité des glands à l'intérieur des quadrats. La production de glands de chaque arbre a ainsi été estimée comme le nombre de glands dénombrés par mètre carré de surface échantillonnée.

Évaluation des performances de la méthode légère de comptage au sol : fiabilité et robustesse

Pour évaluer les performances de la méthode de comptage au sol à l'échelle de l'arbre puis à l'échelle du peuplement forestier, nous avons identifié deux qualités complémentaires : la fiabilité et la robustesse.

La fiabilité traduit la similitude entre la mesure effectuée par la méthode de référence et la mesure obtenue par la méthode de comptage au sol. En termes statistiques, nous calculons la corrélation entre ces deux mesures. Plus la corrélation est forte (coefficient proche de 1), plus la méthode est fiable.

La robustesse quant à elle s'intéresse à la capacité de quantifier la fructification de référence sur la base de l'information donnée par la méthode légère. Méthodologiquement, une relation est dans un premier temps établie entre les nombres de glands dénombrés respectivement avec la méthode de référence et avec la méthode légère, sur la base d'un jeu de données excluant l'arbre ou le site auquel on s'intéresse. Puis, grâce à cette relation, nous calculons, à partir du nombre de glands dénombrés dans les quadrats, ce qui devrait être récolté avec la méthode de collecte des glands dans les pièges. La fructification ainsi estimée est comparée à la fructification réellement mesurée sur le terrain avec la méthode de référence. Plus la corrélation entre fructification estimée et fructification réellement mesurée est forte, plus la méthode légère est dite « robuste ».

Performances de la méthode légère de comptage au sol

Fiabilité

Pour les situations où au moins un gland a pu être dénombré dans un quadrat de la méthode légère (soit dans 7 cas sur 8), une très forte corrélation a été obtenue entre la production de glands estimée avec la méthode légère et la production mesurée avec la méthode de référence, aussi bien à l'échelle de l'arbre (coefficient 0,89 pour une valeur maximale théorique de 1 ; Fig. 4a) qu'à celle du peuplement forestier (*i.e.* production annuelle moyenne obtenue pour l'ensemble des 10 arbres échantillonnés sur le site, coefficient 0,97 ; Fig. 4b). Pour les autres situations où aucun gland n'a été dénombré dans les quadrats de comptage au sol, la méthode de référence a quant à elle détecté une production de glands effectivement négligeable (moins de 2 glands collectés par mètre carré de filet ; Fig. 4a). Ainsi, malgré les craintes d'estimations biaisées liées au risque de prédation potentiel, la méthode de comptage au sol parvient non seulement à détecter les glandées, même faibles et quel que soit le site (donc les conditions de prédation), mais aussi à fournir des estimations fiables de la fructification forestière.

Pour aller plus loin, nous avons testé la performance de la méthode en utilisant seulement les résultats de deux des quatre quadrats. En admettant que les quatre quadrats soient représentés par les lettres A, B, C et D, il nous est possible de constituer six couples de quadrats : A-B, A-C, A-D, B-C, B-D et C-D. À l'instar de ce qui a été obtenu pour l'ensemble des quatre quadrats, des corrélations très fortes ont été observées entre les productions de glands estimées avec les méthodes de référence et légère, quel que soit le couple de quadrats considéré (Fig. 5). Ainsi, même avec un effort d'échantillonnage réduit à deux quadrats par arbre, la méthode légère de comptage au sol fournit des estimations très fiables de la fructification avec des corrélations allant de 0,87 à 0,99 à l'échelle de l'arbre, et de 0,89 à 0,99 à l'échelle du peuplement forestier.

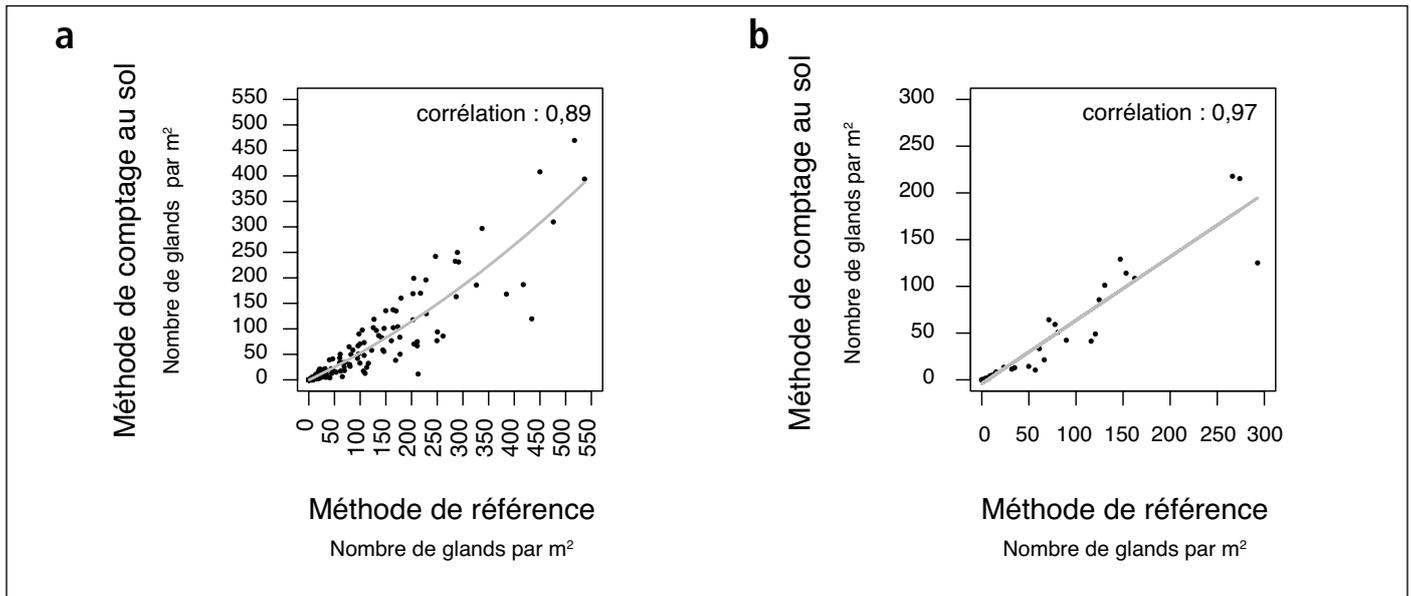


Figure 4. Fiabilité : comparaison des résultats obtenus avec la méthode de référence et la méthode de comptage au sol à l'échelle individuelle de l'arbre (a) et à l'échelle du peuplement forestier (b).

Chaque point représente le résultat obtenu pour un arbre ou un peuplement une année donnée, et la courbe grise représente la relation décrivant le mieux l'association entre les résultats obtenus et les deux méthodes de dénombrement.

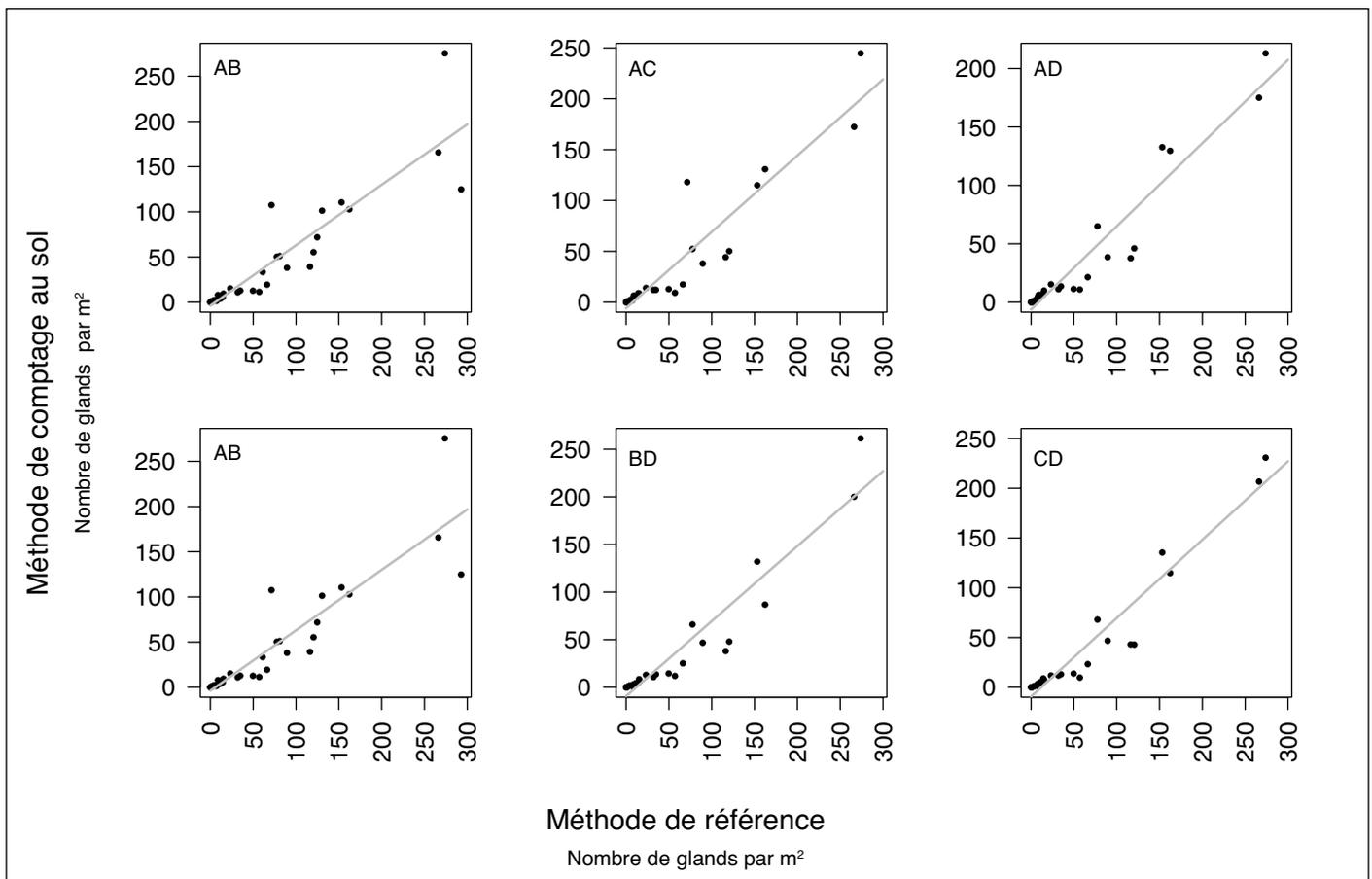


Figure 5. Fiabilité : comparaison des résultats obtenus avec la méthode de référence et la méthode de comptage au sol à l'échelle du peuplement forestier lorsque seulement 2 points de comptage ont été utilisés.

Chaque point représente le résultat obtenu pour un peuplement une année donnée, et la courbe grise représente la relation décrivant le mieux l'association entre les résultats obtenus et les deux méthodes de dénombrement.

Robustesse

Les productions de glands estimées pour les arbres et les sites qui ont été successivement retirés un à un du jeu de données étaient très proches de celles réellement obtenues avec la méthode de référence (Fig. 6). Les corrélations entre les fructifications estimées et les fructifications réellement observées étaient par conséquent très élevées, allant de 0,88 à 0,98 à l'échelle de l'arbre (Fig. 6a) ; cette corrélation est de 0,99 à l'échelle du peuplement forestier (Fig. 6b).

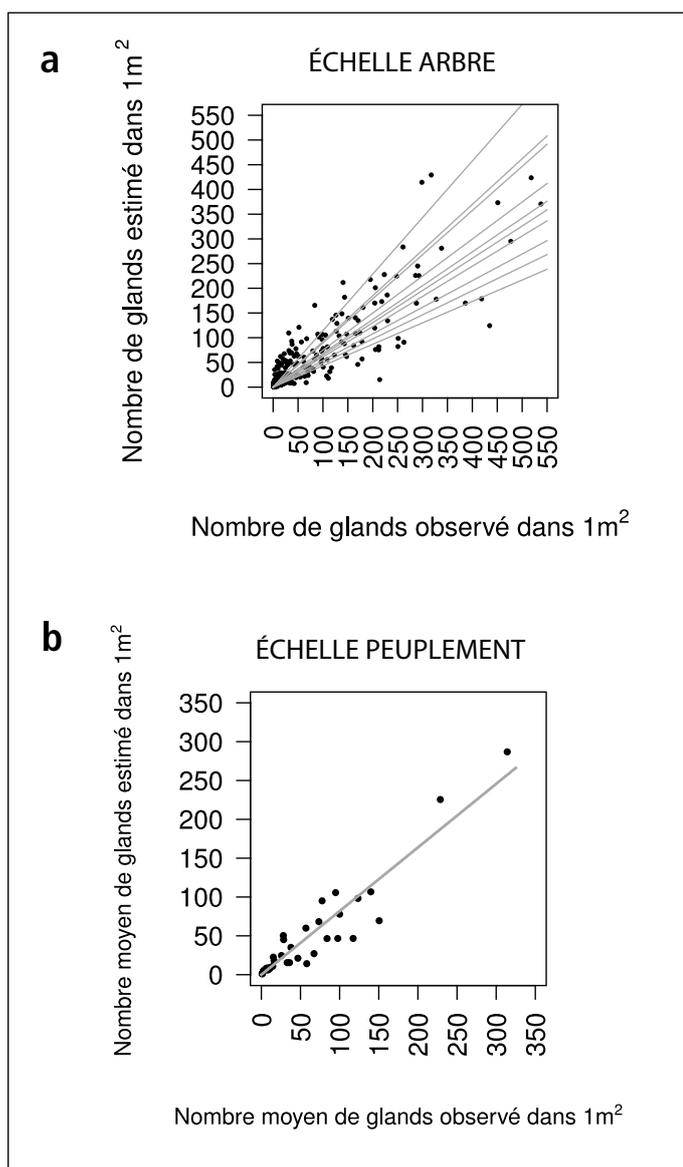


Figure 6. Robustesse : comparaison de la fructification de référence mesurée avec la méthode de référence et estimée d'après la méthode de comptage au sol à l'échelle de l'individu arbre (a) et à l'échelle du peuplement forestier (b).

Chaque point représente le résultat obtenu pour un arbre ou un site une année donnée.

Cela confirme la capacité de la méthode légère de comptage au sol à fournir des résultats d'une très bonne fiabilité et robustesse, ceci aussi bien à l'échelle de l'arbre qu'à celle de la population d'arbres.

La méthode de comptage au sol, une méthode robuste en milieux forestiers

Malgré des *a priori* liés aux risques de prédation sur les glands tombés au sol, nous démontrons que la méthode de comptage au sol est capable de fournir des estimations très fiables de production de glands dans les forêts tempérées françaises. En effet, quels que soient l'année et le peuplement forestier considérés (donc pour des conditions très variées), les résultats fournis par la *méthode légère* sont très similaires à ceux obtenus avec la *méthode de référence*, aussi bien à l'échelle de l'arbre qu'à l'échelle du peuplement forestier (Fig. 4).

L'absence de glands parfois constatée dans les quadrats suggère une possible prédation sur les sites, mais sans conséquence sur l'estimation de la glandée. Les corrélations observées entre les résultats obtenus avec la *méthode de référence* et la méthode légère restent très élevées, aussi bien à l'échelle de l'arbre qu'à celle du peuplement forestier. Ainsi, même sans système de protection contre les consommateurs de graines, cette méthode fournit des estimations fiables (Fig. 4) et robustes (Fig. 6) de la fructification.

Il est intéressant de noter que la qualité de l'estimation avec la méthode légère est similaire quand 4 ou 2 points de comptage sont utilisés (Fig. 5). Ainsi, même un effort d'échantillonnage réduit fournit des estimations fiables de fructifications, renforçant la facilité de mise en œuvre de cette méthode légère. Cette diminution de l'effort d'échantillonnage pourrait ainsi permettre, pour un même temps passé sur le terrain, d'augmenter le nombre de sites et/ou d'arbres suivis au cours d'une même année et donc de déployer les suivis sur un plus grand nombre de sites, et couvrir ainsi une plus grande diversité de situations.

Recommandations pour l'estimation et le suivi des glandées

D'un point de vue pratique, soulignons que cette méthode de comptage au sol requiert une connaissance locale de la dynamique de chute des glands dans le temps. En effet, afin de minimiser le prélèvement des glands par les prédateurs et donc d'estimer le plus précisément possible la fructification, l'échantillonnage doit avoir lieu immédiatement après la chute des fruits. Bien entendu, toute méthode présente des avantages et des inconvénients qui sont étroitement liés aux besoins des utilisateurs et au contexte environnemental dans lequel elle est utilisée. Le tableau 1 présente cette synthèse des forces et faiblesses de chacune des trois méthodes citées ici, et permet d'identifier la méthode la plus appropriée au contexte rencontré et aux objectifs de l'opérateur.

Critères d'appréciation	Méthode de référence (collecte des glands dans des pièges)	Méthode de comptage visuel dans les branches	Méthode de comptage au sol
Coûts et risques			
Temps de mise en œuvre	Élevé	Faible	Faible
Coûts des équipements	Intermédiaire ou élevé (selon la surface échantillonnée et le niveau de protection déployé)	Faible	Faible
Vulnérabilité au vandalisme	Oui	Non	Non
Biais potentiels liés à la consommation des glands par des prédateurs			
Sensibilité à la prédation dans le houppier en été	Oui	Oui	Oui
Sensibilité à la prédation dans le houppier pendant la chute des fruits	Oui	Non	Oui
Sensibilité à la prédation après la chute des fruits (i.e. sur le sol)	Non ou faible. La fiabilité de la méthode dépend des moyens de protection utilisés, de la densité des consommateurs de glands et de leur diversité, ainsi que de la quantité de glands produits - travaux supplémentaires requis	Non	Faible dans notre étude. La fiabilité de la méthode pourrait cependant dépendre de la densité des consommateurs de glands et de leur diversité, ainsi que de la quantité de glands produits - travaux supplémentaires requis
Efficacité de la méthode (estimations fiable de la production de glands)			
En milieux ouverts, bonne visibilité des branches	Élevée	Intermédiaire ou élevée en fonction de l'intensité de la glandée (encadré, Fig. E1)	Travaux supplémentaires requis
En milieux forestiers	Élevée	Faible (fermeture du couvert forestier entraîne une faible visibilité des glands dans les branches ; Fig. 5)	Élevée (Fig 6)
En cas de très faible production de glands	Élevée	Intermédiaire (risque de non détection)	Intermédiaire (risque de non détection ; Fig. 6a)
En cas de très forte production de glands	Élevée	Faible (effet de saturation ; voir encadré Fig. E1)	Élevée
Mise en œuvre			
Conditions requises pour la sélection des arbres	Zone d'échantillonnage plutôt plate et dégagée, arbres suffisamment espacés, peu de dérangement humain	Bonne visibilité des branches et arbres assez espacés pour identifier à quel arbre appartiennent les glands	Zone d'échantillonnage plutôt plate, arbres assez espacés pour identifier d'où proviennent les glands
Adaptations possibles du protocole	Dispositifs supplémentaires de protection contre les consommateurs de glands, ajustement de la surface d'échantillonnage	Augmentation du temps de comptage (e.g. 1 minute) et utilisation de la métrique "temps pour dénombrer un gland" (60 secondes/nombre de glands comptés)	Utilisation de quadrats fixés au sol afin de conserver les glands à l'intérieur des quadrats si la topographie du site d'étude est vallonnée (en pente)

Tableau 1. Bilan des avantages et inconvénients des méthodes de référence, de comptage visuel dans les branches et de comptage au sol.

Conclusions et Perspectives

Parce qu'elle est peu coûteuse, rapide et facile à mettre en œuvre, la méthode de comptage au sol proposée ici constitue un outil clé en main à destination des gestionnaires forestiers pour documenter la dynamique de la fructification sur un grand nombre de sites. Cette méthode de comptage au sol est utilisée dans le cadre de l'observatoire sanglier (Saint-Andrieux, 2019) et a été déployée dès 2018 sur 27 sites en France (peuplements classés du réseau Graines et Plants) (Fig. 7) ; à raison de 30 arbres par site, la fructification de 810 chênes a été estimée. Ces glandées se sont révélées particulièrement variables d'un site à l'autre, avec des glandées particulièrement massives (plus de 100 glands/m² en moyenne par site) sur 13 sites situés en majorité dans le quart Nord-Est de la France. Un seul site a présenté une glandée nulle (le peuplement classé en forêt communale de St-Felix de Sorgues) et 3 sites une glandée faible (moins de 20 glands/m²). D'année en année, les données collectées permettront ainsi d'évaluer la cinétique des fructifications et ses variations pour chaque site, mais aussi de mieux connaître les variations entre sites (gradients Nord-Sud et Est-Ouest).

Ces informations sont également importantes pour les chercheurs afin mieux comprendre les mécanismes de la reproduction des chênes et ses conséquences sur le fonctionnement de l'écosystème, en participant par exemple à mieux comprendre les dynamiques observées des populations de sangliers. La connaissance de la cinétique des glandées constituera

aussi une base indispensable pour pouvoir anticiper les glandées sur un site d'intérêt ce qui pourrait s'avérer précieux pour mieux gérer les récoltes de glands et les opérations sylvicoles de renouvellement des peuplements. Dans ce cadre, de récents travaux ont d'ores et déjà montré que les conditions météorologiques printanières impactent fortement le succès de pollinisation des chênes, et par conséquent l'intensité des glandées (Schermer et al., 2019). Ainsi, connaître l'historique de fructifications d'un peuplement forestier et des conditions météorologiques rencontrées sur le site d'intérêt pourrait permettre de prédire l'intensité des glandées automnale dès le mois de juin. Des travaux sont actuellement en cours pour améliorer les connaissances relatives à la production des fruits forestiers et ainsi développer des outils d'anticipation des glandées.

Remerciements

Nous remercions chaleureusement le réseau RENECOFOR et l'ONF qui nous ont fourni les sites d'études et ont contribué au travail d'échantillonnage sur le terrain et d'analyses en laboratoire. Nous tenons également à remercier S. Sauzet, C. Aubert, E. Day, P-F. Pélisson. Ce travail de recherche a été financé par le Projet PotenChêne (Gip, ECOFOR, BGF), la Région Auvergne Rhône-Alpes, le Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS), l'Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage (ONCFS), et a été également soutenu par le Centre d'Excellence du Research Council of Norway (projet numéro 223257).

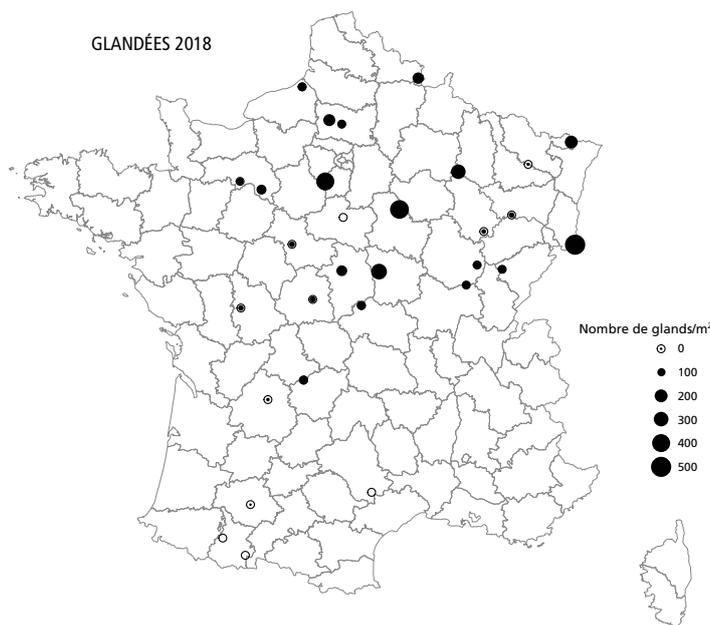


Figure 7. Carte des fructifications mesurées par méthode de comptage au sol sur les 27 peuplements du réseau Graines et Plants suivis par comptage au sol en 2018.

Références

- Saint-Andrieux C., 2019. L'observatoire reproduction du sanglier et fructification forestière : bilan après trois années de suivi. Faune Sauvage n° 323, pp. 17-23
- Schermer E., Boulanger V., Delzon S., Said S., Focardi S., Guibert B., Gaillard J. M., Venner S., 2016. Fluctuations des glandées chez les chênes : Mieux les comprendre pour mieux gérer la régénération des chênaies. Les Rendez-vous Techniques de l'ONF n° 50, pp. 21-29
- Schermer E., Bel-Venner M. C., Fouchet D., Siberchicot A., Boulanger V., Caignard T., Thibaudon M., Oliver G., Nicolas M., Gaillard J. M., Delzon S., Venner S., 2019. Pollen limitation as a main driver of fruiting dynamics in oak populations. Ecology letters, vol. 22(1), pp. 98-107
- Touzot L., Bel-Venner M. C., Gamelon M., Focardi S., Boulanger V., Débias F., Gaillard J. M., 2018. The ground plot counting method: A valid and reliable assessment tool for quantifying seed production in temperate oak forests. Forest Ecology and Management, vol. 430, pp. 143-149

60 ANS DE RECHERCHES INRA EN FORÊTS PUBLIQUES DU MONT VENTOUX

© David Gavalda, ONF

DOSSIER

Le principe de ce dossier vient d'un long compagnonnage entre l'INRA et l'ONF dans les forêts du Géant de Provence, mais aussi du questionnement des forestiers locaux : tout ça pour quoi ? À la suite d'une journée de restitution des résultats de recherches INRA organisée à leur intention, l'idée a germé de formaliser les présentations dans une publication synthétique et conçue de manière à faire émerger des messages utiles aux gestionnaires. Des messages et non des recommandations, encore moins des préconisations : il s'agit de montrer l'utilité pratique de ces travaux scientifiques foisonnants et de longue haleine. Ainsi conçu, le dossier s'adresse à tous les forestiers bien au-delà des Alpes du Sud, à la fois pour la qualité de la démarche et parce que le Ventoux est un site majeur pour l'étude des dynamiques forestières et des effets des changements climatiques, entre autres.



Ce dossier a été coordonné par Sylvie Oddou-Muratorio, à qui la rédaction adresse de chaleureux remerciements.

Il fait le bilan des 60 années passées : c'est pourquoi, malgré le décalage de publication, les désignations ne tiennent pas compte de la fusion de l'INRA et d'Irstea au premier janvier 2020 pour devenir INRAE.

Après un texte d'introduction, histoire de « planter le décor », le dossier est organisé en 11 chapitres que nous avons numérotés, une fois n'est pas coutume, pour faciliter les renvois de l'un à l'autre. Chaque thème abordé (chaque chapitre) fait l'objet d'une brève synthèse scientifique et se conclut par des messages aux gestionnaires.

Les mots marqués d'un "*" renvoient à des définitions en fin de chapitre.

SOMMAIRE DU DOSSIER



- 13 60 ans de recherches de l'INRA sur les forêts publiques du mont Ventoux - Introduction**
par Éric Rigolot, Sylvie Oddou-Muratorio, Olivier Delaprisson
- 16 1. Le mont Ventoux, un massif forestier modèle pour les études de biogéographie – Le cas du sapin pectiné**
par Bruno Fady, Hendrik Davi, Caroline Scotti-Saintagne
- 19 2. Évolution de la composition des forêts du mont Ventoux au cours de la colonisation et de la maturation – Une approche par modélisation**
par Philippe Dreyfus, Sylvie Oddou-Muratorio
- 22 3. Les effets de la sécheresse et de la sylviculture sur la croissance des sapins, hêtres et cèdres au mont Ventoux**
par Hendrik Davi, François Courbet, Christian Pichot, William Brunetto, Florence Jean, Arnaud Jouineau, Nicolas Mariotte
- 25 4. La mortalité des sapinières au mont Ventoux**
par Hendrik Davi, Maxime Cailleret, Marie Nourtier, William Brunetto, Florence Jean, Arnaud Jouineau, Nicolas Mariotte
- 29 5. Comprendre l'effet du climat sur le fonctionnement des arbres – L'étude de la pénologie végétative et reproductive au mont Ventoux**
par Hendrik Davi, Frédéric Jean, Marianne Corréard, Olivier Gilg, Mehdi Pringarbe, Jean Thevenet, Norbert Turion, Olivier Marloie
- 33 6. Histoire et conséquences d'une invasion d'insectes spécialistes des graines de cèdre de l'Atlas au mont Ventoux**
par Thomas Boivin, Alain Chalon, Violette Doublet, Marion Parizat
- 37 7. Importance du site du mont Ventoux pour les études de lutte biologique sur la processionnaire du pin**
par Jean-Claude Martin, Mehdi Pringarbe, Marianne Corréard, Anne-Sophie Brinquin, René Mazet, Olivier Gilg, Norbert Turion, Frédéric Jean
- 40 8. Capacités de migration des arbres forestiers en montagne – La dispersion du pollen et des graines de sapin, de hêtre et de cèdre sur le mont Ventoux**
par Sylvie Oddou-Muratorio, Annabelle Amm, Aurore Bontemps, Bruno Fady, Julie Gaüzère, Etienne Klein, François Lefèvre, Christian Pichot, Gwendal Restoux, Olivier Gilg, Frédéric Jean, Bruno Jouaud, Matthieu Lingrand, Mehdi Pringarbe, Frank Rei, Anne Roig, Jean Thevenet, Norbert Turion
- 45 9. Évolution et adaptation dans les populations de hêtre et sapin du mont Ventoux**
par Sylvie Oddou-Muratorio, Aurore Bontemps, Julie Gaüzère, Anne Latreille, François Lefèvre, Bruno Fady, Christian Pichot, Patrice Brahic, Olivier Gilg, Bruno Jouaud, Matthieu Lingrand, Mehdi Pringarbe, Anne Roig, Norbert Turion
- 51 10. Illustration de la conception dynamiques de l'adaptation : le cèdre de l'Atlas**
par François Lefèvre
- 54 11. Étude prospective de l'impact des changements climatiques et socio-économiques sur les forêts du mont Ventoux**
par François Lefèvre, Hendrik Davi, Florence Jean, Olivier Delaprisson, Éric Rigolot

60 ANS DE RECHERCHES DE L'INRA SUR LES FORÊTS PUBLIQUES DU MONT VENTOUX

**Eric Rigolot⁽¹⁾, Sylvie Oddou-Muratorio⁽¹⁾,
Olivier Delaprisson⁽²⁾**

(1) INRAE, UR0629 Ecologie des Forêts Méditerranéennes (URFM)

(2) ONF, unité territoriale du Ventoux

Depuis plus d'un demi-siècle, les mondes de la recherche et de la gestion forestière confrontent leurs questions et leurs points de vue, expérimentent, et coopèrent pour comprendre et gérer les forêts de ce massif exceptionnel qu'est le mont Ventoux. Ce dossier de synthèse est l'un des fruits de ce compagnonnage entre deux partenaires complémentaires, l'INRA et l'ONF, et nous espérons que les résultats de recherche qui y sont présentés contribueront à éclairer les enjeux actuels pour la gestion des forêts, bien au-delà de l'arrière-pays méditerranéen.

Le temps des pionniers

Depuis les années 1950, le mont Ventoux est devenu un laboratoire à ciel ouvert pour observer la dynamique forestière et les changements de composition en espèces quand le renouvellement forestier s'effectue majoritairement par régénération naturelle. En effet, lors de la phase de recul forestier qui a culminé vers 1850, les feuillus et les conifères autochtones (principalement hêtres et sapins) ont été restreints dans de rares refuges. Après les programmes de boisement intensif (pins, cèdres etc.) pour la restauration des sols et la lutte contre l'érosion, ces espèces autochtones recolonisent à présent la forêt issue de plantations (voir encadré). Cette dynamique naturelle a suscité l'intérêt d'équipes issues de divers organismes de recherche (INRA, Université, CNRS) et ayant recours à une pluralité de disciplines (bioclimatologie, foresterie, écologie fonctionnelle et évolutive). L'une des premières contributions de ces recherches hautement multidisciplinaires est une synthèse publiée en 1978 dans la revue d'écologie appliquée *La Terre et la Vie*, traitant de « l'Écologie du mont Ventoux ». Elle a conclu un programme de recherche de cinq ans coordonné par Paul Du Merle, directeur de recherche à l'INRA et entomologiste de la forêt méditerranéenne. Cette synthèse, consacrée à l'étude de la dynamique de la végétation par une approche phytosociologique, comprend également des études détaillées des paramètres du sol et du climat, et propose une première description de la diversité des différentes communautés d'animaux. La carte de végétation produite par ce programme est encore utilisée aujourd'hui. Ces travaux ont aussi largement contribué à l'étude préliminaire qui conduira à ce que le mont Ventoux devienne en 1990 réserve de biosphère de l'UNESCO.

Les équipes de recherche préfigurant l'actuelle unité de recherche Écologie des Forêts Méditerranéennes ont pris toute leur part dans l'aventure menée par ces pionniers. À partir de 1959, le laboratoire de terrain des Plâtrières, près de la source du Groseau à Malaucène, au pied du Ventoux, devient la base scientifique estivale de trois laboratoires INRA : le laboratoire de zoologie agricole et de lutte biologique d'Antibes dirigé par Émile Biliotti, le Laboratoire de biocoenotique et de lutte biologique de La Minière dirigé par Pierre Grison, ainsi que le laboratoire de cytopathologie des insectes d'Alès dirigé par Constantin Vago. Avec le concours actif des gestionnaires de la forêt publique du mont Ventoux

dirigés par l'ingénieur principal des Eaux et Forêt d'Avignon R. Maury, on y lance à cette époque des recherches intégrées sur la processionnaire du pin, très présente dans les peuplements résineux reconstitués du mont Ventoux. S'ouvrent plusieurs années de grande effervescence scientifique et naturaliste. Le jeune entomologiste INRA Guy Démolin, qui ne quittera plus le Ventoux jusqu'à son départ à la retraite dans les années 2000, est l'un des principaux acteurs de cette période de pionniers. Le laboratoire des Plâtrières accueille sur des périodes de plus en plus longues des chercheurs de nombreux laboratoires français et des scientifiques de tout le bassin méditerranéen. Après plus de dix ans de fonctionnement, les locaux vétustes des Plâtrières doivent être abandonnés. Guy Démolin fondera en 1972, avec son collègue et ami Paul Du Merle qui l'avait rejoint entre temps, l'implantation permanente du Laboratoire d'écologie forestière du mont Ventoux sur le site du Grenadier, toujours à Malaucène. Ce laboratoire sera rattaché la même année à la Station d'entomologie forestière d'Avignon à l'occasion de la création du Département Forêts de l'INRA. Cette époque a vu le lancement des premiers essais de lutte biologique contre les insectes ravageurs en forêt. Signalons que Guy Démolin a aussi été un pionnier dans le domaine du film scientifique naturaliste, avec la réalisation de sept documentaires autour du mont Ventoux qui lui ont permis de communiquer ses recherches auprès du monde scientifique et du grand public. Comme il aimait à dire, grâce à ses films, il a « exporté » le mont Ventoux, les insectes et la forêt.

Le temps de la structuration pluridisciplinaire

Avant leur fusion en 1993 avec la Station d'entomologie forestière, pour former l'unité de recherche Forêts Méditerranéennes (URFM), les Stations de recherches indépendantes de génétique et amélioration des arbres forestiers et de sylviculture installent aussi des dispositifs expérimentaux sur le mont Ventoux. Les recherches sur la croissance des arbres et la production forestière, en écophysiologie et dans une moindre mesure sur la prévention des feux de forêt viennent compléter celles en entomologie appliquée. Cette fusion favorisera l'émergence d'une approche pluridisciplinaire nécessaire à l'étude intégrée de ce massif remarquable. En devenant en 2007 l'unité de recherche Écologie des Forêts Méditerranéennes, la place centrale du mont Ventoux dans le dispositif expérimental de l'URFM est encore renforcée, car les successions d'étages altitudinaux, du méditerranéen à l'alpin, favorisent l'étude de l'impact du changement climatique sur les forêts méditerranéennes.

Parallèlement, l'unité expérimentale Entomologie et Forêt Méditerranéenne (UEFM) s'installe en 2006 à Avignon en provenance de Bormes les Mimosas (Var) et renforce progressivement les moyens expérimentaux de l'URFM pour le suivi et l'observation sur le mont Ventoux. À cette époque, l'UEFM met progressivement en place son propre projet de recherche en entomologie appliquée qui poursuit les travaux sur la lutte contre

les lépidoptères ravageurs des forêts méditerranéennes initiés par Guy Démolin et Jean-Claude Martin à Malaucène. Les travaux sur les méthodes de lutte alternatives sur la processionnaire du pin se poursuivent sur le Géant de Provence et s'étendent à un nouveau ravageur, la pyrale du buis.

Autour et au-delà des travaux de l'INRA d'Avignon, le mont Ventoux est devenu aujourd'hui un site atelier d'une importance scientifique majeure - bien qu'il n'en ait pas obtenu officiellement le label - agrégeant et coordonnant de multiples initiatives de recherche tant au niveau national qu'au niveau international. Au niveau national, il faut citer l'observatoire ORCHAMP (<http://www.za-alpes.org/projets-en-cours/sentinelles-des-alpes/observatoire-orchamp/>), un projet issu de la Zone Atelier Alpes et du Conservatoire Botanique National Alpin et visant à mieux saisir dans le temps et dans l'espace les dynamiques couplées entre le climat, l'utilisation des terres et les biodiversités des écosystèmes de montagne. Au niveau international, signalons son intégration au réseau des sites d'étude intensifs de l'initiative européenne EVOLTREE, un groupe de recherche européen associant écologie, génétique, génomique, et évolution pour étudier les changements environnementaux et l'érosion de la biodiversité.

Le temps d'une synthèse était venu

Ce dossier vise à synthétiser les principaux résultats de nos recherches, afin qu'ils puissent être éventuellement utilisés pour guider la gestion. Pour cela, nous avons regroupé nos travaux en trois parties. Les deux premiers chapitres se focalisent sur les dynamiques passées, à des échelles historiques et récentes. Les chapitres 3 à 7 abordent l'évaluation des risques liés aux changements climatiques et globaux sur la dynamique et le fonctionnement des forêts. Les chapitres 8 à 11 évaluent les sources de flexibilité possibles des forêts du mont Ventoux.

Les relations partenariales entre l'INRA Forêt d'Avignon et l'ONF autour du mont Ventoux constituent un exemple emblématique de la co-construction à l'œuvre pour la traduction opérationnelle des résultats de recherche. Ce document se veut l'une des expressions des interactions nécessaires entre les deux partenaires, où chacun des acteurs joue un rôle complémentaire. Il synthétise plusieurs années de travaux de recherche et de relations partenariales d'autant plus réussies que les interactions ont été engagées dès l'initiation des projets. Au cours de ce processus d'échange, les connaissances scientifiques des uns enrichissent les connaissances opérationnelles des autres et permettent de formuler de nouveaux enjeux d'expertise ou de nouvelles recherches.

Une forêt en héritage...

(Olivier Delaprisson)

Le "temps forestier" est un temps long, un temps qui traverse les générations d'hommes. Les forestiers du mont Ventoux, ont hérité d'une forêt "reconstruite", protégée, améliorée au fil des décennies. Au milieu du XIX^e siècle, le mont Ventoux était devenu une montagne dénudée du fait des prélèvements excessifs de bois et de la pression pastorale. De 1860 au début du XX^e siècle, grâce aux lois de restauration des terrains en montagne, il a bénéficié de grands travaux de reboisement qui lui ont progressivement redonné une destination forestière. Qu'est devenue aujourd'hui cette œuvre de restauration ?

Une entité de forêts publiques...

La première singularité forestière du Ventoux est qu'il s'agit essentiellement de forêts publiques (plus de 18 000 ha) issues d'un travail foncier peu connu mais essentiel : la reconstitution forestière n'aurait pas été possible sans une démarche foncière préalable qui a permis d'éteindre les droits d'usage, de restreindre le pâturage (40 années de négociation pour la forêt communale de Bedoin), et de constituer les Périmètres de restauration des terrains de montagne (RTM) dont sont issues les forêts domaniales actuelles (6100 ha).

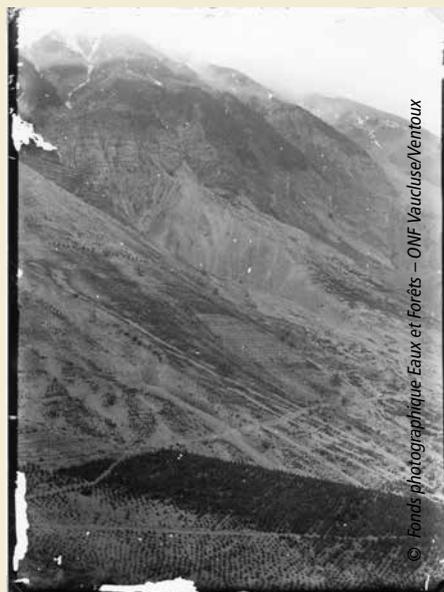
Une couverture forestière diversifiée et bien installée...

Les pentes du Ventoux sont aujourd'hui recouvertes d'une "forêt mosaïque", composée de peuplements naturels préexistants et de forêts plantées et semées de "main d'homme" dans un ordre qui paraît naturel. C'est là une grande réussite des ingénieurs des Eaux et Forêts de l'époque : avoir su observer la nature, s'imprégner des travaux d'Esprit Requien (1811) et Charles Martins (1838) sur la "topographie botanique du mont Ventoux" et s'inspirer aussi de montagnes plus éloignées pour organiser le reboisement selon l'étagement bioclimatique de la végétation.

Le choix des essences forestières a été fait avec pragmatisme, avec le souci de réussir, au meilleur coût, le reboisement d'une montagne méditerranéenne aux conditions climatiques et édaphiques particulièrement difficiles.

L'implantation des feuillus, souvent réservée aux meilleurs sols, n'a été possible qu'au prix d'un travail du sol important et d'une ténacité sans faille. C'est notamment le cas pour les chênes verts et blancs implantés sur la base du versant sud, initialement pour produire du "bois de feu", et qui finalement ont permis une exploitation prospère de la truffe pendant des décennies. Plus haut, malgré les difficultés techniques, des plantations ont également contribué à l'expansion du hêtre sur le massif.

Mais pour l'essentiel, il a fallu planter une nouvelle forêt sur des sols maigres, caillouteux, calcaires et soumis à l'érosion, les jeunes arbres étant exposés, en plein découvert, aux âpres rigueurs de l'été comme de l'hiver. Dans ce contexte, le recours aux résineux, seuls capables de supporter ces conditions, était incontournable. En complément du pin à crochet et du pin sylvestre déjà présents sur le massif, deux essences « étrangères » ont été utilisées : d'abord le pin noir d'Autriche, parfaitement adapté aujourd'hui dans toutes les Alpes du Sud, puis le cèdre de l'Atlas, une originalité de ce reboisement. À partir d'un essai de semis entrepris en 1861 sur une quinzaine d'hectares, le cèdre s'est étendu naturellement en forêt de Bedoin où il couvre actuellement plus de 400 ha. Confortée ailleurs par des plantations plus récentes, la cédraie occupe aujourd'hui près de 1400 ha (env. 8% de la surface du massif forestier) sur le Ventoux.



Plantations de 1893/1894 aux terres longues (Brantes) – 30/04/1902.

Une forêt en évolution, des phénomènes érosifs stabilisés...

Bien implantées, les essences forestières du mont Ventoux sont toutes aujourd'hui en capacité de se régénérer naturellement et la biodiversité s'enrichit spontanément sous le couvert des résineux de première génération. Profitant de l'abri et du sol reconstitué, apparaissent progressivement des arbres modestes (érables, alisiers, sorbiers...) mais aussi, au contact de semenciers épars,

de jeunes tiges de hêtre ou de chênes... qui préfigurent la forêt plus mélangée de demain. Les phénomènes d'érosion massive à l'origine du reboisement semblent aujourd'hui stabilisés. C'est là aussi une grande réussite, que l'on mesure peu car les épisodes de grandes crues (milieu XIX^e) ont disparu de la mémoire collective. Le risque demeure, mais il est nettement amoindri grâce à la présence d'une couverture forestière qui atténue les conséquences des épisodes climatiques exceptionnels.

...et de nouveaux défis pour l'avenir

Ainsi, 150 ans après le début de la reconquête forestière du Ventoux, on peut saluer dans bien des domaines les choix visionnaires des forestiers de l'Administration des Eaux et Forêts. Les

essences forestières retenues, leur répartition, la définition des techniques, tout concourt à l'obtention d'une forêt stable, en capacité de se régénérer, de maintenir les sols et de dégager un revenu pour le propriétaire.

N'oublions pas cependant qu'il s'agit d'une forêt encore jeune, d'une courte étape dans un cycle forestier qui traverse les siècles. L'enjeu est aujourd'hui d'accompagner les dynamiques de renouvellement de cette forêt, pour améliorer sa diversité biologique et sa capacité de résilience face aux changements qui s'annoncent.

Pour en savoir plus...

Entretien avec Guy Démolin : une histoire du mont Ventoux : un homme, un insecte et un laboratoire. Propos recueillis par Sébastien Diette. Forêt Méditerranéenne, t. XXVIII, n°4, décembre 2007, pp. 339-344.

Tous les films scientifiques réalisés par Guy Démolin au mont Ventoux sont visualisables sur https://www.canal-u.tv/auteurs/demolin_guy/videos#element_2

- Biocénose de la processionnaire du pin, 1968
- Coccinelles aphidiphages, 1974
- Le mélézin n°1 : sa vie, 1973 ; Le mélézin n°2 : les ennemis du mélèze, 1973
- Le poussin de l'aigle Jean-le-Blanc (*Circaete gallicus*), 1976
- Vespini sociaux du mont Ventoux, Hyménoptères vespidae, 1978
- Vie et mœurs de quelques diptères bombyllidae, 1969

Références de l'encadré :

Chondroyannis P., 1988. Reboisement et gestion forestière au Mont Ventoux. Forêt Méditerranéenne X(1) : 112-115

Martins C., 1838. La Topographie botanique du Mont Ventoux, en Provence. Annales des Sciences Naturelles, Seconde série, Tome X - Botanique : 228-248, (<https://www.biodiversitylibrary.org/item/150469#page/234/mode/2up> - consultation du 6/9/2019)

Ningre JM., 2007. Le reboisement du Ventoux au XIX^e siècle : techniques et travaux. Forêt Méditerranéenne XXVIII(4) : 319-326.

Requien E., 1811. Statistique des Plantes du Mont Ventoux. Planche évoquée dans (<http://www.museum-requien.org/histoire-naturelle/fr/presentation> - consultation du 6/9/2019)

1. LE MONT VENTOUX, UN MASSIF FORESTIER MODÈLE POUR LES ÉTUDES DE BIOGÉOGRAPHIE – LE CAS DU SAPIN PECTINÉ

Bruno Fady, Hendrik Davi, Caroline Scotti-Saintagne

INRAE, UR629 Ecologie des Forêts Méditerranéennes (URFM)

Le mont Ventoux est un carrefour biogéographique*. Dernier massif alpin vers le sud-ouest en France et en Europe, il est aussi soumis aux influences méditerranéennes. Si son piedmont se situe clairement dans l'étage du bioclimat méditerranéen, ses forêts d'altitude sont plus contrastées d'un point de vue bioclimatique. Les forêts de sapin et de Hêtre par exemple, montrent un cortège végétal caractéristique d'influences méditerranéennes dans les expositions nord-ouest dont les forêts peuvent être qualifiées de périméditerranéennes, tandis que sur les versants exposés à l'est, la hêtraie-sapinière est d'affinité typiquement médio-européenne.

L'originalité géographique et écologique de la sapinière du Mont Ventoux

La situation géomorphologique isolée du mont Ventoux et sa condition bioclimatique intermédiaire entre le climat tempéré et méditerranéen confèrent à ses forêts de sapin une place à la fois originale et marginale, méditerranéenne et alpine (Fig. 1.1).

L'histoire évolutive Holocène de la forêt de sapin du Ventoux s'insère dans l'histoire générale des forêts montagnardes du sud de la France. Les refuges glaciaires les plus probables, d'après les données paléo-écologiques et génétiques, se situent dans le nord des Apennins, en Italie (Liepelt *et al.* 2009). Le scénario de reconquête par l'est des forêts de sapin du Ventoux il y a moins de 10 000 ans est cohérent avec la proximité génétique que l'on retrouve entre tous les peuplements de sapin autochtones du sud des Alpes (Vésubie, Issole, Lure, Ventoux, par exemple). La situation géomorphologique du massif du Ventoux a cependant contribué à un isolement de ses forêts au cours du réchauffement climatique graduel et naturel des derniers 10 000 ans et à l'émergence d'une originalité biogéographique.

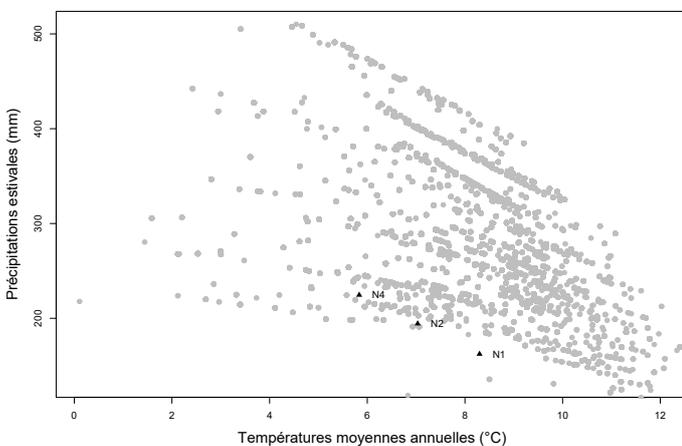


Figure 1.1. Niche climatique du sapin en France. Les triangles noirs représentent les parcelles suivies par l'INRA sur l'étendue de la sapinière du Ventoux, très nettement en marge climatique.

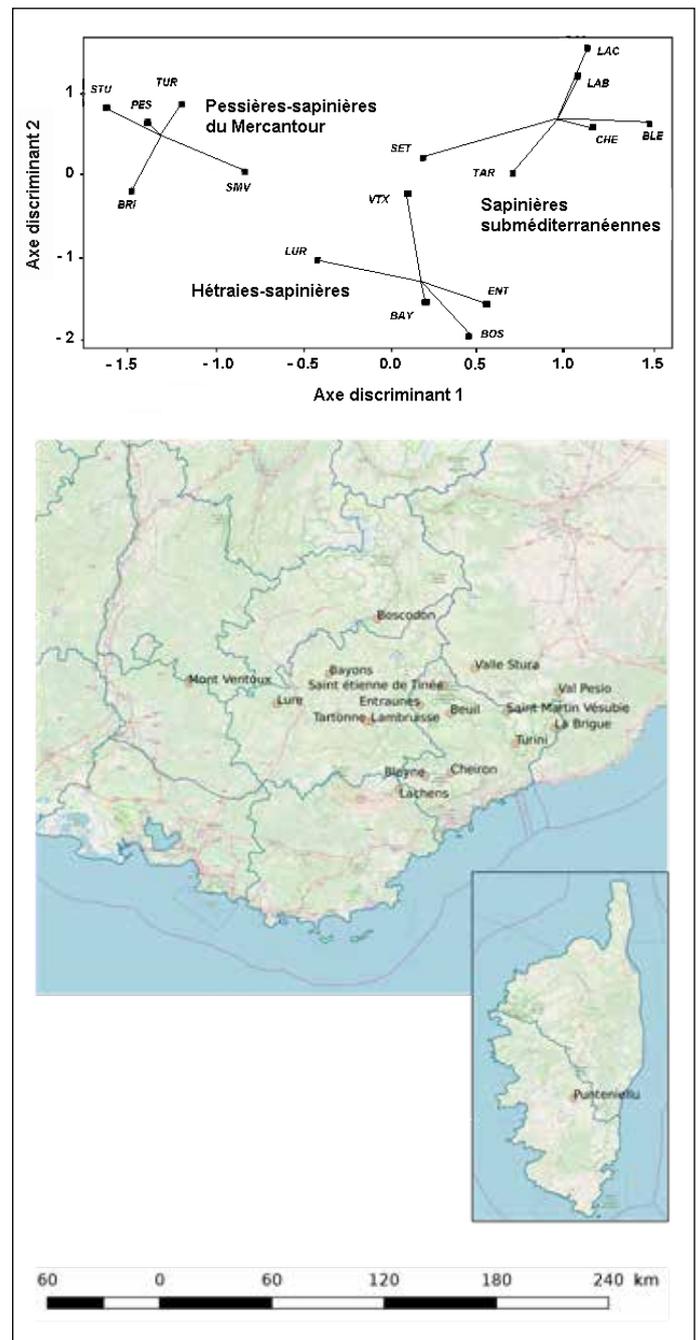


Figure 1.2. Répartition des 17 provenances de sapin pectiné étudiées par Sagnard *et al.* (2002). En haut : vue synthétique, en composantes principales, des caractéristiques écologiques, génétiques et phénotypiques des sapinières des Alpes du Sud françaises ; les sapins du Ventoux y sont désignés par VTX. En bas : carte montrant l'origine géographique des sapinières échantillonnées et étudiées.

Cette originalité a été démontrée par l'étude de Sagnard *et al.* (2002) qui a identifié trois groupes de sapinières dans les Alpes du sud françaises (Fig. 1.2). L'analyse de la diversité des sapinières repose dans cette étude sur des relevés de composition floristique du sous-bois, l'analyse de la variabilité terpénique ainsi que sur caractères de croissance et de débournement mesurés en pépinière dans des conditions d'arrosage contrastées. Le travail de Roschanski *et al.* (2016), utilisant des marqueurs moléculaires liés à l'adaptation tout autant qu'à l'histoire évolutive, confirme cette originalité. Elle est due à la fois à des phénomènes d'isolement par la distance entre les sapins du Ventoux et ceux du sud des Alpes et du Mercantour, mais aussi à des différences génétiques d'origine écologique entre les sapins des différents massifs et ceux de basse et de haute altitude dans le Ventoux lui-même.

Du fait de ces originalités génétiques issues de sa situation de marge géographique et écologique, la Commission nationale des Ressources Génétiques Forestières (CRGF) a intégré la forêt de sapin du mont Ventoux dans son réseau national de conservation de la diversité génétique du sapin en France (Fig. 1.3).

Une sapinière en expansion, mais...

La sapinière est un des acteurs majeurs de l'expansion forestière sur le Ventoux depuis la déprise agricole dès la seconde moitié du XIX^e siècle (Fig. 1.4). Cette dynamique est actuellement menacée par une nouvelle perturbation, le changement climatique global induit par les activités humaines (voir chapitre 8). Sa situation biogéographique « en bout » de route de recolonisation et les fluctuations démographiques qu'elle a subies du fait des activités humaines conduisant à du défrichement, sont sans doute responsables de la faible diversité génétique des populations de sapin sur le mont Ventoux par rapport aux autres sapinières. La structure relativement jeune des peuplements de sapin, avec des densités assez faibles et peu de semenciers âgés, est favorable à l'autofécondation et à l'apparition d'individus consanguins. Les individus les plus consanguins semblent néanmoins purgés assez rapidement par la sélection naturelle.

La forêt de sapin du mont Ventoux est donc tout à la fois originale et fragile et son maintien à long terme sur le versant nord du mont Ventoux, sous des climats encore largement incertains, est loin d'être assuré. L'espèce présente en effet une capacité de migration assez faible et souffre déjà de l'évolution du climat comme en attestent les mortalités importantes aux basses et moyennes altitudes. La forêt de sapin du mont Ventoux constitue néanmoins, de par son histoire évolutive, une ressource qu'il convient de protéger et gérer durablement. Sa diversité, sa dynamique et son fonctionnement dans cet environnement diversifié qu'est le Ventoux constitue aussi un modèle pour les autres forêts du massif et pour les forêts de l'étage montagnard en France et en Europe.

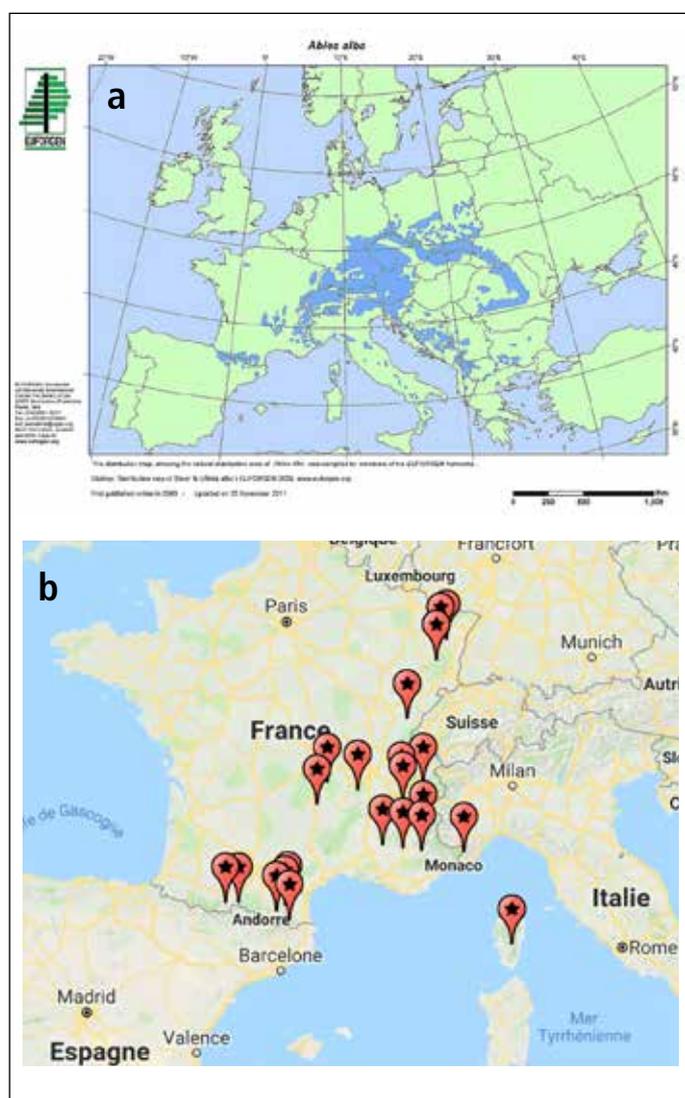


Figure 1.3. Les réseaux de conservation des ressources génétiques du sapin pectiné.

a) Carte de répartition géographique du sapin en Europe. La liste des unités conservatoires (UC) de sapin en Europe est consultable à l'adresse :

http://portal.eufgis.org/EUFGIS/EUFGIS.php?@where@=1&country_name=&target_species=Abies%20alba&unit_type=

b) Carte de répartition géographique des UC françaises.

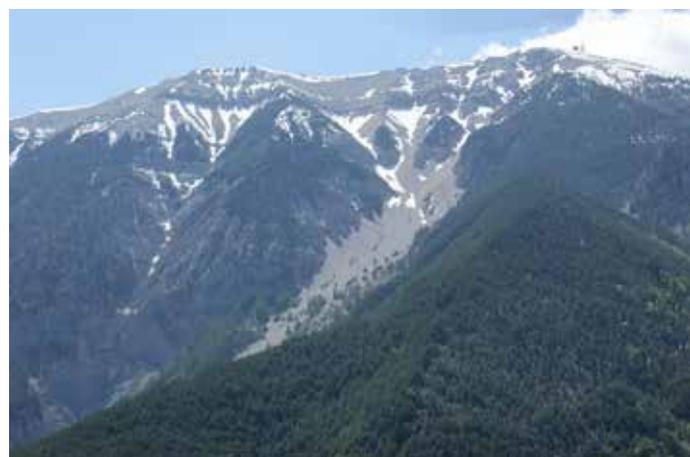


Figure 1.4. Le sapin est l'un des acteurs majeurs de l'expansion forestière sur le Ventoux depuis 150 ans. Il est actuellement menacé par le réchauffement climatique.

© Bruno Fady, INRA

Messages pour les gestionnaires

- Le Ventoux est un maillon de la stratégie nationale et européenne de protection des habitats du sapin et de conservation de sa diversité génétique. On le trouve ainsi en zone de Réserve Biologique Intégrale (RBI) et dans des zones bénéficiant du label UNESCO de Réserve de Biosphère ; pour autant, ces protections n'imposent pas de garder le sapin comme essence objectif dans leur périmètre. En revanche il existe en forêt communale de Beaumont du Ventoux une unité conservatoire (UC) des ressources génétiques où doivent s'appliquer un certain nombre de règles de gestion en faveur du sapin et de sa régénération naturelle (voir : https://agriculture.gouv.fr/sites/minagri/files/documents/pdf/5_AbiesAlbaCRGF-ONF.pdf).
- Les UC comme celles de Beaumont du Ventoux, en forêt publique, sont répertoriées dans les aménagements et gérées selon les dispositions de la note de service ONF n° NDS-10-G-1684 du 20/12/2010 sur les « Réseaux nationaux de conservation *in situ* des ressources génétiques forestières », dans le cadre de la « Gestion des ressources génétiques dans les forêts publiques » (cf. NDS-10-T-320 du 16/12/2010 consultable sur <https://agriculture.gouv.fr/telecharger/44771?token=b3d137809637acd5b294d4e5a08904e6>). Les gestionnaires doivent y apporter une attention particulière au regard d'événements climatiques qui les menaceraient et alerter la Commission des ressources génétiques forestières (CRGF) en cas de danger. Le danger le plus imminent à surveiller dans le Ventoux est le dépérissement, la mortalité et l'absence de régénération du fait des conséquences du réchauffement climatique global. La présence de scolytes peut aussi être un problème localisé.
- Le sapin n'est plus l'essence objectif sur le Ventoux dans la partie basse de sa répartition actuelle. Le Ventoux offre cependant des micro-habitats favorables au sapin à des altitudes inhabituelles (notamment des combes autour de 900 m d'altitude en certains endroits), qui recèlent de belles sapinières qu'il serait dommage de ne pas maintenir, à la fois dans un objectif patrimonial et dans un but d'expérimentation. Ces sapinières marginales, parfois isolées, dans un contexte général lui-même de massif forestier en isolat biogéographique et écologique, sont sans doute des trésors d'adaptation, des têtes de pont potentielles pour favoriser l'adaptation locale et la migration assistée.
- Afin de pouvoir construire des itinéraires de gestion basés sur ces expérimentations (sauvegarde de placettes atypiques, utilisation de graines dans un objectif de migration assistée, etc.), il est essentiel de les documenter. Le sommier, outil administratif de base du forestier, est un instrument idéal pour cet objectif. Les milliers d'information qu'il contient ont une valeur d'expérimentation en grandeur nature.

*Définition

La **biogéographie** est une discipline à la croisée des sciences dites naturelles, de la géographie physique, de la pédologie, de l'écologie, de la bioclimatologie et de la biologie de l'évolution qui étudie la vie à la surface du globe par des analyses descriptives et explicatives de la répartition des communautés d'êtres vivants (Wikipedia).

Pour en savoir plus...

Amm A., 2011. Potentialité de migration des essences forestières et changements climatiques. Thèse de doctorat en sciences, Université Aix-Marseille 3

Lander T., Oddou-Muratorio S., Prouillet-Leplat H., Klein E.K., 2011. Reconstruction of a beech population bottleneck using archival demographic information and Bayesian analysis of genetic data. *Molecular Ecology* 20, 5182-5196

Liepert S., Cheddadi R., de Beaulieu J.L., Fady B., Gömöry D., Hussendörfer E., Konnerth M., Litt T., Longauer R., Terhürne-Berson R., Ziegenhagen B., 2009. Postglacial range expansion and its genetic imprints in *Abies alba* (Mill.) - a synthesis from paleobotanic and genetic data. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 153, 139-149

Restoux G., E Silva D., Sagnard F., Torre F., Klein E., Fady B., 2008. Life at the margin: the mating system of Mediterranean conifers. *Web Ecology* 8: 94-102.

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 en sciences, Université Paul Cézanne Aix-Marseille.

Roschanski A.M., Csilléry K., Liepert S., Oddou-Muratorio S., Ziegenhagen B., Huard F., Ullrich K.K., Postolache D., Vendramin G.G., Fady B., 2016. Evidence of divergent selection for drought and cold tolerance at landscape and local scales in *Abies alba* Mill. in the French Mediterranean Alps. *Molecular Ecology* 25, 776-794

Sagnard F., 2001. Dynamique de recolonisation des pinèdes pionnières 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 en sciences, Université Aix - Marseille III

Sagnard F., Barberot C., Fady B., 2002. Structure of genetic diversity in *Abies alba* Mill. from southwestern Alps: multivariate analysis of adaptive and non-adaptive traits for conservation in France. *For. Ecol. Manag.*, 157, 175-189

2. ÉVOLUTION DE LA COMPOSITION DES FORÊTS DU MONT VENTOUX AU COURS DE LA COLONISATION ET DE LA MATURATION - UNE APPROCHE PAR MODÉLISATION

Philippe Dreyfus⁽¹⁾ (2)
Sylvie Oddou-Muratorio⁽¹⁾,

(1) INRAE, UR0629 Ecologie des Forêts Méditerranéennes (URFM)

(2) ONF, pôle RDI d'Avignon

Comprendre la dynamique des forêts hétérogènes en termes de composition spécifique (mélanges d'espèces), de densité, de structure en âge (peuplements inéquiennes) et en dimensions des arbres, est un enjeu scientifique majeur pour envisager leur avenir et accompagner leur gestion. Les forêts du Ventoux sont un véritable laboratoire à ciel ouvert pour l'étude de ces dynamiques : plus d'un siècle après les chantiers de reboisement massifs dans le cadre des lois de « Restauration des Terrains en Montagne », ces forêts sont aujourd'hui constituées d'une mosaïque de vieilles plantations de pins, de peuplements feuillus (hêtre et, plus bas, chênes pubescent et vert), ou de sapin, de jeunes peuplements plus diversifiés (souvent mélangés et inéquiennes), et de quelques cédrails.

Les recherches de l'URFM visent à comprendre, caractériser la dynamique de certaines formations forestières du mont Ventoux et assembler ces connaissances dans un modèle permettant de simuler des évolutions futures en tenant compte des opérations sylvicoles et des choix d'aménagement.

« Ventoux », une variante de modèle de trouées* pour assembler les connaissances

Le modèle développé considère des individus distribués sur une grille de cellules, de 100 m² chacune. La dynamique du peuplement résulte des processus de recrutement, croissance et mortalité, et tient compte des propriétés des espèces, de la fertilité locale de la station, de la compétition avec les arbres voisins ou le couvert. Pour chaque processus, un sous-modèle synthétise les connaissances sur les processus écologiques en jeu :

- Le **recrutement** de nouveaux individus dans un peuplement forestier dépend de la configuration spatiale des arbres semenciers, de leur production de graines, de leur dispersion par divers agents, de leur germination et de l'installation des semis dans des conditions plus ou moins favorables. Ici, l'approche est simplifiée : on a modélisé une dispersion dite « efficace », sous forme de semis déjà installés (de hauteur entre 10 à 30 cm), en fonction de la distance aux peuplements semenciers, dont la contribution dépend de leur surface terrière et du diamètre moyen des arbres ; ce sous-modèle a été calibré sur des comptages issus de plus de 200 placettes.
- La **croissance** est représentée comme la résultante d'un « potentiel », fonction de l'espèce, de l'âge de l'arbre, et de l'indice de fertilité stationnelle, et d'une composante « de réduction » liée à la compétition locale entre arbres et à la taille relative de chaque individu. Deux sous-modèles, l'un pour les « adultes » (à partir de 5 m de hauteur), l'autre pour les semis, sont utilisés pour la croissance en diamètre et en hauteur (sans faire appel de manière explicite au fonctionnement écophysologique).
- La **mortalité** prise en compte est celle induite par la compétition (hors phénomènes d'attaque sanitaire, tempête, dépérissement ...).

Chaque sous-modèle est calibré à partir d'approches empiriques (inventaires répétés dans le temps sur un ensemble de placettes représentatif des formations étudiées, et suivis de croissance et mortalité sur des arbres et semis échantillons).

Le modèle est implémenté dans la plateforme de simulation **Capsis*** (module « Ventoux »). Le pas de simulation est de 5 ans, et des périodes jusqu'à 100 ans peuvent être simulées. Ce modèle repose sur une approche par « cohortes » : tous les arbres d'une espèce donnée établis au cours d'une année et sur une cellule données sont supposés être identiques et évoluer de la même manière ; la mortalité réduit l'effectif de chaque cohorte, jusqu'à ce qu'elle représente souvent un individu unique.

Pour lancer une simulation, des informations sur les peuplements et la forêt, ainsi que sur les conditions stationnelles, sont nécessaires. Ces informations sont généralement obtenues à partir de documents classiques de planification de la gestion forestière, par exemple les cartes des parcelles forestières et les tableaux synthétisant la composition des peuplements (espèces) et leur structure (futaie, taillis, âge moyen ou structure en âge), leur nombre de tiges/ha, hauteur maximale, âge dominant, surface terrière approximative, parfois avec subdivision en quelques strates (étage dominant, sous-étage, régénération). Les informations sur la régénération sont complétées, à l'initialisation, via des relations statistiques issues du panel de dispositifs décrits dans le cadre des recherches menées sur le massif.

Résultats : des dynamiques contrastées entre espèces

La calibration des processus de la dynamique forestière à partir des données recueillies révèle des différences nettes entre les espèces étudiées (sapin, hêtre, pins noir et sylvestre). Voici quelques-unes de ces différences :

- Des semis de sapin (en versant nord) ou de hêtre sont observés dans des parcelles situées à plus de 1000 m de tout peuplement de ces espèces, tandis que les semis de pins sont beaucoup moins abondants et sont presque absents en dehors des peuplements adultes de pins ou de grandes ouvertures ; ceci illustre les différences de capacités de migration.
- Les espèces à couvert sombre (sapin ou hêtre) ont un effet négatif sur la croissance en hauteur de leur propre régénération, et plus encore sur la survie des plantules de pins.
- Le taux de mortalité induit par la compétition diffère entre espèces, sapin ou hêtre étant nettement moins sensibles que les espèces de pins étudiées. Globalement, la probabilité de survie diminue avec la compétition, et augmente avec la hauteur locale relative des semis.

Simulations de la colonisation avec le modèle « Ventoux »

Le modèle « Ventoux » permet de simuler la dynamique de colonisation du sapin pectiné sous peuplement de pin sylvestre, à partir de semis issus d'un peuplement mature voisin (Fig. 2.1), une situation fréquente dans la zone d'étude.

Le modèle « Ventoux » peut aussi tenir compte de l'effet de conditions environnementales évoluant dans le temps. La figure 2.2 représente la dynamique des populations de sapin sur le Ventoux, simulée sous une des hypothèses de réchauffement du GIEC (scénario A1B). Ce changement climatique est traduit en termes de décalage des tranches altitudinales compatibles avec chacune des espèces, sur la base d'une équivalence entre l'altitude (variable de substitution) et la température en climat de référence, en intégrant les limites connues pour ces espèces. De plus, pour l'ensemble de la scène, la simulation actualise le potentiel de croissance de chaque espèce, en fonction de relations permettant d'estimer ce potentiel à partir des conditions environnementales locales, et notamment d'une altitude virtuelle qui décroît avec le réchauffement simulé. Dans cette simulation hors gestion, le développement (quantifié en terme de surface terrière) des peuplements de sapin pectiné augmente jusqu'en 2050, avec une expansion spatiale à la fois vers le bas et le haut du mont Ventoux, et une aire de présence maximale. Puis, l'importance du sapin pectiné se réduit, et il disparaît des altitudes les plus basses de son aire de 2050, tout en continuant de monter en altitude.

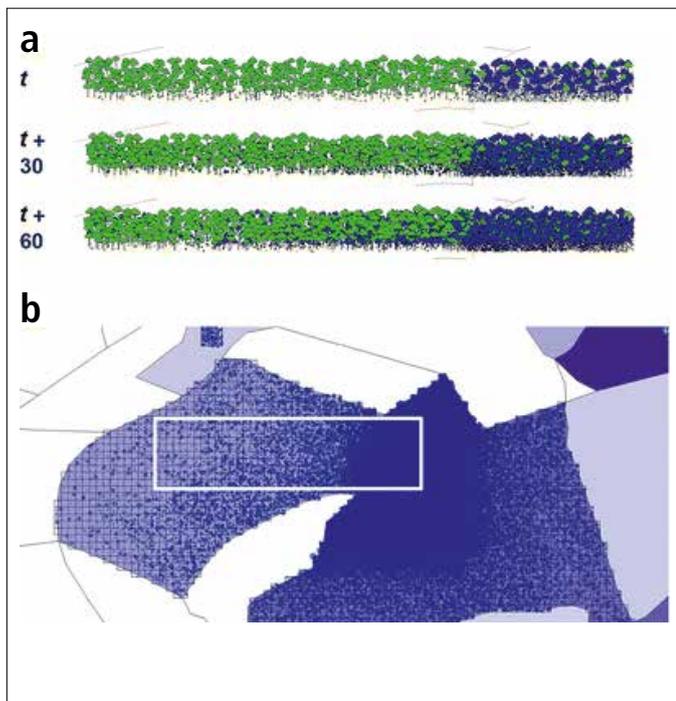


Figure 2.1. Simulation de la colonisation du sapin pectiné sous peuplement de pin.

a) Schémas d'un transect de 400 m de long montrant la propagation des semis et la croissance en hauteur du sapin (bleu foncé) dans un peuplement de pin (vert clair) au voisinage d'un peuplement mature de sapin, aux temps t , $t + 30$ ans, $t + 60$ ans.

b) Carte à $t + 60$ ans : le rectangle blanc correspond au transect précédent et les pins sont masqués afin de montrer la progression du sapin (N.B. : la grille est composée de cellules de 10 m de côté).

Simulation des effets de la gestion

Le modèle « Ventoux » peut aussi être utilisé pour simuler l'influence de divers scénarios de gestion sylvicole sur la dynamique. Nous avons ainsi étudié la dynamique du hêtre et des pins en réponse à des régimes d'éclaircie variables (rythme des éclaircies et surface terrière post-éclaircie). Aux altitudes les plus élevées de la zone considérée, les conditions sont plus favorables au hêtre et sa progression est forte quelle que soit la gestion (Fig. 2.3). Dans la partie sud-ouest du massif, d'altitude moins favorable au hêtre, sa progression pourrait en revanche être freinée si la gestion maintient un couvert modéré (surfaces terrières plus faibles) propice à un développement dynamique des régénérations de pins.

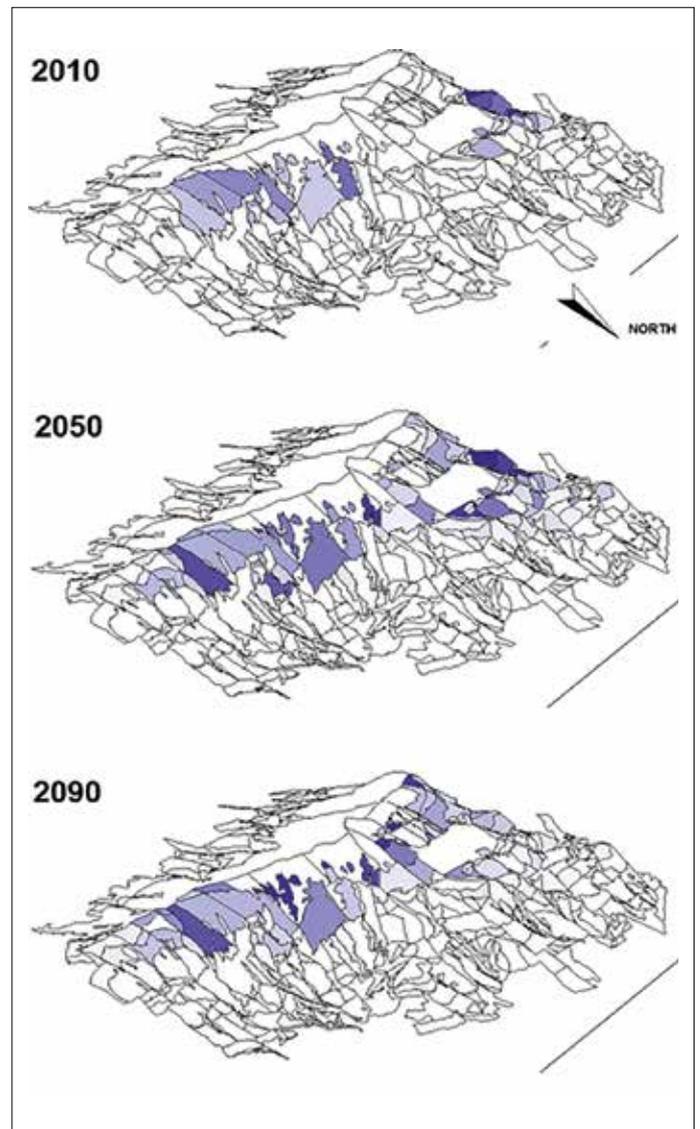


Figure 2.2. Évolution simulée du sapin pectiné, de 2010 à 2050 et jusqu'en 2090 sur le versant nord du mont Ventoux, pour le scénario A1B du GIEC.

Sur ces diagrammes en 3D, la surface terrière des peuplements de sapin pectiné est indiquée par le niveau de couleur (blanc = pas de sapin ; bleu foncé = sapin presque pur) ; les autres espèces ne sont pas montrées. Les grandes zones blanches près de la crête représentent des pierriers où la forêt a peu de chances de progresser. Elles ne sont pas prises en compte dans la simulation. La scène entière couvre $\sim 8 \text{ km} \times 5 \text{ km}$.

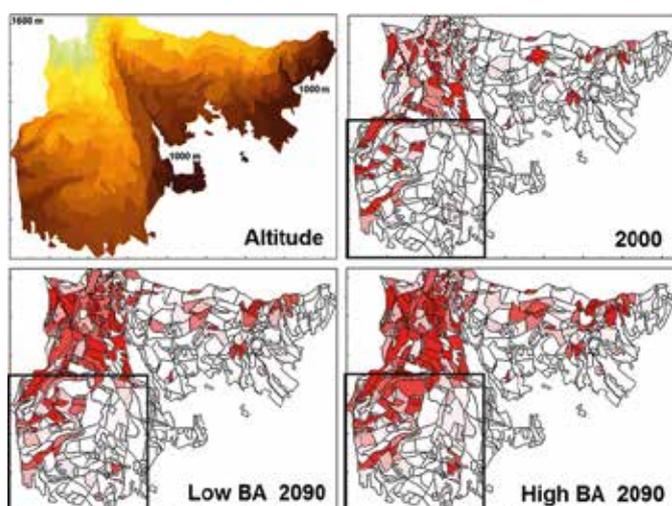


Figure 2.3. Évolution simulée du hêtre, de 2000 à 2090 en climat stationnaire, sur la partie est du versant sud du Ventoux

La présence du hêtre est indiquée par le niveau de couleur (blanc = pas de hêtre ; rouge vif = hêtre presque pur ; les pins – noir, sylvestre, ou à crochets – sont masqués). La gestion simulée vise à maintenir la surface terrière du peuplement soit entre 30 et 48 m²/ha (option « High BA »), soit entre 13 et 20 m²/ha avec davantage d'éclaircies (option « Low BA »). Le cadre carré indique la région où l'option « Low BA » freine la dynamique du hêtre (en favorisant celle du pin, en place). La scène entière couvre ~ 8 km × 6 km, avec une altitude entre 1000 m et 1600 m.

Messages pour les gestionnaires

- Le modèle « Ventoux » est un outil de choix pour simuler des pratiques sylvicoles à l'échelle de l'arbre et du peuplement, et pour simuler l'effet de changements environnementaux à des échelles allant de celle du peuplement au massif. Au-delà du Ventoux il pourrait être utilisé pour autres peuplements mélangés, sous réserve de disposer des jeux de données nécessaires à sa calibration (sur les processus de recrutement, croissance et mortalité, et conditions stationnelles).
- Il permet notamment de simuler conjointement l'effet de changements environnementaux et de pratiques de gestion, afin d'imaginer des stratégies sylvicoles susceptibles de ralentir le déclin d'une espèce sur le territoire considéré, ou visant à favoriser l'expansion de certaines autres, selon les conditions stationnelles, notamment d'altitude et d'exposition, de climat.
- Un défi majeur réside dans l'initialisation de ces simulations, qui requièrent des données d'inventaire assez précises (peuplement, arbres, conditions de station) ; des simulations réalistes à l'échelle du massif nécessitent d'acquérir un grand nombre de données de terrain, en s'appuyant sur des descriptions de structures forestières à large d'échelle, et sur des techniques parcimonieuses d'inventaire de la régénération et de la compétition.

*Définitions

Modèles de trouées : Dans leur forme la plus classique, les modèles de trouées (gap models) décrivent l'évolution de forêts mélangées sur la base de processus démographiques et d'un fonctionnement écophysiological simplifié : croissance, mortalité, renouvellement par trouées des peuplements. Capacités de régénération et longévité des espèces déterminent en grande partie les évolutions de composition spécifique (« successions »), souvent sans prendre en compte l'influence des modes de gestion.

Capsis est un logiciel dédié à la simulation de l'évolution de peuplements forestiers en lien avec leur gestion (INRA, <http://www.inra.fr/capsis>). Cette plateforme logicielle, en développement continu, offre un environnement de simulation commun pour des modèles de croissance et de dynamique forestière variés, mis au point dans divers organismes de recherche.

Pour en savoir plus...

Amm A., 2011. Potentialité de migration des essences forestières et changements climatiques. Thèse de doctorat en sciences, Université Aix-Marseille 3.

Dreyfus, P. 2012. Joint simulation of stand dynamics and landscape evolution using a tree-level model for mixed uneven-aged forests. *Annals of Forest Science*, 69(2), 283–303. doi:10.1007/s13595-011-0163-2

3. LES EFFETS DES SÉCHERESSES ET DE LA SYLVICULTURE SUR LA CROISSANCE DES SAPINS, HÊTRES ET CÈDRES AU MONT VENTOUX

Hendrik Davi, François Courbet, Christian Pichot, William Brunetto, Florence Jean, Arnaud Jouineau, Nicolas Mariotte

INRAE, UR629 Ecologie des Forêts Méditerranéennes (URFM)

Dans les forêts de montagne, la croissance est limitée à haute altitude par les faibles températures, mais, en région méditerranéenne la sécheresse et les fortes températures constituent aussi un facteur limitant, cette fois-ci à basse altitude. Par ailleurs, peu d'études ont explicitement étudié les effets à court terme (annuel) et à long terme (décennal) de l'interaction entre la sylviculture et les conditions climatiques sur la croissance des arbres. Nos études sur le Ventoux ont permis d'aborder ces questions, car ce massif sous influence du climat méditerranéen présente des gradients climatiques importants avec l'altitude.

Effet du stress hydrique et de l'altitude sur la croissance de sapins et des hêtres

Au Ventoux, sur un gradient altitudinal continu et de même exposition où 73 sapins et 77 hêtres ont été carottés, les cernes de croissance ont été analysés afin de déterminer les relations entre croissance et climat depuis 1964. Nous avons montré que l'accroissement radial du sapin est plus sensible au stress hydrique édaphique estival, alors que

l'accroissement radial du hêtre est sensible aux mois d'avril trop doux qui causent un débourrement plus précoce, et le rendent vulnérable aux gelées tardives (voir le Chapitre 5). La croissance moyenne du hêtre diminue avec l'altitude, alors que l'optimum de croissance du sapin se situe à une altitude intermédiaire (Fig. 3.1).

Une seconde étude a reposé sur l'analyse de carottes prélevées sur 129 sapins (88 sur le mont Ventoux et 41 en forêt domaniale de l'Issole dans les Alpes-de-Haute-Provence). Les résultats confirment la forte sensibilité de l'accroissement radial du sapin aux sécheresses estivales et mettent en évidence l'effet favorable des fins d'hiver doux et des printemps chauds et bien arrosés (Fig. 3.2). Le récent réchauffement a provoqué un déplacement de ces optimums vers les hautes altitudes depuis 2000 (histogramme gris sur la figure 3.1). Ces résultats suggèrent qu'une dissociation des niches du sapin et du hêtre est possible, car le hêtre ne peut monter trop haut à cause des gelées tardives. Les résultats de cette analyse sont par ailleurs cohérents avec le fait que le dépérissement des sapinières qui sévit dans les Alpes du Sud et les Pyrénées orientales est beaucoup plus fort à basse altitude.

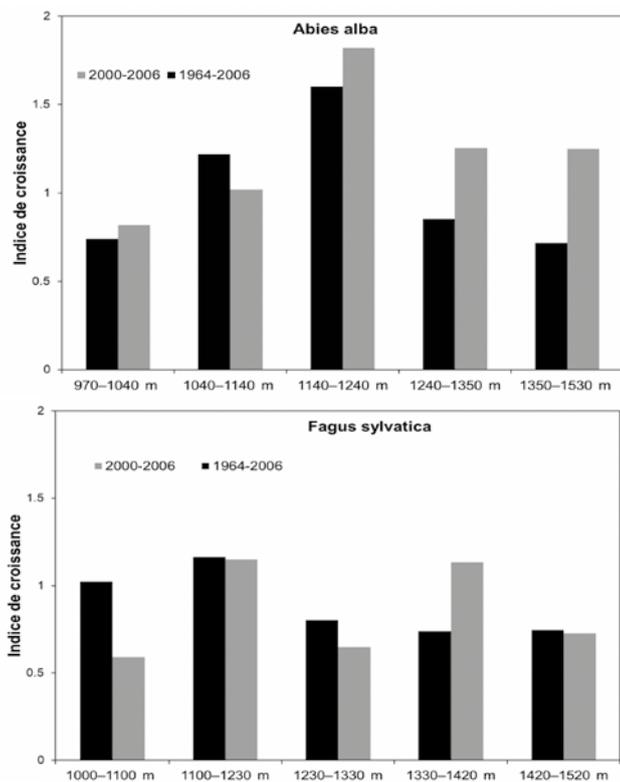


Figure 3.1. Effet de l'altitude sur l'indice de croissance annuelle moyenne pour le sapin (*Abies alba*) et le hêtre (*Fagus sylvatica*) entre 1964 et 2006 (barres noires) et entre 2000 et 2006 (barres grises).

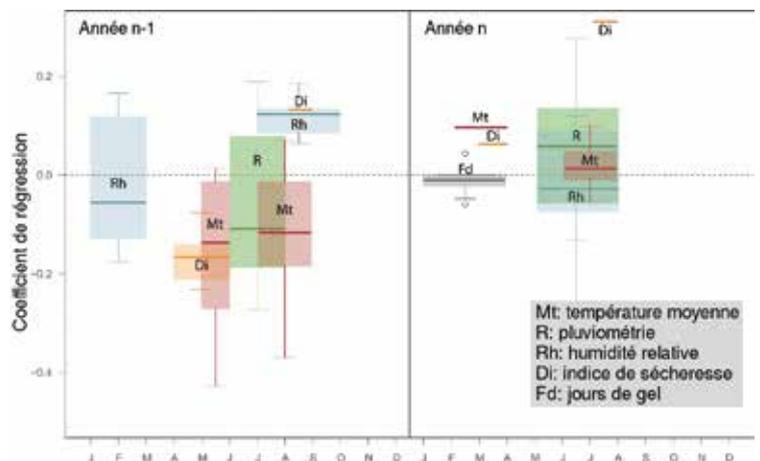


Figure 3.2. Corrélations entre la croissance radiale du sapin (de l'année n) et 14 variables climatiques mesurées sur 2 ans (années n et n-1).

Les variables climatiques sont la température moyenne (Mt), les précipitations (R), l'humidité relative (Rh), l'indice de sécheresse (Di) et le nombre de jours de gelées tardives (Fd), respectivement sur 4, 2, 3, 4 et 1 périodes. Les coefficients de régression figurent sur l'échelle des ordonnées, soit sous forme d'un trait horizontal soit sous celle d'une boîte à moustache lorsque qu'ils varient selon l'altitude. Des coefficients négatifs traduisent un effet défavorable de la variable climatique sur la croissance (par exemple pour le coefficient de sécheresse Di d'avril à juin de l'année n-1). Des coefficients positifs traduisent un effet favorable de la variable climatique sur la croissance (par exemple pour les températures de février-mars de l'année n).

Interaction sylviculture – climat sur la croissance du cèdre

Le cèdre de l'Atlas a été introduit au mont Ventoux sous forme de reboisements RTM au milieu du XIX^e siècle. Ces premiers semenciers se sont abondamment régénérés, donnant des peuplements productifs. Cette réussite a conduit les forestiers à favoriser cette espèce par la suite, y compris sous forme de plantations.

Dans un dispositif expérimental installé dans une jeune plantation de cèdre de l'Atlas comparant différentes intensités d'éclaircies (Fig. 3.3), la croissance en circonférence de tous les arbres a été suivie annuellement pendant plus de 20 ans. Nous avons montré que la croissance des arbres d'avenir (250 par hectare) est d'autant plus importante que l'éclaircie est forte (Fig. 3.4).

En utilisant une approche de modélisation linéaire mixte, nous avons aussi évalué la façon dont la réponse de la croissance au climat annuel était modulée par le régime d'éclaircies (Guillemot *et al.* 2015). Un modèle statistique a été ajusté sur les données individuelles de croissance annuelle en surface terrière pour estimer simultanément différents effets. Pour estimer la composante aléatoire de la croissance liée au climat (= l'effet année), différents effets fixes ont été introduits dans le modèle, et notamment: la densité du peuplement (mesurée par la surface terrière), le rang social de l'arbre, le nombre d'années écoulées depuis l'éclaircie. On constate que l'effet année dépend de la densité, ce qui se traduit dans le modèle par une interaction entre année et surface terrière. Nous avons montré ainsi que l'éclaircie intensive (ramenant la surface terrière à moins de 20 m²/ha) a permis de réduire l'impact négatif des années de sécheresse sur la croissance (Fig. 3.5). Dans un autre dispositif à Valliguières dans le Languedoc, nous avons montré que cet effet positif d'une sylviculture plus intensive était pérenne près de 25 ans après une éclaircie forte et conduisait à une baisse significative du stress hydrique et du niveau d'embolie des vaisseaux du xylème des arbres de la parcelle éclaircie. Ces résultats confirment les effets bénéfiques de coupes, qui peuvent limiter la baisse de croissance lors des sécheresses ou favoriser la résilience des peuplements post-sécheresse (Sohn *et al.* 2016).



Figure 3.3. Vues aériennes et au sol du dispositif expérimental sylvicole de cèdre du Mont Ventoux.

Outre le traitement témoin non éclairci, trois niveaux d'éclaircie (faible, moyenne, forte) ont été testés.

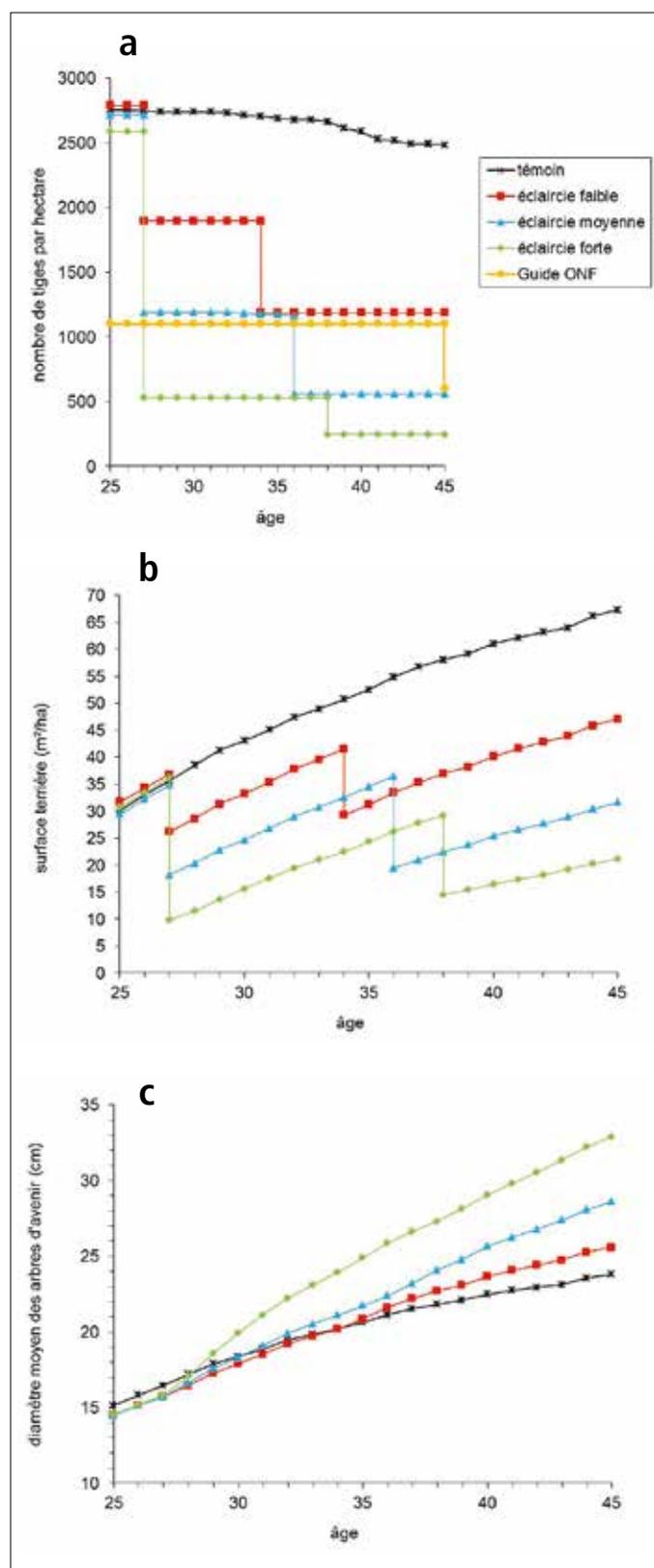
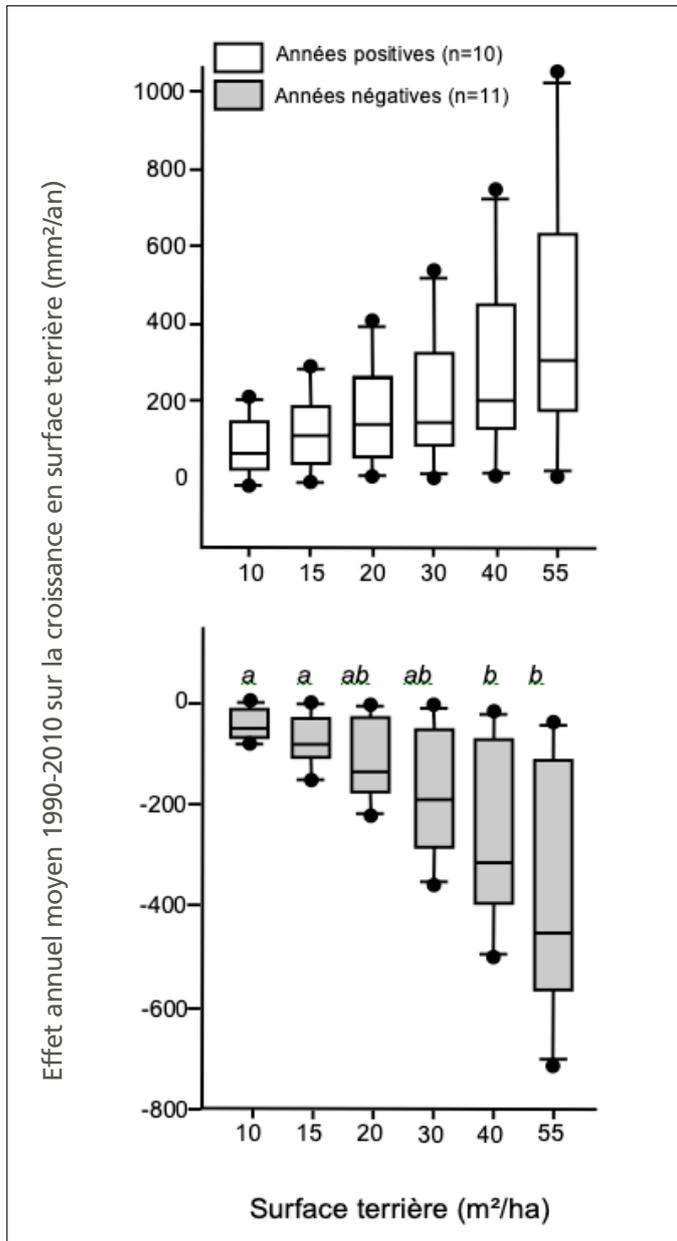


Figure 3.4. Dispositif expérimental sylvicole de cèdre du mont Ventoux ; évolution du nombre de tiges (a), de la surface terrière (b) et du diamètre moyen des 250 arbres d'avenir à l'hectare (c), en fonction du traitement.

Sur le graphique (a), la sylviculture du guide ONF (Ladier *et al.* 2012) a été représentée (classe de fertilité 2 : hauteur dominante = 15,9 m à 45 ans, contre 16,1 m à 44 ans pour le dispositif).



Messages pour les gestionnaires

- Ces résultats démontrent l'intérêt d'abaisser les densités pour atténuer les effets de la sécheresse. Néanmoins, cette réduction de densité devra aussi tenir compte d'autres objectifs éventuels comme la production de bois de cèdre de qualité, en limitant l'obtention de trop grosses branches par l'élagage artificiel et en favorisant le développement d'une forte proportion de duramen (Courbet *et al.* 2012).
- Dans certains cas, l'adaptation de la sylviculture sera insuffisante pour faire face au changement climatique. Dans l'étage montagnard inférieur il est nécessaire de favoriser le hêtre par rapport au sapin. Néanmoins, il existe des facteurs de compensation édaphique, notamment dans les combes qui peuvent demeurer favorables au sapin.

Figure 3.5. Effet moyen de l'année (calculé sur la période 1990-2010) sur la croissance individuelle des cèdres en surface terrière (en mm²/an) pour différentes valeurs de surface terrière totale sur pied (en m²/ha).

Cet effet a été calculé sur la moyenne des années favorables ("années positives") d'une part et des années défavorables ("années négatives") d'autre part. Une année est jugée favorable (positive) si son effet à forte densité ($G = 55 \text{ m}^2/\text{ha}$ = moyenne de la placette témoin non éclaircie) est supérieur à la moyenne, défavorable (négative) sinon. Des lettres différentes indiquent une différence significative au taux de 5% (test de Wilcoxon-Mann-Whitney). Il n'y a pas de différences significatives entre les différentes densités pour les années favorables. En revanche, lors des années défavorables (négatives), l'effet des faibles densités ($\leq 20 \text{ m}^2/\text{ha}$) est significativement favorable.

Pour en savoir plus...

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

Courbet F., Lagacherie M., Marty P., Ladier J., Ripert C., Riou-Nivert P., Huard F., Amandier L., Paillassa É. 2012. Le cèdre en France face au changement climatique : bilan et recommandations. *Plaquette* 32 p.

Guillemot J., Klein E.K., Davi H., Courbet F., 2015. The effects of thinning intensity and tree size on the growth response to annual climate in *Cedrus atlantica*: a linear mixed modeling approach. *Annals of Forest Science* 72, 651–663. <https://doi.org/10.1007/s13595-015-0464-y>

Ladier J., Rey F., Dreyfus P., 2012. Guide des sylvicultures de montagne. Alpes du Sud françaises. Office National des Forêts. 301 p.

Latreille A., Davi H., Huard F., Pichot C., 2017. Variability of the climate-radial growth relationship among *Abies alba* trees and populations along altitudinal gradients. *Forest Ecology and Management* 396, 150–159. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.04.012>

Sohn J.A., Saha S., Bauhus J., 2016. Potential of forest thinning to mitigate drought stress: A meta-analysis. *Forest Ecology and Management, Special section: Drought and US Forests: Impacts and Potential Management Responses* 380, 261–273. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.07.046>

4. LA MORTALITÉ DES SAPINIÈRES DU MONT VENTOUX

Hendrik Davi⁽¹⁾, Maxime Cailleret⁽¹⁾, Marie Nourtier⁽²⁾, William Brunetto⁽¹⁾, Florence Jean⁽¹⁾, Arnaud Jouineau⁽¹⁾, Nicolas Mariotte⁽¹⁾

(1) INRAE, UR0629 Ecologie des Forêts Méditerranéennes (URFM)

(2) INRAE - UAPV (Université d'Avignon et des Pays du Vaucluse), UMR 1114 EMMAH

Beaucoup d'études indiquent une augmentation ces dernières décennies du déficit foliaire, du taux de mortalité, des risques de pullulation d'insectes ravageurs et d'incendie dans les forêts européennes. En zone méditerranéenne, pour des espèces comme le chêne vert et le pin d'Alep, le déficit foliaire s'est accentué à basse altitude, alors que le taux de mortalité a augmenté aux altitudes intermédiaires. Si les facteurs déclenchant une mortalité massive sont variés, les sécheresses apparaissent comme une des causes majeures. Deux mécanismes physiologiques principaux expliquant la mortalité en réponse à la sécheresse ont été proposés, à savoir la privation de carbone et la cavitation hydraulique (voir encadré : Les causes de la mortalité - où en est la recherche ?). Nos recherches ont contribué à démêler les causes de la mortalité à partir de l'étude des dépérissements du sapin pectiné au Ventoux.

Le dépérissement des sapinières est plus marqué au Ventoux que sur d'autres sites

Des dépérissements massifs de sapins ont eu lieu dans le sud des Alpes françaises (Cailleret *et al.*, 2013). Ces dépérissements sont dus à la succession de sécheresses, qui ont eu lieu entre 2003 et 2006 et se poursuivent encore aujourd'hui. Nous avons étudié le phénomène sur différentes parcelles localisées sur 3 sites : le mont Ventoux, et les versants en ubac des vallées de la Vésubie et de l'Issole. Les taux de mortalité et le déficit foliaire varient selon les sites, mais les parcelles sélectionnées sur le Ventoux sont celles qui sont les plus touchées. Ces différences sont cohérentes avec les différences de fertilité entre sites révélées par l'analyse des courbes hauteur – âge, mais elles ne semblent pas s'expliquer facilement par la climatologie. Il est donc probable qu'elles proviennent du sol. Enfin au sein de chaque site, le dépérissement est plus prononcé en basse altitude et sur les situations de crête.

Comparer la croissance passée des arbres morts et vivants pour comprendre les causes de la mortalité

La croissance passée a été estimée à partir de l'analyse de cernes sur des carottes prélevées sur des arbres vivants et morts. La confrontation du climat passé et de la croissance des arbres a permis de montrer que la croissance du sapin est surtout déterminée par les sécheresses estivales de l'année en cours. La croissance passée a été comparée entre individus vivants et morts au cours de la thèse de Maxime Cailleret. Les arbres les plus impactés par les sécheresses anciennes en 1976 et 1989, ont été plus vulnérables aux sécheresses récentes qui sont

clairement le facteur déclenchant du dépérissement. Au Ventoux, en comparant les niveaux de croissance passée des arbres vivants et morts, nous avons montré qu'à une même altitude les arbres morts avaient eu une croissance juvénile significativement supérieure à celle des arbres vivants (Fig. 4.1). Au moins deux raisons peuvent expliquer ce résultat *a priori* paradoxal. Les arbres à forte croissance juvénile se situaient sur des sols qui en surface étaient plus favorables et ils n'ont pas développé de systèmes racinaires pour accéder aux ressources en eau de l'épikarst (voir ci-dessous). L'autre hypothèse est que les arbres à forte croissance juvénile ont aussi développé un aubier et un houppier plus importants et donc présentent plus de respiration, ce qui déséquilibre le ratio entre photosynthèse et respiration lors des années sèches. Mais ce résultat ne se retrouve pas systématiquement sur d'autres espèces et d'autres sites. Plus généralement, nous avons montré que la baisse de croissance était un bon prédicteur du risque de mortalité.

Les effets directs de la sécheresse sur la transpiration ont pu être quantifiés par les mesures de flux de sève au cours de la thèse de Marie Nourtier. Des arrière-effets du stress hydrique ont pu être révélés, avec une baisse de la conductivité un an après la sécheresse. Ces arrière-effets peuvent être dus à une perte de conductivité dans les vaisseaux du xylème mis en place les années précédentes à cause de la cavitation dans certaines branches. Une autre hypothèse est qu'il existerait une désactivation du prélèvement racinaire en profondeur due à une surmortalité racinaire.

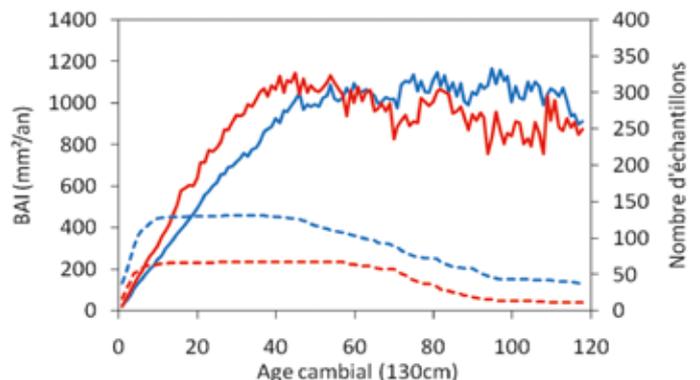


Figure 4.1. Évolution de l'accroissement de la surface terrière des arbres (BAI) avec l'âge cambial des arbres pour deux cohortes d'arbres, les morts (en rouge) et les vivants (en bleu).

En pointillé le nombre d'échantillons correspondant à chaque âge cambial.

Les causes de la mortalité : où en est la recherche ?

(Hendrik Davi)

L'objectif de cet encadré est de résumer l'état actuel des connaissances sur les processus conduisant à la mortalité des arbres. Lors d'une sécheresse, la diminution de la teneur en eau du sol augmente la tension dans le continuum d'eau entre le sol et la feuille, et peut conduire à une embolie du xylème (Tyree et Ewers, 1991) : c'est le phénomène de cavitation. La formation de trop nombreuses bulles d'air dans le tissu conducteur du bois (le xylème) peut entraîner une perte de la fonction de conduction de la sève (exactement comme si on désamorçait une pompe). Les arbres peuvent éviter la cavitation en fermant rapidement leurs stomates au cours de la sécheresse, mais cette réponse se fait au détriment de l'absorption du carbone. Pour cette raison, au cours d'une longue sécheresse, ces arbres sont confrontés à une sorte de dilemme cornélien, celui de mourir soit par embolie (mort de soif) soit par manque de carbone (mort de faim).

La marge de sécurité hydraulique, qui mesure la différence entre le potentiel hydrique minimum et le potentiel hydrique induisant de l'embolie est faible pour de nombreuses espèces et ce à travers les biomes (Choat *et al.*, 2012). Par conséquent, le risque de cavitation peut être important pour de nombreuses espèces même si les arbres peuvent récupérer des capacités de conductivité grâce à la production de nouveaux vaisseaux de xylème (Brodribb *et al.*, 2010), et à travers le renouvellement des branches.

D'autre part, l'hypothèse de la privation de carbone du fait de la fermeture stomatique est avant tout une considération théorique venant de la connaissance acquise sur le fonctionnement de l'arbre. Mais au début d'un épisode de sécheresse, les plantes arrêtent leur croissance avant la fermeture des stomates, ce qui conduit paradoxalement à une augmentation de la concentration en glucides non structuraux, c'est à dire à un stockage de réserves (Sevanto *et al.*, 2014). Si la sécheresse se prolonge, la différence entre la production primaire brute (l'absorption du carbone) et la respiration diminue, ce qui devrait conduire à une baisse des réserves (Sala *et al.*, 2010). Mais le rythme de cette diminution dépend de l'économie globale du carbone, et le seuil de réserves auquel la mort survient reste difficile à déterminer (McDowell *et al.*, 2013).

De plus, sur le long terme, les arbres peuvent s'acclimater et modifier l'allocation du carbone face à des sécheresses récurrentes : diminution de la surface foliaire, augmentation de la croissance des racines, acclimatation de la respiration (Martin-St Paul *et al.*, 2013). En outre, la présence de parasites peut induire la mort de l'arbre avant qu'il n'atteigne le seuil en dessous duquel aucune réserve ne peut plus être mobilisée (Herms et Mattson, 1992).

Pour anticiper la mortalité : mieux mesurer le stress hydrique

Les hydrosystèmes karstiques sont des milieux hétérogènes et complexes et il existe potentiellement des ressources en eau importantes au niveau de l'interface entre le sol et le sous-sol au niveau de la partie fracturée que l'on appelle l'épikarst. Au cours de la thèse de Marie Nourtier, le sous-sol du mont Ventoux a été caractérisé en utilisant la tomographie électrique (Fig. 4.2), une méthode d'imagerie qui permet de définir un milieu en termes de résistivité électrique. De façon inattendue, nous avons dénombré plus d'arbres morts sur les sols moins résistifs, c'est à dire avec moins d'éléments grossiers. Nous avons aussi montré par le biais d'analyses isotopiques que les arbres étaient capables de puiser plus de 50% de leur eau en saison sèche en profondeur, largement en dessous de la valeur de 60 cm mesurés sur les fosses pédologiques.

Des stress multiples

Si les dépérissements sont déclenchés par des sécheresses répétées, les peuplements ont des capacités de résilience qui leur permettent dans certains cas d'éviter la mort et de profiter du retour de conditions favorables. Un facteur déterminant ces possibilités de résilience est la présence ou non de facteurs aggravants de type biotique. Parmi ces facteurs biotiques, les scolytes font partie des parasites les plus importants, et c'est sur ces espèces que s'est focalisée la thèse de Marion Durand-Gillmann. Nous avons montré que les scolytes s'attaquent à des arbres présentant une croissance passée déclinante et leur présence est un des facteurs aggravant le dépérissement au Ventoux.

Modéliser et prédire la mortalité

L'ensemble des données acquises sur le fonctionnement du sapin pectiné a permis de paramétrer et de valider le modèle biophysique et écophysique CASTANEA* sur cette espèce. Il a ensuite été utilisé pour tester différentes hypothèses concernant les mécanismes impliqués dans la mortalité. Nos simulations suggèrent que, lors de sécheresses successives, l'apport net en carbone est réduit pendant plusieurs années. Cette baisse du niveau des réserves est d'autant plus forte que le sol est peu profond, ce qui est cohérent avec les patrons de dépérissement observés entre sites, mais en contradiction avec les mesures en intrasite au Ventoux. Mais lorsque le sol présente une forte réserve en eau, le diamètre et les biomasses foliaire et racinaire s'accroissent rapidement pendant la phase juvénile. Ceci peut être défavorable, car la respiration nécessaire à la maintenance des organes en place devient plus élevée. L'interaction entre croissance juvénile et eau du sol peut donc en partie expliquer les résultats obtenus précédemment. Une autre raison est l'existence de ressources hydriques dans le sous-sol (voir plus haut) dont la variabilité n'est pas encore prise en compte dans la modélisation.

Le modèle a aussi été utilisé en prospectif pour projeter la croissance et le risque de mortalité future à différentes altitudes et selon une gamme de réserves utiles. Le modèle projette d'ici 2100 (scénario A1B du GIEC) (i) une mortalité encore plus massive à basse altitude, le sapin survivant seulement lorsque les conditions pédologiques sont très favorables ; (ii) 80% de mortalité à 1350 m où il y a peu de mortalité actuellement.

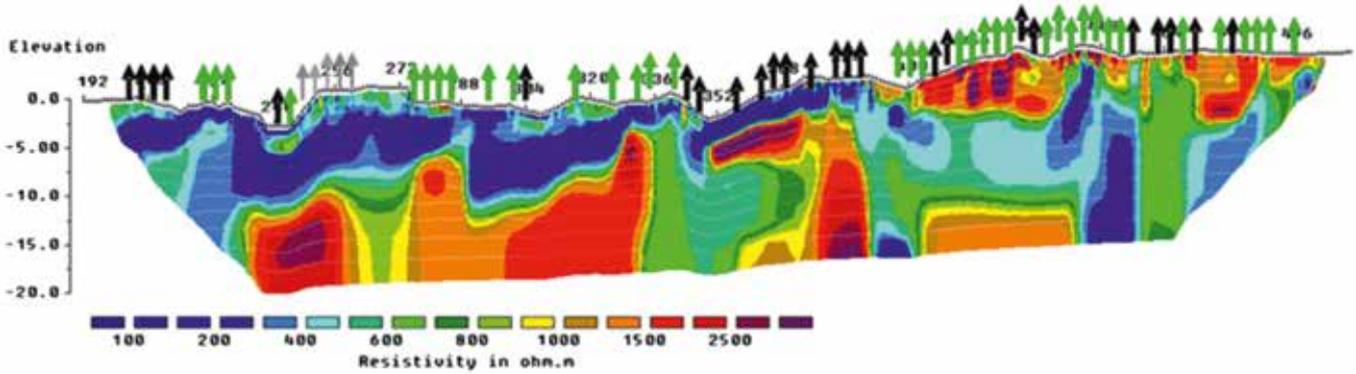


Figure 4.2. Un transect de 300 m de long présentant la résistivité électrique (en $\Omega.m^{-1}$) en 2D à différentes profondeurs (0 - 20 m)

La résistivité augmente avec la charge en éléments grossiers. L'état de santé des arbres situés sur le transect est indiqué par des flèches noires, grises et vertes correspondant respectivement aux arbres morts, en déclin et en bonne santé.



© Hendrik Davi, INRA

Sur les pentes du Mont Ventoux on peut observer les différents stades de dépérissement des arbres provoqué par le changement climatique.

Messages pour les gestionnaires

- Pour limiter les prélèvements en eau, la diminution des densités semble une mesure adaptative efficace, comme nous l'avons mentionné au chapitre 3, mais est-elle compatible avec les objectifs de production et les sapinières supportent-elles une conduite à faible densité ?
- Le retrait des arbres morts sur pied permettrait d'éviter des réservoirs de bois pour les scolytes, mais à condition que cette intervention ait lieu dans l'année d'observation de la mortalité. En effet, au-delà, l'arbre n'est globalement plus attractif ni exploitable par les scolytes qui s'attaquent aux arbres dépérissants. L'arbre mort sera colonisé par d'autres espèces consommatrices de bois mort, et qui *a priori* ne représentent aucun risque aggravant pour les arbres encore vivants même mal en point. Par ailleurs, en cas de dépérissements progressifs et ponctuels, les coûts d'extraction des arbres morts sur pied peuvent rapidement devenir rédhibitoires. Pour tenir compte à la fois des enjeux sanitaires et de l'intérêt des bois morts en termes de conservation et biodiversité, on pourrait envisager d'extraire en priorité et rapidement les arbres morts dans les zones de dépérissement massif. Dans tous les cas, nos travaux suggèrent qu'il est urgent de s'interroger sur les capacités actuelles de détecter les dépérissements induisant la présence de scolytes et sur les capacités d'intervention.

***Définition**

CASTANEA est un modèle hébergé sur la plateforme de simulation CAPSIS qui permet de simuler les flux de carbone et d'eau à l'échelle du peuplement, et de calculer la croissance et les probabilités de survie.

Pour en savoir plus...

Cailleret M., 2011. Causes fonctionnelles du dépérissement et de la mortalité du sapin pectiné en Provence. Thèse de doctorat de l'Université Aix Marseille 3

Cailleret M., Nourtier M., Amm A., Durand-Gillmann M., Davi H., 2013. Drought-induced decline and mortality of silver fir differ among three sites in Southern France. *Annals of Forest Science* 71, 643–657

Cailleret M., Bigler C., Bugmann H., Camarero J.J., Cufar K., Davi H., Mészáros I., Minunno F., Peltoniemi M., Robert E.M.R., Suarez M.L., Tognetti R., Martínez-Vilalta J., 2016. Towards a common methodology for developing logistic tree mortality models based on ring-width data. *Ecological Applications* 26, 1827–1841. <https://doi.org/10.1890/15-1402.1>

Cailleret M., Jansen S., Robert E.M.R., Desoto L., ..., Martínez-Vilalta J., 2017. A synthesis of radial growth patterns preceding tree mortality. *Global Change Biology* 23, 1675–1690. <https://doi.org/10.1111/gcb.13535>

Davi H., Cailleret, M., 2017. Assessing drought-driven mortality trees with physiological process-based models. *Agricultural and Forest Meteorology* 232, 279–290

Durand-Gillmann M., 2014. Interactions plantes-insectes dans deux écosystèmes forestiers méditerranéens contrastés : le cas des scolytes (Coleoptera Curculionidae Scolytinae) en région méditerranéenne. Thèse de doctorat de l'Université Aix-Marseille 3

Durand-Gillmann M., Cailleret M., Boivin T., Nageleisen L.-M., Davi H., 2012. Individual vulnerability factors of Silver fir (*Abies alba* Mill.) to parasitism by two contrasting biotic agents: mistletoe (*Viscum album* L. ssp. *abietis*) and bark beetles (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) during a decline process. *Annals of Forest Science* 1–15. <https://doi.org/10.1007/s13595-012-0251-y>

Nourtier M., Chanzy A., Cailleret M., Yingge X., Huc R., Davi H., 2014. Transpiration of silver Fir (*Abies alba* mill.) during and after drought in relation to soil properties in a Mediterranean mountain area. *Annals of Forest Science* 71, 683–695. <https://doi.org/10.1007/s13595-012-0229-9>

Références de l'encadré :

Brodrribb T.J., Bowman D.J.M.S., Nichols S., Delzon S., Burrett R., 2010. Xylem function and growth rate interact to determine recovery rates after exposure to extreme water deficit. *New Phytologist* 188, 533–542. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03393.x>

Choat B., Jansen S., Brodrribb T.J., Cochard H., Delzon S., Bhaskar R., Bucci S.J., Feild T.S., Gleason S.M., Hacke U.G., Jacobsen A.L., Lens F., Maherali H., Martínez-Vilalta J., Mayr S., Mencuccini M., Mitchell P.J., Nardini A., Pittermann J., Pratt R.B., Sperry J.S., Westoby M., Wright I.J., Zanne A.E., 2012. Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature* 491, 752–755 <https://doi.org/10.1038/nature11688>

Hermes D.A., Mattson W.J., 1992. The Dilemma of Plants: To Grow or Defend. *The Quarterly Review of Biology* 67, 283–335

Martin-StPaul N.K., Limousin J.-M., Vogt-Schilb H., Rodríguez-Calcerrada J., Rambal S., Longepierre D., Misson L., 2013. The temporal response to drought in a Mediterranean evergreen tree: comparing a regional precipitation gradient and a throughfall exclusion experiment. *Glob Change Biol* 19, 2413–2426. <https://doi.org/10.1111/gcb.12215>

McDowell N.G., Fisher R.A., Xu C., Domec J.C., Hölttä T., Mackay D.S., Sperry J.S., Boutz A., Dickman L., Gehres N., Limousin J.M., Macalady A., Martínez-Vilalta J., Mencuccini M., Plaut J.A., Ogée J., Pangle R.E., Rasse D.P., Ryan M.G., Sevanto S., Waring R.H., Williams A.P., Yezzer E.A., Pockman W.T., 2013. Evaluating theories of drought-induced vegetation mortality using a multimodel-experiment framework. *New Phytol* 200, 304–321. <https://doi.org/10.1111/nph.12465>

Sala A., Piper F., Hoch, G., 2010. Physiological mechanisms of drought-induced tree mortality are far from being resolved. *New Phytologist* 186, 274–281. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.03167.x>

Sevanto S., McDowell N.G., Dickman L.T., Pangle R., Pockman W.T., 2014. How do trees die? A test of the hydraulic failure and carbon starvation hypotheses. *Plant Cell Environ* 37, 153–161. <https://doi.org/10.1111/pce.12141>

Tyree M.T., Ewers F.W., 1991. The hydraulic architecture of trees and other woody plants. *New Phytologist* 119, 345–360. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1991.tb00035.x>

5. COMPRENDRE L'EFFET DU CLIMAT SUR LE FONCTIONNEMENT DES ARBRES - L'ÉTUDE DE LA PHÉNOLOGIE VÉGÉTATIVE ET REPRODUCTIVE AU MONT VENTOUX

Hendrik Davi⁽¹⁾, Frédéric Jean⁽¹⁾, Marianne Corréard⁽²⁾, Olivier Gilg⁽²⁾, Mehdi Pringarbe⁽²⁾, Jean Thevenet⁽²⁾, Norbert Turion⁽²⁾, Olivier Marloie⁽¹⁾

(1) INRAE, UR0629 Ecologie des Forêts Méditerranéennes (URFM)

(2) INRAE, UE0348 Entomologie et Forêt Méditerranéenne (UEFM)

Linné (1751) définissait la phénologie comme l'apparition des activités ou événements cycliques chez les plantes ou les animaux tout au long de l'année. Plus concrètement, son étude consiste à dater les principaux événements phénologiques et les mettre en relation avec les variations saisonnières climatiques. Ces événements phénologiques sont un indicateur robuste du changement climatique. Chez les animaux, on peut par exemple observer l'arrivée des oiseaux migrateurs ou les dates d'émergence de certains insectes. Pour les végétaux, on s'intéresse particulièrement au **débourrement***, à la floraison, à la maturation des fruits et à la sénescence des feuilles (Fig. 5.1). Chez les arbres, les changements de températures peuvent modifier les dates d'apparition de ces événements phénologiques d'une année à l'autre chez un même individu, d'un individu à l'autre dans un même peuplement (Fig. 5.2), ou d'un peuplement à un autre pour une même espèce. En outre, les dates de ces événements déterminent les performances (croissance, reproduction) des individus, ce qui fait de la phénologie un processus majeur de l'adaptation des êtres vivants en général et des arbres en particulier à leur environnement.

Un fort impact des changements climatiques est d'ores et déjà observé sur la phénologie des événements de printemps, tels le débourrement et la floraison. L'analyse de données phénologiques sur de nombreuses espèces de plantes entre 1971 et 2000 montre que ces événements ont, en moyenne, avancé de ~2,5 jours par décennie en Europe. La fin de la saison de végétation a aussi, en moyenne, significativement reculé, avec un retard de 1 jour en moyenne par décennie. Un débourrement plus précoce peut augmenter l'exposition de certaines espèces aux gelées tardives printanières, et peser négativement sur la croissance et la fructification. Mais la communauté scientifique s'interroge aujourd'hui sur la poursuite de cette avancée des dates de débourrement printanier. En effet, les hivers doux peuvent perturber la levée de **dormance*** du fait du manque de froid et donc retarder la date de débourrement. L'étude de l'impact de ces perturbations constitue un axe de recherche majeur à l'échelle internationale : existe-t-il des variations intra et interspécifiques de la sensibilité des événements phénologiques au climat ? Cette sensibilité est-elle stable d'une situation géographique à l'autre ?

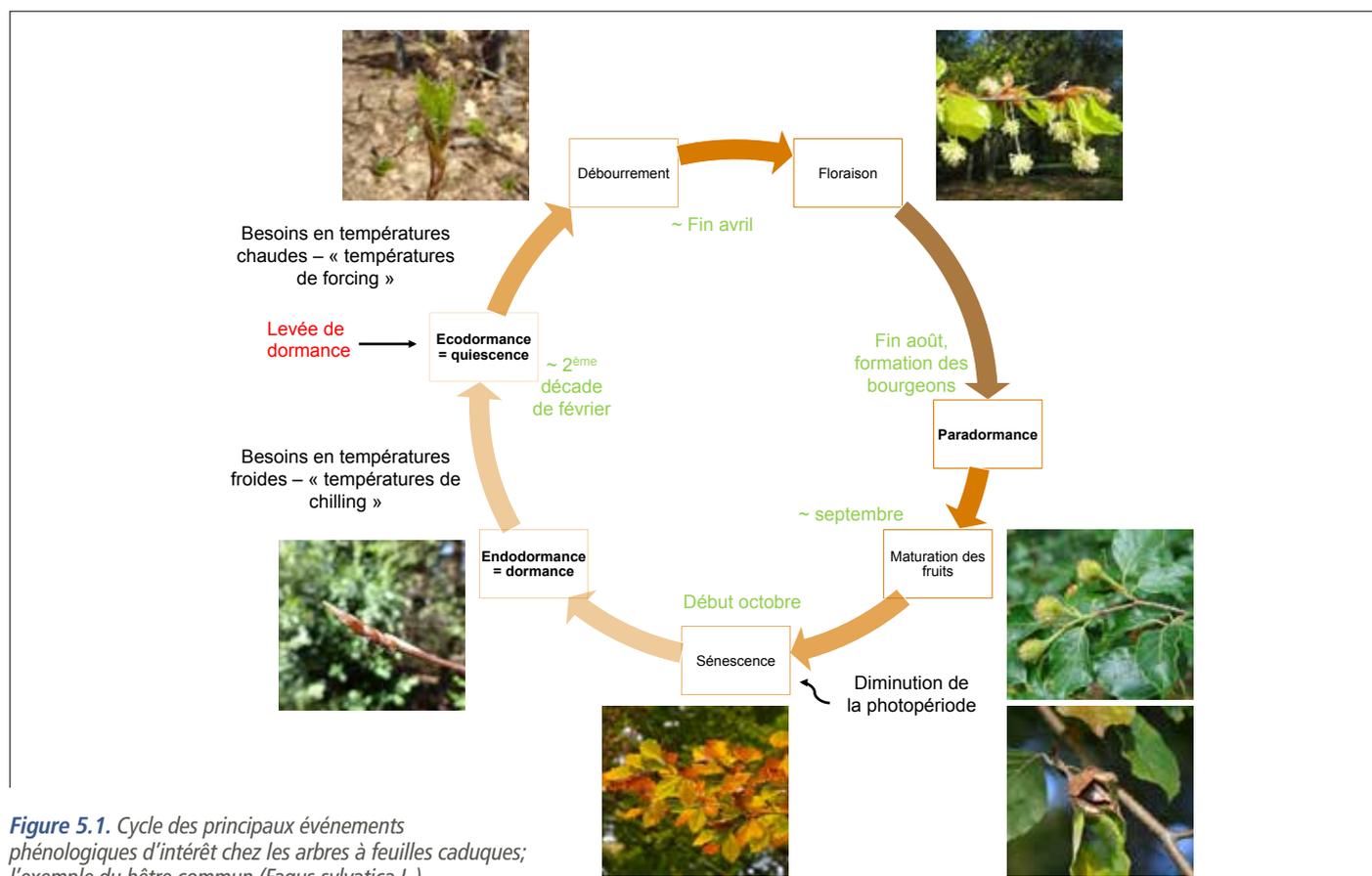


Figure 5.1. Cycle des principaux événements phénologiques d'intérêt chez les arbres à feuilles caduques ; l'exemple du hêtre commun (*Fagus sylvatica* L.).

Les recherches à l'URFM sur le gradient du Mont Ventoux s'inscrivent dans ce cadre général. Plus précisément, elles consistent à observer les événements phénologiques majeurs en les corrélant au climat, à étudier la variabilité de ces événements entre populations le long des gradients d'altitude du Ventoux et entre individus, et à estimer les capacités d'adaptation des populations via l'évolution des caractères phénologiques. Outre les enjeux scientifiques, ces recherches permettent aussi le développement de méthodes innovantes d'observation de la phénologie.

Un dispositif de suivi à long terme de la phénologie

Nous avons d'abord suivi en 2006 et 2007 le débournement de 553 arbres appartenant à sept espèces (quatre feuillus et trois conifères : hêtre commun, chêne pubescent, alisier blanc, érable à feuilles d'obier, sapin pectiné, pin noir, pin sylvestre) sur deux gradients altitudinaux (en versant Nord et Sud du Ventoux). Puis, depuis 2008, nous suivons le débournement du hêtre commun et du sapin pectiné sur le même gradient continu mais aussi plus intensivement à deux altitudes (1110 m et 1380 m). La senescence foliaire (Fig. 5.3) est suivie depuis 2012 et la floraison depuis 2015 sur les mêmes arbres. Enfin, des expérimentations de levée de dormance sur branches coupées et puis greffons ont été menées depuis 2010.

Des variations phénologiques entre espèces

Nous avons analysé la dynamique du débournement en comparant les 7 espèces étudiées. Pour une même année d'observation, les feuillus débourrent plus tôt, le sapin vient ensuite, puis enfin les différents pins. Les dynamiques de débournement sont ralenties lorsque des froids interviennent durant le développement des feuilles et les températures expliquent en grande partie les différences de date de débournement entre altitudes.

Nous avons aussi étudié, plus particulièrement dans le cas du hêtre, le lien entre date de débournement et risque de gelée (Fig. 5.4). Nous avons confirmé l'existence probable d'une adaptation locale des hêtres du Ventoux, directement liée à l'évitement des gelées. En effet, la réponse de la date de débournement de cette espèce à la température semble être optimisée pour éviter les gelées en dessous de -3°C . Néanmoins, le changement climatique en cours pourrait impacter le risque de gelées tardives dont la fréquence pourrait soit diminuer du fait du réchauffement, soit augmenter du fait d'un débournement plus précoce.

Les facteurs climatiques régissant la dormance et le débournement chez le hêtre

Sur des parcelles d'observations situées le long de gradients altitudinaux de trois sites d'études (mont Ventoux ; vallée des Gaves dans les Pyrénées, Clermont-Ferrand), nous avons cherché à éclaircir les rôles respectifs des températures froides hivernales, des températures chaudes printanières, et de la **photopériode*** sur le débournement du hêtre. Nous avons suivi le débournement à la fois sur les arbres en forêt (*in situ*) mais aussi sur des rameaux placés dans des conditions contrôlées de température et photopériode (Fig. 5.5).



Figure 5.2. Variabilité des dates de débournement chez le hêtre au mont Ventoux.



Figure 5.3. Paysage d'automne sur le gradient altitudinal du mont Ventoux, versant nord.



Figure 5.4. Dégâts de gelées printanières sur *Fagus sylvatica* au mont Ventoux.

© Frédéric Jean, INRA

© Frédéric Jean, INRA

© Frédéric Jean, INRA

Nous avons prélevé des rameaux une fois par mois d'octobre à mars et nous les avons placés en chambre climatique à 25°C. L'observation du débournement des rameaux en chambre climatique a permis de déterminer des dates de levées de dormance. Pour ce faire, on s'intéresse alors particulièrement à deux variables : le Délai Moyen de Débournement (DMD), correspondant au délai nécessaire pour débourrer en chambre climatique, et le taux de débournement.

Une dernière étape de modélisation a aussi permis de tester plusieurs modèles de débournement existant dans la littérature. L'objectif à terme est de mieux prédire l'effet du changement climatique sur la date de débournement, en tenant compte des températures de **forçage*** au printemps, de la satisfaction des besoins en froid en hiver pour lever la dormance et de l'effet direct de la photopériode.

Les observations en chambre climatique pour les rameaux prélevés de plus en plus tard et donc exposés au froid de plus en plus longtemps montrent (1) un plateau dans le nombre de jours de chaud requis pour débourrer (DMD), et (2) une hausse significative du taux de débournement avec le nombre de jours de froid. Cela révèle que les besoins en froid sont satisfaits à une date donnée, date dite de levée de dormance (Fig. 5.6). En outre, les observations *in situ* montrent que la relation entre températures printanières et date de débournement présente des anomalies corrélées avec les besoins en froid. Ce résultat confirme que la date de levée de dormance chez le hêtre affecte la date de débournement. Mais les variables (taux de débournement et DMD) permettant d'estimer cette date de levée de dormance expérimentalement divergent entre elles et selon les sites ; ce qui questionne le concept de date de levée de dormance comme événement unique et irréversible. Nous proposons donc de considérer la levée de dormance comme un processus progressif, dont le délai de débournement mesuré en chambre climatique serait un indicateur. Enfin, les expérimentations avec différents niveaux de photopériode (12h et 10h) confirment des résultats obtenus dans d'autres études : en présence de longues photopériodes (12h), les besoins en chaud pour débourrer sont moins importants qu'à 10h de photopériode. En conclusion, on peut donc considérer que les dates de débournement chez le hêtre commun sont à la fois déterminées par des températures froides nécessaires à la levée de dormance (fin de l'hiver), et des températures chaudes nécessaires à la reprise de l'activité du bourgeon au printemps. Néanmoins, dans certaines situations, le caractère photosensible du hêtre pendant cette phase de développement vient moduler ses besoins en températures de forçage, et ce même si les besoins en températures froides nécessaires à la levée de dormance n'ont pas été totalement couverts.



© Frédéric Jean, INRA

Figure 5.5. Suivi du débournement en chambre climatique – Test de forcing.

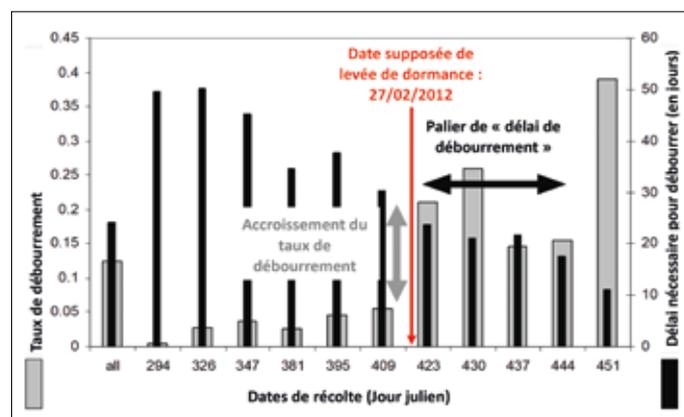


Figure 5.6. Méthode d'identification graphique de la date de levée de dormance.

Le jour Julien est la base d'un système de datation consistant à compter le nombre de jours écoulés depuis une date conventionnelle, fixée ici au 1^{er} janvier 2011. La date supposée de levée de dormance est estimée à partir de l'observation des taux de débournement (en fraction), ainsi que du délai (en jours) nécessaire pour débourrer.

Remerciements

François Madon a synthétisé dans son stage de fin d'études en 2014 nos connaissances sur la levée de dormance. L'ensemble de ces travaux a eu lieu dans le cadre du Groupement De Recherche « phénologie » animé par Isabelle Chuine et plus particulièrement dans le groupe « Levée de Dormance » animé par Marc Bonhomme. La mise en œuvre des expérimentations en chambre climatique a été supervisée par Frédéric Jean (assistant ingénieur de l'URFM).

Messages pour les gestionnaires

- **Quel rôle les gestionnaires peuvent-ils avoir pour l'observation phénologique des forêts ?** Afin d'accroître le nombre de données recueillies et de mieux renseigner et valider les modèles de prédiction permettant d'accompagner les gestionnaires dans leurs choix, les scientifiques s'appuient sur des programmes de sciences participatives tels que l'Observatoire Des Saisons (<https://www.obs-saisons.fr/>) (Fig. 5.7) ou Phénoclim (<http://phenoclim.org/fr/>), au sein desquels citoyens et gestionnaires peuvent apporter leurs contributions. L'implication dans l'observation des principaux événements phénologiques des forestiers de l'Office National des Forêts dans le cadre du réseau RENECOFOR (<http://www1.onf.fr/renecofor/@@index.html>) est un exemple remarquable et très utile pour de nombreux travaux de recherche visant à comprendre la réponse des peuplements forestiers au changement climatique.
- **Les gestionnaires peuvent-ils assurer des observations plus poussées (par exemple, de la météo) ?** Aujourd'hui, le réseau des observateurs de la phénologie se structure autour d'un SOERE (Systèmes d'observation et d'expérimentation au long terme pour la recherche en environnement), nommé TEMPO (<https://www6.inra.fr/soere-tempo>). C'est là une opportunité unique d'étudier comment le changement dans les rythmes saisonniers affecte le fonctionnement des espèces et leurs interactions avec les autres taxons présents dans l'écosystème. L'inscription dans les sommiers des événements de gelées tardives pourrait constituer une base de données intéressante qui permettrait d'accroître le nombre d'observations disponibles et *in fine* mieux comprendre l'impact de ces perturbations. De ce point de vue, la mise en place du sommier numérique pour les forêts publiques (projet en cours) ouvrira de réelles perspectives pour valoriser des données de gestion et éclairer ces sujets.
- **Les gestionnaires peuvent-ils accompagner les démarches d'innovation au service de l'observation ?** Les réponses des peuplements forestiers au changement climatique peuvent être différentes pour une même espèce d'une situation géographique à l'autre. L'innovation constitue un levier intéressant pour apprécier la multiplicité de ces réponses. Le déploiement des nouveaux outils (caméras, capteurs « PAR » de rayonnement photosynthétiquement actif, dendromètre automatique...) et l'analyse des données produites nécessitent souvent une expertise technique que seuls les gestionnaires peuvent apporter.



Figure 5.7. Présentation de l'ouvrage « Les plantes au rythme des Saisons ».

*Définitions

Le **débourrement** qualifie le moment de l'ouverture des bourgeons avec écartement des écailles et apparition des nouvelles feuilles. À l'origine, le terme était utilisé pour caractériser un stade de développement des bourgeons de vigne entourés de bourre.

Le terme de **dormance** désigne l'ensemble des processus qui empêchent le bourgeon de croître au cours de la période automne-hiver. Chaque cellule s'isole des cellules adjacentes en bouchant ses canaux de communication appelés plasmodesmes à l'aide d'un sucre appelé callose. Les parois cellulaires subissent également des transformations et renforcent leur imperméabilité. La rupture des communications intercellulaires plonge les cellules dans un état d'hypoxie (insuffisance d'oxygène), de déshydratation et d'oxydation incompatible avec l'activité métabolique. Pour sortir de cet état de résistance, les bouchons de callose doivent être dégradés et l'action des températures fraîches (0 - 12°C) est nécessaire.

La **photopériode** est la durée du jour.

La somme des températures de **forçage** est un paramètre souvent employé par les modélisateurs du débourrement ; il désigne la somme des températures chaudes induisant la reprise d'activité du bourgeon au printemps après que la dormance ait été levée.

Pour en savoir plus...

Le collectif scientifique de l'Observatoire Des Saisons, 2017. Les plantes au rythme des saisons. Guide d'observation phénologique. Biotope, Mèze, 336 p. (Fig. 5.7)

Madon F., 2014. Les facteurs climatiques régissant les processus phénologiques de dormance et de débourrement chez le hêtre (*Fagus sylvatica* L.). Mémoire, Institut Supérieur d'Agriculture et d'Agroalimentaire Rhône-Alpes, FRA. 74 p. <https://prodinra.inra.fr/record/349552>

Davi H., Gillmann M., Ibanez T., et al., 2011. Diversity of leaf unfolding dynamics among tree species: New insights from a study along an altitudinal gradient. *Agricultural and Forest Meteorology* 151:1504 -1513. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2011.06.008>

Gauzere J., Delzon S., Davi H., Bonhomme M., Garcia de Cortazar-Atauri I., Chuine I., 2017. Integrating interactive effects of chilling and photoperiod in phenological process-based models. A case study with two European tree species: *Fagus sylvatica* and *Quercus petraea*. *Agricultural and Forest Meteorology* 244-245, 9-20. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2017.05.011>

6. HISTOIRE ET CONSÉQUENCES D'UNE INVASION D'INSECTES SPÉCIALISTES DES GRAINES DE CÈDRE DE L'ATLAS AU MONT VENTOUX

**Thomas Boivin, Alain Chalon,
Violette Doublet, Marion
Parizat**

INRAE, UR0629 Ecologie des Forêts
Méditerranéennes (URFM)



© Patrick Delapierre, ONF

Cèdres au Mont Ventoux

L'intensification du commerce international, des échanges et du transport de matériaux forestiers soumet de plus en plus les arbres ornementaux, les plantations et les écosystèmes forestiers naturels au risque d'invasion d'organismes exotiques, en particulier les insectes. Les invasions d'insectes spécialistes des graines (insectes séminiphages) sont largement favorisées par la quasi-absence de régulation phytosanitaire du commerce des graines dans l'Union Européenne et par certaines des caractéristiques biologiques de ces insectes qui leur permettent de voyager et de survivre en dehors de leur aire d'origine. Le cas des invasions de séminiphages dans les forêts méditerranéennes et en particulier dans les cédraies du mont Ventoux en donne un très bon exemple. Les invasions de ce groupe d'insectes peuvent affecter directement les populations d'arbres par l'émergence de nouvelles interactions arbres-insectes liées à une consommation accrue des graines, qui ont des effets indirects complexes associés à la perte de graines disponibles pour les processus de régénération naturelle.

Au cours du XX^e siècle, le mont Ventoux a été le théâtre de deux vagues d'invasions impliquant deux espèces d'insectes séminiphages du genre *Megastigmus* (Hymenoptera : Torymidae) (Fig. 6.1). La première vague concerne *M. pinsapinis*, introduite probablement avant les années 50 (première identification française en 1952) et dont l'aire native

correspond à la distribution du cèdre de l'Atlas en Afrique du Nord. La seconde concerne *M. schimitscheki*, une espèce inféodée au cèdre du Liban et de Chypre dans son aire native du Moyen-Orient et introduite au début des années 90 dans le secteur du mont Ventoux (première détection en 1994 au Collet de Rolland). La pression parasitaire exercée par *M. pinsapinis* sur les cèdres du mont Ventoux avant les années 90 était plutôt modérée (5 à 20% des graines consommées). L'introduction et l'expansion démographique de *M. schimitscheki* a progressivement conduit à des pertes en graines cumulées pouvant atteindre 80 à 90 % (Fig. 6.2), ce qui suggère une intensification de l'impact de ces séminiphages dans les cédraies. En une quinzaine d'années, *M. schimitscheki* a colonisé la quasi-totalité des cédraies de la région PACA et colonise progressivement celles de l'Occitanie, où *M. pinsapinis* est déjà une espèce omniprésente.

Nous avons cherché à retracer les voies d'invasion de *M. schimitscheki* au mont Ventoux depuis le Moyen-Orient, à caractériser les facteurs biologiques et écologiques ayant favorisé le succès de cette invasion, à étudier les conséquences écologiques de l'invasion sur les populations de *M. pinsapinis* déjà présentes, et enfin nous cherchons actuellement à préciser le rôle que pourrait jouer cet accroissement des pertes de fécondité des cèdres sur leur dynamique de régénération naturelle.

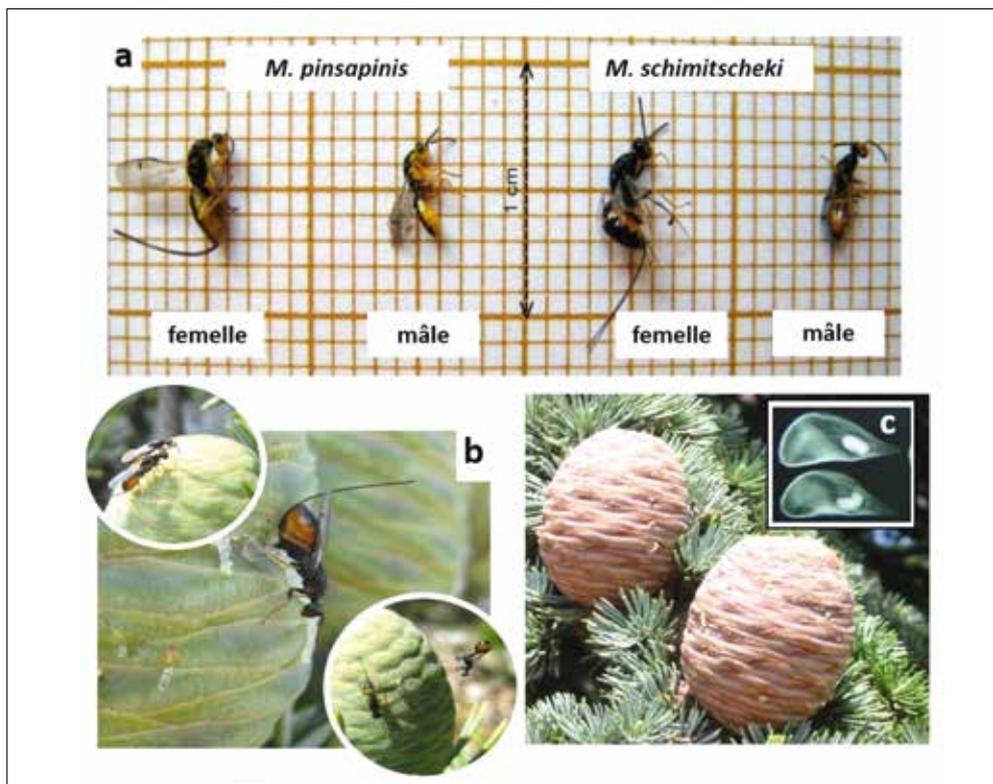


Figure 6.1. Les deux Hyménoptères (Torymidae) *Megastigmus pinsapinis* et *M. schimitscheki*, seuls insectes spécialistes des graines du cèdre de l'Atlas en France.

(a) Les femelles ont un long ovipositeur à l'extrémité de l'abdomen ; (b) cela leur permet de pondre directement dans les ovules de leur hôte à travers les écailles du jeune cône en développement au printemps. (c) Larves visibles par radiographie à rayons X à l'intérieur d'une graine attaquée : la larve qui éclot se nourrit exclusivement du contenu de la graine, qu'elle consomme dans sa totalité en ne laissant que son enveloppe.

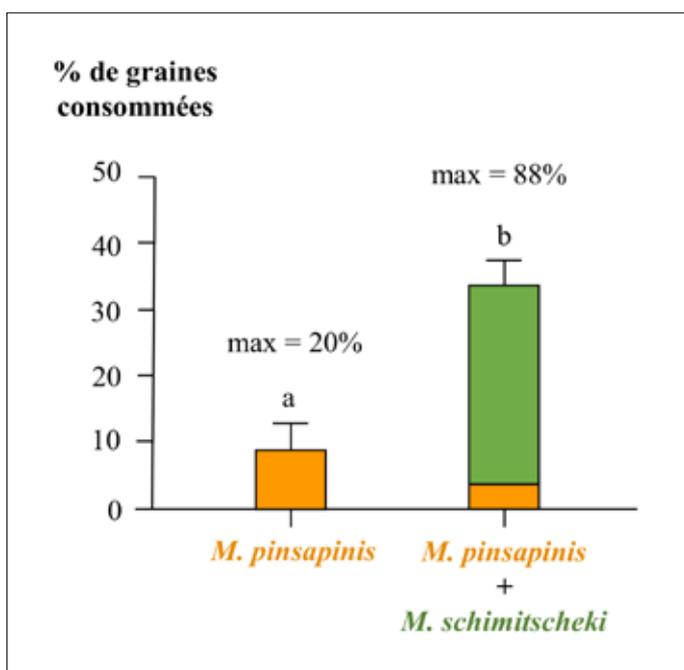


Figure 6.2. Impact quantitatif de la consommation des graines de cèdre de l'Atlas par les Hyménoptères exotiques séminiphages *Megastigmus pinsapinis* et *M. schimitscheki* en région PACA, estimé sur 27 peuplements dont le mont Ventoux.

Le cumul d'espèces consommatrices des graines se traduit par un accroissement conséquent du pourcentage de pertes de graines pour la régénération (graines consommées impropres à la germination), avec des valeurs très élevées localement (60-88%). Les conséquences de ces pertes sur la démographie et la génétique du cèdre restent encore à préciser, notamment par des modèles théoriques en cours de développement à l'INRA.

Les routes d'invasion de *Megastigmus schimitscheki*

En analysant statistiquement des données génétiques de populations de *M. schimitscheki* collectées dans son aire native et au mont Ventoux et sa périphérie, nous avons pu définir les différents liens génétiques entre les populations de l'aire d'origine de *M. schimitscheki* au Moyen-Orient, et identifier Chypre comme la source la plus probable de son introduction en France, alors que les données historiques désignaient préférentiellement la Turquie, seule origine de graines de *Cedrus libani* autorisée à l'époque. Cela suggère une introduction accidentelle via des transports de graines non référencés ou déclarés, et que les insectes issus de ces graines de cèdre de Chypre (*C. brevifolia*) ont pu exploiter le cèdre de l'Atlas en France. La population d'insectes introduite au mont Ventoux a subi un goulot d'étranglement génétique particulièrement sévère lié à l'introduction d'un faible nombre d'individus (moins de 100). La possibilité pour l'insecte d'exploiter des graines de *C. libani* et *C. brevifolia* dans son aire d'origine et de *C. atlantica* en France est certainement liée à la proximité phylogénétique de ces trois espèces d'arbres hôtes.

Les facteurs de succès d'invasion

Depuis son introduction à proximité du mont Ventoux, l'expansion secondaire de *M. schimitscheki* s'est déroulée majoritairement selon un axe Nord-Ouest – Sud-Est, marquant une rapide colonisation de la région Provence - Alpes - Côte d'Azur (PACA). La combinaison de modèles de dispersion de particules et d'analyses de données génétiques montre que des événements répétés de dispersion passive à longue distance depuis le mont Ventoux constituent le scénario le plus probable de colonisation de la quasi-totalité des cédraies fragmentées de la région PACA.

Le Mistral, vent régional dominant de Nord-Ouest, serait le vecteur de cette expansion. L'omniprésence de *M. pinsapinis* sur le mont Ventoux et le fait que les deux espèces partagent la même niche écologique aurait pu constituer un frein à l'établissement de *M. schimitscheki* par des mécanismes de compétition interspécifique pour la ressource graine. Or, c'est l'inverse qui se produit : l'établissement de *M. schimitscheki* au mont Ventoux conduit à la disparition progressive de *M. pinsapinis* dans les cédraies (Fig. 6.3). Ceci atteste le caractère limitant de la ressource en graines pour ces insectes et d'une compétition interspécifique en faveur de l'envahissante et au détriment de l'espèce la plus ancienne sur le site (et globalement en région PACA). Par des expérimentations *in natura* et des approches théoriques de modélisation, nous avons pu montrer que c'est une phénologie plus précoce de *M. schimitscheki* par rapport à *M. pinsapinis* qui lui permet d'accéder aux graines en premier et d'en déposséder sa concurrente jusqu'à conduire à un effondrement de ses populations par manque de ressources disponibles.

Enfin, un autre facteur susceptible d'expliquer le succès de l'établissement en France de *M. schimitscheki* est sa propension à la diapause prolongée, une forme de dormance larvaire pouvant durer 3 à 5 années consécutives. La diapause prolongée est un mécanisme d'émergence différée favorisant l'évitement de conditions défavorables imprévisibles d'une année sur l'autre, comme les fortes variations interannuelles de productions de graines chez le cèdre.

Nous avons étudié l'influence de cette stratégie sur la structure génétique d'une population de *M. schimitscheki* du mont Ventoux (Collet de Roland). La diapause prolongée d'une proportion non négligeable des individus (15 à 30%) peut effectivement constituer un refuge temporel démographique et génétique pour des cohortes soumises à des variations interannuelles extrêmes de disponibilité en ressources. Suite à une introduction, puis au cours d'un processus d'expansion, un tel refuge temporel peut favoriser la survie et l'établissement de nouvelles populations malgré des conditions environnementales locales fluctuantes et contraignantes au niveau des ressources disponibles annuellement.

Interaction entre insectes séminiphages et dynamique du cèdre

Dans une approche théorique d'interaction arbres-insectes basée sur des processus de dispersion d'insectes, nous avons pu montrer que les insectes se concentrent sur les arbres qui se situent au niveau du front d'expansion d'un peuplement et ils y altèrent la démographie de leurs hôtes par une consommation accrue des graines. Cela peut accroître la contribution des arbres situés à l'arrière de ce front au pool génétique global de la population.

Ce phénomène a pour conséquence de freiner l'érosion de la diversité génétique d'une population d'arbres au cours de son expansion spatiale. Cette approche a suggéré que les insectes séminiphages pourraient avoir un effet qui ne serait pas forcément négatif pour la démo-génétique de populations d'hôtes en expansion. Cela pourrait concerner le cèdre de l'Atlas, pour lequel nous avons constaté que les arbres en moindre densité (par exemple sur les fronts d'expansion) sont davantage attaqués par les insectes que ceux qui sont en forte densité (plutôt en cœur de peuplement).

Nous développons actuellement de nouvelles approches pour analyser l'évolution de la diversité génétique de populations d'arbres selon différents scénarios d'expansion et patrons spatiaux de la consommation des graines. Les insectes séminiphages restent en effet ignorés dans les modèles de dynamique forestière, alors qu'ils pourraient avoir des implications démographiques et/ou génétiques importantes dans la dynamique d'expansion des peuplements forestiers, en interférant directement avec la fécondité de leur hôte.

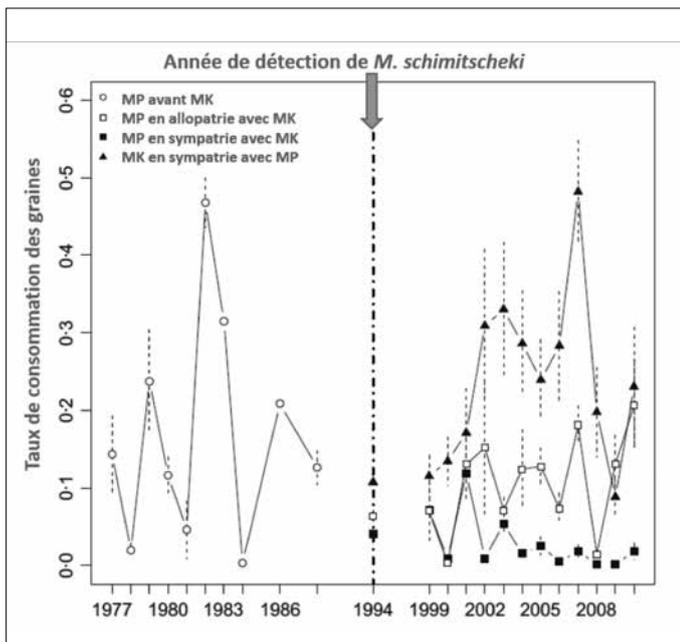


Figure 6.3. Dynamique temporelle des taux moyens d'attaque des graines de cèdre de l'Atlas par *Megastigmus pinsapinis* et *M. schimitscheki* en région PACA, dont le mont Ventoux (taux estimés sur 10 à 27 peuplements selon les années).

M. schimitscheki (MK) a été détectée pour la première fois en 1994 au mont Ventoux, et son expansion locale et régionale dans les zones déjà occupées par *M. pinsapinis* (MP en sympatrie) s'est traduite par une exclusion progressive de celle-ci, suggérant un avantage compétitif de MK dans les cédraies. Avant l'introduction de MK (avant les années 90) et dans les zones exemptes de MK (MP en allopatrie), les taux de MP montrent une dynamique fluctuante, en raison des variations de production de graines par le cèdre, mais globalement stable. Les taux présentés sont des moyennes de peuplements pour une année ; individuellement certains peuplements peuvent présenter presque 90% de taux d'attaque des graines.

Messages pour les gestionnaires

- Les peuplements français de cèdres classés pour la récolte de matériels forestiers de reproduction (MFR) sont tous attaqués par *Megastigmus*. S'il n'est pas encore prouvé que ces attaques représentent un danger pour la régénération des peuplements, la difficulté de détecter les insectes à l'intérieur des MFR collectés augmente très fortement le risque de dissémination de *Megastigmus* en France (dans le Sud-Ouest par exemple) et à l'étranger (en Afrique du Nord) via les échanges de graines non contrôlées. Près de 20% des graines de lots commercialisés contiennent des insectes en grande partie vivants.
- Cela pose la question de savoir comment agir auprès des instances concernées pour faire évoluer la législation en matière de contrôle du commerce des graines, à l'échelle nationale et internationale. Cela pose aussi la question des méthodes qui pourraient être mises en œuvre dans le contexte de la gestion des graines pour détecter les lots attaqués par les insectes.
- Cette problématique implique également directement les pépiniéristes, qui peuvent par méconnaissance contribuer à la dissémination et l'implantation de nouvelles populations d'insectes à l'échelle nationale.
- Comment prévenir de futures invasions d'insectes séminiphages : un pôle d'épidémiologie-surveillance multi partenaires ?



© Nathalie Petrel, ONF

Pour en savoir plus...

Auger-Rozenberg M.-A., Boivin T., 2016. Invasive fruit, cone and seed insects in the Mediterranean Basin. In: T.D. Paine, & F. Lieutier (Eds.), *Insects and diseases in Mediterranean Forest Systems* (pp. 239-259), Springer, The Netherlands

Auger-Rozenberg M. A., Boivin T., Magnoux E., Courtin C., Roques A., Kerdelhué C., 2012. Inferences on population history of a seed chalcid wasp: invasion success despite a severe founder effect from an unexpected source population. *Molecular Ecology*, 21 (24), 6086-6103

Boivin T., Rouault G., Chalou A., Candau J. N., 2008. Differences in life history strategies between an invasive and a competing resident seed predator. *Biological Invasions*, 10(7), 1013-1025

Candau J.-N., Boivin T., Chalou A., 2009. L'impact des insectes parasites des graines sur les capacités de régénération naturelle des peuplements de cèdre de l'Atlas et de sapin pectiné en Languedoc-Roussillon. *Forêt Méditerranéenne XXX-3*, 239-244

Gidoïn C., Roques L., Boivin T., 2015. Linking niche theory to ecological impacts of successful invaders: insights from resource fluctuation-specialist herbivore interactions. *Journal of Animal Ecology*, 84(2), 396-406

Kenis M., Auger-Rozenberg M. A., Roques A., Timms L., Péré C., Cock M. J., Lopez-Vaamonde C., 2009. Ecological effects of invasive alien insects. *Biological Invasions*, 11(1), 21-45

Lander T. A., Klein E. K., Oddou-Muratorio S., Candau J. N., Gidoïn C., Chalou A., Boivin T., 2014. Reconstruction of a windborne insect invasion using a particle dispersal model, historical wind data, and Bayesian analysis of genetic data. *Ecology and evolution*, 4(24), 4609-4625

Parizat M., Chalou A., 2017. Utilisation de la radiographie à rayons X numérique pour la caractérisation des dégâts des insectes sur les graines de conifères. *Cahiers des Techniques de l'INRA, Innovations entomologiques : du laboratoire au champ !*, 196-204

Suez M., Gidoïn C., Lefèvre F., Candau J. N., Chalou A., Boivin T., 2013. Temporal population genetics of time travelling insects: a long term study in a seed-specialized wasp. *PLoS one*, 8(8), e70818

7. IMPORTANCE DU SITE DU MONT VENTOUX POUR LES ÉTUDES DE LUTTE BIOLOGIQUE SUR LA PROCESSIONNAIRE DU PIN

Jean-Claude Martin⁽¹⁾, Mehdi Pringarbe⁽¹⁾,
Marianne Corréard⁽¹⁾, Anne-Sophie Brinquin⁽²⁾,
René Mazet⁽¹⁾, Olivier Gilg⁽¹⁾, Norbert Turion⁽¹⁾
et Frédéric Jean⁽²⁾.

(1) INRAE, UE0348 Entomologie et Forêt Méditerranéenne (UEFM)

(2) INRAE, UR0629 Ecologie des Forêts Méditerranéennes (URFM)

Dès la fin du XIX^e siècle, à la suite de la campagne de reboisement RTM en pin noir d'Autriche, la chenille processionnaire du pin s'est fortement installée sur les versants ouest et est du mont Ventoux. Devenue endémique sur ce site, cet insecte a fait l'objet de nombreuses études de la part des naturalistes comme le célèbre Jean-Henri Fabre. Puis, au cours du XX^e siècle, ce massif est devenu un vrai laboratoire à ciel ouvert pour expérimenter la lutte biologique contre ce ravageur des pinèdes. En 1972, l'INRA décide d'installer un laboratoire provisoire à Malaucène, qui sera dirigé par Guy Demolin jusqu'en 2000. Il aura permis de recueillir, de 1970 à 1985, d'importants suivis spatio-temporels sur la bio-écologie de la processionnaire du pin sur 5 sites d'un gradient altitudinal du mont Ventoux, versant ouest. Ces données non publiées à ce jour sont actuellement reprises par deux équipes INRA (CBGP-Montpellier et UEFM Avignon) pour des analyses en lien avec le changement climatique.

Les débuts de la lutte biologique (virus et bactéries)

En 1959, des tests grandeur nature d'épandage de préparations à base d'un virus spécifique de la processionnaire du pin ont été réalisés par voie aérienne (hélicoptère Bell 45) sur 320 hectares sur le Mont Ventoux (Grison *et al.*, 1959). À la même période, des préparations liquides contenant des spores de la bactérie *Bacillus thuringiensis* (Bt) obtenues à l'Institut Pasteur furent expérimentées sur ce même site, conduisant en 1972, à l'homologation des préparations à base de ce micro-organisme.

Les pinèdes du mont Ventoux seront encore largement utilisées de 1972 à 2000 pour tester des spécialités commerciales à base de la bactérie *Bacillus thuringiensis* (Demolin *et al.*, 1998). En même temps, dès le début des années 1980, avec la synthèse récente de la phéromone sexuelle des adultes femelles de cette espèce, des campagnes d'optimisation du piégeage sexuel seront conduites de façon presque récurrente jusqu'à nos jours. L'usage de la phéromone comme stratégie pour perturber le comportement des mâles sera aussi expérimentée à plusieurs reprises sur ce massif.

Les alternatives au traitement microbiologique

Au cours des 2 dernières décennies, marquées par le Grenelle de l'Environnement et le Plan Ecophyto, les recherches se sont orientées vers des alternatives aux traitements Bt. L'objectif pour cette période était de développer des stratégies de régulation adaptées à chaque étape du cycle de l'insecte, de la ponte à l'adulte. C'est ainsi que les stratégies de piégeage des papillons et la lutte biologique par la pose

de nichoirs à mésange ont été expérimentées sur le mont Ventoux. Un dispositif de 80 nichoirs à mésange est installé depuis 2009 sur 10 hectares en forêt domaniale afin d'évaluer l'impact de la pose de nichoirs, d'une part sur le succès de nidification des mésanges et d'autre part sur la dynamique de la processionnaire du pin. Le diamètre de l'orifice d'entrée de 32 mm des nichoirs a été choisi afin de permettre l'accès à toutes les espèces de mésange. Néanmoins, c'est généralement la mésange charbonnière, *Parus major* qui s'installe facilement pour nidifier dans les nichoirs autant en forêt qu'en zone urbanisée. Aucun suivi des espèces n'a été fait dans le cadre de cette expérimentation.

Les dénombrements des nids de processionnaire du pin sont effectués chaque année sur ce site et sur une parcelle témoin sans nichoirs. Cette dernière a été choisie avec les mêmes caractéristiques de végétation, altitude, orientation (Fig. 7.1). De même, le taux annuel de colonisation des nichoirs par des couples de mésange charbonnière est suivi sur le site testé (Fig. 7.2).



Chenille processionnaire du pin dans le nid d'hiver.

© Jean-Pierre Galerne, ONF

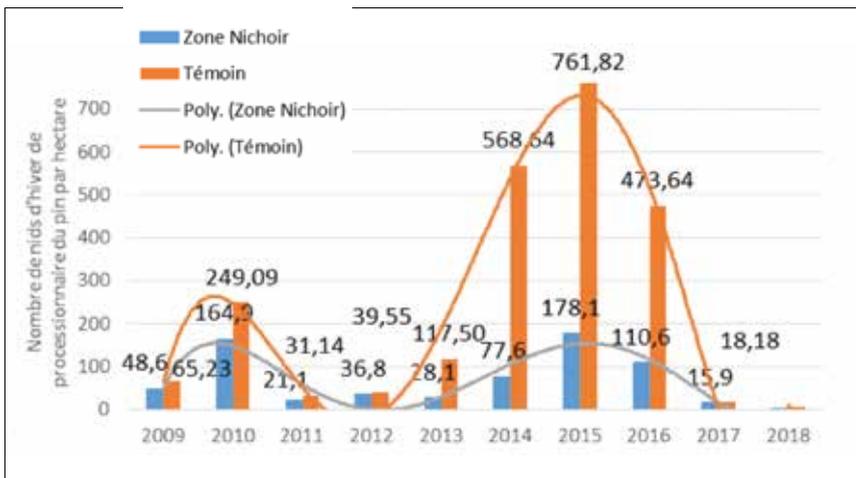


Figure 7.1. Suivi de l'abondance de la processionnaire du pin, en nombre de nids par hectare, sur les sites dotés de nichoirs et témoin sans nichoirs du mont Ventoux de 2009 à 2018.

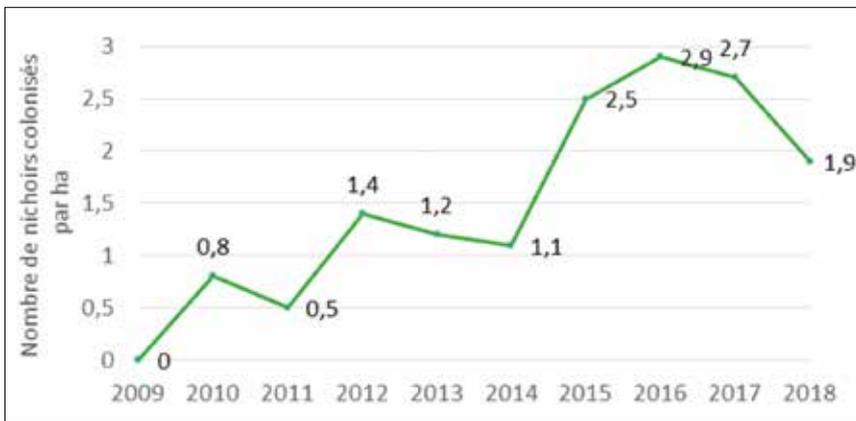


Figure 7.2. Suivi du nombre de nichoirs colonisés par hectare sur le site expérimental du mont Ventoux de 2009 à 2018.



Figure 7.3. Dynamique de la processionnaire du pin au mont Ventoux entre 2007 et 2018 imagée par 3 photos prises à la Tête de l'Emine en février 2007, 2011 et 2015

La courbe a été tracée de façon schématisée pour montrer les phases de culmination (2007 et 2015) et celles de latence (2011-2012 et 2017-2018).

Comme dans les autres sites expérimentaux INRA, les résultats d'une décennie de suivis au Ventoux montrent une dynamique progressive de colonisation des nichoirs depuis la pose en 2009 (Fig. 7.2). Cependant le taux de colonisation reste ici assez faible par rapport à certains sites plus favorables (ex : jusqu'à 11 couvées par hectare sur le site de La Brague, dans les Alpes Maritimes). Ce résultat pourrait être lié au plus faible nombre de nichoirs installés : 8 nichoirs par hectare au mont Ventoux contre 20 nichoirs par hectare sur le site de La Brague. Evidemment, la colonisation des nichoirs est aussi largement liée au milieu plus riche en sites de nidification ou, inversement, moins favorable à la mésange.

Ce suivi montre que dans la zone Nichoir, la processionnaire est manifestement régulée, et les culminations sont écrêtées, en comparaison du témoin. Le même constat a été fait sur chacun des sites expérimentaux INRA. Afin d'être plus affirmatif, ce résultat doit être croisé avec d'autres approches. Par exemple, un suivi d'abondance des mésanges, au cours de la période où la processionnaire du pin est à l'état larvaire (automne et hiver), pourrait confirmer une plus forte présence de mésanges en zone dotée de nichoirs et conforter ainsi ce constat d'impact de la prédation de la processionnaire du pin.

Aujourd'hui le site du mont Ventoux est toujours fortement attaqué par la processionnaire de façon cyclique (Fig. 7.3). Toutefois, sur ce massif, la plus grande taille des pins et l'absence de jeunes arbres de bord de route suite à des dégagements en lien avec le risque incendie de forêt rendent les lieux moins propices pour les suivis (recherche des pontes, dénombrements...). Même si les recherches se poursuivent en d'autres lieux, les résultats scientifiques obtenus au mont Ventoux marqueront l'histoire de la processionnaire du pin. D'autres pistes d'études s'appuyant sur ces résultats sont en cours sur : (i) les signaux chimiques émis par les chenilles et le rôle sur leur comportement grégaire, (ii) les parasitoïdes oophages, micro-guêpes pondant dans les œufs de processionnaire du pin, (iii) la mise au point de pièges automatisés et connectés pour le monitoring, (iv) l'utilisation du drone pour déposer les diffuseurs de phéromone (technique de la confusion sexuelle) ou le Bt directement ciblé sur le pourtour du nid de chenilles processionnaire.... Les Préparations Naturelles Peu Préoccupantes (PNPP) en tant que substances répulsives (adultes) ou non appétentes (larves) sont aussi des pistes à étudier.

Messages pour les gestionnaires

- Les stratégies de régulation de la processionnaire du pin expérimentées avec succès au mont Ventoux par l'INRA en alternative aux traitements Bt, n'ont pas vocation à être utilisées à l'échelle d'un massif du fait de leur coût de mise en place et de suivi.
- Aujourd'hui les « utilisateurs » de la forêt comme les gestionnaires doivent intégrer le principe d'acceptation des défoliations cycliques occasionnées par les insectes ravageurs n'ayant pas d'incidence directe sur la mortalité des peuplements. Dans le cas de la chenille processionnaire du pin, la recommandation est de focaliser les moyens sur la protection des personnes et des animaux au niveau d'espaces à forte fréquentation par le public, eu égard à ses propriétés gravement urticantes. Ainsi les aires d'accueil du public (parking, aire de pique-nique) peuvent être sécurisées en les équipant de nichoirs à mésange ou de pièges à chenilles ou à papillons, voire une combinaison de plusieurs solutions en fonction du niveau de risque.
- Importance de la communication : vu les risques pour la santé publique, il est recommandé d'alerter les usagers sur les dangers de la processionnaire en apposant sur les lieux stratégiques des panneaux comme, par exemple, ceux que l'ONF a déjà installés (Fig. 7.4) depuis plusieurs années sur le site du Mont Ventoux.



Figure 7.4. Panneau installé par l'ONF au niveau des sites à forte fréquentation du mont Ventoux.

Pour en savoir plus...

Grison P., Maury R., Vago C., 1959: La lutte contre la processionnaire du pin dans le massif du Ventoux. Essai d'utilisation pratique d'un virus spécifique. Rev. Forest. Française 5, 353-370

Demolin G., Frerot B., Martin J.C., Carles J.P., 1985: Essai de lutte contre la processionnaire du pin, *Thaumetopoea pityocampa* schiff. lep. Thaumetopoeidae. Exposé au Colloque INRA, "Phéromone sexuelle". Valence 1985, 8p.

Demolin G., Martin J.C., Brun C., 1985: Essais d'attraction sexuelle, hors de la forêt, des males de la processionnaire du pin, *Thaumetopoea pityocampa* Schiff. lep. Thaumetopoidae. Exposé au Colloque INRA, "Phéromone sexuelle". Valence 1985. 14p.

Demolin G., Martin J.C., 1998 : Lutte contre la Processionnaire du pin - Efficacité et persistance d'action de deux formulations à base de *Bacillus thuringiensis*. Phytoma La défense des végétaux, 507, 11-14

Martin J.C., Pringarbe M., Correard M., Turion N., Gilg O. Et Jean F., 2016 : Des nichoirs à mésange contre la processionnaire du pin. Phytoma La Santé des Végétaux, 697, 20-25

8. CAPACITÉS DE MIGRATION DES ARBRES FORESTIERS EN MONTAGNE - LA DISPERSION DU POLLEN ET DES GRAINES DE SAPIN, DE HÊTRE ET DE CÈDRE SUR LE MONT VENTOUX

L'étude de la capacité des arbres à disperser leur pollen et leurs graines et plus généralement des modalités selon lesquelles les individus se reproduisent (le **régime de reproduction***) revêt un intérêt particulier dans le contexte actuel des changements climatiques et globaux. D'une part, la **dispersion des graines** est une **étape clé du processus** de migration qui permet aux populations de suivre le déplacement dans l'espace de leur optimum bioclimatique, sans avoir à s'adapter. Par ailleurs, le **régime de reproduction** au sens large joue sur les niveaux de **dérive génétique*** et de **consanguinité*** entre descendants et, par le biais de la dépression de consanguinité*, sur les capacités de régénération naturelle des forêts. En outre, la dispersion du pollen a aussi des impacts démographiques quand la limitation pollinique réduit le nombre de graines produites. Enfin, en permettant le **transfert de gènes entre populations**, la dispersion du pollen et des graines alimente la diversité génétique disponible pour la sélection à l'intérieur des populations ; en interaction avec la sélection, la dispersion détermine ainsi la capacité des populations à s'adapter sur place aux conditions locales de la station (Chapitre 9).

Nos travaux ont permis d'estimer les capacités de dispersion et le régime de reproduction du hêtre commun, du sapin pectiné et du cèdre de l'Atlas, et d'en caractériser les conséquences sur la dynamique des peuplements du mont Ventoux.

Le pollen est dispersé en moyenne sur quelques dizaines de mètres chez le hêtre et le sapin

La dispersion du pollen et le régime de reproduction ont été estimés par des analyses de paternité à l'aide de marqueurs moléculaires, une approche similaire à celle des empreintes ADN utilisée chez l'homme par la police scientifique. Ces estimations se sont appuyées sur plusieurs placettes de hêtre et de sapin sur le versant Nord du mont Ventoux (Bontemps 2012, Gaüzère 2014 et Restoux 2009). Le pollen est dispersé à une distance moyenne de **45 m chez le hêtre et de 32 m chez le sapin**, ce qui est faible en comparaison avec d'autres espèces anémophiles (dont le pollen est dispersé par le vent). Néanmoins, il ne faut pas négliger les événements rares de dispersion du pollen à longue distance. Enfin, les capacités de dispersion du pollen varient peu entre placettes, que ce soit pour le hêtre ou le sapin.

Sylvie Oddou-Muratorio⁽¹⁾, Annabelle Amm⁽¹⁾, Aurore Bontemps⁽¹⁾, Bruno Fady⁽¹⁾, Julie Gaüzère⁽¹⁾, Etienne Klein⁽¹⁾, François Lefèvre⁽¹⁾, Christian Pichot⁽¹⁾, Gwendal Restoux⁽¹⁾⁽³⁾, Marianne Corréard⁽²⁾, Olivier Gilg⁽²⁾, Frédéric Jean⁽¹⁾, Bruno Jouaud⁽¹⁾⁽⁴⁾, Matthieu Lingrand⁽¹⁾, Mehdi Pringarbe⁽²⁾, Frank Rei⁽²⁾, Anne Roig⁽¹⁾, Jean Thevenet⁽²⁾, Norbert Turion⁽²⁾.

(1) INRAE, UR0629 Ecologie des Forêts Méditerranéennes (URFM)

(2) INRAE, UE0348 Entomologie et Forêt Méditerranéenne (UEFM)

(3) INRAE - AgroParisTech, UMR 1313 GABI Génétique Animale et Biologie Intégrative

(4) INRAE - UAPV (Université d'Avignon et des Pays du Vaucluse), UMR 1114 EMMAH

La proportion de descendants issus d'autofécondation* varie entre espèces et individus

Dans des lots de graines récoltés sur des arbres-mères de différentes placettes, la proportion de **graines autofécondées*** est faible chez le hêtre (6.6 % en moyenne), intermédiaire chez le cèdre (9.5 % en moyenne) et plus élevée chez le sapin (20 % en moyenne). Cette proportion varie en outre fortement entre arbres-mères : entre 0 % et 71 % chez le hêtre, entre 0 et 48 % chez le cèdre, et entre 5 % à 73 % chez le sapin. Notez que pour le cèdre, ce sont des placettes du massif du Lubéron qui ont été étudiées. Des études pluriannuelles chez le sapin montrent que la proportion de graines autofécondées varie aussi selon les années pour un même arbre-mère. Cette variabilité entre individus et entre années des taux d'autofécondation s'explique par les variations locales de la densité des arbres voisins et/ou de leur production de pollen.

Dans le cas du sapin, nous avons pu montrer que les graines issues des arbres-mères les plus autofécondés ont des capacités de germination globalement réduites, du fait de la **dépression de consanguinité***. Cependant, cette dépression de consanguinité n'a pas seulement des effets négatifs : la purge du **fardeau génétique*** ainsi effectuée permettrait aux populations les moins denses d'avoir une meilleure survie au stade semis. Chez le cèdre, la capacité de germination des graines **auto- ou allo-fécondées*** est globalement élevée, mais au sein d'une même famille, les semis issus de graines autofécondées montrent une réduction en hauteur (8 %) et en diamètre (6 %) par rapport à ceux des graines allofécondées, ce qui traduit l'existence d'une dépression de consanguinité faible mais significative. En outre, comme les performances de croissance varient aussi entre familles, les semis autofécondés issus de « bonnes familles » peuvent avoir de meilleures performances que les semis allofécondés issus de « mauvaises familles ». Finalement, même dans une parcelle très en avant sur le front de colonisation, où on pourrait attendre une forte auto-fécondation, on ne trouve que 6% d'arbres issus d'autofécondation parmi les jeunes adultes.

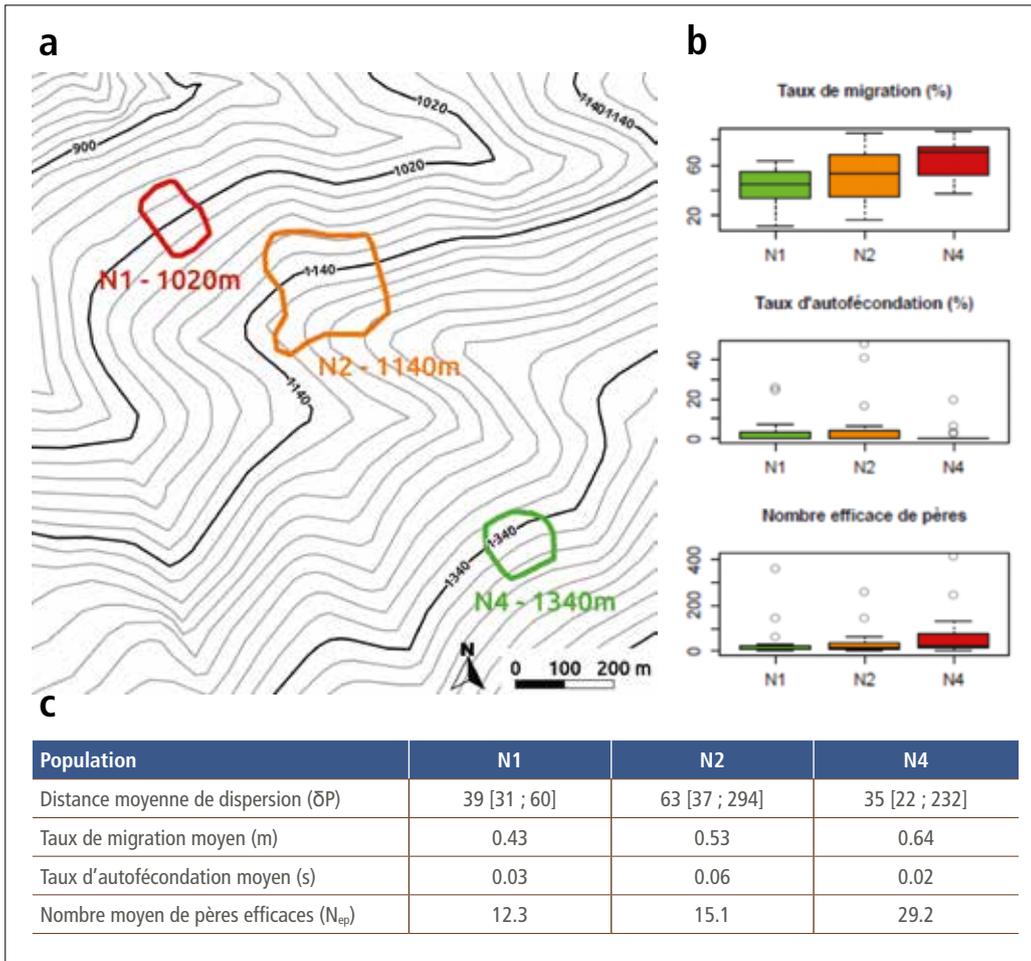


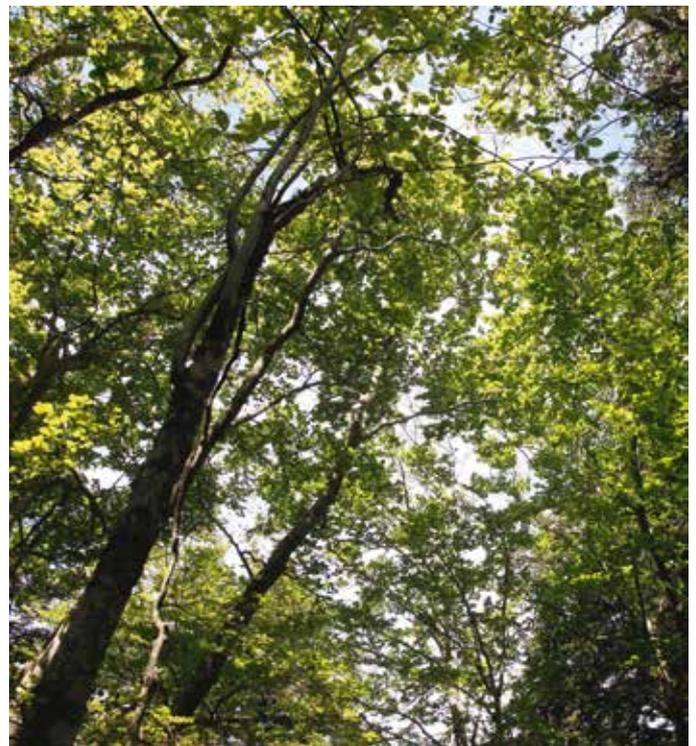
Figure 8.1. Dispersion du pollen de hêtre et variation du régime de reproduction entre populations le long du gradient Nord

(A) Dans trois populations le long du gradient Nord (N1, N2, N4), tous les hêtres adultes (N1 : 137 ; N2 : 170 et N4 : 194) ont été cartographiés et génotypés avec 13 marqueurs microsatellites. Sur 60 arbres mères (20 dans chaque population), un total de 1378 graines ont été récoltées et génotypées.

(B, C) Nous avons estimé les taux de migration (m) et d'autofécondation (s), la distance moyenne de dispersion du pollen (δP), et le nombre de pères efficaces (N_{ep}). Entre arbres, s varie entre 0 % et 48 %, m varie de 12 % à 86 % et N_{ep} de 2 à 364 individus. La population N4 montre un plus fort taux de migration, un plus faible taux d'autofécondation et un nombre de pères efficaces plus élevé que les deux populations N1 et N2.

Des flux de pollen préférentiels des basses vers les hautes altitudes chez le hêtre

Les analyses de paternité révèlent aussi qu'une proportion généralement élevée du pollen fécondant les arbres-mères d'une placette donnée est issue de pères extérieurs à la placette ; on parle de migration pollinique. La comparaison des taux de migration pollinique entre populations de hêtre met en évidence un effet majeur de la phénologie reproductive (la date de floraison, pollinisation...) sur l'intensité et la direction des flux de pollen le long du gradient altitudinal étudié (voir Fig. 8.1). La population de haute altitude présente un taux de migration plus fort (64 % dans la population N4) que les populations de basses altitudes (43 % dans la population N1, 53 % dans la population N2). Ces variations s'expliquent par la combinaison de deux phénomènes. D'abord, les populations de basse altitude fleurissent plus tôt que celles de haute altitude. Ensuite, chez le hêtre, les fleurs femelles sont réceptives en moyenne 5 jours avant l'émission de pollen par les anthères (un phénomène appelé protogynie). La protogynie induit un flux de gènes directionnel des populations de basses altitudes vers celles de haute altitude, et pourrait ainsi faciliter la réponse adaptative en injectant à haute altitude des gènes pré-adaptés à des températures plus chaudes.



Population N4 : hêtre.

© Hendrik Davi, INRA

Les graines sont dispersées surtout à courte distance

La distance de dispersion des graines a été caractérisée par trois approches différentes selon les espèces :

1. le **comptage** des graines dispersées et des semis établis (sapin et hêtre, Sagnard 2001 et Amm 2011),
2. des **analyses de parenté** sur des semis établis avec des marqueurs génétiques (hêtre et sapin, Bontemps 2012 et Amm 2011),
3. le couplage d'analyses de parentés avec des **modèles de dispersion spatio-temporelle** (cèdre).

Chez le sapin et le hêtre, la dispersion des graines apparaît très limitée. Avec l'approche par comptage la distance médiane de dispersion des graines varie entre 13,2 et 19,2 m pour le sapin selon l'année et elle est de 6,49 m pour le hêtre. En outre, une étude plus détaillée sur le sapin montre que la mortalité au cours du recrutement élimine préférentiellement les semis issus de graines dispersées à courte distance, augmentant ainsi la distance entre un arbre-mère et ses descendants au cours du recrutement. L'approche par analyses de parenté confirme la dispersion limitée des graines chez le sapin (distance moyenne entre 20 et 30 m selon les sites) et chez le hêtre (distance moyenne entre 15 et 18 m selon

les sites). Comme pour le pollen, les événements rares de dispersion à longue distance ne peuvent cependant pas être négligés.

Chez le cèdre, a contrario, les résultats actuels pointent une distance moyenne dispersion des graines plus importante (plutôt de l'ordre de 200 m), retrouvée à la fois à l'échelle de toute la zone de colonisation sur le Ventoux et à l'intérieur de parcelles du Luberon et du Ventoux. Une forte anisotropie de la dispersion est également constatée. Ces caractéristiques pourraient être expliquées par la dynamique de colonisation en milieu semi-ouvert qui a conduit aux peuplements actuels.

Les capacités de migration varient entre espèces

Autochtone sur le Ventoux, le hêtre a vu sa surface grandement réduite sous l'effet des activités humaines, avec une réduction maximale de sa distribution aux alentours de 1860. Nous avons estimé rétrospectivement les variations d'effectifs et les vitesses de migration du hêtre au cours des siècles derniers en combinant des approches historiques (archives ONF) et génétiques (Fig. 8.2, Lander *et al.*, 2011). En 150 ans, la hêtraie a connu une expansion en surface de 65 %, à un rythme annuel de 27-38 m/an. Une partie de l'expansion de la hêtraie est liée aux plantations effectuées dans le cadre de la restauration des terrains de montagne (RTM), qui ont été faites pour le hêtre à partir de ressources locales. Néanmoins, nos analyses génétiques suggèrent que certains peuplements sont issus

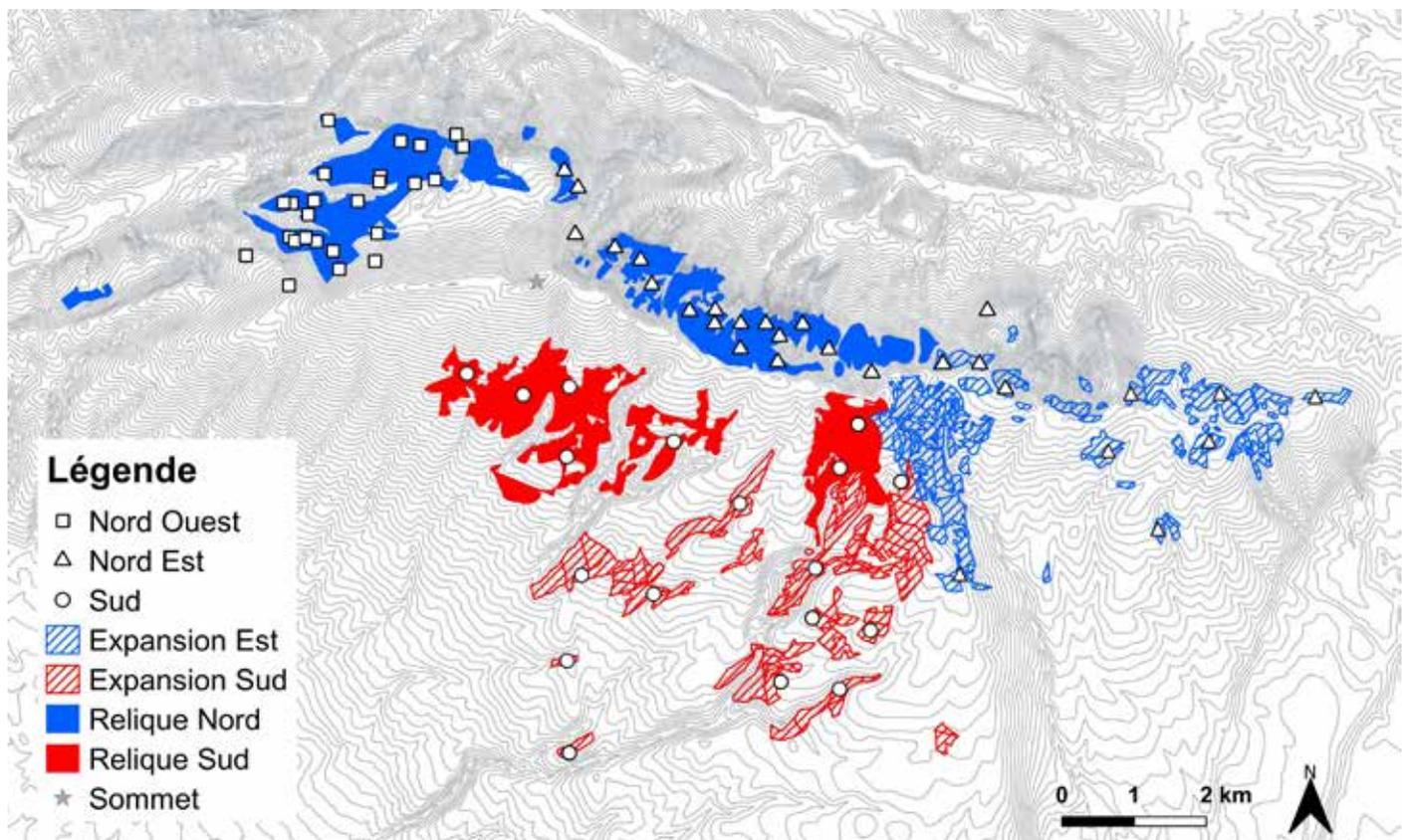


Figure 8.2. Histoire récente des populations de hêtre du mont Ventoux

Le mont Ventoux est situé au sud de l'aire de distribution du hêtre. Un réseau de 71 placettes (~2300 arbres) a été installé sur les faces Nord (bleu) et Sud (rouge). L'étude des archives forestières depuis 1838 a permis d'identifier : les zones reliques où le hêtre a toujours été présent (depuis 1845 ou plus) ; des zones d'expansion récentes au Sud et à l'Est ; des zones (non figurées) où le hêtre a disparu (à l'Ouest). L'analyse de ces données montre qu'en 150 ans, la hêtraie a connu une expansion en surface de 65 %, à un rythme annuel de 27-38 m/an.

de la colonisation naturelle par le hêtre de nouveaux sites le long des voies d'expansion au Sud et à l'Est. Le rythme de l'expansion est par ailleurs compatible avec la distance moyenne de dispersion des graines estimée dans les populations actuelles (~20 m). Ainsi, en montagne, si les températures continuent à se déplacer au rythme actuel de 10 m/an (soit environ 4 m en altitude pour une pente de 25°), le hêtre pourrait coloniser d'autres habitats devenus favorables. Par ailleurs, les variations d'effectifs (que ce soit durant la dernière glaciation ou lors des déboisements récents) n'ont pas réduit sensiblement la diversité génétique des hêtres du Ventoux.

Le cèdre de l'Atlas a été introduit sur le versant sud du mont Ventoux en 1860 dans le cadre de programmes de reboisement, transférés d'Algérie et du Maroc. L'espèce, bien adaptée à ce nouvel environnement, s'est rapidement propagée au sein des taillis de chênes. L'utilisation conjointe de trois photos aériennes (1973, 1996 et 2009), de mesures et comptages in situ, et d'approches génétiques nous a permis de documenter précisément cette dynamique de colonisation sur 50 ans. L'expansion du cèdre s'est principalement déroulée du nord-ouest vers le sud-est, selon la direction des principaux vents d'hiver dans la région. Mais cette direction d'expansion correspond aussi à un déplacement vers des altitudes plus basses, ce qui pourrait augmenter à terme la vulnérabilité des peuplements.

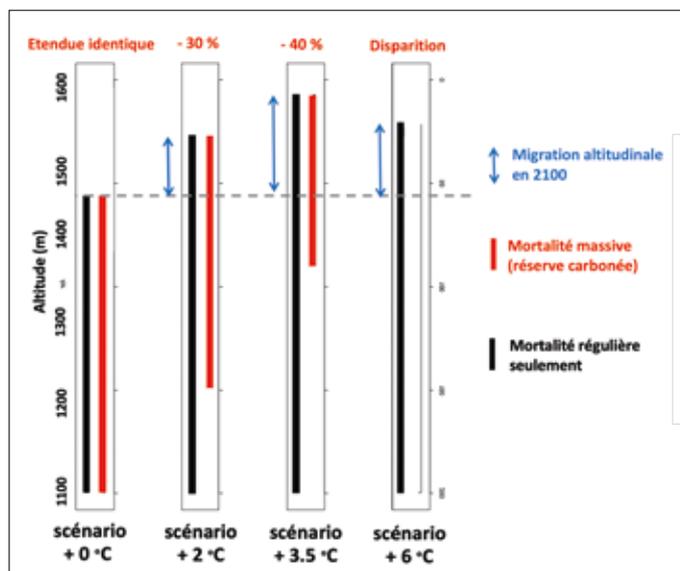


Figure 8.3. Prédiction de l'étendue altitudinale du sapin en réponse au changement climatique en 2100 (tiré de Amm 2011)

Ces prédictions sont basées sur un modèle de simulation individu-centré qui tient compte des capacités de production et de dispersion des graines, ainsi que de l'effet de la température sur la capacité de recrutement des semis. Quatre scénarios climatiques ont été étudiés (+0°C ; +2°C ; +3.5°C et +6°C), et pour chacun, deux modèles de mortalité ont été considérés : un modèle optimiste (en noir), où seule la mortalité régulière par compétition et recrutement est prise en compte, et un modèle plus réaliste (mortalité massive, en rouge) où l'augmentation des températures joue en plus sur les réserves carbonées disponibles pour chaque individu.

Sur chacun des quatre panneaux, la longueur de la barre (noir ou rouge) donne l'étendue altitudinale du sapin, et la flèche bleue montre la remontée en altitude.

Nos résultats montrent aussi l'absence de différenciation génétique le long du front de colonisation, suggérant que la longue phase juvénile du cèdre maximise le brassage génétique au cours de la colonisation, et limite la dérive génétique.

Enfin, nous avons paramétré sur la plateforme Capsis un modèle spécifiquement dédié à la simulation de l'étendue altitudinale de la distribution du sapin sur le Ventoux sous l'effet de la migration et sous différents scénarios d'augmentation des températures. Ce modèle montre que le sapin migre à une vitesse de l'ordre de 1 m/an (en distance réelle sur une pente de 25°) pour une augmentation de 2 °C, de 3,5 °C ou de 6 °C, alors que le climat se déplacerait à une vitesse de l'ordre de 10 m/an pour une augmentation de la température de 3,5 °C et de 20 m/an pour une augmentation de 6 °C. La vitesse de colonisation étant plus faible que la vitesse d'extinction, l'étendue altitudinale du sapin se réduit de 30 % si la température augmente de 2 °C et de 40 % pour 3,5 °C ; le sapin disparaît pour une augmentation de 6 °C (Fig. 8.3).

Nos résultats corroborent donc l'idée de plus en plus répandue dans la communauté scientifique que seule une faible minorité d'espèces ont des vitesses de migration suffisantes pour suivre la rapidité du déplacement de leur aire bioclimatique.

Messages pour les gestionnaires

- La gestion doit conserver quand c'est possible (notamment, hors contexte de danger) certains peuplements de hêtre aux altitudes les plus basses (900 m en versant Nord) jusqu'à la mort naturelle des individus, pour favoriser les flux de gènes du bas vers le haut du massif. Les peuplements/individus les plus dépérissants doivent être récoltés en priorité.
- Pour pallier la mortalité attendue du sapin et aussi du hêtre à basse altitude, la gestion peut favoriser leur remontée en altitude dans les habitats forestiers existants (les peuplements de pin à crochet). Il s'agit de favoriser la régénération de ces différentes espèces en jouant sur la taille des trouées, et de suivre le devenir de la régénération naturelle.
- Il est probable que les cortèges faunistiques et floristiques associés à ces espèces bénéficieraient aussi d'une remontée en altitude. En l'état actuel des réglementations, les mesures de remontée en altitude, favorable à certaines espèces, peuvent finir par se heurter à d'autres mesures de conservation, par exemple celle du pierrier sommital du Ventoux (habitat protégé au titre de Natura 2000).
- Pour le cèdre qui, sur le versant sud du Ventoux, migre spontanément vers le sud-est et les basses altitudes à cause du vent, des mesures de plantation ou d'installation d'îlots fondateurs (au sens littéral de la migration assistée) en altitude pourraient être envisagées pour profiter du potentiel de cette espèce sur un étage bioclimatique qui lui sera plus favorable sur le long terme.

*Définitions

Le **régime de reproduction** décrit les modalités selon lesquelles les individus se reproduisent au sein d'une espèce ou une population donnée. Dans son sens le plus large chez les plantes, cela inclut notamment le sex-ratio (les fréquences relatives des différents sexes : mâles, femelles, hermaphrodites), la proportion **d'autofécondation** (pollinisation de l'ovule d'un individu par son propre pollen) ou **d'allofécondation** (pollinisation de l'ovule d'un individu par le pollen d'un autre individu), le pourcentage de dispersion de pollen à longue distance et les variations de fécondité entre individus.

La **migration** des populations inclut différents processus depuis la formation, la maturation, la dispersion et la germination des graines, jusqu'à l'établissement des semis, voire leur passage à l'âge adulte.

La **dérive génétique** est la modification de la fréquence des génotypes au sein d'une population causée par des phénomènes aléatoires.

La **consanguinité** est le résultat de la reproduction entre deux individus apparentés c'est à dire ayant un ou plusieurs ancêtres communs. Chez les espèces allogames, la consanguinité a globalement pour effet de réduire la valeur adaptative des individus/populations concerné(e)s.

La **dépression de consanguinité** est la différence entre valeur adaptative d'un individu consanguin et celle d'un individu issu d'un croisement aléatoire.

Le **fardeau génétique** désigne l'ensemble des mutations défavorables au sein d'une population.



© Hendrik Davi, INRA

Pour en savoir plus...

Amm A., Pichot C., Dreyfus P., Davi H., Fady B., 2012. Improving the estimation of landscape scale seed dispersal by integrating seedling recruitment. *Annals of Forest Science* 69: 845–856

Amm A., 2011. « Contribution à l'estimation des potentialités de migration des essences forestières face au changement climatique : Le cas du sapin pectiné (*Abies alba* Miller) sur le Mont Ventoux. ». Thèse de doctorat, Université Paul Cézanne - Aix-Marseille III

Bontemps A. 2012. Potentiel évolutif d'une population de Hêtre commun sur le Mont Ventoux. Thèse de doctorat, Université Paul Cézanne - Aix-Marseille III

Bontemps A., Klein E.K., Oddou-Muratorio S., 2013. Shift of spatial patterns during early recruitment in *Fagus sylvatica*: Evidence from seed dispersal estimates based on genotypic data. *Forest Ecology and Management* 305: 67–76

Gaüzère J., 2014. Effet de la dispersion pollinique à longue distance sur les capacités d'adaptation de populations de Hêtre commun le long d'un gradient altitudinal. Thèse de doctorat Université Montpellier II

Gauzere J., Klein E.K., Oddou-Muratorio S., 2013. Ecological determinants of mating system within and between three *Fagus sylvatica* populations along an elevational gradient. *Molecular Ecology* 22: 5001–5015

Lander T.A., Oddou-Muratorio S., Prouillet-Leplat H., Klein E.K., 2011. Reconstruction of a beech population bottleneck using archival demographic information and Bayesian analysis of genetic data. *Molecular Ecology* 20: 5182–5196

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 L'université Paul Cézanne - Aix-Marseille III

Sagnard F., 2001. Dynamique de recolonisation des pinèdes pionnières 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 en sciences, Université Aix – Marseille III

Sagnard F., Pichot C., Dreyfus P., Jordano P., Fady B., 2007. Modelling seed dispersal to predict seedling recruitment: Recolonization dynamics in a plantation forest. *Ecological Modelling* 203: 464–474

9. ÉVOLUTION ET ADAPTATION DANS LES POPULATIONS DE HÊTRE ET SAPIN DU MONT VENTOUX

Lorsque les populations d'une espèce occupent un environnement* spatialement hétérogène (par exemple, le long d'un gradient d'altitude ou de latitude), les caractères impliqués dans l'adaptation peuvent éventuellement évoluer vers des valeurs qui augmentent les performances de chaque population dans son milieu local. Ce processus, piloté par la sélection divergente, conduit alors à un **patron d'adaptation** locale (voir encadré).

Largement répandus dans les populations de plantes, les patrons d'adaptation locale témoignent de la capacité des populations à répondre à la sélection passée. Ce sont les tests de **provenances*** qui ont les premiers mis en évidence l'existence chez les arbres forestiers de patrons d'adaptation locale à large échelle, par exemple en montrant que dans un environnement donné, les performances des provenances locales étaient généralement meilleures que celles de provenances plus éloignées. Ces tests de provenance ont aussi révélé que la diversité génétique des caractères adaptatifs est généralement structurée le long de gradients environnementaux, comme les gradients de latitude ou de disponibilité en eau. Ces patrons d'adaptation locale déterminent aussi les trajectoires évolutives futures des populations. Dans le contexte du changement climatique, caractériser l'échelle spatiale et la magnitude des patrons d'adaptation locale est donc crucial pour anticiper et accompagner la réponse adaptative des populations.

Nous avons abordé ces questions dans le cas de provenances de hêtre et de sapin issues du mont Ventoux et deux autres montagnes provençales (Issole, Vésubie). L'intérêt de ces montagnes est d'offrir une forte variation des conditions environnementales (température, humidité, risque de gelée tardive) sur une faible distance géographique. De tels gradients climatiques peuvent induire des pressions de sélection divergente entre les populations (provenances) distribuées le long du gradient, et donc connectées par des flux de gènes. Nous avons comparé des provenances issues de différentes altitudes en termes de **performances*** (survie, croissance). Nous avons également comparé différents **caractères fonctionnels*** morphologiques (comme la surface des feuilles), physiologiques (comme la teneur en azote) ou phénologiques (comme la date de débournement).

Les caractères fonctionnels ou de performance varient généralement de façon plastique* avec l'environnement mais une partie de leur variation peut être aussi d'origine génétique. Pour séparer les composantes plastiques et génétiques, on peut mesurer les valeurs de ces caractères sur des familles issues de lots de graines récoltés sur des arbres-mères différents et toutes élevées dans les mêmes conditions (dans un même **jardin commun***). Le niveau de ressemblance entre individus d'une même famille par rapport à des individus de familles différentes permet d'estimer la composante génétique de la variation du caractère (c'est-à-

Sylvie Oddou-Muratorio⁽¹⁾, Aurore Bontemps⁽¹⁾, Julie Gaüzere⁽¹⁾, Anne Latreille⁽¹⁾, François Lefèvre⁽¹⁾, Bruno Fady⁽¹⁾, Christian Pichot⁽¹⁾, Patrice Brahic⁽²⁾, Olivier Gilg⁽³⁾, Bruno Jouaud⁽¹⁾⁽⁴⁾, Matthieu Lingrand⁽¹⁾, Mehdi Pringarbe⁽³⁾, Frank Rei⁽³⁾, Anne Roig⁽¹⁾, Norbert Turion⁽³⁾.

(1) INRAE, UR0629 Ecologie des Forêts Méditerranéennes (URFM)

(2) ONF, RDI-PNRGF site pépinière de Cadarache

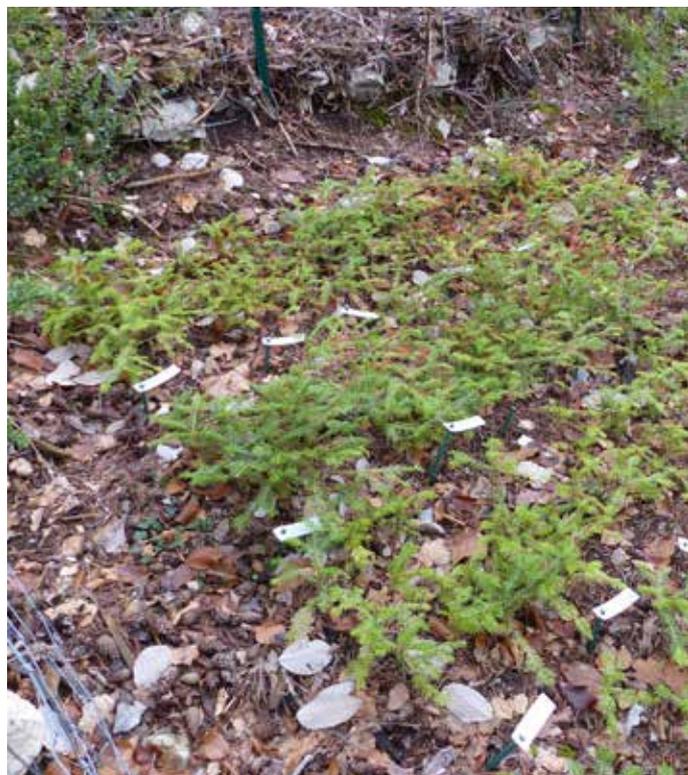
(3) INRAE, UE0348 Entomologie et Forêt Méditerranéenne (UEFM)

(4) INRAE - UAPV (Université d'Avignon et des Pays du Vaucluse), UMR 1114 EMMAH

dire son **l'héritabilité***). Le niveau de variabilité du caractère exprimé par une même famille dans différents environnements donne accès à la **plasticité*** du caractère. Enfin, la différence entre provenances des moyennes d'un caractère donné révèle la composante génétique de la différenciation entre provenances, et suggère la présence d'adaptation locale.

Des transplantations réciproques pour tester l'adaptation locale chez le sapin

Une première étude de l'adaptation locale chez le sapin a porté sur 15 provenances issues de trois gradients altitudinaux (Ventoux, Issole, Vésubie) et réparties à des altitudes variant entre de 950 et 1 600 m. Cette étude de **transplantations réciproques*** a consisté à élever 57 descendances maternelles issues de ces 15 provenances dans neuf jardins communs, installés *in situ** sur les mêmes gradients et à 3 altitudes (1 000 à 1 600 ; Fig. 9.1).



Plantation expérimentale pour étudier l'adaptation au changement d'altitude pour les essences présentes sur le mont Ventoux (Plants prélevés à une altitude donnée et replacés à une autre).

© Photothèque INRA

Adaptation locale et flux de gènes

(Etienne Klein et Sylvie Oddou-Muratorio)

Mise en évidence de l'adaptation locale

Le test classique de l'adaptation locale est la transplantation réciproque, qui consiste à comparer les performances de provenances installées ensemble sur différents sites de transplantation, représentant leurs environnements d'origine. Par exemple sur la Figure E1, deux provenances (« orange » et « bleue ») sont plantées sur deux sites A et B, similaires aux sites d'origine des provenances orange (site A) et bleue (site B).

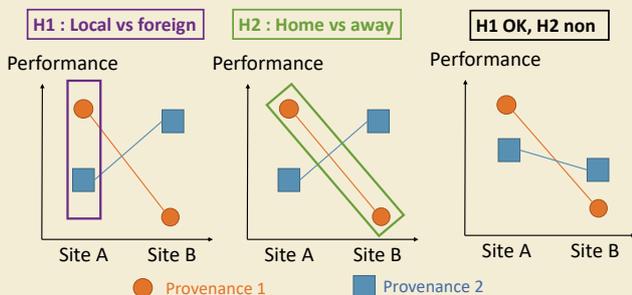


Figure E.1. Cas théoriques d'adaptation locale de deux provenances (orange ou bleue) à leur site d'origine (A ou B).

Pour qu'il y ait adaptation locale, deux hypothèses doivent être vérifiées. D'une part, sur chaque site de transplantation, les performances de la provenance locale sont supposées être supérieures à celles des provenances étrangères (hypothèse « local vs foreign » Fig E1, gauche). D'autre part, les performances de chaque provenance sont supposées décroître au fur et à mesure que les conditions du site de transplantation s'éloignent de ses conditions d'origine (hypothèse « Home vs away », Fig E1, centre). Sur la figure E1 à droite, chacune des deux provenances montre les meilleures performances sur le site proche de son environnement d'origine (H1 validée), mais les performances de la provenance bleue sont meilleures sur le site A (H2 non validée). Ce cas illustre l'effet majeur des conditions environnementales (défavorables sur le site B) sur les performances. Il est souvent considéré quand même comme reflétant une adaptation locale. La figure 9.2 illustre ce test dans le cas du sapin.

Adaptation locale et flux de gènes

Lorsque les populations d'une espèce occupent un environnement* spatialement hétérogène mais constant dans le temps, les flux de gènes entre populations adaptées localement sont supposés avoir deux effets antagonistes sur l'émergence et le maintien des patrons d'adaptation locale :

- D'une part, un effet négatif puisque les flux issus d'environnements différents apportent des gènes maladaptés, conduisant à un fardeau de migration qui ralentit l'adaptation. Ce phénomène peut être particulièrement aigu dans les populations en marge de l'aire, de plus faible effectif, recevant des flux de gènes asymétriques importants issus du centre de l'aire. De façon plus générale, des niveaux de flux de gènes intermédiaires peuvent empêcher d'atteindre un état d'adaptation locale complet (i.e. empêcher chaque population d'être à l'optimum sélectif pour son propre environnement), tout en permettant néanmoins la mise en place d'une différenciation génétique adaptative (i.e. placée dans un environnement commun les populations montrent une différence phénotypique d'origine génétique).
- D'autre part, un effet positif est attendu, puisque les flux de gènes apportent la diversité génétique, « carburant » de la sélection génétique. Au sein des populations d'arbres, la forte intensité des flux de gènes est d'ailleurs avancée pour expliquer les forts taux de diversité génétique mesurés.

En revanche, dans un environnement hétérogène à la fois dans l'espace et dans le temps, les flux de gènes sont supposés favoriser les capacités d'adaptation des populations. C'est ce qu'illustre la figure E2, dans le cas du changement climatique. De nombreux modèles théoriques ont exploré ces questions. Cependant, chez les espèces à cycle de vie long, comme les arbres, pour lesquelles la manipulation expérimentale est difficile (ex. croisements contrôlés), peu d'études empiriques ont testé ces attendus théoriques.

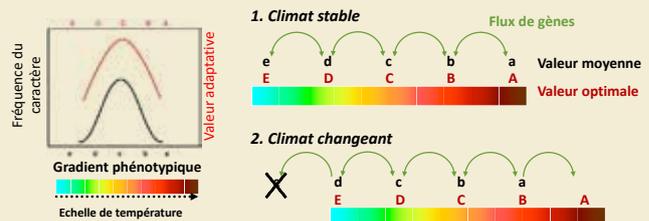


Figure E.2. Interaction entre flux de gènes et adaptation dans la réponse au changement climatique (d'après Davis et Shaw, 2001)

On considère 5 populations distribuées le long d'un gradient de température, et connectées par des flux de gènes par pollen et par graine (flèches vertes). L'adaptation des populations au gradient climatique est schématisée par la différenciation des valeurs du caractère concerné (de a à e) entre populations. Sous un climat stable, la valeur moyenne du caractère (lettre minuscule) dans chaque population est proche de la valeur optimale qui maximise la fitness* (lettre majuscule), en particulier dans la population centrale. Lorsque le climat change, les valeurs optimales de caractère se décalent dans l'espace, et les flux de gènes contribuent à apporter des gènes adaptés aux nouvelles conditions.

Dans chaque jardin, six caractères adaptatifs liés à la croissance, la phénologie et la survie ont été mesurés sur des jeunes semis issus de 57 descendances maternelles. L'analyse de ces données acquises sur presque 18 000 semis a été faite au cours de la thèse d'Anne Latreille.

Les résultats montrent que (i) les six caractères adaptatifs mesurés sur les semis sont sous contrôle génétique (les variations entre familles sont significatives), (ii) l'essentiel de la variation phénotypique est néanmoins dû à l'environnement (les variations entre jardins communs sont les plus fortes) (iii) aucun patron d'adaptation locale ne se dégage, sauf pour un trait couplant croissance et architecture : la présence de branches latérales dans le jardin commun le plus sec (Fig. 9.2). Ainsi, les provenances étudiées ne semblent pas avoir été soumises à des sélections différenciées dans le passé. Cela peut indiquer que les flux de gènes entre provenances et entre massifs ont joué un rôle homogénéisant et empêché l'adaptation locale, et/ou que les caractères impliqués dans l'adaptation locale ne sont pas ceux mesurés dans cette étude, ou sont exprimés à un stade plus tardif.

Lorsqu'on compare les performances de l'ensemble des provenances dans le jardin commun le plus sec (Fig. 9.2b), on constate que les provenances issues des environnements les plus secs y montrent une plus forte propension

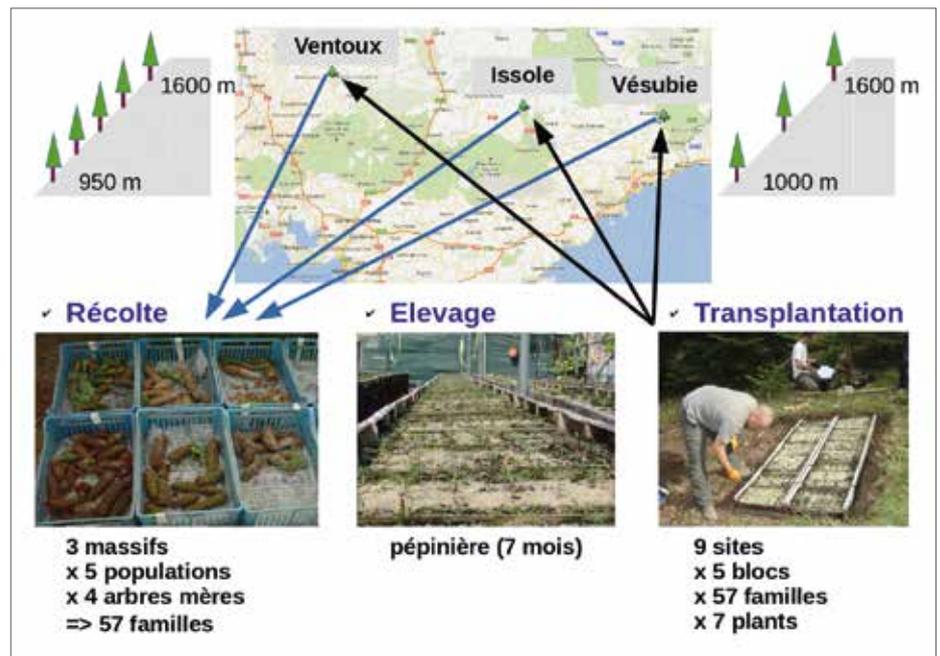


Figure 9.1. Dispositif de transplantation réciproque chez le sapin.

à produire des branches. De la même manière, lorsqu'on regarde la provenance la plus sèche dans différents environnements (Fig. 9.2a), on constate qu'elle produit plus de branches latérales dans son environnement d'origine qu'ailleurs. Ces résultats suggèrent que la présence de branches latérales est un trait adaptatif important pour le

sapin : le fait de produire des branches latérales peut créer un microclimat au niveau du semis permettant de conserver l'humidité de l'air et du sol à son pied et limitant l'effet de la sécheresse. La production de branches latérales est aussi un facteur sélectif dans la compétition entre individus proches.

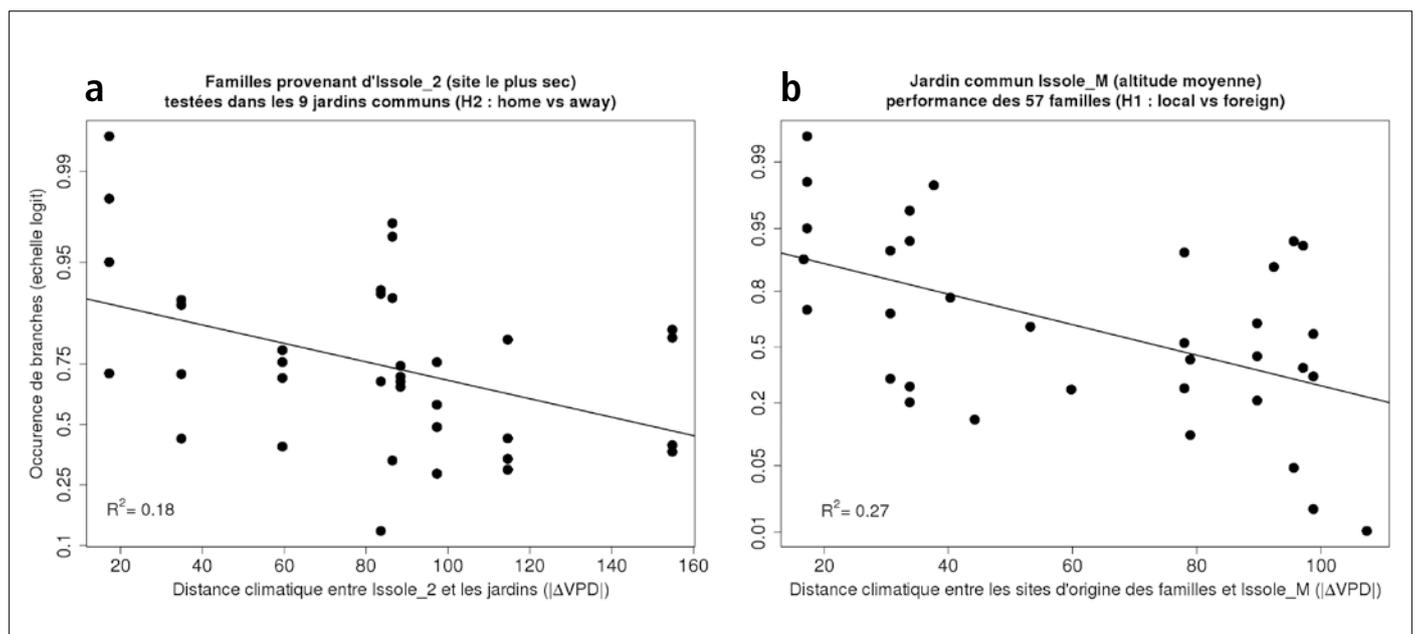


Figure 9.2. Adaptation locale des semis de sapin aux conditions de faible humidité de l'air exprimé en déficit de pression de vapeur (VPD).

Sur chaque figure est tracée la droite de régression de la présence de branche(s) latérale(s) en fonction de la distance climatique entre l'environnement d'origine et l'environnement de test.

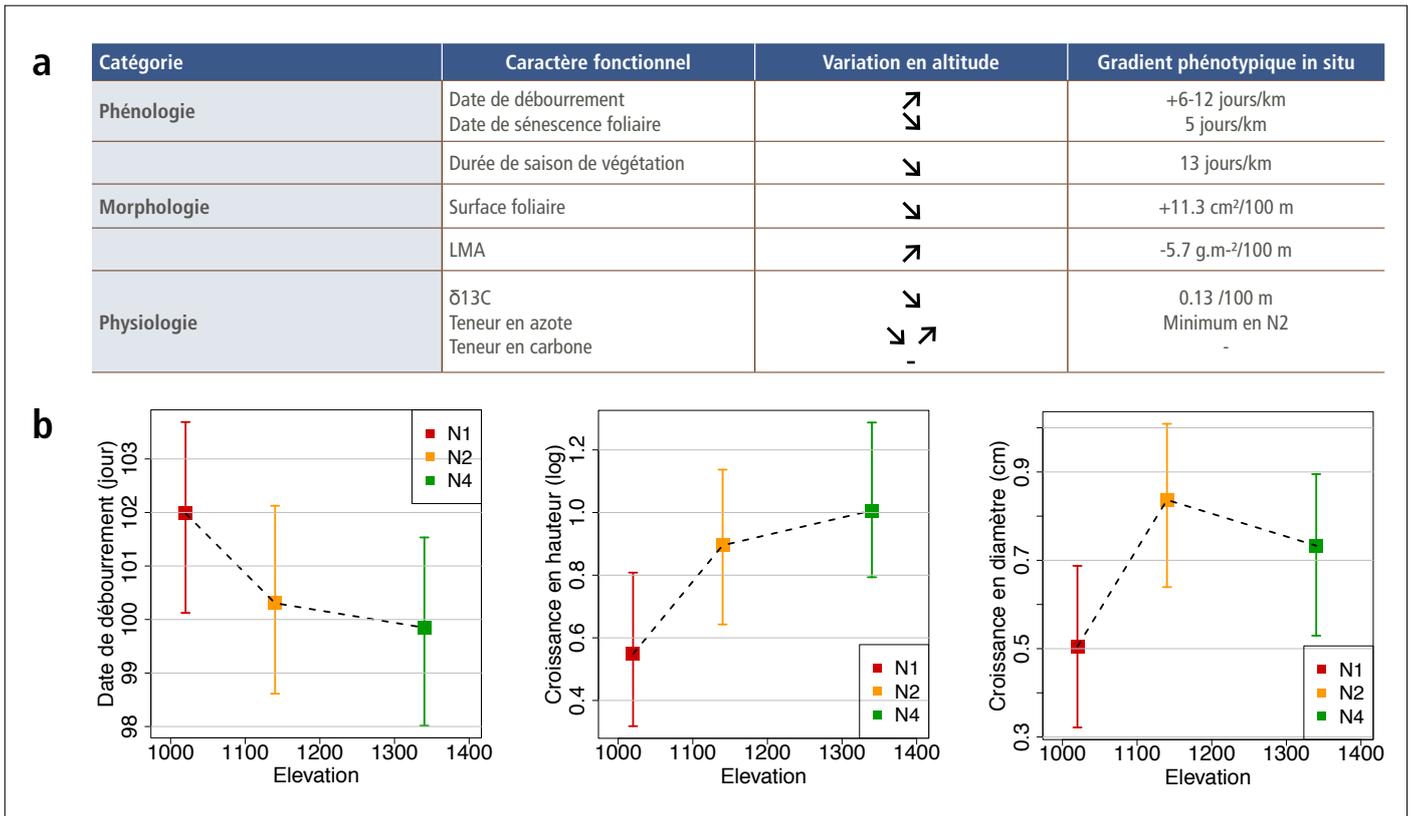


Figure 9.3. Différenciation des caractères adaptatifs du hêtre le long du gradient d'altitude : variation plastique (A) et variation génétique (B) des caractères fonctionnels le long du gradient

(a) Le LMA (Leaf Mass Area) est la masse par unité de surface des feuilles. Le δ¹³C est un proxy de l'efficacité d'utilisation de l'eau.

(b) La variation génétique des caractères a été étudiée dans un jardin commun (la pépinière d'Aix-Les-Milles) contenant 60 familles maternelles issues des 3 populations N1, N2 et N4. Seuls les caractères montrant une différenciation génétique significative entre provenances sont représentés : la date de débournement ; la croissance en hauteur et la croissance en diamètre des semis en pépinière.

La phénologie et la croissance du hêtre sont génétiquement différenciées le long du gradient altitudinal du Ventoux

Une autre étude a porté sur 3 provenances de hêtre issues d'un gradient altitudinal sur le versant Nord du Ventoux (N1, N2 et N4, de 900 à 1 400 m d'altitude). En attendant qu'un dispositif de transplantations réciproques, installé sur le Ventoux, soit assez âgé, un seul jardin commun (situé à l'ancienne pépinière d'Aix Les Milles) a été analysé. Nous y avons mesuré treize caractères liés à la croissance, la phénologie, la morphologie et la physiologie, et cela sur 60 descendances maternelles issues des provenances N1, N2, N4.

Tous les caractères mesurés sur les semis sont sous contrôle génétique. En outre, les trois caractères phénologiques (voir chapitre 5) montrent une différenciation génétique significative entre les provenances issues de différentes altitudes (Fig. 9.3). Dans le jardin commun, la provenance N4 débourre en moyenne 1,5 jour avant les provenances N1 et N2, alors que *in situ* (sur le Ventoux), cette provenance N4 est plus tardive (d'environ 9 jours). Les observations *in situ* s'expliquent facilement par le fait que la date de débournement dépend essentiellement de l'accumulation de températures chaudes, qui varient le long du gradient altitudinal (-0.8°C/100 m). En effet, à cette échelle locale, les variations de photopériode entre altitudes sont trop faibles pour

jouer sur les variations de dates de débournement. En revanche, les résultats du jardin commun suggèrent que la provenance de haute altitude a évolué vers des sommes de températures requises pour débourrer plus faibles que celles des provenances de basse altitude. Ce patron est cohérent avec celui observé à l'échelle européenne pour des provenances de hêtre de différentes latitudes/altitudes. Dans notre jardin commun, la provenance N4 montre également une sénescence légèrement plus précoce, et une saison de végétation globalement plus longue. L'ensemble de ces résultats suggère donc que les températures froides ont joué un rôle dans l'adaptation du hêtre à haute altitude, et ont conduit à des décalages phénologiques permettant d'augmenter la durée de végétation dans ces populations.

En revanche, nous n'observons pas de différenciation génétique pour les caractères fonctionnels attendus comme étant le plus liés à la réponse au stress hydrique. Enfin, nous observons une différenciation génétique significative pour l'accroissement en diamètre des semis, avec un accroissement maximal pour la provenance N2. Une différenciation génétique significative avait aussi été rapportée sur un gradient altitudinal pyrénéen, et suggérait un optimum génétique pour l'accroissement à basse altitude. Dans le cas du Ventoux, les populations aux extrêmes du gradient pourraient avoir évolué vers des stratégies coûteuses en termes de croissance, par exemple sous l'effet de contraintes comme le stress hydrique à basse altitude, ou le froid à haute altitude.

Ces résultats sur la différenciation adaptative peuvent être mis en relation avec les résultats sur les flux de gènes obtenus au chapitre 8. Des analyses avec des marqueurs génétiques neutres (analyse de paternité) avaient montré l'existence d'un taux de migration pollinique proche de 50 % dans les trois populations étudiées, et de flux de pollen préférentiels du bas vers le haut du gradient (Gaüzère *et al.*, 2013). Ces analyses de paternité nous permettent en outre d'identifier l'origine du pollen ayant donné chaque semis (pollen migrant ou non-migrant). En combinant toutes ces informations, nous avons donc comparé les moyennes et les variances des caractères mesurés dans le jardin commun entre semis migrants ou non-migrants, ce qui permet de démontrer l'apport de diversité adaptative par les flux polliniques. L'accroissement en diamètre est le seul caractère pour lequel une différence significative de moyennes entre migrants et non-migrants est observée ; toutefois, les migrants semblent avoir de meilleures performances d'accroissement en diamètre, ce qui contredit le patron de différenciation adaptative. Pour la phénologie du débournement, la différence de variances entre migrants et non-migrants est significative, ce qui indique que les flux de gènes permettent d'accroître la variance génétique disponible pour la sélection.

Les caractères adaptatifs ne varient pas indépendamment les uns des autres

La variabilité génétique intra-population des caractères fonctionnels est le carburant de l'adaptation des plantes à leur environnement. On s'attend à ce que la sélection vise des ensembles de caractères plutôt que des caractères individuels, et favorise une ou plusieurs stratégies écologiques (une stratégie étant définie comme une combinaison de caractères maximisant la **valeur adaptative***).

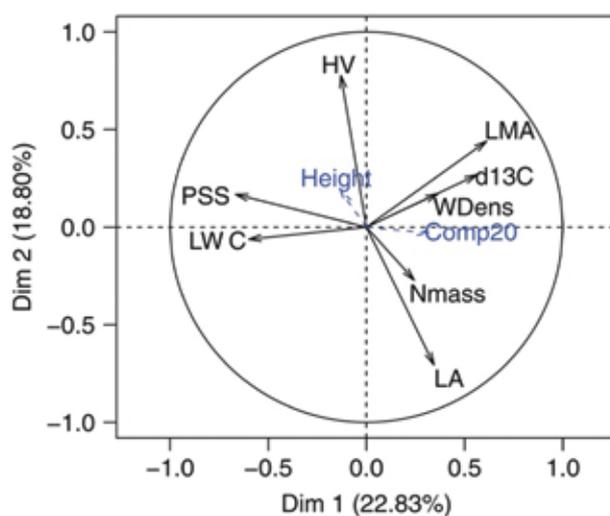
Dans une population du Ventoux soumise de façon chronique aux sécheresses estivales (provenance N1, à 900 m d'altitude), nous avons mesuré 8 caractères morphologiques, physiologiques ou phénologiques supposés adaptatifs dans la réponse au climat chez le hêtre.

Ces caractères fonctionnels ne varient pas indépendamment les uns des autres (Figure 9.4) : l'axe de variation principal oppose des individus précoces dont les feuilles ont un contenu en eau plus élevé (stratégie « dispendieuse en eau ») à des individus tardifs, plus efficaces pour l'utilisation de l'eau et à forte masse surfacique foliaire (stratégie « économe en eau »). En outre, **tous les caractères fonctionnels étudiés affectent au moins un caractère de performance** (la croissance lue dans les cernes, le nombre ou poids des fruits) et **les relations caractères-performance sont souvent non-linéaires**, impliquant des interactions entre caractères. Ces résultats suggèrent que la sélection peut favoriser à la fois des individus « dispendieux en eau » et « économes en eau » au sein d'une même population. Cette variabilité des stratégies peut être un atout pour son adaptation à un climat changeant.

Vers des approches génomiques de l'adaptation

Une autre approche pour étudier l'adaptation locale consiste à chercher une signature non pas au niveau des caractères, mais au niveau des gènes. Les nouvelles approches de séquençage permettent en effet d'accéder à la variation génomique pour un grand nombre de sites sur le génome, et ce même chez des arbres forestiers comme le hêtre ou le sapin.

Chez le sapin par exemple, l'étude pionnière de Roschanski *et al.*, utilisant des marqueurs sensibles à l'effet de la sélection naturelle, suggère l'existence d'un gradient d'adaptation à la sécheresse hivernale, culminant à l'Est, dans le Ventoux, et l'existence de pressions de sélection très locales, comme par exemple la sécheresse ou le froid, conduisant à des différences de fréquences alléliques des gènes impliqués dans ces processus entre le bas et le haut du gradient. Des études génomiques plus poussées nous permettront dans le futur de confirmer ces tendances que nous n'avions pas pu détecter sur les caractères adaptatifs eux-mêmes.



Code	Trait
PSS	Somme des notation de débournement
LMA	Masse surfacique (g/m ²)
LA	Aire foliaire (cm ²)
HV	Hubber Value
WDens	Densité du bois
LWC	Teneur en eau (feuille, %)
Nmass	Teneur en azote (feuille, %)
d13C	Efficience d'utilisation de l'eau
Height	Hauteur
Comp20	Compétition à 20 m

Figure 9.4. Co-variation des traits fonctionnels dans une population de hêtre du Ventoux (N1, 900 m d'altitude).

Cette analyse en composantes principales montre que les 8 traits fonctionnels ne varient pas indépendamment les uns des autres : l'axe de variation principal oppose des individus précoces (PSS) dont les feuilles sont riches en eau (LWC) (stratégie « dispendieuse en eau ») à des individus efficaces pour l'utilisation de l'eau (d13C) et à forte masse surfacique foliaire (LMA) (stratégie « économe en eau »).

Messages pour les gestionnaires

- En environnement non changeant (par exemple, sous un climat stable), la provenance locale présente généralement de meilleures performances que les autres provenances. Mais les changements climatiques, par leur rapidité, peuvent perturber ces patrons d'adaptation locale, qui résultent du processus naturel de réponse à la sélection passée.
- Il existe une forte variabilité génétique à l'intérieur des populations de hêtre comme de sapin, qui peut contribuer à l'adaptation des populations aux changements de leur environnement. Très peu d'adaptation locale a pu être détectée chez le sapin, mais les populations de hêtre semblent en revanche différenciées génétiquement le long du gradient d'altitude du Ventoux.
- En cas de constat de dépérissement, il n'y a pas d'urgence à exploiter les arbres sains dans des peuplements dépérissants. Ces arbres encore sains peuvent en effet présenter des génotypes plus adaptés aux nouvelles conditions environnementales. Les éliminer en sur-anticipant les effets attendus des changements climatiques peut donc compromettre l'adaptation de l'espèce sur le long terme. Il y a un compromis à trouver entre la récolte du capital sur pied (bénéfice à court terme), et l'adaptation des peuplements des espèces autochtones (bénéfice à long terme).
- Les adaptations locales observées chez le hêtre le long du gradient peuvent être valorisées pour anticiper le changement climatique en installant en altitude des provenances de piémont. Au-delà du Ventoux, les montagnes aux marges arrières (chaude et sèche) de la distribution des espèces forestières sont typiquement des forêts dans lesquelles de telles opérations sont souhaitables et possibles. Il faudrait donc faire évoluer la réglementation, pour qu'elle autorise les récoltes en dehors des peuplements classés dans ces contextes.

*Définitions

L'**environnement** désigne ici l'ensemble des conditions abiotiques (sol, climat) et biotiques (relations interspécifiques, telles que la compétition, facilitation etc...) auxquelles sont exposés les individus d'une population donnée.

Provenance : chez les arbres forestiers, une provenance désigne communément une population d'origine. Dans cette étude, nous avons distingué plusieurs **provenances** sur le mont Ventoux en fonction de leur altitude.

Un **jardin commun** désigne une plantation comparative de provenances et/ou de familles ; ce terme souligne que les différentes provenances/familles sont élevées dans un environnement aussi homogène que possible. Le jardin commun peut être localisé **ex situ**, par exemple dans une pépinière. Lorsque plusieurs jardins communs sont installés **in situ** dans des conditions similaires aux origines des provenances qui y sont élevées, on parle de transplantation réciproque.

Les **caractères de performance** (la survie, la croissance, la fécondité) sont directement liés à la valeur adaptative de l'individu. Généralement, leurs valeurs résultent de la combinaison d'un grand nombre de **caractères fonctionnels**, qui sont eux liés de façon plus indirecte à la valeur adaptative.

La **valeur adaptative** (ou **fitness**) d'un individu correspond au nombre de descendants qu'il produit pendant toute sa vie et qui survivent à la génération suivante. C'est une mesure qui intègre donc les capacités de survie et de reproduction.

La **plasticité** consiste en l'ajustement d'un caractère exprimé par un génotype donné en réponse à un changement de son environnement local, sans modification permanente du génome de l'espèce.

L'**héritabilité** d'un caractère décrit la part de sa variation qui est d'origine génétique.

Pour en savoir plus...

Bontemps A., Lefèvre F., Davi H, Oddou-Muratorio S., 2016. In situ marker-based assessment of leaf trait evolutionary potential in a marginal European beech population. *Journal of Evolutionary Biology* 29: 514–527

Gaüzère J., 2014. Effets de la dispersion du pollen à longue distance sur les capacités d'adaptation de populations de hêtre commun le long d'un gradient altitudinal (Thèse de doctorat, Université Montpellier 2 (Sciences et Techniques))

Gauzere J., Klein E.K., Brendel O., et al., 2020. Microgeographic adaptation and the effect of pollen flow on the adaptive potential of a temperate tree species. *New Phytologist*. Sous presse. doi: 10.1111/nph.16537

Latreille A., 2017. Diversité et adaptation des arbres forestiers : analyses de gradients altitudinaux et de transplantations croisées chez le sapin pectiné (thèse de doctorat, Aix-Marseille université)

Latreille A., Pichot C., 2017. Local-scale diversity and adaptation along elevational gradients assessed by reciprocal transplant experiments: lack of local adaptation in silver fir populations. *Annals of Forest Science*, 74 (4), 74-77. DOI : 10.1007/s13595-017-0673-7

Roschanski A.M., Csilléry K., Liepelt S., Oddou-Muratorio S., Ziegenhagen B., Huard F., Ullrich K.K., Postolache D., Vendramin G.G., Fady B., 2016. Evidence of divergent selection for drought and cold tolerance at landscape and local scales in *Abies alba* Mill. In: the French Mediterranean Alps. *Molecular Ecology* 25, 776–794

10. ILLUSTRATION DE LA CONCEPTION DYNAMIQUE DE L'ADAPTATION : LE CÈDRE DE L'ATLAS

François Lefèvre

INRAE, UR0629 Ecologie des Forêts Méditerranéennes (URFM)

Le cèdre de l'Atlas a été introduit en France en trois vagues principales (Cointat, 1996) : vers 1860 avec le programme **RTM***, dans les années 1930, puis dans les années 1960-80 avec des financements **FFN***, **FEOGA*** et **PIM***. Depuis, les cédraines installées ont évolué par régénération naturelle sous une sylviculture plus ou moins intensive selon les sites. Certains arbres fondateurs, survivants au stress des installations initiales, ont été laissés en place lors des interventions sylvicoles réalisées une fois le peuplement bien établi. Ils sont peu nombreux sur le Ventoux, quelques dizaines tout au plus, la sylviculture ayant éliminé la plupart de ces vieux arbres branchus, du fait de la très faible densité de fondateurs survivants, au profit des jeunes cohortes mieux conformées du fait de leur croissance à forte densité. Ces arbres fondateurs sont donc issus de graines produites dans les peuplements d'Algérie et ils sont à l'origine des trois ou quatre générations d'arbres reproducteurs qui constituent les peuplements actuels. Les graines produites actuellement dans les peuplements français sont issues de l'intercroisement de ces différentes générations d'arbres reproducteurs.

Une forte diversité génétique dans les peuplements introduits

Mesurée globalement sur la base de marqueurs génétiques, la diversité génétique est un peu plus faible chez *C. atlantica* que chez les autres *Cedrus* (Bou Dagher-Kharrat *et al.*, 2007). En revanche, malgré leur origine introduite récente, la plupart des peuplements français montrent une diversité génétique équivalente, voire supérieure, à celle des peuplements de l'aire d'origine. Cela s'explique en partie par le fait que plusieurs provenances génétiquement différenciées ont été introduites en mélange comme l'indiquent les études de diversité génétique (Lefèvre *et al.*, 2004 ; Karam 2014).

Dans les années 1970 puis dans les années 1990, l'INRA a installé des plantations comparatives de provenances de diverses espèces de cèdres. Ces expérimentations étaient destinées à tester la survie et la croissance de différents matériels génétiques dans des conditions sévères, elles sont le plus souvent hors zone de recommandation pour ces espèces. Dans ces plantations comparatives, les provenances françaises de *C. atlantica* (c'est-à-dire les plants issus de graines récoltées dans ces peuplements) montrent une meilleure survie et une meilleure croissance que les provenances de l'aire d'origine (Fig. 10.1).

Cette meilleure qualité génétique peut avoir trois raisons, non exclusives et potentiellement cumulées. La première raison est la sélection. En effet pour les cédraines issues du programme RTM qui étaient installées dans des conditions drastiques, une très forte mortalité initiale peut avoir provoqué une forte pression de sélection et seuls les individus les mieux adaptés ont survécu et contribué à l'expansion secondaire de l'espèce. La deuxième raison est la faible consanguinité des graines produites en peuplement issu de plantation. Contrairement à ce qui se passe en peuplement naturel où, du fait de la dispersion limitée des graines, les arbres voisins tendent à être apparentés et en se croisant produisent des graines avec un degré plus ou moins fort de consanguinité, la plantation initiale à partir de lots de graines mélangés revient à réduire voire supprimer tout apparentement entre arbres voisins. Il y a donc moins de consanguinité dans les graines produites ce qui limite l'expression de la dépression de consanguinité que l'on sait exister chez cette espèce (Ferriol *et al.*, 2011). La troisième raison envisageable serait un effet de vigueur hybride lié au croisement entre provenances différentes (encore non démontré à ce jour). Il est important de souligner que les deux dernières raisons ne sont pas durables à long terme : d'une part les apparentements de voisinage se créent progressivement au fil des régénérations successives, d'autre part la vigueur hybride est maximale dans les croisements de première génération et diminue par la suite.

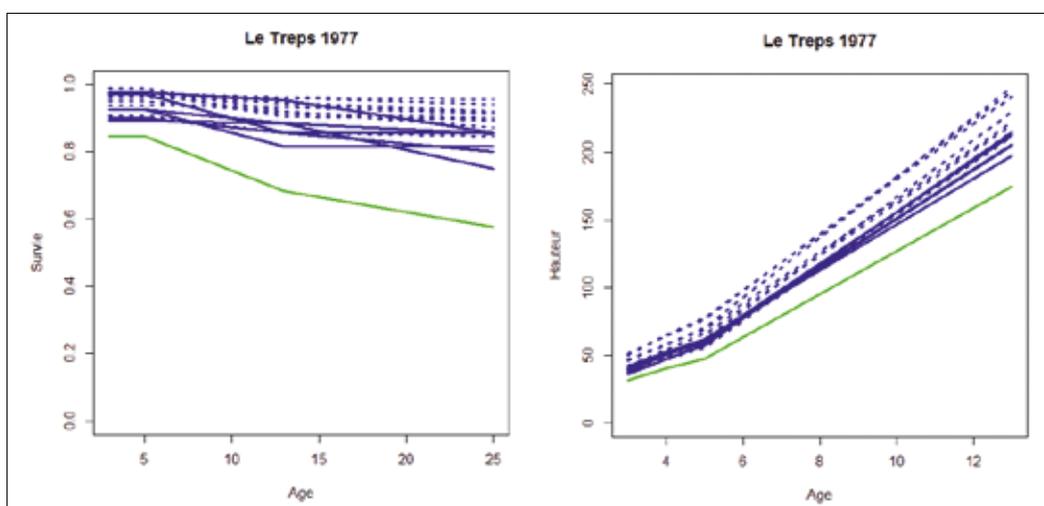


Figure 10.1. Évolution de la survie et de la croissance dans un dispositif de comparaison de provenances installé dans le massif des Maures, en conditions drastiques « hors station ».

Les provenances de *C. atlantica* sont figurées en bleu, une provenance *C. libani* est figurée en vert (le substrat acide ne convient pas à cette espèce). Les provenances françaises, figurées en pointillé, ont une meilleure survie et une meilleure croissance : cela est observé dans la grande majorité de nos dispositifs.



Récolte de cônes de cèdre de l'Atlas, provenance française.

Une acclimatation et une sélection précoce de génotypes adaptés au stress

Même si cela dépasse le cadre strict de l'espèce *C. atlantica*, l'étude de l'impact de l'événement climatique 2003 dans un test multi-sites de provenances de différentes espèces de cèdres est intéressant (Bariteau *et al.*, 2007). Le même matériel génétique (40 provenances) fut installé en test en 1993 sur trois sites très contrastés. Sur le site le plus xérique, une mortalité importante a débuté dès la plantation pour se stabiliser avant 2003 vers 35% : sur ce site la mortalité n'a pas évolué après 2003. Sur les deux autres sites où la mortalité initiale était faible à nulle, l'effet climatique 2003 y a été majeur et la mortalité a rattrapé d'un coup celle du site précédent. De façon tout à fait remarquable, après 2004, tous les sites ont non seulement le même taux de mortalité globale mais, de plus, le même classement et les mêmes taux de réussite pour chaque provenance. Cela démontre deux choses. D'une part que les plants ayant été exposés à des conditions initiales difficiles sont mieux préparés à un événement exceptionnel. D'autre part, qu'une sélection précoce au stade jeune dans des conditions de stress peut s'avérer efficace pour sélectionner des génotypes résistants à des aléas climatiques ultérieurs.

Aujourd'hui, bien évidemment, la diversité génétique du cèdre de l'Atlas en France ne cesse d'être en constante évolution, dans un contexte global d'expansion : soit d'expansion naturelle par colonisation des taillis, soit d'expansion par plantation. Les chapitres précédents ont décrit non seulement chacun des processus évolutifs mais aussi leurs interactions, notamment les interactions entre flux de gènes et adaptation locale et les interactions entre prédation des graines et diversité génétique. Le cèdre, au cœur de toutes ces interactions, illustre bien la nécessité d'avoir une conception dynamique de l'adaptation (Lefèvre 2017).

Messages pour les gestionnaires

- Ces résultats qui apportent des éléments d'explication à la supériorité constatée des provenances françaises sont pris en compte dans les recommandations d'utilisation des ressources génétiques forestières. Mais ils montrent aussi que cette supériorité n'est peut-être pas durable (à l'échelle d'une ou plusieurs rotations). Dans une perspective d'approvisionnement de graines sur le long terme, l'INRA et l'ONF se sont engagés dans un processus de création d'un verger à graines de *C. atlantica* combinant de façon originale deux objectifs : fournir des graines issues de parents sélectionnés pour leur robustesse face aux conditions xériques tout en maximisant leur diversité génétique pour des besoins futurs incertains. L'idée de base est que les arbres fondateurs survivants des introductions originelles ont passé ces phases de sélection et recèlent le maximum de la diversité que l'on peut trouver en France. Ce projet prospecte donc les arbres fondateurs survivants dans cinq cédraies françaises pour choisir les constituants du futur verger à graines.
- L'adaptation d'une ressource génétique doit être jugée dans une perspective dynamique. Ainsi, l'observation de la réponse à un événement climatique exceptionnel ou à une perturbation particulière doit toujours être interprétée au regard de la trajectoire du peuplement : les mécanismes d'acclimatation ainsi que la sylviculture antérieure jouent un rôle important sur la réponse observée. Ainsi, dans l'exemple précédent du test de provenances, la réponse à l'événement climatique de 2003 dépend à la fois du matériel génétique utilisé et d'une acclimatation à des phases de stress antérieures. De même, l'acclimatation et la sylviculture sont des leviers sur lesquels on peut agir pour renforcer l'adaptation.
- Le contexte de changement climatique est un contexte dynamique en transition continue, c'est aussi un contexte d'incertitudes multiples. Il faut donc raisonner l'adaptation comme un processus dans le temps (les nouvelles ressources génétiques pour demain doivent déjà pouvoir s'installer dans les conditions actuelles). De plus, il faut avoir l'humilité de reconnaître notre ignorance partielle des scénarios futurs, et donc l'objectif de préservation du potentiel adaptatif pour répondre à des futurs inattendus doit toujours accompagner l'objectif d'adaptation à des tendances quasi-certaines. Ainsi dans le cadre d'un projet du Réseau Mixte et Technologique AFORCE, l'INRA, l'ONF et d'autres partenaires développent des outils de simulation, sur la plate-forme de modélisation CAPSIS, permettant d'évaluer les impacts génétiques à court terme (adaptation) et à long terme (potentiel adaptatif) de différentes options sylvicoles (Lefèvre *et al.*, 2019; Fig.10.2).

*Définitions

RTM = Restauration des Terrains en Montagne

FFN = Fonds Forestier National

FEOGA = Fonds Européen d'Orientation et de Garantie Agricole

PIM = Programmes Intégrés Méditerranéens

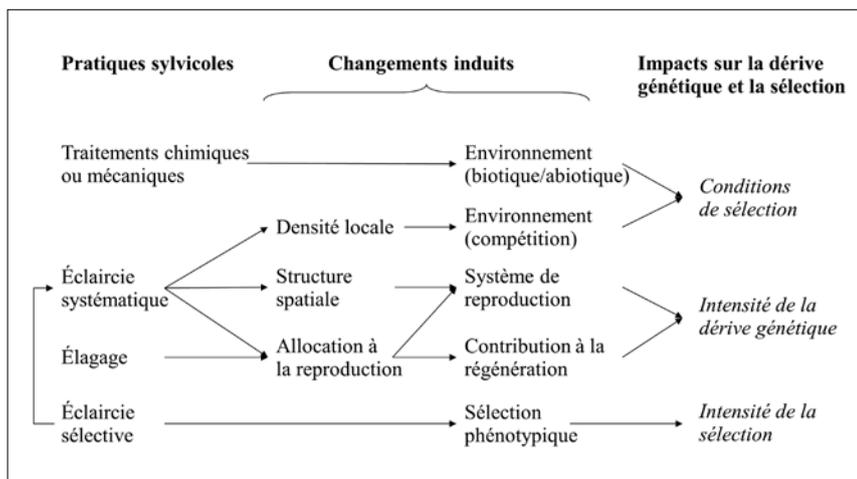


Figure 10.2. - illustration des mécanismes d'impacts des pratiques sylvicoles sur les deux processus clés de la dynamique évolutive des peuplements que sont la dérive génétique et la sélection.

Ces mécanismes sont connus qualitativement, leur analyse quantitative passe par des approches de simulations. Schéma traduit de Lefèvre et al. (2014).

NB : dérive génétique = évolution aléatoire au fil des générations lorsque le nombre de reproducteurs efficaces est réduit ou lorsque la contribution à la régénération est très inégale.



© C. Gayard, ONF

Pour en savoir plus...

Bariteau M, Vauthier D, Pommery J, Reï F, Royer J, 2007. Les meilleures provenances de cèdres pour le reboisement en France méditerranéenne. Forêt Entreprise 174: 21-26

Bou Dagher-Kharrat M, Mariette S, Lefèvre F, Fady B, Grenier G, Plomion C, Savouré A, 2007. Geographical diversity and genetic relationships among Cedrus species estimated by AFLP. Tree Genetics and Genomes 3: 275-285

Cointat M, 1996. Le roman du cèdre. Revue Forestière Française 48: 503-526

Ferriol M, Pichot C, Lefèvre F, 2011. Variation of selfing rate and inbreeding depression among individuals and across generations within an admixed Cedrus population. Heredity 106: 146-157

Karam MJ, 2014. Approche moléculaire des mécanismes de microévolution chez une espèce d'arbre introduite, Cedrus atlantica Manetti. Thèse, Université Montpellier 2

Lefèvre F, Fady B, Fallour-Rubio D, Ghosn D, Bariteau M, 2004. Impact of founder population, drift and selection on the genetic diversity of a recently translocated tree population. Heredity 93: 542-550

Lefèvre F, Boivin T, Bontemps A, Courbet F, Davi H, Durand-Gillmann M, Fady B, Gauzere J, Gidoïn C, Karam MJ, Lalagüe H, Oddou-Muratorio S, Pichot C, 2014. Considering evolutionary processes in adaptive forestry. Annals of Forest Science 71: 723-739

Lefèvre F, 2017. Apports des sciences de la vie pour comprendre et raisonner les agrosystèmes : exemple de la génétique pour les forêts. Notes Académiques de l'Académie d'Agriculture de France, 7: 1-19

Lefèvre F, Godineau C, Beudez N, de Coligny F, Courbet F, Oddou-Muratorio S, Sanchez L, Deleuze C, Pichot C, Chartier M, Musch B, François D, Girard S, Guyot J, Le-Legard Moreau L, Riou-Nivert P, Rousselle Y, Salvaudon A, Sédilot-Gasmi C, 2019. Comprendre comment la sylviculture modifie la qualité génétique et les capacités d'adaptation des peuplements. Forêt-entreprise, 249: 49-51

11. ÉTUDE PROSPECTIVE DE L'IMPACT DES CHANGEMENTS CLIMATIQUES ET SOCIO-ÉCONOMIQUES SUR LES FORÊTS DU MONT VENTOUX

François Lefèvre⁽¹⁾, Hendrik Davi⁽¹⁾, Florence Jean⁽¹⁾, Olivier Delaprisson⁽²⁾, Eric Rigolot⁽¹⁾

(1) INRAE, UR0629 Ecologie des Forêts Méditerranéennes (URFM)

(2) ONF, unité territoriale du Ventoux



© Charles Pujos, ONF

Depuis les reboisements RTM, les forêts du mont Ventoux n'ont cessé d'évoluer par le jeu couplé des aménagements et de la sylviculture et des processus spontanés de sylvigénèse, expansion/rétraction d'espèces, etc. Le contexte du changement climatique est un nouveau facteur d'évolution qu'il faut prendre en compte (c'est d'ailleurs plus sa prise en compte qui est récente que le phénomène lui-même). Les aléas climatiques récents ont eu un impact visible sur les forêts du mont Ventoux, par exemple sur les dépérissements de sapin suite aux années 2003-2005 (voir le chapitre 4). Ce contexte de changement climatique est non seulement un élément majeur des évolutions futures, tant par ses effets directs que par ses effets induits, dont les changements des pratiques de gestion dans des démarches préventives ou curatives, c'est aussi un contexte d'incertitudes multiples : incertitudes sur la fréquence et l'intensité des aléas, incertitudes sur la capacité de réponse des espèces et des écosystèmes, incertitudes sur les impacts à court et long terme des pratiques de gestion sur cette réponse. À l'échelle des objectifs de gestion, le changement sera notable mais les incertitudes sont grandes

et il faut agir par anticipation. Se superposant au changement climatique, de nouvelles mutations apparaissent au plan socio-économique sur les attentes vis-à-vis de la forêt et les débouchés, par exemple l'attention portée aux enjeux de biodiversité et l'émergence d'une filière bois énergie se déclinant à différentes échelles. Là aussi il y a de nombreuses incertitudes. Enfin, les deux changements se combinent dans le temps et la réponse des forêts dépendra de leurs interactions. On parle souvent de « nouveau paradigme » pour la gestion forestière : cela tient notamment au fait qu'il est difficile (et risqué) de vouloir prédire précisément un futur permettant d'avoir une démarche d'optimisation de ses objectifs. On doit s'orienter vers plus de flexibilité, envisager des futurs possibles (au pluriel) et aller dans le sens d'une stratégie adaptative. La démarche scientifique d'élaboration de scénarios s'inscrit dans cette perspective.

Dans le cadre d'un projet Euro-Méditerranéen coordonné par l'URFM (2015-2018), nous avons développé des scénarios suivant une méthodologie commune (Morán-Ordóñez *et al.*, 2019) déclinée sur

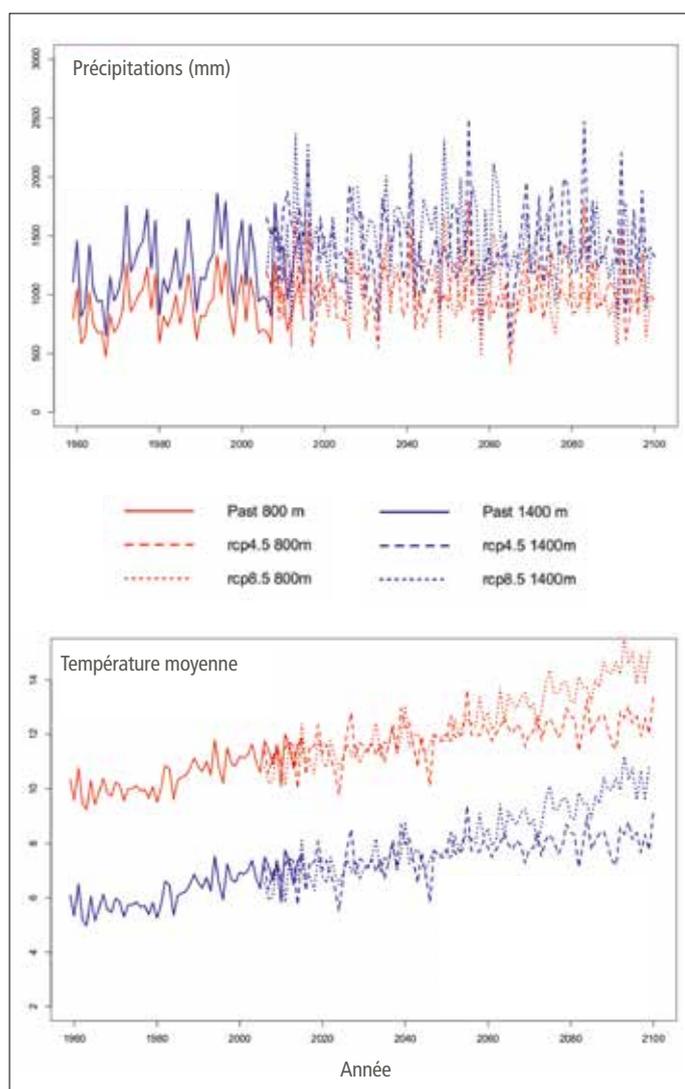


Figure 11.1. Scénarios d'évolution des précipitations et des températures moyennes, dérivés des scénarios climatiques globaux RCP4.5 et RCP8.5, pour deux niveaux d'altitude au mont Ventoux (800 et 1400 m, versant nord).

cinq cas d'étude : les forêts du mont Ventoux, deux sites en Espagne (Catalogne et Castille), un site en Slovénie et un site en Tunisie. Sur chacun de ces sites, la méthodologie consiste à élaborer des scénarios de changement climatique locaux sur la base de deux scénarios climatiques globaux (RCP 4.5 et 8.5, respectivement peu et très pessimiste) pour trois horizons temporels (2035, 2050 et 2100), et à élaborer des scénarios de changement d'orientation des politiques forestières sur la base de la prospective européenne **EFSOS II***. Nous n'avons retenu de cette prospective européenne que les deux scénarios politiques (en plus de la poursuite de la tendance actuelle) susceptibles d'avoir le plus fort impact local : une orientation en faveur du stockage de carbone dans l'écosystème et une orientation en faveur du bois énergie. Nous avons considéré que le scénario de renforcement de la compétitivité de la filière se concentrerait sur d'autres régions plus productive, et qu'une politique de renforcement de la priorité à la biodiversité se concentrerait sur d'autres régions plus en déficit d'effort dans ce domaine. S'appuyant sur la connaissance qu'ont les gestionnaires de la structure actuelle de la diversité des essences forestières, les modèles fonctionnels à bases écophysologiques permettent

d'évaluer quantitativement certains services écosystémiques rendus par les forêts sous le climat actuel (par exemple la production de bois ou la séquestration de carbone). Ces mêmes modèles peuvent nous aider à simuler la réponse des écosystèmes dans les divers futurs climatiques scénarisés. Tenant compte de ces scénarios de réponse possible, croisés avec les scénarios de changement de politique forestière, le dialogue avec les gestionnaires permet d'envisager des scénarios d'options de gestion futures. Toutes ces différentes combinaisons conduisent à des scénarios de services écosystémiques fournis par les forêts, que l'on soumet à une analyse économique : là aussi, l'objectif de cette évaluation économique n'est pas de prédire une valeur absolue mais de comparer différents scénarios relativement les uns aux autres.

Sur le mont Ventoux, les services écosystémiques évalués sont : la production de bois d'œuvre, la production de bois énergie, le sylvopastoralisme, le stockage de carbone, la protection contre l'érosion des sols, les services récréatifs ; la qualité des habitats est également prise en compte mais sans évaluation économique. Les scénarios climatiques régionalisés en termes de précipitations et de température moyenne pour deux niveaux altitudinaux sont donnés sur la figure 11.1. Au plan socio-économique, les scénarios narratifs envisagés sont résumés dans le tableau 11.1. page suivante.

Messages pour les gestionnaires

L'exercice de prospective invite à la co-construction de scénarios entre chercheurs et gestionnaires. Les scénarios climatiques globaux sont régulièrement mis à jour, et les outils statistiques de leur déclinaison locale sont disponibles. Les scénarios socio-économiques globaux sont disponibles, notamment au niveau européen, pour les décliner à l'échelle locale l'expertise des acteurs de terrain est indispensable. Cette démarche de co-construction conduit à de nouvelles pratiques de recherche prometteuses pour la production d'éléments de réflexion pour des politiques territoriales.

0 – Scénario de référence (tendanciel)

La surface forestière continue de s'accroître au rythme de 1% par an. La consommation actuelle de bois se répartit de la façon suivante : 60% papier et trituration (*Pinus nigra*), 8% sciage (*Abies alba*, *Cedrus atlantica*), 32% énergie (dont 28% bois bûche *Quercus ilex* et *Quercus pubescens*). Sur la base d'un accroissement annuel du PIB de 1%, les projections EFSOS prédisent un accroissement de la consommation de bois de 0,72% par an et de la consommation de bois énergie de 1,5% par an. Une nouvelle structure locale de protection sera créée avec le PNR mais il n'y aura pas de changement du cadre institutionnel national. La régénération naturelle d'essences autochtones sera favorisée. La proportion de taillis sera inchangée. L'accès aux forêts de production sera légèrement amélioré mais aucune route nouvelle ne sera construite. Les méthodes de récolte et d'exploitation classiques resteront majoritairement utilisées.

1 – Promouvoir le stock de carbone dans le bois sur pied et dans les sols

Les accroissements de la consommation totale de bois et de la consommation de bois énergie seront plus faibles que dans le scénario précédent (respectivement 0,5% et 1,2%). Le contexte institutionnel national évoluera notablement par le paiement des propriétaires pour le stock de carbone et/ou pour subventionner les actions de gestion allant dans ce sens. De plus, la surface des forêts privées en gestion augmentera à travers des regroupements. Une stratégie mixte se développera avec (1) des forêts âgées de hêtre et de sapin non gérées (îlots de biodiversité) ou en gestion moins dynamique avec allongement de la durée de révolution dans les zones d'altitude ou les zones peu accessibles, et (2) des forêts de pin en gestion intensive visant à augmenter leur productivité. Les changements d'itinéraires sylvicoles porteront sur l'optimisation de la durée de révolution et sur la proportion de forêts passant en coupe. Dans ce cas, on utilisera CASTANEA pour rechercher les durées de révolution et proportion de coupe qui optimisent le stock de carbone dans les forêts de pins. Dans toute les forêts, l'exportation des rémanents sera réduite.

2 – Promouvoir la biomasse énergie

Ce scénario se caractérise par un fort accroissement de la demande en bois énergie. Cette demande sera répartie sur l'ensemble du territoire régional, y compris dans la zone d'étude du Ventoux. La consommation de bois énergie sera accrue d'un facteur 3,5, soit un taux d'accroissement de 6,5% par an. Les forêts relevant du régime forestier seront moins impactées du fait de leurs plans d'aménagement et du fait de leur niveau actuel d'exploitation. L'accroissement de la demande se fera plus fortement sur forêts privées, essentiellement les petites forêts sans plan de gestion. Pour les forêts de Pin noir, l'utilisation accrue pour le bois énergie viendra en compétition avec l'utilisation en pâte et trituration. Dans une moindre mesure, les espèces du genre *Quercus* seront aussi utilisées pour l'énergie, en compétition avec l'utilisation en bois-bûche, mais à un niveau moindre que les *Pinus*. La régénération naturelle des essences autochtones sera favorisée, sauf dans le cas de dépérissements massifs dus à la sécheresse où des plantations de pins sont envisageables. Les accès aux massifs seront améliorés par de nouvelles routes et de nouvelles techniques de récolte et d'exploitation. L'extraction des rémanents est autorisée et peut devenir exhaustive (branches inférieures à 8 cm de diamètre, feuillage, etc.).

Tableau 11.1. Scénarios narratifs d'impacts locaux de changements de politiques forestières dérivés des scénarios de la prospective européenne EFSOS II

Globalement, dans tous les scénarios de gestion, la croissance sera probablement ralentie aux étages bioclimatiques "bas" (Méditerranéen, supra-Méditerranéen et basses altitudes) et accrue aux étages supérieurs. Ces tendances sont prédites plus précisément pour chaque essence et chaque étage bioclimatique avec le modèle CASTANEA en utilisant les deux scénarios climatiques (RCP4.5 et RCP8.5).

*Définition

Les **prospectives EFSOS** (European Forest Sector Outlook Survey) visent à formuler des scénarios d'évolution future pour le secteur forestier à l'échelle du continent européen (56 pays). Ces scénarios explorent les conséquences de diverses stratégies de gestion eu égard aux multiples attentes portées sur les forêts : attentes sur leur contribution à l'atténuation des effets du changement climatique et sur l'adaptation, attentes sur la production durable de matières premières pour l'industrie, attentes sur de multiples services écosystémiques, attentes sur la contribution à la conservation de la biodiversité. La prospective EFSOS II (2010-2030) explore quatre scénarios de politique forestière, en plus d'un scénario tendanciel de maintien des politiques actuelles sans changement : (1) promouvoir le stock de carbone dans le bois sur pied et dans les sols, (2) promouvoir le bois énergie, (3) priorité à la biodiversité, (4) promouvoir l'innovation et la compétitivité de la filière.

(<https://www.unece.org/efsos2.html>).

Pour en savoir plus...

Cailleret M., Nourtier M., Amm M., Durand-Gillmann M., Davi H., 2013. Drought-Induced Decline and Mortality of Silver Fir Differ among Three Sites in Southern France. *Annals of Forest Science*, 71: 643-57.

Cordonnier T, Gosselin F. 2009. La gestion forestière adaptative : intégrer l'acquisition de connaissances parmi les objectifs de gestion. *Revue Forestière Française*, LXI(2), 131-144.

Morán-Ordóñez A., Rocas Díaz J.V., Otsu K., Ameztegui A., Coll L., Lefèvre F., Retana J., Brotons L., 2019. The use of scenarios and models to evaluate the future of nature values and ecosystem services in Mediterranean forests. *Regional Environmental Change*, 19:415-428.

LE PROFIL CULTURAL : UNE MÉTHODE D'OBSERVATION POUR ANALYSER LES IMPACTS DE LA PRÉPARATION MÉCANISÉE DU SITE SUR LA STRUCTURE DU SOL

**Florian Vast¹, Catherine Collet¹, Rémi Koller²,
Noémie Pousse³, Claudine Richter⁴**

1 INRAE Centre Grand Est Nancy, UMR SILVA 1434, pôle RENFOR

2 Association pour la Relance Agronomique en Alsace – SCHILTIGHEIM.

3 ONF, pôle RDI d'Avignon

4 ONF, pôle RDI de Fontainebleau

Face à la problématique du renouvellement forestier en stations contraignantes, la R&D s'attache à concevoir, tester et évaluer des techniques appropriées de préparation mécanisée du sol avant plantation. L'évaluation s'appuie légitimement sur la survie et la croissance des plants. Mais pour interpréter les résultats, il faut aussi pouvoir caractériser et analyser les effets sur le sol et ses propriétés. C'est l'objet d'une méthode développée en agronomie et qu'on peut adapter au milieu forestier : le profil cultural. Voyons de quoi il s'agit.

La plantation est une méthode de renouvellement qui permet de répondre aux enjeux actuels et futurs de la gestion forestière, notamment l'adaptation aux changements climatiques, aux évolutions de la filière forêt-bois et aux attentes de la société. Elle est le plus souvent précédée d'une Préparation Mécanisée du Site (PMS) destinée à lever des contraintes qui peuvent freiner voire compromettre l'installation et le développement des plants, ou entraver les interventions sylvicoles : végétation excessivement concurrentielle, sol compact ou engorgé, éventuellement attaques d'insectes ou petits rongeurs (Löf 2000), rémanents d'exploitation gênant l'accès aux plants... Les méthodes de PMS sont souvent choisies pour remplir simultanément plusieurs objectifs. En France, le recours à la PMS avant plantation a augmenté, avec l'abandon progressif des herbicides en forêt. De nombreux outils sont actuellement disponibles pour les gestionnaires.

Les travaux d'évaluation des effets de la PMS avant plantation se sont beaucoup intéressés aux performances des plants mais les impacts de la PMS sur les propriétés du sol ont été peu documentés. Le sol a des fonctions fondamentales pour les jeunes arbres : support physique pour l'enracinement, réservoir d'eau et d'éléments nutritifs, habitat de micro et macro organismes dont l'action est primordiale pour le recyclage de la matière organique et la disponibilité des éléments minéraux. La PMS modifie de nombreuses caractéristiques du sol : densité apparente, teneur en eau et en nutriments, température, teneur en matière organique, stock de carbone (Roger-Estrade et al. 2014), le type et l'intensité des modifications induites variant fortement selon le type de sol et les outils utilisés (Prévost 1992, Löf et al. 2012). Mais curieusement, on ne sait pas grand-chose des impacts directs sur la structure du sol, alors que leur caractérisation paraît indispensable pour comprendre et analyser les effets de la PMS sur le sol et les conséquences pour les plants.

Pour caractériser et quantifier l'impact de la PMS sur la structure du sol, le pôle RENFOR* et le département RDI de l'ONF, en partenariat avec l'ARAA*, ont adapté au contexte de la plantation forestière une méthode développée en agronomie, qui se base sur l'analyse d'un "profil cultural". Le profil cultural est différent du profil pédologique : il se définit comme l'ensemble constitué par la succession des couches de terre, individualisées par l'intervention des instruments de culture, les racines des végétaux et les facteurs naturels réagissant à ces actions (Henin et al. 1969). Selon Manichon et Gautronneau (1987), la méthode du profil cultural est à la fois un outil de recherche pour analyser une technique de PMS particulière ou comparer des itinéraires techniques, un outil d'expertise pour identifier d'éventuels accidents liés à la mise en œuvre d'une PMS, et un outil pédagogique pour visualiser les effets directs de la PMS.

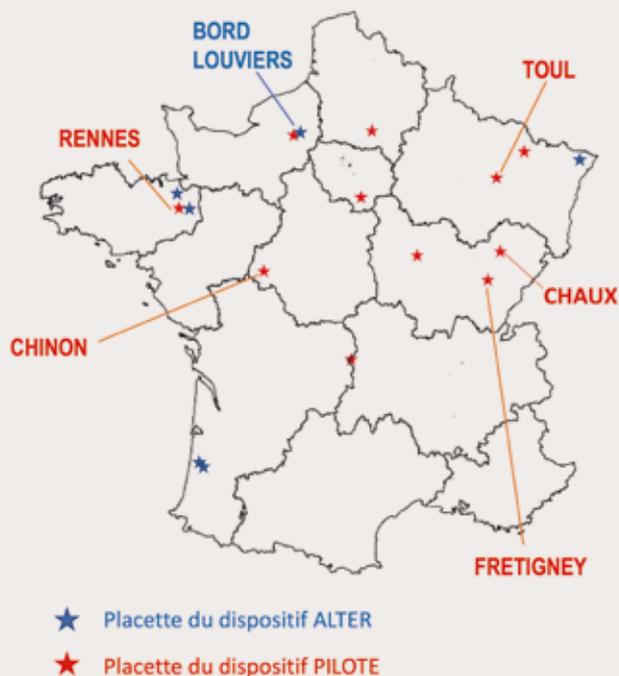
Cet article a pour objectif de présenter la méthode en expliquant son principe et sa mise en œuvre concrète en conditions forestières, et de commenter les premiers résultats d'analyses de profils réalisés, à titre exploratoire, sur une sélection de sites des réseaux expérimentaux ALTER et PILOTE (voir encadré 1). Ces deux réseaux testent des modes de PMS visant à réduire une forte compétition de la végétation vis-à-vis du plant, à décompacter le sol et, dans les contextes de fort engorgement, à former des billons pour mettre le plant hors d'eau.

1 - Les sites d'étude, dans les réseaux expérimentaux ALTER et PILOTE

Les sites sélectionnés pour cette étude (cf. carte et tableau) font partie des réseaux expérimentaux **ALTER** « **AL**ternative aux **HER**bicides en forêt » et **PILOTE**. Le premier a pour objectifs d'analyser la compétition entre la végétation et les jeunes plants, dans différents contextes régionaux où la végétation concurrente est composée de fougère aigle et/ou de molinie, et de quantifier l'effet des méthodes alternatives de PMS sur la survie et la croissance des plants.

Le réseau **PILOTE** a pour objectifs de délimiter le champ d'application des méthodes en termes de conditions stationnelles, d'intégrer ces méthodes à des itinéraires techniques de plantation, et d'estimer les effets sur les plants et les coûts de mise en œuvre de ces nouveaux itinéraires, dans différents contextes régionaux et stationnels.

Chaque réseau de chantiers de plantation se base sur un protocole d'étude commun.



	Toul	Chinon	Fretigney	Rennes	Bord Louviers	Chaux
Altitude	240m	118m	250m	75m	55m	250m
Pente	Max 10%	Nulle	Max 15%	Nulle	Nulle	Nulle
Température moyenne	10,4 °C	11,2 °C	11 °C	12,1 °C	11 °C	10,7°C
Précipitations	775 mm/an	716 mm/an	700 mm/an	836 mm/an	730 mm/an	1134 mm/an
Géologie	Alluvion récentes sur argiles et marnes	Eocène détritique continental	Limons des plateaux, argiles d'altération	Schiste briovérien	Alluvion anciennes de la seine	Limons sur cailloutis
Sol (référentiel pédologique 2008 afes)	Brunisol eutriqué à calcosol	Planosol Typique	Luvisol	Redoxisol	Podzsol ocrique	Redoxisol
Végétation concurrente	Graminées	Molinie Callune Fougère aigle	Ronces Graminées	Molinie	Fougère aigle	Molinie
Essence	Pin sylvestre	Pin Sylvestre	Douglas	Pin maritime	Chêne sessile Pin laricio de Corse	Chêne sessile Pin Sylvestre
Mois et Année de la PMS	Sept. 2017	Juil. à Sept. 2014	Oct. 2013	Sept. 2015	Oct. 2010	Oct. 2013
Année Profil	2018	2017	2014	2018	2015	2016

Plus d'informations sur : www6.inrae.fr/renfor/Reseaux-d-experimentation

La méthode du profil culturel : principe et mise en œuvre

La méthode du profil culturel est une méthode d'observation et de diagnostic conçue en sciences agronomiques (Manichon et Gautronneau, 1987). Elle vise à évaluer les effets engendrés par la PMS sur l'état structural du sol et à en déduire les impacts potentiels sur la distribution spatiale et le fonctionnement des systèmes racinaires des plants et, donc, sur leur croissance future. Elle se base sur l'observation directe du sol, selon un plan vertical (paroi d'une fosse pédologique). La structure du sol, résultant de la pédogénèse et de la PMS, est décrite et différents marqueurs de l'action de la PMS sont relevés.

Un emplacement représentatif de la zone à décrire est choisi dans la parcelle. Le plan du profil est positionné perpendiculairement au sens du travail de l'outil, et doit être assez grand pour permettre la description de toute la zone potentiellement impactée par la PMS (Fig. 1) : largeur au moins égale à la largeur de l'outil de PMS et du porte outil (tracteur ou pelle mécanique), profondeur au moins égale à la profondeur attendue du travail de l'outil. La fosse est généralement ouverte à l'aide d'une mini pelle. La face à décrire est rafraîchie à l'aide d'un couteau. On matérialise avec deux double-mètres un repère orthonormé permettant de relever les coordonnées des points d'observation (Fig. 2). Le centre du repère est positionné sur la ligne de plantation, au niveau estimé du sol avant perturbation. La description identifiera des zones de sol de structure homogène qu'on délimite à l'aide de repères visuels (tees de golf par exemple) implantés dans le profil.

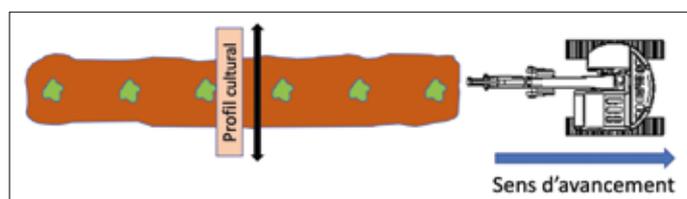


Figure 1. Emplacement et orientation du profil culturel.

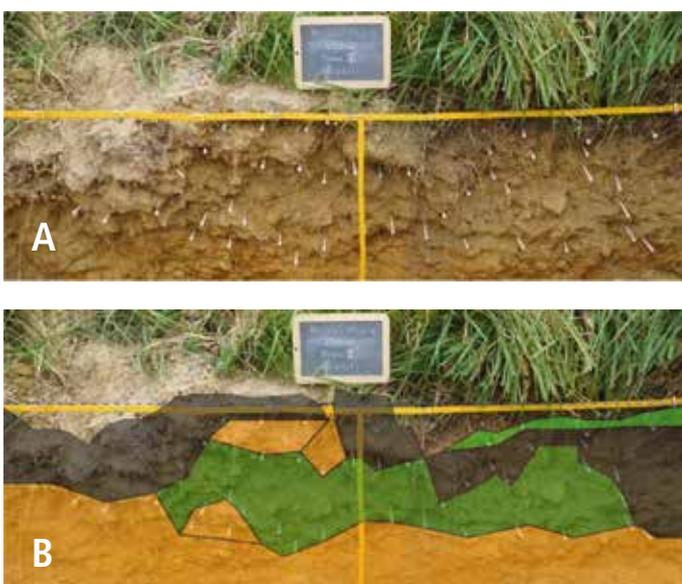


Figure 2. Profil culturel avec délimitation des zones de structure homogène : (A) sur le terrain avec des tees de golf et (B) sur image avec les polygones (Code couleur : voir figure 3).

Description du profil

L'aspect du profil varie dans les deux dimensions, verticale et horizontale. La variabilité verticale résulte à la fois de l'évolution spontanée du sol et des actions culturales, alors que la variabilité horizontale résulte principalement des actions culturales. La description consiste d'abord à partitionner le profil en zones homogènes du point de vue des contraintes subies et de l'état qui en résulte. La partition verticale se base sur l'identification des différents horizons, d'origine anthropique ou pédologique. Latéralement, chaque horizon est partitionné après identification des zones de sol travaillé, des passages des roues des engins, et des zones indemnes de toute action anthropique.

Chaque zone est décrite selon les caractéristiques suivantes :

- l'état structural du sol (terre fine, mottes identifiables, zones tassées) ;
- la présence de vides éventuels (naturels ou créés par les outils) ;
- la localisation et l'état des matières organiques ;
- l'activité biologique (galeries de vers de terre, turricules...) ;
- l'hydromorphie ;
- les surfaces lissées par le passage des outils (principalement dans les argiles) ;
- la présence de racines et leur morphologie.

Les zones de sol homogènes ainsi identifiées sont cartographiées dans le repère.

Focus sur l'état structural

L'état structural du sol est estimé par l'observation des mottes, décrites selon deux critères : leur mode d'assemblage et leur état interne (Manichon et Gautronneau 1987).

L'assemblage des mottes est décrit à l'échelle de la zone de sol examinée. Il s'agit d'évaluer à la pointe du couteau leur existence et leur cohésion, selon une classification en quatre niveaux de compacité croissante :

- 1 Les mottes sont bien individualisées
- 2 Les mottes ne sont pas individualisées mais facilement discernables. Sous l'action de la pointe du couteau, des mottes de taille variable se détachent facilement de la face de description.
- 3 Les mottes ne sont pas individualisées et ne sont pas facilement discernables. Il faut exercer une pression du couteau plus forte pour les extraire du profil.
- 4 Les mottes ne sont pas discernables et la structure est continue et massive. La pointe de couteau ne s'enfonce pas ou quasiment pas. Il est très difficile d'extraire une motte de cette zone.

On estime ensuite l'état interne des mottes, en les fracturant manuellement pour en observer l'intérieur, selon trois classes :

- A Forte rugosité des faces de fragmentation, et agrégats discernables dans les mottes. La porosité est importante et témoigne d'une absence de tassement.
- B Aspect continu de la face de fragmentation avec des amorces de fissures. On note une faible porosité.
- C Aspect continu de la face de fragmentation, sans rugosité. La porosité est très faible. Cet état résulte très souvent d'un compactage d'origine anthropique.

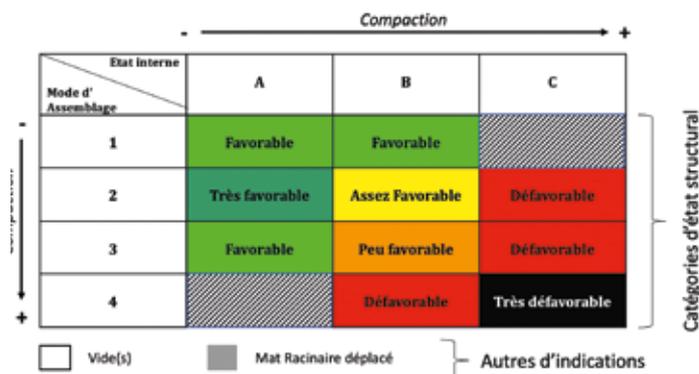


Figure 3. Estimation de la qualité de l'état structural du sol vis-à-vis de l'enracinement des plantes à partir des notations d'état interne et d'assemblage des mottes

Les schémas des profils culturaux (figures 2, 4 à 7) utilisent le code couleur des différentes catégories d'état structural et autres indications présentés ici.

Interprétation du profil

Pour chaque zone de sol, les notations d'assemblage et d'état interne des mottes sont agrégées en une appréciation unique de la qualité de la structure vis-à-vis de l'enracinement, selon six classes s'échelonnant de "très défavorable" à "très favorable" (Fig. 3).

Le profil fait alors l'objet d'une représentation schématique standard utilisant un code couleur pour les différentes qualités de structure. Selon cette représentation, chaque zone de sol homogène forme un polygone dont on peut estimer les coordonnées ainsi que la surface. Cela permet d'extraire des variables quantitatives qui facilitent la comparaison des différents profils réalisés. Elle permet notamment de quantifier le volume de sol perturbé, le volume facilement prospectable pour les racines, et la profondeur réelle atteinte par l'outil.

Pour finir, on s'attache à l'interprétation du profil, pour analyser les impacts de la PMS et pour estimer les potentialités de la parcelle ainsi préparée, vis-à-vis du développement futur des plants. Cette interprétation n'est valable que pour les profils et pour le contexte local dans lequel la description est réalisée. La variabilité des résultats (liée aux conditions pédologiques, aux conditions climatiques lors de la réalisation de la PMS et à la dextérité de l'utilisateur de l'outil) ne permet pas de généraliser sans précautions les performances d'un outil observées dans une situation donnée.

Exemples de profils culturaux

Les profils culturaux présentés sont un échantillon assez varié des 106 profils culturaux actuellement réalisés dans les réseaux PILOTE et ALTER. Parmi l'ensemble des outils de PMS testés dans les réseaux, nous nous sommes focalisés sur cinq outils (encadré 2).

La figure 4 montre les impacts du sous-soleur multifonction (SSMF), en comparaison d'une modalité témoin sans PMS, dans le dispositif de Bord Louviers. La parcelle est située dans un secteur sinistré par une tempête en 1989 où il y a eu une forte circulation d'engins. Dans le témoin, on observe un premier horizon « assez favorable » entre 0 et -15 cm, puis un horizon continu « peu favorable » à l'enracinement entre -15 cm et

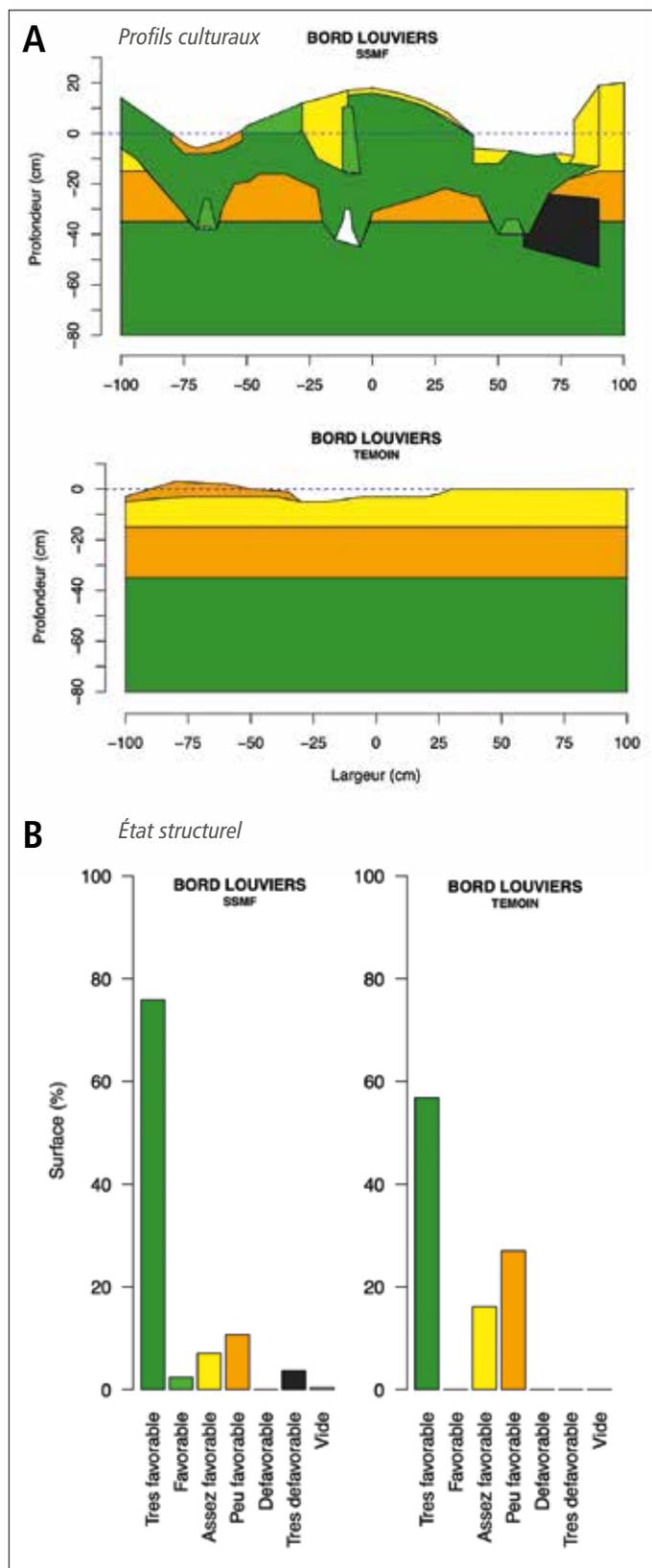
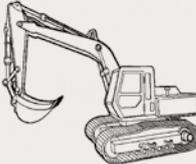


Figure 4. Profils culturaux réalisés dans le site de Bord-Louviers dans une parcelle travaillée au sous-soleur multifonction (avec réalisation d'un billon) et dans la modalité témoin sans PMS.

(A) Représentation standard : la ligne pointillée bleue correspond au niveau moyen du sol avant PMS ; le code couleur est explicité figure 3. (B) Importance relative des niveaux d'état structural exprimée en pourcentage de la surface travaillée du profil.

2 - Outils de PMS évalués

Photo de l'outil	Descriptif de l'outil	Porte outil
	<p>La BIDENT MAILLARD® s'utilise la plupart du temps en préparation de plantation. Cet outil fracture et décompacte le sol jusqu'à 70-90 cm de profondeur, sur une largeur minimale de 1,5 m. Il permet également de déblayer le sol des obstacles et de la végétation concurrente.</p> <p>La Bident Maillard® est adaptable sur pelle mécanique (20-24 tonnes). Des trains de chaîne longs sont privilégiés afin de réduire le tassement du sol (portance de 310 à 350g/cm²). L'outil est composé de :</p> <ul style="list-style-type: none"> • deux dents de sous-solage de 1 m de hauteur, biseautées à l'avant, espacées de 1 m et munies de trois paires d'ailettes de 18 cm de longueur ; • un peigne désherbeur de 1,80 m de largeur. 	
	<p>Le SOUS SOLEUR MULTIFONCTION® s'utilise principalement en préparation de plantation, et occasionnellement en régénération naturelle. Sa fonction principale est la décompaction du sol jusqu'à 60 cm de profondeur. Il élimine au préalable la majorité des espèces végétales ou des obstacles. Cet outil permet de réaliser la technique 3B.</p> <p>Le Sous-Soleur Multifonction® est composé de 4 éléments :</p> <ul style="list-style-type: none"> • peigne désherbeur large de 60 cm ; • corps vertical haut de 60 cm et biseauté à l'avant ; • deux ailettes triangulaires biseautées, de part et d'autre du corps vertical à hauteurs différentes ; • obus central de sous solage, fixé sur la base du corps vertical et pointu à son extrémité. <p>Cet outil peut être considéré comme une pioche géante. C'est la différence avec un sous-soleur classique, utilisé en traction linéaire et constante.</p>	
	<p>Le CULTI 3B® s'utilise en préparation de plantation. Ses fonctions principales sont la décompaction et la fracturation des sols tassés jusqu'à 40-60 cm de profondeur, et la réalisation d'un billon.</p> <p>Le Culti 3B® est un outil tracté (tracteur de 6 à 9 tonnes, d'une puissance de 140 à 200 ch). Son poids : 2,2 tonnes. Ses dimensions : longueur = 3,50 m, largeur = 2,40 m. L'outil se fixe à l'arrière du tracteur sur le système 3 points, le mieux étant d'utiliser un 3 points hydraulique. Il se compose de :</p> <ul style="list-style-type: none"> • dent de sous-solage haute de 87 cm, rétractable. Deux ailettes triangulaires biseautées sont fixées de part et d'autre de la dent, à la même hauteur ; • cadre sur lequel sont fixés deux bras réglables qui permettent de travailler le sol sur 2 largeurs différentes. Les bras supportent les disques et leurs ressorts à lame ; • deux paires de disques (Ø 810 mm) à profil tranchant, indépendants et non motorisés, fixées sur les bras. 	
	<p>Le RAZHERB® s'utilise en préparation de plantation. Ses fonctions principales sont l'élimination, par raclage, du tapis herbacé de graminées (molinie), carex ou joncs, avant un travail de sol. Sur sol sableux : griffage du sol avec les dents du même outil, après le raclage.</p> <p>Le Razherb® se compose de :</p> <ul style="list-style-type: none"> • dents de griffage légèrement courbées de 30 cm à l'avant de l'outil ; • un godet sur lequel une lame a été ajoutée pour « trancher » la végétation ; • un « niveau » pour faciliter un travail horizontal ; • chaînes situées de part et d'autre du godet pour limiter le bourrage de la végétation. 	
	<p>Le SCARIFICATEUR REVERSIBLE® s'utilise en préparation de régénération naturelle ou de plantation. Cet outil élimine la végétation par arrachage et réalise ensuite un travail du sol sur 30-40 cm de profondeur par griffage. Il se compose de :</p> <ul style="list-style-type: none"> • 3 dents principales d'une hauteur de 40 cm ; • 2 dents secondaires d'une hauteur de 20 cm intercalées entre les dents principales ; • 3 obus de sous solage de 60 cm de long, fixés en prolongement des dents principales, à profil pointu aux deux extrémités. 	

Plus d'informations sur : www6.inrae.fr/renfor/Ressources/Fiches-techniques

-35 cm et un troisième horizon « très favorable » à partir de -35 cm. Ce profil est certainement lié à une exploitation peu respectueuse des sols qui aurait engendré un tassement dans l'horizon intermédiaire « peu favorable ». Au-dessus, la végétation spontanée a pu amorcer un travail de restructuration naturelle par la mise en place de son système racinaire, ce qui pourrait expliquer un meilleur état structural. En-dessous, le sol ne semble pas avoir été perturbé.

Le profil cultural du SSMF montre un effet bénéfique de la PMS puisque les zones « assez favorable » et « peu favorable » du témoin ont quasiment disparu au profit d'une structure globalement « très favorable ». L'évaluation quantifiée (histogrammes) confirme qu'il y a davantage de zones de bonne qualité après passage du SSMF. La création du billon est très satisfaisante puisque le sommet du billon est à 20 cm au-dessus du niveau naturel du terrain. La profondeur maximale atteinte par l'outil est de 45 cm. Il faut noter une petite zone superficielle « peu favorable » correspondant certainement au passage des chenilles de la mini pelle. Quant au polygone noir « très défavorable », il vient probablement d'un effet ponctuel du tassement ancien.

La figure 5 montre les impacts du SSMF qui a été utilisé seul ou en combinaison avec le Razherb, sur différents sites caractérisés par un engorgement temporaire plus ou moins marqué.

Dans le profil réalisé à Chaux, où la molinie a été préalablement éliminée au Razherb, on observe une large zone défavorable au niveau du passage du SSMF alors que l'état structural du sol dans les zones hors de portée de l'outil est de meilleure qualité. La profondeur maximale atteinte par l'outil est limitée à 35 cm et le sommet du billon se trouve à 20 cm au-dessus du niveau naturel du sol. En fait, le travail de l'outil dans le fragipan (horizon limoneux naturellement compact) n'a fait que le malaxer comme de la pâte à modeler, ce qui a plutôt détérioré la situation.

À Frétigny, le SSMF a été utilisé seul pour réaliser un travail en potet. Le profil cultural a permis de mettre en évidence une augmentation de l'hydromorphie au niveau du passage de la dent de l'outil. Ce résultat est dû à la combinaison d'une micro topographie locale concave et d'un plancher argileux imperméable. Sous l'effet de la pente l'eau s'est accumulée dans la porosité créée par l'outil et la forte teneur en argile a retenu l'eau suffisamment pour créer un pseudogley préjudiciable à l'enracinement. Cette gleyification s'est faite rapidement, dans l'année qui a suivi la PMS. Dans les horizons de surface, on peut observer la présence de nombreux vides non favorables à l'enracinement : les mottes de terre présentent un bon état interne, mais une très mauvaise cohésion entre elles, le sol étant trop sec au moment de l'intervention, et le billon qui avait été créé n'est plus visible.

Le profil réalisé à Rennes montre aussi, mais dans une moindre mesure, la création d'une zone d'accumulation d'eau dans l'axe principal du passage de la dent du SSMF (zone orange) avec de fortes traces de réduction dans l'argile. On observe en outre la présence d'un horizon de surface défavorable. Il est difficile de déterminer sur la base de ce seul profil si cet horizon a été créé par l'outil ou bien s'il était préexistant à la PMS. Quoi qu'il en soit, la PMS, réalisée sous une météo particulièrement pluvieuse, n'a pas permis l'obtention d'un horizon favorable. La profondeur maximale atteinte par l'outil est de 48 cm et la hauteur du billon est limitée à 16 cm.

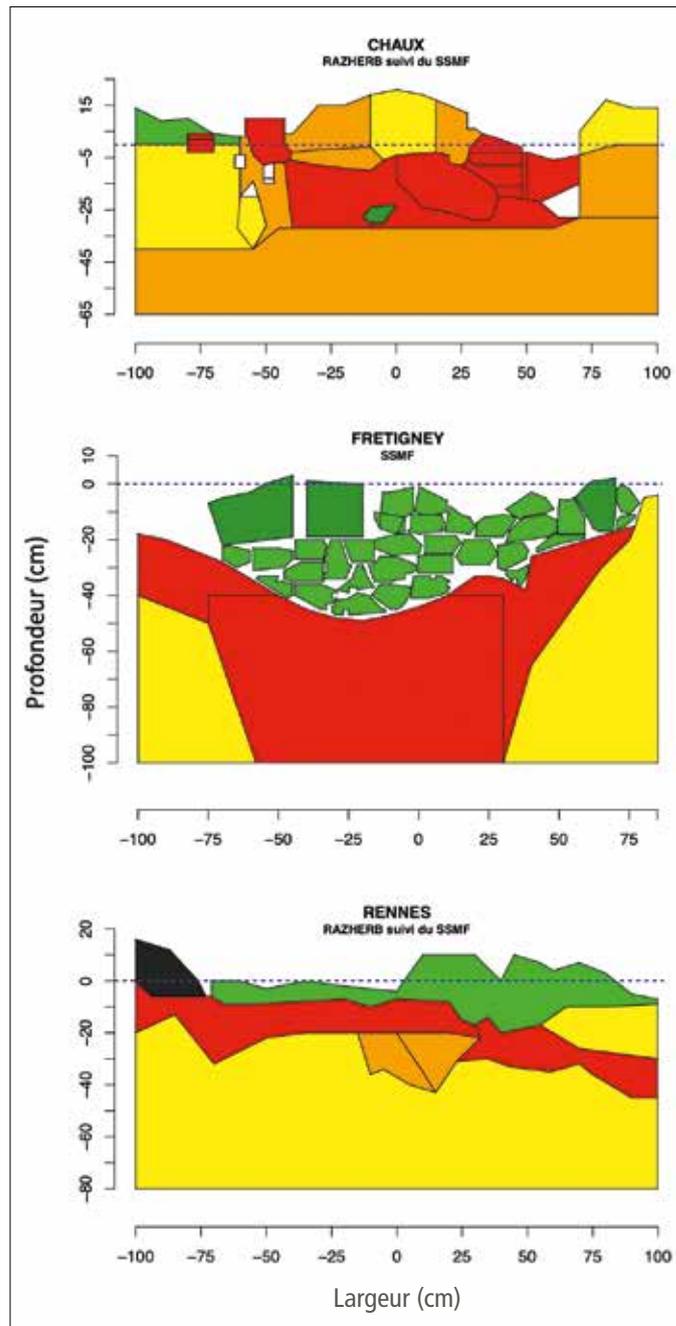


Figure 5. Profils culturaux réalisés dans les sites de Chaux, Frétigny et Rennes, pour le sous-soleur multifonction, en combinaison ou non avec le Razherb.

La figure 6 montre les impacts du travail au Culti3B, précédé du Razherb sur deux sites. La profondeur maximale atteinte par l'outil est de 48 et 70 cm à Chinon et Rennes, respectivement. La hauteur du billon se situe entre 15 et 20 cm dans les deux sites. À Rennes, le passage de l'outil a nettement amélioré la structure. L'état structural avant passage correspond à la zone noire « très défavorable » et l'outil permet d'obtenir une zone considérée comme très favorable. À Chinon aussi, même si le sol a été tassé sous les roues du tracteur, l'amélioration est manifeste sur la ligne de travail de l'outil. Reste à vérifier si l'enracinement ne risque pas de rester confiné dans ce sillon « confortable », au risque de compromettre la stabilité future du peuplement.

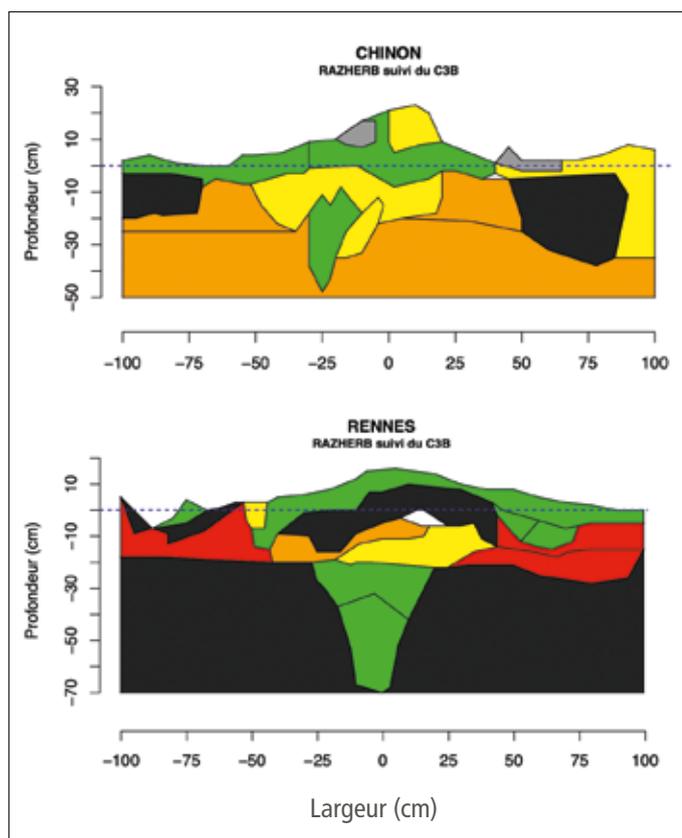


Figure 6. Profils culturaux réalisés dans les sites de Rennes et Chinon après travail au Culti-3B précédé du Razherb.

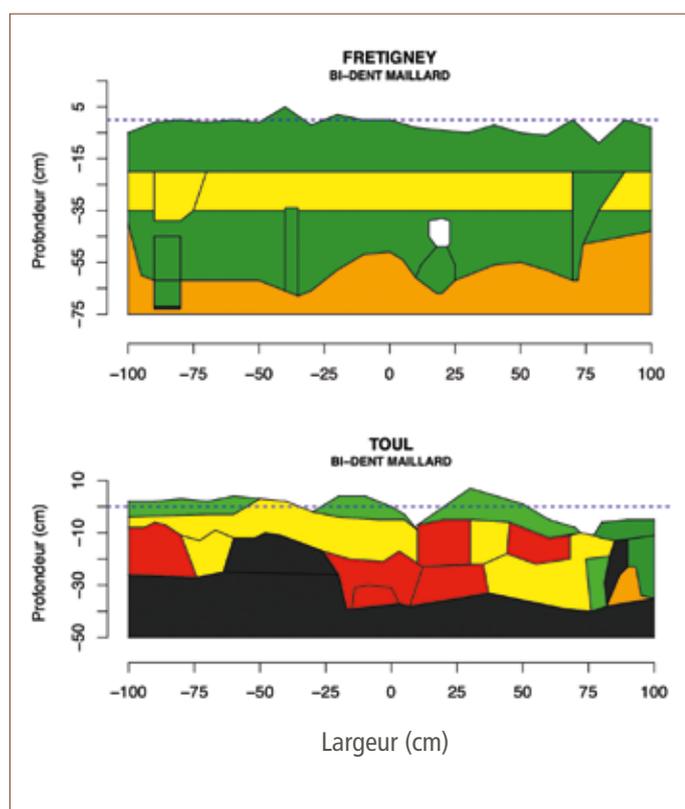


Figure 7. Profils culturaux réalisés dans les sites de Frétagney et Toul après passage de la bi-dent Maillard.

La figure 7 montre les impacts de la bi-dent Maillard, sur deux sites. La profondeur maximale atteinte diffère fortement entre les sites de Frétagney et Toul : 70 et 40 cm respectivement. La qualité de l'état structural diffère également : l'outil a permis d'obtenir une qualité assez favorable à favorable à Frétagney, alors que de nombreuses zones défavorables voire très défavorables sont observées à Toul. À Frétagney, le travail a été fait sur un sol limoneux bien ressuyé (ni trop humide ni trop sec). Mais à Toul la variabilité pédologique est plus contrastée, avec une charge notable en éléments grossiers, et les conditions étaient particulièrement sèches.

Impacts de la PMS sur la structure du sol

Le profil cultural permet de décrire avec précision le travail de l'outil et ses impacts sur la structure du sol. L'analyse des différents profils montre que la qualité du résultat dépend de plusieurs facteurs qui agissent de façon combinée :

- **Le contexte pédologique.** Un outil peut avoir des impacts très différents suivant le type de sol rencontré. Les différentes textures ont des propriétés physico chimiques qui déterminent leur sensibilité au passage des outils et à la circulation des engins. Par exemple, les limons et les argiles peuvent se lisser sous l'effet de la pression exercé par l'outil. La circulation de l'eau dans le sol et les modifications potentielles suite à la PMS constituent un point sensible dans le cas des sols hydromorphes.
- **Les conditions lors de l'intervention** et, tout particulièrement, la teneur en eau du sol. Dans des conditions trop humides, le passage de l'outil peut créer des lissages importants. À l'inverse, en conditions trop sèches, la préparation peut créer des mottes non cohésives avec de nombreux vides. Dans ces deux cas, des aggravations de la situation initiale peuvent apparaître.
- **La dextérité ou l'expérience de l'opérateur.** Certains outils requièrent une formation spécifique du conducteur d'engin. Un conducteur peu expérimenté ou maîtrisant mal l'outil fournira une préparation de moindre qualité : profondeur de travail insuffisante, végétation non supprimée, horizons plus mélangés. La description du profil permet d'observer ces effets.

D'autres facteurs (végétation en place, pente, obstacles) influent également sur la qualité du travail réalisé, mais ne sont pas documentés dans le cadre de cet article.

Nos constats soulignent la nécessité de bien connaître les impacts potentiels des méthodes de PMS et, pour chaque chantier de plantation, de réaliser un diagnostic permettant de décider de l'opportunité d'une PMS et de choisir la méthode la plus adaptée. Il semblerait donc judicieux de concevoir des outils de diagnostic simplifiés, applicables en gestion courante, qui pourraient être dérivés des outils actuellement développés en agronomie.

Apports de la méthode à l'étude de la PMS en plantation forestière

Le profil cultural permet de mettre en évidence certains impacts positifs ou négatifs de la PMS sur la structure des sols et de soulever des points de vigilance sur les outils utilisés, dans certains contextes pédologiques ou météorologique, notamment lors de conditions trop sèches ou trop humides.

Il se base sur une observation directe et détaillée du travail réalisé et, par-là, fournit des informations indispensables à l'évaluation des performances techniques et de l'impact environnemental des outils utilisés, pouvant mener, si nécessaire, à l'amélioration des outils, des méthodes de travail avec ces outils et des itinéraires de plantation.

Dans un objectif opérationnel, ces observations peuvent servir de base à l'élaboration de recommandations sur l'utilisation des outils en fonction des contextes rencontrés. En outre, la méthode du profil cultural est un outil pédagogique très intéressant pour former les opérateurs et les prescripteurs à l'utilisation de la PMS, et les sensibiliser aux pratiques respectueuses des sols.

Dans une perspective de recherche, l'analyse de l'impact des outils sur la fertilité chimique et sur l'activité biologique du sol semble nécessaire pour comprendre l'ensemble des effets de la PMS sur le sol. La connaissance des modifications de la structure du sol induites par la PMS, apportée par nos travaux actuels, est une étape fondamentale pour ces futures études.

Remerciements

Les auteurs remercient chaleureusement les collègues de terrain, sans lesquels ces travaux n'auraient pas pu être menés à si bon terme.

*Définitions

RENFOR = pôle INRA-AgroParisTech-ONF de recherche, de développement technique et de transfert dédié au RENouvellement des peuplements FORestiers

ARAA = Association pour la Relance Agronomique d'Alsace. À la croisée de la recherche appliquée et du développement agricole, cette association œuvre pour une agriculture durable en Alsace en exerçant ses compétences dans divers domaines : qualité de l'eau, qualité des sols, érosion, ruissellement, productions végétales...

Bibliographie

Henin S., Gras R., Monnier G., 1969. Le profil cultural (2e édition). Ed. Masson. Paris.

Löf M., 2000. Influence of patch scarification and insect herbivory on growth and survival in *Fagus sylvatica* L., *Picea abies* L. and *Quercus robur* L. seedlings following a Norway spruce forest. *Forest Ecology and Management*, vol. 134, pp.111-123

Löf M., Dey D.C., Navarro R.M., Jacobs D.F., 2012. Mechanical site preparation for forest restoration. *Springer Netherlands. New Forests*, vol. 43 pp.825-848

Manichon, H., et Gautronneau, Y., 1987. Guide méthodique du profil cultural. ISARA & INA-PG. 62 p. En ligne : <<http://profilcultural.isara.fr/images/stories/guide.pdf>>

Prévost M., 1992. Effets du scarifiage sur les propriétés du sol, la croissance des semis et la compétition : revue des connaissances actuelles et perspectives de recherches au Québec. *Annals of Forest Science*, Vol. 49 n° 3, pp. 277-296

Roger-Estrade J., Labreuche J., Boizard H., 2014, Importance du travail du sol : typologie des modes de mise en œuvre et effets sur les rendements des cultures. In : *Faut-il travailler le sol ? Acquis et innovations pour une agriculture durable*. Ed. Quae, Versailles. pp.11-25

■ Prochain numéro :

un dossier sur la gestion forestière en présence de hannetons forestiers. Alors que les pays d'Europe de l'Est sont confrontés à des infestations récurrentes depuis les années 1960, en France la situation semble être devenue épidémique dans les 10 dernières années. Nous ferons la synthèse d'un atelier de travail européen consacré à ce problème en octobre 2018.

■ Retrouvez RenDez-Vous techniques en ligne

Sur intraforêt (personnels ONF) : depuis toutes les pages d'intraforêt, cliquer sur le lien « Portail biblio » du pavé « Ressources » en colonne de gauche (ou noter, dans la barre d'adresse : <http://biblio.onf.fr>) pour arriver sur la page d'accueil du portail ; en choisissant (pavé de gauche) de faire une recherche « dans une collection ONF », puis en choisissant « Rendez-vous techniques » dans la nouvelle fenêtre, on accède à tous les articles et dossiers au format pdf.

Sur internet : <http://www.onf.fr/> (en pied de page : Ressources/Publications)
accès direct à la collection pendant la refonte du site :
<https://www.onf.fr/onf/ressources---special-rendez-vous-techniques>

La revue **RenDez-Vous techniques** est destinée au personnel technique de l'ONF, quoique ouverte à d'autres lecteurs (étudiants, établissements de recherche forestière, etc.). Revue R&D et de progrès technique, elle vise à étoffer la culture technique au-delà des outils ordinaires que sont les guides et autres instructions de gestion. Son esprit est celui de la gestion durable et multifonctionnelle qui, face aux défis des changements globaux, a abouti à l'accord conclu en 2007 avec France nature environnement « Produire plus de bois tout en préservant mieux la biodiversité ». Son contenu : état de l'art et résultats de la recherche dans les domaines de R&D prioritaires, mais aussi porté à connaissance de méthodes et savoir-faire, émergents ou éprouvés, clairement situés vis-à-vis des enjeux de l'établissement ; le progrès technique concerne toutes les activités de l'ONF en milieu naturel et forestier, en relation avec le cadre juridique.

Sous l'autorité du directeur de publication assisté d'un comité directeur ad hoc, la rédaction commande des articles, suscite des projets, collecte les propositions, organise la sélection des textes et assure la relation avec les auteurs. N.B. : certaines propositions, parfaitement légitimes en soi, ne se justifient pas forcément dans RDV techniques et méritent d'être orientées vers d'autres revues forestières. Enfin le comité éditorial, siégeant une fois par an, est informé de cette activité et émet ses avis, critiques ou suggestions.



Si vous désirez nous soumettre des articles

prenez contact avec :

ONF - Département recherche, développement et innovation
Christine Micheneau



onf.fr     