

## Mémoire de Master II

Ecologie et Biosciences de l'Environnement

Estimation de la relation entre phénologie du débourrement et performance à partir d'un modèle biophysique et écophysologique.

Etude d'une population de hêtre commun en versant nord du  
Mont Ventoux, avec le modèle CASTANEA

Directeur de stage : Hendrik Davi

Co-Directrice de stage : Sylvie Oddou-Muratorio

**Liataud Kévin**

kevin.liataud@gmail.com

Etudiant Ingénieur ENSAT 3e année

Master II Recherche EBEN



## Remerciements

Je tiens à remercier l'INP-ENSAT ainsi que l'Université Paul Sabatier, de m'avoir permis de réaliser ce stage dans d'aussi bonnes conditions.

Je remercie l'INRA Avignon PACA, pour les ressources bibliographiques, les locaux et le matériel informatique mis à ma disposition, qui m'ont permis de réaliser cette étude. Mes remerciements vont également à tous les chercheurs, ingénieurs, techniciens et membres des services logistiques, pour le partage de leurs compétences et connaissances, et leur aide tout au long de ces six mois.

Je tiens également à remercier Mr David Sheeren, pour avoir supervisé ce stage en tant que tuteur et référent.

Enfin, mes remerciements vont à Sylvie Oddou-Muratorio et Hendrik Davi, pour m'avoir permis de réaliser ce stage et ce mémoire de fin d'étude. Je suis très reconnaissant de la confiance qu'ils m'ont accordée et des opportunités qui m'ont été offertes, en termes de formations comme de rencontres, au sein du monde de la recherche. Ces six mois de stages ont été très enrichissants, en termes de compétences comme de connaissances.

## Contenu

Résumé .....	
Introduction .....	1
1 Matériel et Méthodes .....	4
1.1 Sites d'étude .....	4
1.2 Espèce étudiée .....	4
1.3 Modèle CASTANEA : fonctionnement, calibration et validation .....	5
1.3.1 Modélisation de l'allocation du carbone fixé par photosynthèse .....	5
1.3.2 Module de débourrement .....	6
1.3.3 Effet des gels tardifs sur le LAI et la reproduction .....	6
1.3.4 Calibration du modèle .....	7
1.4 Données climatiques .....	8
1.5 Paysages de fitness et gradients de sélection .....	9
1.6 Plan des simulations effectuées .....	11
2 Résultats .....	12
2.1 Paysages de fitness et optimums pour les différents estimateurs de la valeur sélective .....	12
2.2 Influence de l'altitude sur les relations phénologie-valeur sélective et sur les gradients de sélection. ....	13
2.3 Influence de la disponibilité en eau sur les forces de sélection. ....	16
3 Discussion .....	19
3.1 Pertinence d'utilisation des trois estimateurs de la valeur sélective .....	19
3.2 Réalisme biologique du modèle de débourrement .....	20
3.3 Caractéristiques des relations phénologie-performances et des forces de sélection sur le Mont Ventoux .....	21

3.4	Effet de l'altitude sur les forces de sélection.....	22
3.5	Influence de la disponibilité en eau sur les forces de sélection.....	23
	Conclusion.....	24
	Bibliographie.....	25
	Annexes.....	27
	Abstract.....	2

## Table des figures

Figure 1 : Calibration du modèle : FcritBB et coefficient d'allocation au bois .....	8
Figure 2 : Types de paysage de fitness : Reproduction.....	12
Figure 3 : Types de paysage de fitness : Croissance .....	12
Figure 4 : Position des populations du Ventoux par rapport à l'optimum simulé. ....	13
Figure 5 : Types de paysage de fitness : Réserves .....	13
Figure 6 : Influence de l'altitude sur le type de paysage de fitness : Réserves .....	14
Figure 7 : Influence de l'altitude sur le type de paysage de fitness : Reproduction.....	14
Figure 8 : Valeur de DMD maximisant la valeur sélective aux différentes altitudes .....	14
Figure 9 : Valeur de DMD maximisant la valeur sélective aux différentes altitudes ( $S_{Res}$ ) ....	14
Figure 10 : Gradients directionnels associé à la croissance en largeur, en fonction de l'altitude .....	15
Figure 11 : Valeurs des gradients directionnels associés aux estimateurs $S_{Graine}$ , $S_{Crois}$ et $S_{Res}$ , en fonction de l'altitude.....	15
Figure 12 : Valeurs des gradients quadratiques associés au trois estimateurs, en fonction de l'altitude .....	16
Figure 13 : Performance reproductives et de croissance en fonction de la date moyenne de débourrement et de la disponibilité en eau. Parcelle N1 .....	17
Figure 14 : Gradients directionnels associés aux performances de reproduction en N1.....	17
Figure 15 : Valeur des gradients directionnels associés aux trois estimateurs, en fonction de la réserve utile. ....	18
Figure 16 : Valeur des gradients quadratiques associés aux trois estimateurs, en fonction de la réserve utile. ....	18

## Table des annexes

Annexe 1 : Modélisation de la perte d'indice foliaire et du reflush, en cas de gel tardif.....	27
Annexe 2 : Distribution de la fréquence des valeurs absolues des gradients de sélection directionnels. Kingsolver et al. 2001.....	27
Annexe 3 : Position des gammes des dates moyennes de débourrement (DMD) ré-échantillonnées sur les paysages de fitness liés à la reproduction, aux différentes altitudes..	28
Annexe 4 : Position des gammes de dates moyennes de débourrement (DMD) ré-échantillonnées sur les paysages de fitness liés à la croissance, aux différentes altitudes.....	29
Annexe 5 : Données simulées : Nombre d'épisodes de gels importants survenant après le débourrement, de 1959 à 2013, en fonction de la date moyenne de débourrement et de l'altitude. ....	30

## Résumé

La caractérisation de la sélection phénotypique sur des traits quantitatifs est centrale en biologie évolutive, et repose sur l'étude de la relation entre trait et valeur sélective (le gradient de sélection). En interaction avec la variabilité génétique disponible, le gradient de sélection détermine en effet les capacités d'adaptation locale d'une population à un changement de son environnement, et le pas de temps de la réponse adaptative. Cette étude vise à caractériser la sélection sur la phénologie du débourrement végétatif chez le hêtre commun (*Fagus sylvatica* L.) par une approche de modélisation mécaniste. Nous avons utilisé le modèle biophysique et écophysologique CASTANEA pour simuler la date de débourrement et les composantes de la valeur sélective (reproduction, croissance et survie) d'individus précoces et tardifs à différentes altitudes et sous différentes contraintes hydriques. Nos résultats montrent que les individus précoces ont toujours de meilleures performances que les individus tardifs, quel que soit la composante de la valeur sélective, l'altitude ou la contrainte hydrique considérée. Cela se traduit par des gradients de sélection directionnels sur la date de débourrement variant de -0.01 à -0.11. L'intensité de la sélection directionnelle est plus importante quand l'altitude augmente ou quand la disponibilité en eau diminue. Un effet stabilisant de la sélection sur la phénologie du débourrement est également constaté, traduisant l'existence d'une gamme de dates de débourrement associée à des niveaux de valeurs sélectives maximaux.

**Mots-clés** : Sélection phénotypique, Gradient de sélection, Phénologie du débourrement, Modèle écophysologique, Hêtre commun

# **Introduction**

La phénologie est l'étude des événements biologiques cycliques, comme le débourrement ou la floraison chez les plantes. Ces traits sont d'une importance particulière chez les arbres, notamment décidus, car ils déterminent la durée des saisons de végétation et des périodes de reproduction (Schwartz, 2003), ainsi que la répartition géographique des espèces (Chuine et Beaubien, 2001). De ce fait, ils sont étroitement associés à la valeur sélective des individus (Chuine, 2010).

## **Phénologie du débourrement, valeur sélective et sélection naturelle**

Le débourrement végétatif correspond au stade durant lequel les bourgeons foliaires s'ouvrent, avant leur développement en feuilles. Dans l'hémisphère Nord, la date de débourrement des arbres décidus résulte d'un compromis entre une minimisation du risque de gels tardifs, et la maximisation de la période durant laquelle la photosynthèse a lieu.

Un débourrement précoce permet en effet d'allonger la période de végétation et donc d'augmenter la quantité de carbone pouvant être fixée par photosynthèse, mais augmente la probabilité de survenance d'un épisode de gel tardif pouvant impacter les premiers stades du débourrement, durant lesquels les organes foliaires sont particulièrement sensibles aux basses températures (Lenz et al, 2013). Les gels tardifs peuvent avoir des conséquences importantes sur la capacité adaptative d'un arbre, pouvant conduire à la destruction partielle ou quasi totale du houppier (Menzel et al, 2015) et une destruction des organes sexuels, compromettant ainsi la reproduction.

La date de débourrement est un caractère fondamentalement plastique, très dépendant des températures printanières (Vitasse et al, 2010; Caffarra et Donnelly, 2010). Le long d'un gradient altitudinal, on peut ainsi observer un décalage progressif des dates de débourrement moyennes en fonction de l'altitude, chez une espèce donnée, avec un débourrement plus précoce à basse altitude qu'à haute altitude. On observe ainsi un retard moyen de la date de débourrement de 2,02 jours par 100 m d'altitude en versant nord du Mont Ventoux chez le hêtre commun (*Fagus sylvatica* L.) (Davi et al, 2011), et un retard moyen de  $3,3 \pm 0,2$  jours par 100 m d'altitude chez le chêne sessile (*Quercus petraea* (Matt) Liebl.), sur un gradient altitudinal des Pyrénées centrales (Vitasse et al, 2009a).

Des expérimentations menées en jardin commun ont démontré l'importance de la composante génétique dans l'expression de la date de débourrement, en plus d'une plasticité phénotypique élevée. En environnement contrôlé, on observe en inter-annuel des individus ayant des profils « tardifs », et d'autres davantage « précoces ».

Au sein des populations de hêtres présentes sur le gradient altitudinal du Mont Ventoux, des différences significatives dans la date du débourrement ont été identifiées en jardin commun (Gauzère, 2014). Dans des conditions de croissance similaires, les individus provenant des parties hautes du gradient altitudinal sont plus précoces que les individus originaires des parties basses, pourtant distantes de seulement quelques centaines de mètres. Des résultats similaires ont été obtenus sur des individus issus des Pyrénées centrales (Vitasse et al, 2009a). Des expérimentations menées en plantations comparatives ont également montré les mêmes résultats, avec un débourrement plus tardif des hêtres provenant de régions de faible altitude (Teissier Du Cros et al, 1988). Ces expérimentations suggèrent donc que la date de débourrement a pu évoluer entre des populations géographiquement très proches. Et pour qu'un trait évolue, il faut qu'il soit soumis à la sélection naturelle, variable au sein d'une population, et présenter une base génétique.

Du fait de l'importance de la phénologie foliaire sur la longueur de la saison de végétation et sur les risques d'expositions aux gels, la date de débourrement est un trait d'intérêt particulier dans l'étude des relations phénotype-performances.

### **Quantifier les forces de sélection s'appliquant sur la date de débourrement.**

En 1983, Lande et Arnold formalisèrent la quantification des forces de sélection à l'aide de relations liant phénotype et valeur sélective associée. Il s'agissait, par des méthodes mathématiques relativement simple d'estimer l'augmentation ou la perte de valeur sélective en fonction des variations d'un trait phénotypique. L'intensité de la sélection s'exerçant sur un trait peut ainsi être modélisée par une relation entre valeur sélective ( $W$ ) et valeur phénotypique ( $P$ ), d'un individu  $i$  :

$W(P_i) = \alpha + \beta(P_i) + 1/2\gamma(P_i)^2 + \varepsilon$ , où les coefficients  $\beta$  et  $\gamma$  sont nommés gradients de sélection directionnels et quadratiques. Ces deux gradients représentent respectivement les composantes linéaires et quadratiques de l'effet du phénotype sur la valeur sélective (sélection directionnelle et sélections stabilisante/déstabilisante). Le trait sera considéré sous sélection si au moins un des deux gradients est significativement différent de zéro. Un gradient  $\beta$  significatif indique que, sous sélection, la valeur moyenne du trait se déplace vers une valeur optimale inconnue, conférant une valeur sélective maximale. Un gradient  $\gamma$  significatif indique qu'il existe soit : (1)

une valeur de trait optimale si  $\gamma < 0$  (sélection stabilisante), soit deux valeurs de traits optimales inconnues si  $\gamma > 0$  (sélection disruptive) (Bontemps, 2012).

Deux types d'approches sont généralement considérées afin d'estimer la valeur des gradients de sélection chez les plantes. La première se base sur des traits estimateurs de la valeur sélective, comme la reproduction, la croissance et la survie, dont les liens avec la valeur sélective sont connus. Une seconde approche consiste en l'analyse des liens de parenté au sein d'une population, cette méthode permettant d'avoir un accès direct au succès reproducteur, sans passer par des estimateurs (Bontemps, 2012).

L'originalité de cette étude est d'estimer la valeur des gradients de sélection, à partir d'un modèle mécaniste basé sur des processus biophysiques et écophysiologiques. Le modèle CASTANEA permet en effet de simuler la valeur des traits d'intérêt, ici la date de débourrement, à partir des caractéristiques d'un individu et des facteurs environnementaux, mais également les estimateurs de la valeur sélective associés à cette valeur du trait, liés à la reproduction, à la survie ou à la croissance.

Ce modèle mécaniste simule des échanges de carbone et des flux d'eau entre l'arbre, l'atmosphère et le sol. Initialement conçu pour simuler ces échanges à l'échelle du peuplement, une version en individu-centré, qui sera utilisé dans cette étude, a aussi été développée. Ce modèle permet de simuler la date de débourrement d'un individu, une année donnée, en fonction des conditions météorologique et des caractéristiques d'un individu, mais également d'estimer la valeur sélective d'un individu (lié à sa reproduction et à sa survie).

Les enjeux de cette étude sont les suivants :

- Quelles sont les relations entre la phénologie du débourrement et les différents estimateurs de la valeur sélective (la croissance, la reproduction et la survie) ?
- Quelles sont les forces de sélection s'exerçant sur la phénologie du débourrement, et leur intensité ?
- Existe-t-il des différences de pressions de sélection en fonction de l'altitude ?
- La disponibilité en eau influe t'elle sur la pression des forces de sélection à une altitude donnée ?

# **1 Matériel et Méthodes**

## **1.1 Sites d'étude**

Les populations de Hêtre (*Fagus sylvatica* L.) étudiées se situent en versant Nord du Mont Ventoux, le long d'un gradient altitudinal situé entre 995 et 1485 m.

Le Mont-Ventoux (44°11'N ; 5°17'E) est un massif montagneux de moyenne altitude culminant à 1911m d'altitude, situé dans le Sud-Ouest du Massif alpin. Le climat est typique des massifs montagneux subissant une influence méditerranéenne, avec une température annuelle moyenne de 9.32°C à 995 m et de 5.82°C à 1485 m, et des précipitations annuelles moyennes de 1020 mm à 995 m et de 1205 mm à 1485 m (période de 1959 à 2013). Les types de substrats présents varient de lithosols calcaires à des colluviums d'un mètre de profondeur en moyenne. La disponibilité de l'eau dans le substrat est relativement faible et spatialement variable (entre 30 et 60 mm), avec de forts taux d'éléments grossiers (entre 50 et 80%), et un taux d'infiltration de l'eau dans les roches mères carbonatées important. (Davi & al, 2011).

Après avoir été partiellement déforesté dans les années 1850, un reboisement progressif au XIXe siècle, principalement avec des pins, a permis l'installation d'espèces post-pionières et sciaphiles parmi les peuplements de pins sylvestres (*Pinus sylvestris*) et pins noirs (*Pinus nigra* subsp *Nigra* Arnold).

Les espèces composant le peuplement actuel sont le hêtre commun (*Fagus sylvatica* L.), le sapin pectiné (*Abies alba*), l'érable à feuille d'Aubier (*Acer opalus*), l'alisier blanc (*Sorbus aria*), le buis commun (*Buxus sempervirens*) et le Pin sylvestre sur les parties basses et moyennes du gradient, et le sapin pectiné, le hêtre commun et le pin à crochets (*Pinus uncinata*) aux plus hautes altitudes.

## **1.2 Espèce étudiée**

Le hêtre commun appartient à la famille des Fagacées et est le seul représentant du genre *Fagus* en France Métropolitaine. Il s'agit d'une espèce monoïque à feuilles caduques, pouvant atteindre 40 m de hauteur et 1.5 m de diamètre. Sa longévité est généralement de l'ordre de 150 à 200 ans, certains individus pouvant atteindre 300 ans. Cette espèce requiert un niveau hygrométrique de l'air assez élevé, et des précipitations annuelles supérieures à 600 mm (Teissier du Cros, 1981). Ces caractéristiques écologiques expliquent donc son aire de répartition européenne : il s'agit plutôt d'une espèce de plaine sur la partie Nord de son aire, et

d'une espèce montagnarde dans la partie méridionale. Dans les régions méditerranéennes (péninsules ibérique, italienne et balkanique, Sud de la France, Corse, etc...), il est cantonné aux régions montagneuses, qui permettent de compenser par l'altitude des exigences ombrothermiques non satisfaites à basse altitude du fait des conditions climatiques.

Les populations de hêtres du Mont Ventoux se situent donc à la limite sud de l'aire de répartition de l'espèce, et s'échelonnent de 1000 à 1600 m d'altitude sur le massif, généralement associées au sapin pectiné (Bontemps, 2012). Dans les parcelles étudiées, faiblement exploitées, les peuplements de hêtres sont composés d'une alternance de futaies régulières et de taillis, et présentent donc des arbres dominants, co-dominants et dominés.

### **1.3 Modèle CASTANEA : fonctionnement, calibration et validation**

Un arbre est décrit dans le modèle comme constitué de cinq compartiments: les feuilles, jeunes tiges, branches-tronc, grosses et fines racines. Les données d'entrée du modèle sont des variables météorologiques (température minimale, maximale, moyenne, précipitations, vitesse du vent, rayonnement global et humidité de l'air), à l'échelle journalière. Un grand nombre de paramètres physiques et physiologiques sont également nécessaires pour l'utilisation du modèle, pouvant être: (1) caractéristiques de l'espèce, (2) caractéristiques du site étudié, (3) des constantes déterminées empiriquement et des constantes universelles. Les principales variables de sortie sont : la photosynthèse de la canopée, la respiration liée au fonctionnement et à la croissance de l'arbre, la transpiration et l'évaporation, ainsi que le bilan hydrique du sol.

#### **1.3.1 Modélisation de l'allocation du carbone fixé par photosynthèse**

L'allocation du Carbone aux différents compartiments s'effectue de manière priorisée : le carbone est prioritairement alloué aux fonctions de croissance des feuilles et de respiration liée au fonctionnement, puis le stock de carbone résiduel est alloué aux compartiments de biomasse aérienne (tronc et branches), fines et grosses racines et réserves. Les coefficients d'allocation du carbone aux compartiments précédemment cités sont spatialement et temporellement variables (Davi & al. 2009). L'allocation aux racines fines est proportionnelle à l'allocation aux feuilles. L'allocation aux grosses racines est quant à elle proportionnelle à celle du tronc. Dans la version utilisée, qui diffère de celle décrite dans Davi et al., (2009), l'allocation au bois est contrainte par le potentiel hydrique et la phénologie de croissance du bois, et l'allocation des réserves est une résultante plutôt passive (voir Dietze et al., 2014, pour

un état de l'art sur ce sujet). Ensuite, la teneur en réserves détermine la quantité de graines produites.

### 1.3.2 Module de débournement

La date d'occurrence des différents évènements phénologiques est simulée par CASTANEA à partir des données journalières de température. La date de débournement printanière est calculée à l'aide d'un modèle à une phase, qui tient compte du forçage thermique (températures journalières supérieures à un seuil minimal), dont la somme, supérieure ou inférieure à un état de forçage seuil, permet ou non le débournement au jour N, selon les expressions (1) (2) (3) (Dufrêne et al, 2005) :

$$R_{\text{frcBB}} = \begin{cases} T & \text{if } T > T_2 \quad \text{and} \quad N > N_{\text{start1}} \\ 0 & \text{if } T \leq T_2 \quad \text{or} \quad N < N_{\text{start1}} \end{cases} \quad (1)$$

$$S_{\text{frcBB}} = \sum_{N_{\text{START1}}}^N R_{\text{frcBB}} \quad \text{if} \quad S_{\text{frcBB}} < F_{\text{critBB}} \quad (2)$$

$$N_{\text{BB}} = N \quad \text{if} \quad S_{\text{frcBB}} = F_{\text{critBB}} \quad (3)$$

Avec :

- $R_{\text{frcBB}}$  : taux de forçage pour le débournement
- T : température moyenne du jour
- $T_2$  : température de base
- N : jour de l'année
- $N_{\text{start1}}$  : date de début de dormance
- $S_{\text{frcBB}}$  : Etat de forçage
- $N_{\text{BB}}$  : jour du débournement
- $F_{\text{critBB}}$  : Valeur critique d'état de forçage permettant de passer de la phase de quiescence à la phase active.

Le paramètre  $F_{\text{critBB}}$  correspond à la somme des températures nécessaires au débournement, et est considéré dans cette étude comme étant une caractéristique génétique d'un individu, qui déterminera, avec les conditions thermiques, la date du débournement. Les variations de la valeur de ce paramètre entre individus représentent la variation de la composante génétique influençant la date de débournement dans une population.

Une autre version du modèle tient compte des effets de la levée de dormance, mais n'a pas été utilisée dans ce travail (voir discussion).

### 1.3.3 Effet des gels tardifs sur le LAI et la reproduction

L'effet d'un gel tardif sur l'indice de surface foliaire (LAI), était jusqu'alors modélisé dans CASTANEA par une diminution de la surface foliaire, et ce pour l'ensemble de la période de végétation. Cette ancienne version ne tenait pas compte des capacités de production de nouveaux organes foliaires suite à un gel tardif, ni du coût en carbone que cela représente pour

un individu. Suite à des travaux récents mettant en avant les capacités de re-foliation des fagacées de l'hémisphère nord (Auspurger, 2009), et notamment du hêtre commun (Menzel et al, 2015) en cas de gels tardifs d'ampleur, nous avons apporté des améliorations dans la modélisation des effets du gel, afin de rendre compte des phénomènes biologiques observés.

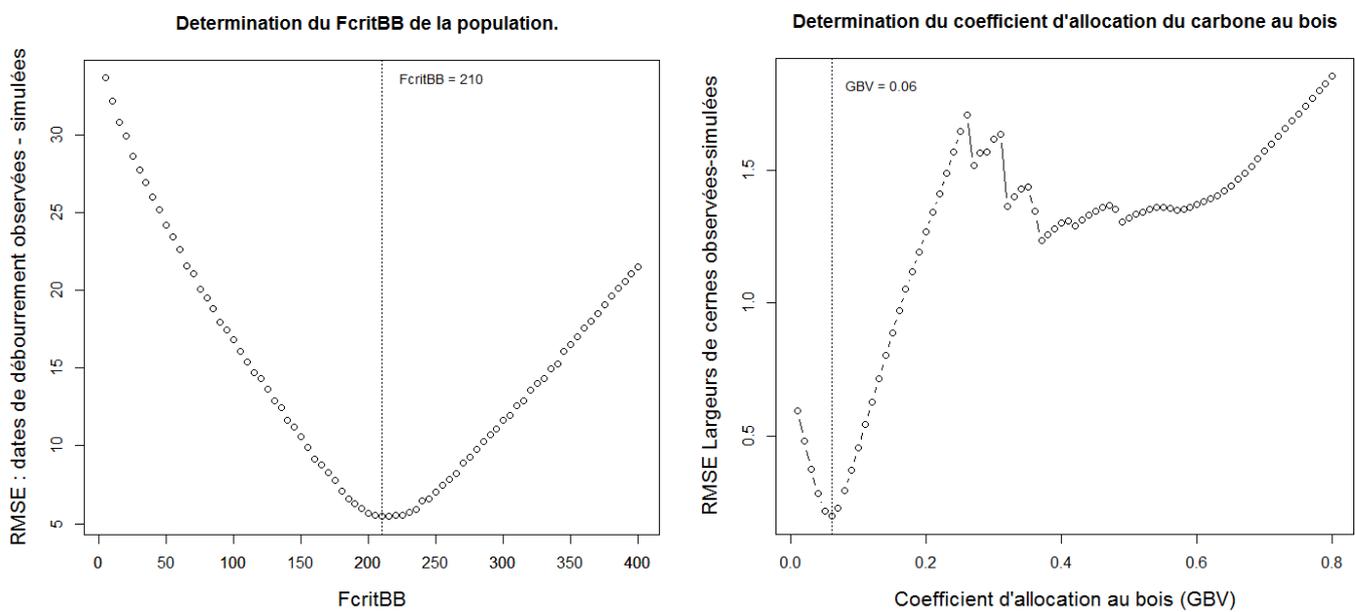
En cas d'épisode de gel survenant entre le débourrement et une période de 30 jours, une diminution de la surface foliaire, proportionnelle à l'intensité du gel, est simulée. Cette diminution est suivie d'une reconstitution de la surface foliaire associée à une absence de production de graines pour l'année en cours. Cette nouvelle modélisation de l'effet du gel permet de rendre compte de la mobilisation des réserves de carbone nécessaire à la mise en place de nouvelles feuilles, et de la destruction des organes floraux, extrêmement sensibles aux gels tardifs. L'effet d'un gel tardif sur le LAI est illustré en Annexe1.

#### **1.3.4 Calibration du modèle**

CASTANEA a été paramétré et validé à partir d'un peuplement de hêtres communs sur le site de Hesse dans l'Est de la France (48°40'N, 7°05'E), à partir de données de flux de carbone et d'eau mesurés par une tour à flux, en utilisant la méthode de corrélation des turbulences (eddy covariance). Le paramétrage et la validation ont été effectués à partir de données indépendantes provenant du même peuplement (Davi & al, 2005). Afin de rendre compte des spécificités liées à la situation géographique et altitudinale des populations du Ventoux, ainsi qu'à leurs spécificités génétiques, un paramétrage propre à ce site a été effectué, en utilisant des mesures physiologiques (photosynthèse), allométriques (indice foliaire, relation diamètre-hauteur), pédologiques (estimation de la réserve utile des sols), phénologiques (date de débourrement et de chute des feuilles), et dendrométriques réalisées depuis plusieurs années sur le Mont Ventoux (Oddou-Muratorio et Davi, 2014). Le coefficient d'allocation au bois a notamment été estimé grâce aux nombreuses données dendrométrique disponibles sur les populations du Ventoux, avec les largeurs de cernes de 238 individus en bas de gradient altitudinal, que nous avons confronté aux simulations réalisées entre 1959 et 2013, avec CASTANEA. Par ailleurs, un  $F_{critBB}$  moyen du peuplement a été estimé sur le Ventoux, en comparant les dates de débourrement observées sur plusieurs années à différentes altitudes, et les mêmes dates de débourrement simulées par CASTANEA aux mêmes altitudes et années. Pour déterminer cette valeur, une étude de sensibilité avec plusieurs valeurs de  $F_{critBB}$  a été réalisée et une minimisation du RMSE (Root Mean Square Error) a ensuite été effectuée afin de déterminer quel était le  $F_{critBB}$  théorique des populations du Ventoux (Figure 1). Cette valeur, égale à 210, a été considérée comme unique et constante sur l'ensemble du gradient, et sera par

la suite notée  $F_{critBB \text{ Ventoux}}$ . La corrélation entre dates de débourrement observés et simulés pour cette valeur de  $F_{critBB}$  est satisfaisante ( $p\text{-value} = 2,1.10^{-4}$ ,  $cor = 0.70$ ).

Une fois la valeur du  $F_{critBB}$  déterminée, la détermination du coefficient d'allocation du carbone au bois (GBV), a été effectuée de la même façon, en comparant la moyenne des largeurs de cernes observée pour une année donnée en bas de gradient, avec les largeurs de cernes simulées par le modèle pour différents coefficients d'allocation (de 0.01 à 0.8 avec un pas de 0.1), à la même altitude. La valeur de GBV obtenue est de 0.06, et a également été considérée comme constante sur l'ensemble du gradient. La corrélation entre moyenne des largeurs de cernes observées et largeurs simulée, pour une valeur de GBV de 0.06, est significative ( $p\text{-value} = 5,8.10^{-3}$ ,  $cor = 0.38$ ).



**Figure 1 : Calibration du modèle :  $F_{critBB}$  et coefficient d'allocation au bois.**

## 1.4 Données climatiques

Le modèle CASTANEA nécessite en variables d'entrée des données climatiques ayant un pas de temps journalier, comportant : les températures minimales, maximales et moyennes, le rayonnement, la vitesse du vent, l'humidité relative et la pluviométrie.

Les données météorologiques utilisées sont celles issues du réseau SAFRAN (Météo France). Le centre de la maille utilisée (8147), se situe à 3.5 km de distance des parcelles d'intérêt, à une altitude de 955 m. Une correction liée à l'altitude (descente d'échelle), a été effectuée sur

ces données grâce à des stations météorologiques (pro-sensor HOBO) disposées depuis 2007 le long du gradient altitudinal, permettant de caractériser les différentes valeurs de température, humidité de l'air et pluviométrie à différentes altitudes. Cette correction permet une caractérisation du climat à l'échelle locale, pour chacune des placettes du gradient altitudinal, à partir des données globales SAFRAN.

La pertinence d'utilisation des données SAFRAN a été mise en évidence par des tests préalables de corrélation entre données issus de la cellule SAFRAN et données issues des séries homogénéisées (MétéoFrance) les plus proches des parcelles d'intérêt.

## **1.5 Paysages de fitness et gradients de sélection**

La courbe de la relation entre valeur sélective et phénotype est nommée « paysage de fitness ». Dans cette étude, on s'intéresse à des paysages de fitness moyens, sur 54 ans.

Chaque individu est caractérisé par une somme de températures nécessaire au débourrement qui lui est propre ( $F_{critBB}$ ), et qui détermine la date d'occurrence du débourrement, pouvant varier de manière interannuelle. Sur l'ensemble de la période concernée et sous l'ensemble des modalités, la date moyenne de débourrement sur les 54 années est calculée, comme indicateur de la précocité de l'individu. La date moyenne de débourrement pour un  $F_{critBB}$  constant est une variable plus intéressante que le  $F_{critBB}$  lui-même, car la sélection s'opère sur le phénotype réalisé. Cette date sera notée « DMD » dans la suite du rapport.

Afin d'estimer la relation entre date moyenne de débourrement et valeur sélective, trois estimateurs de la fitness individuelle intégrés sur toute la vie de l'arbre ont été considérés : (1) le nombre total de graines produits par l'arbre en 54 ans, de 1959 à 2013, nommé «  $S_{Graine}$  », dans la suite du rapport ; (2) la somme des largeurs de cernes annuelles, «  $S_{Crois}$  » représentant la croissance en rayon de l'arbre durant la période étudiée, (3) la somme des taux de réserves annuelles en fin de période de végétation, sur l'ensemble de la vie de l'individu, «  $S_{Res}$  » qui représente le carbone résiduel n'ayant pas été alloué aux fonctions de maintien du métabolisme, de croissance et de reproduction.  $S_{Res}$  permet d'avoir une estimation du risque de mortalité d'un individu, si les réserves sont inférieures à un seuil une année donnée. L'estimateur  $S_{Crois}$  permet également d'envisager les risques de mortalité, les arbres morts ou en phase de dépérissement ayant des taux de croissance plus faibles que les arbres en bonne santé (Cailleret et al, 2014).

Pour chaque valeur de DMD, les valeurs de ces trois estimateurs sont simulées, permettant ainsi l'obtention des paysages de fitness.

Les paysages de fitness simulés présentent la relation phénologie-performance pour une très large gamme de DMD, d'extrêmement précoce à extrêmement tardif. Les gradients de sélections, qui représentent le type de sélection s'opérant sur le trait, et l'intensité de la sélection, sont estimés sur la partie du paysage de fitness correspondant à des valeurs de DMD réalistes, observables sur le Ventoux.

Afin d'obtenir des valeurs de gradients comparables avec celles de la littérature en populations naturelles, les estimateurs de la valeur sélective  $W$  sont transformés en estimateurs relatifs  $W_r$ , avec  $W_r = W/\text{moyenne}(W)$ , et la valeur du trait  $T$  est standardisé en  $T_{sd}$ , avec  $T_{sd} = T/\sigma_T$ .

En suivant la méthode proposée par Lande et Arnold (1983), la valeur du gradient directionnel standardisé  $\beta$  est testée par régression linéaire simple :

$$- \quad W_r = \beta T_{sd}, \text{ avec } \beta \text{ le gradient directionnel standardisé}$$

La valeur du coefficient quadratique standardisé est quant à elle estimée à partir d'une seconde relation, non linéaire :

$$W_r = \beta_2 T_{sd} + 0.5\gamma T_{sd}^2, \text{ avec } \gamma \text{ le gradient quadratique standardisé, et } \beta_2 \text{ non considéré}$$

$W$  est l'estimateur de la valeur sélective et  $T$  la valeur du trait étudié, ici la date moyenne de débourrement.

Le coefficient  $\beta$  exprime ainsi la variation relative de la valeur sélective par unité d'écart type du trait. La valeur du coefficient  $\gamma$  exprime quant à elle l'importance de la courbure dans la relation entre valeur sélective et valeur du trait, soit l'intensité de l'effet stabilisant ou disruptif de la sélection.

Pour chaque modalité d'altitude ou de réserve utile, un ensemble de 100 ré-échantillonnages, avec remise, des données simulées est effectué (bootstrap). Ils sont effectués dans les gammes de DMD correspondants aux arbres du gradient altitudinal du Mont Ventoux, aux différentes altitudes. Ce ré-échantillonnage est effectué selon une distribution normale, d'espérance égale à la moyenne des dates de débourrement à l'altitude donnée pour  $F_{critBB_{Ventoux}}$ , et d'écart-type égal à 5, correspondant à la variabilité interindividuelle observée sur le Ventoux pour la date du débourrement. Ces gammes de ré-échantillonnages sont décrites en Annexes 3 et 4.

Cet ensemble de ré-échantillonnages permet de tester si les valeurs des gradients sont significativement différentes de 0, et d'obtenir un intervalle de confiance autour de  $\beta$  et  $\gamma$ .

## **1.6 Plan des simulations effectuées**

L'objectif des simulations effectuées est d'estimer et de quantifier la force des pressions de sélection s'exerçant sur la date de débourrement, dans différentes conditions. Dans l'ensemble des simulations, la valeur de  $F_{critBB}$ , déterminant, avec les données météorologiques, la date de débourrement, varie de 1 à 400 avec un pas de 1, permettant d'explorer une très large gamme de valeurs de DMD. Ceci permet l'obtention des paysages de fitness, puis le calcul des gradients de sélection.

Afin d'étudier l'effet des variables d'intérêt sur les relations entre phénologie et valeur sélective, plusieurs modalités sont considérées :

- 5 altitudes, soit 5 climats le long du gradient altitudinal en versant nord du Mont Ventoux, aux altitudes suivantes : 995m, 1117 m, 1225 m, 1340 m, 1485 m, afin de caractériser les relations phénologies-performances, et la valeur des gradients de sélection aux différentes altitudes. Les cinq altitudes seront notées respectivement : Parcelles N1, N2, N3, N4, N5.

- 4 modalités de Réserve Utile (RU) : 40, 60, 100 et 145 mm. , afin de déterminer l'influence de la disponibilité en eau sur les forces de sélection. La réserve utile moyenne sur le gradient altitudinal du Mont Ventoux a été estimée à 60 mm

Les flux d'eau et de carbone, la production de graines, l'accroissement en diamètre, le taux de réserves, le LAI, la quantité de carbone dans les racines et l'ensemble des variables sont simulées pendant 54 ans (de 1959 à 2013), à partir des données météorologiques SAFRAN de la cellule la plus proche (cf. paragraphe 2.3), pour la période concernée. Les variables d'intérêts (Date du débourrement, Production de graines, Réserves en fin de saison de végétation et Largeur de cerne produite), sont donc ensuite agrégées à un pas de temps annuel.

## 2 Résultats

### 2.1 Paysages de fitness et optimums pour les différents estimateurs de la valeur sélective

En ce qui concerne les estimateurs  $S_{\text{Graine}}$  et  $S_{\text{Crois}}$ , deux types de paysage de fitness sont observés :

-Des paysages de fitness sans optimum connu, pour lesquels l'estimateur de la valeur sélective augmente indéfiniment avec la diminution de la date moyenne de débourrement (Figures 2 et 3). Ces paysages sont observés pour des populations de basse altitude, en N1 et N2.

- Des paysages de fitness présentant des optimums connus : Une gamme de DMD parmi la large gamme explorée est associée à une valeur maximale d'estimateur de la valeur sélective  $S_{\text{Graine}}$  et  $S_{\text{Crois}}$ . Ces paysages sont obtenus avec des populations de moyenne et haute altitude (N3, N4 et N5) (Figures 2 et 3).

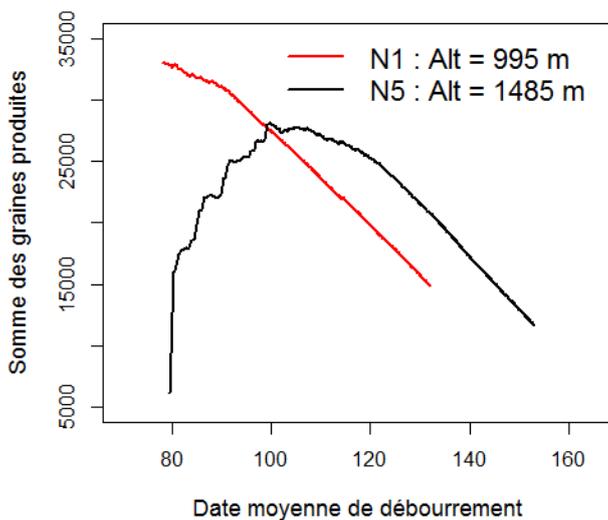


Figure 2 : Types de paysage de fitness : Reproduction

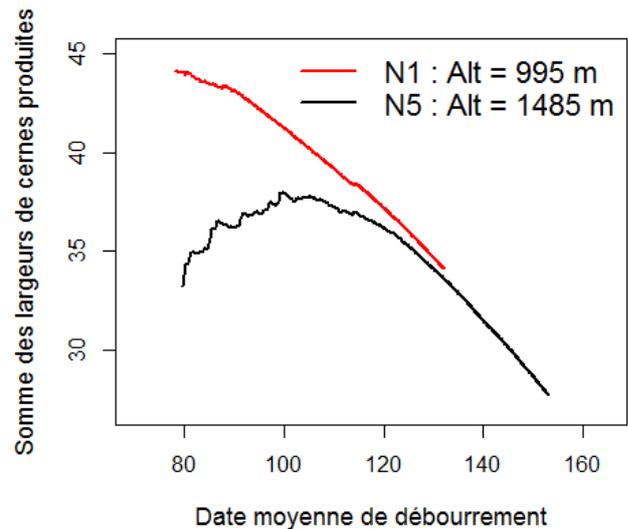


Figure 3 : Types de paysage de fitness : Croissance

En ce qui concerne l'estimateur  $S_{\text{Res}}$ , l'ensemble des paysages de fitness, toutes altitudes confondues, ne présentent aucun optimum connu. La valeur de  $S_{\text{res}}$  augmente avec la précocité sans atteindre d'optimum dans les gammes de DMD explorées. (Figure 5).

Enfin, pour l'ensemble des trois estimateurs  $S_{\text{Graine}}$ ,  $S_{\text{Crois}}$  et  $S_{\text{Res}}$ , et à toutes les altitudes, on observe un important décalage entre les DMD associés aux optimums de valeur sélective,

connus ou inconnus (non atteints) simulés par le modèle, et les DMD des arbres ayant un  $F_{critBB}$   $V_{entoux}$ , estimé au niveau du gradient (Figure 4, Annexes 3 et 4). Les optimums simulés sont ainsi systématiquement plus précoces que les performances simulées d'arbres biologiquement réalistes.

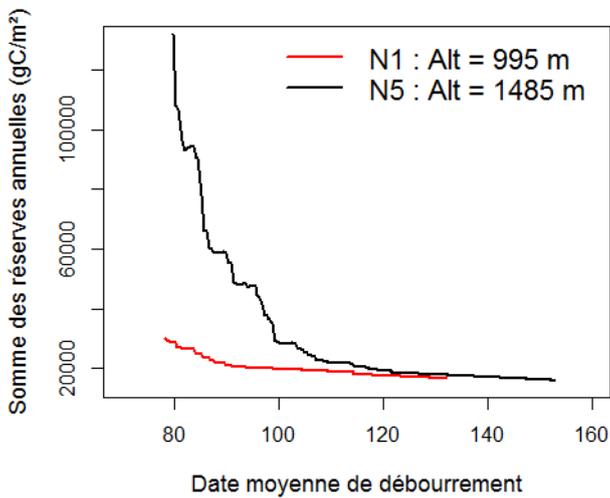


Figure 5 : Types de paysage de fitness : Réserves

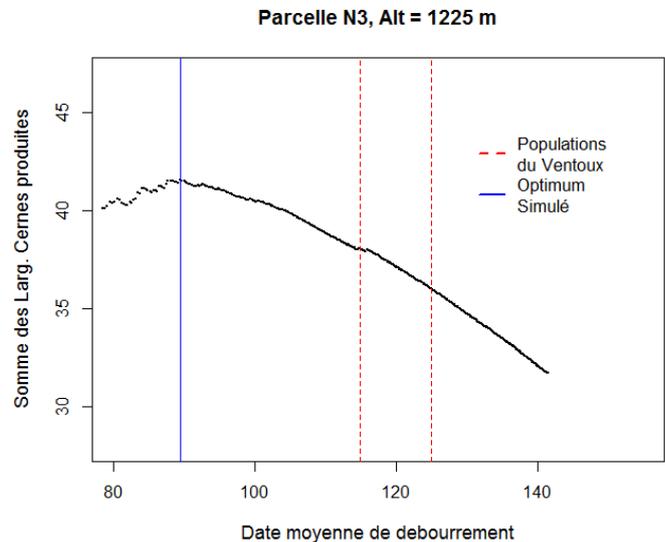


Figure 4 : Position des populations du Ventoux par rapport à l'optimum simulé.

## 2.2 Influence de l'altitude sur les relations phénologie-valeur sélective et sur les gradients de sélection.

Comme décrit au 2.1, l'altitude influence le type de paysage de fitness associé à  $S_{Graine}$  et  $S_{Crois}$ . On observe ainsi des optimums connus de valeurs de  $S_{Graine}$  et  $S_{Crois}$ , associées à des gammes intermédiaires de DMD à moyenne et haute altitude, et des relations entre estimateur et DMD à tendance linéaires à basse altitude, sans optimum connu (Figure 7). L'altitude n'a en revanche pas d'influence sur le type de paysage associé à  $S_{Res}$  (Figure 6). Pour les trois estimateurs, la valeur de DMD associée à la plus forte valeur sélective augmente avec l'altitude (Figures 8 et 9).

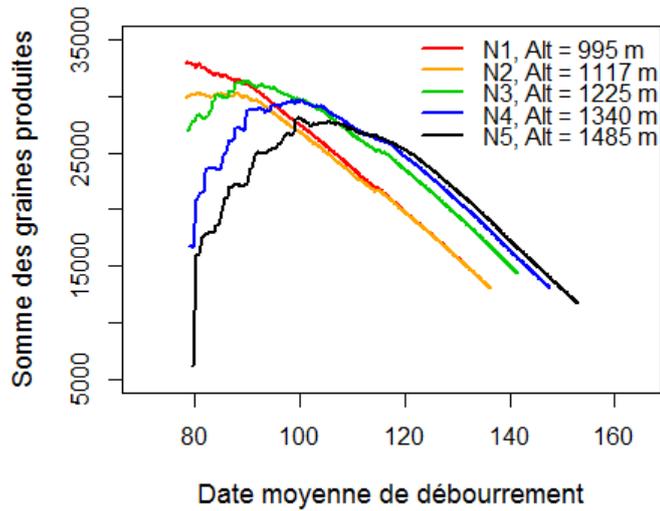


Figure 7 : Influence de l'altitude sur le type de paysage de fitness : Reproduction

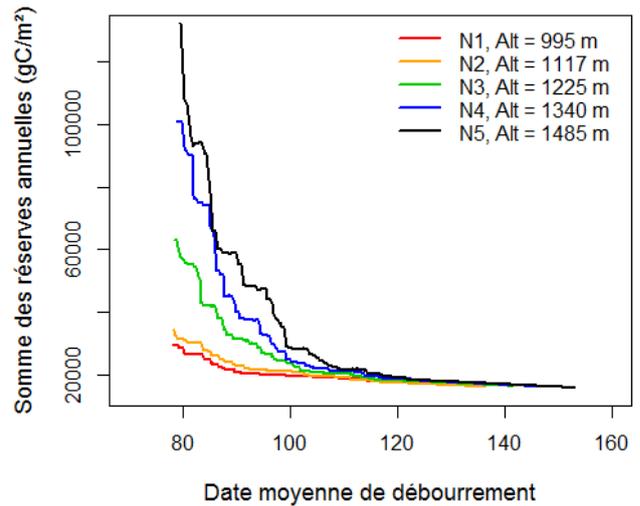


Figure 6 : Influence de l'altitude sur le type de paysage de fitness : Réserves

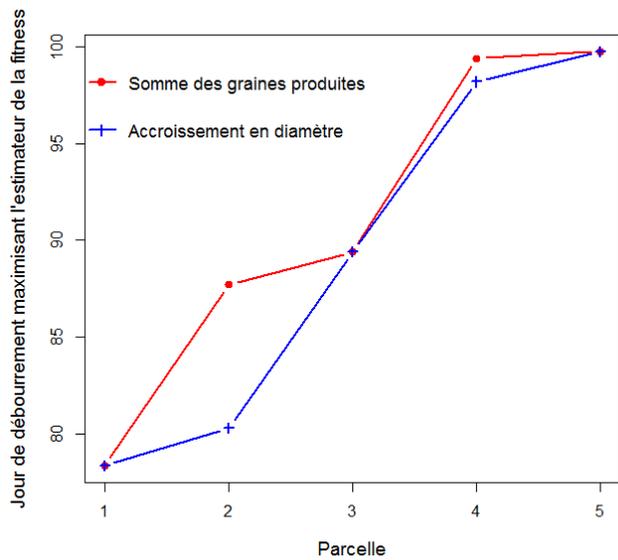


Figure 8 : Valeur de DMD maximisant la valeur sélective aux différentes altitudes ( $S_{Graine}$  et  $S_{Crois}$ )

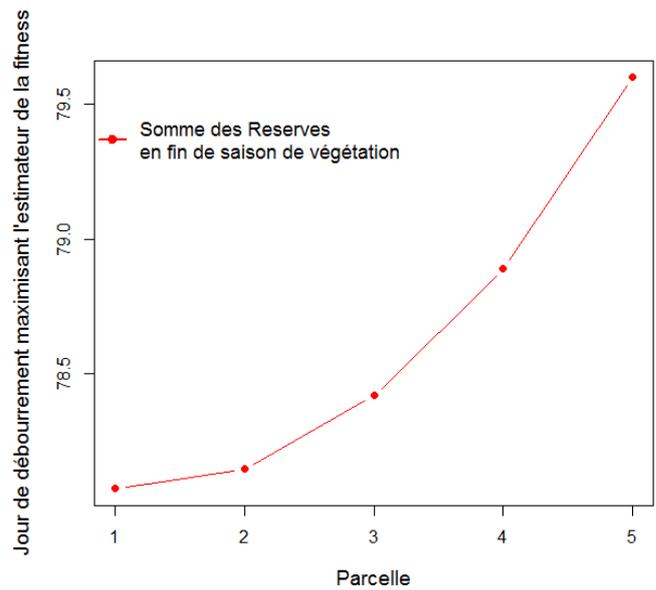


Figure 9 : Valeur de DMD maximisant la valeur sélective aux différentes altitudes ( $S_{Res}$ )

En ce qui concerne les gradients de sélection associés à  $S_{Graine}$ , les valeurs absolues des gradients sont significativement plus élevées à haute altitude (N4 et N5) qu'à basse altitude (N1 et N2), soit des forces de sélection plus importantes sur le haut du gradient altitudinal. La valeur absolue de gradient la plus faible est obtenue en N3. L'ensemble des valeurs sont comprises entre -0.1 et -0.07, toutes altitudes confondues.

La tendance est la même en ce qui concerne les gradients associés à l'accroissement en rayon (estimateur  $S_{\text{Crois}}$ ), avec des gradients significativement différents deux à deux (sauf N1 et N2), et dont la valeur absolue augmente avec l'altitude ; traduisant là encore des forces de sélection significativement plus importantes au fur et à mesure que l'on s'élève au sein du gradient altitudinal (Figure 10). Les valeurs sont comprises entre -0.038 et -0.027.

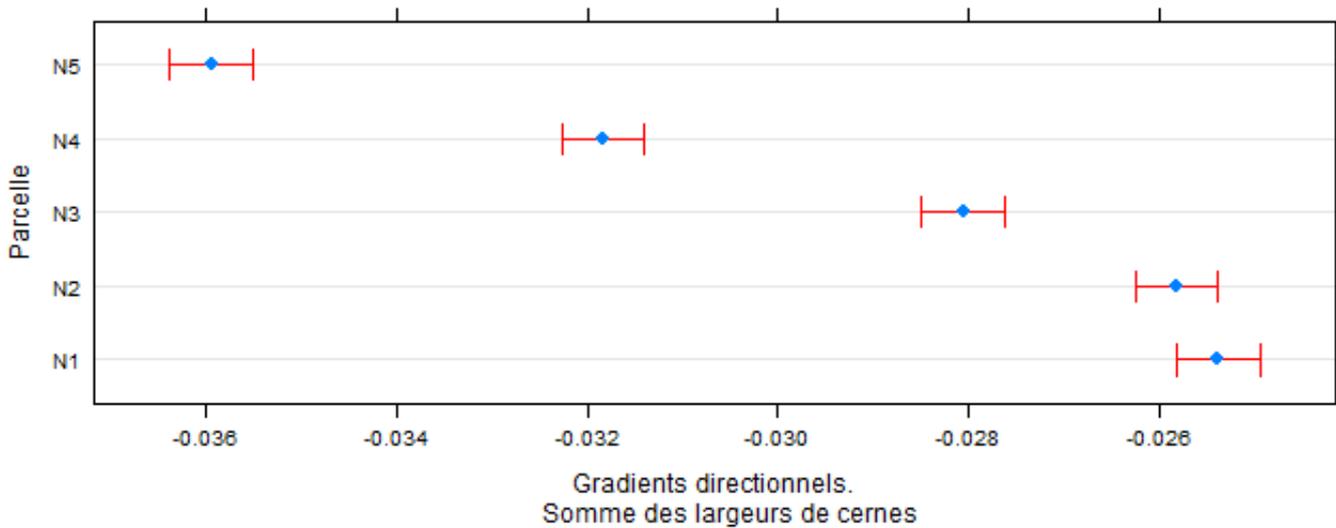


Figure 10 : Gradients directionnels associé à la croissance en largeur, en fonction de l'altitude. Valeurs moyennes et IC à 95%

L'analyse des gradients directionnels associés aux réserves est plus complexe. A haute altitude (parcelles N5 et N4), les valeurs absolues des gradients sont moins importantes qu'à basse et moyenne altitude (N1, N2 et N3), traduisant des pressions de sélection moins fortes au regard de l'estimateur de la valeur sélective considéré.

	Parcelle N1	Parcelle N2	Parcelle N3	Parcelle N4	Parcelle N5
$\beta S_{\text{Graine}}$	-0.0830 <sup>A</sup>	-0.0828 <sup>A</sup>	-0.0792 <sup>B</sup>	-0.0867 <sup>C</sup>	-0.0980 <sup>D</sup>
$\beta S_{\text{Crois}}$	-0.0253 <sup>A</sup>	-0.0258 <sup>A</sup>	-0.0280 <sup>B</sup>	-0.0318 <sup>C</sup>	-0.0359 <sup>D</sup>
$\beta S_{\text{Res}}$	-0.0328 <sup>A</sup>	-0.0397 <sup>B</sup>	-0.0321 <sup>A</sup>	-0.0286 <sup>C</sup>	-0.0250 <sup>D</sup>

Figure 11 : Valeurs des gradients directionnels associés aux estimateurs  $S_{\text{Graine}}$ ,  $S_{\text{Crois}}$  et  $S_{\text{Res}}$ , en fonction de l'altitude. Les valeurs partageant les mêmes exposants ne sont pas significativement différentes.

Pour l'ensemble des estimateurs de la valeur sélective étudiés, et sur l'ensemble des parcelles, on observe des valeurs de gradients quadratiques significativement différents de 0, et strictement négatifs.

La valeur absolue des gradients associés à la somme des graines produites ( $S_{\text{Graine}}$ ) et des largeurs de cernes ( $S_{\text{Crois}}$ ) sont dans l'ensemble significativement supérieurs à basse altitude (N1 et N2), par rapport aux hautes altitudes. Ces résultats sont cependant à nuancer : si, en ce qui concerne la production de graines, les valeurs absolues des gradients en N1 et N2 sont significativement supérieures à ceux obtenus en N3 et N4, les valeurs en N5 ne sont significativement différentes d'aucun des deux groupes (Figure 12).

Les mêmes résultats sont obtenus avec les gradients quadratiques associés à  $S_{\text{Res}}$ , de manière plus marquée : plus l'altitude augmente, moins la valeur absolue des gradients est importante. Les différences sont ici significatives deux à deux, hormis en N1 et N2 qui peuvent être regroupées en tant que parcelles de « basse altitude ».

	Parcelle N1	Parcelle N2	Parcelle N3	Parcelle N4	Parcelle N5
$\gamma S_{\text{Graine}}$	-0.0114 <sup>A</sup>	-0.0110 <sup>BA</sup>	-0.0101 <sup>DC</sup>	-0.0098 <sup>C</sup>	-0.0104 <sup>DB</sup>
$\gamma S_{\text{Crois}}$	-0.0062 <sup>A</sup>	-0.0060 <sup>AB</sup>	-0.0058 <sup>BC</sup>	-0.0055 <sup>C</sup>	-0.0057 <sup>C</sup>
$\gamma S_{\text{Res}}$	-0.0069 <sup>A</sup>	-0.0072 <sup>A</sup>	-0.0061 <sup>B</sup>	-0.0052 <sup>C</sup>	-0.0048 <sup>D</sup>

Figure 12 : Valeurs des gradients quadratiques associés au trois estimateurs, en fonction de l'altitude

### 2.3 Influence de la disponibilité en eau sur les forces de sélection.

Les valeurs de gradients de sélection directionnels associés aux estimateurs  $S_{\text{Graine}}$  et  $S_{\text{Crois}}$  ont, conformément aux résultats développés au 3.2, des valeurs significativement différentes de 0 et strictement négatives. La disponibilité en eau, en plus d'influencer les niveaux de production (Figure 13), influence également la force de la sélection directionnelle. Les valeurs absolues des gradients directionnels sont ainsi plus importantes lorsque la disponibilité en eau est réduite. Cette tendance est observée aussi bien en bas de gradient

altitudinal qu'en haut, et est très marquée. Les valeurs sont significativement différentes deux à deux en fonction de la RU, à une altitude donnée (Figures 14 et 15).

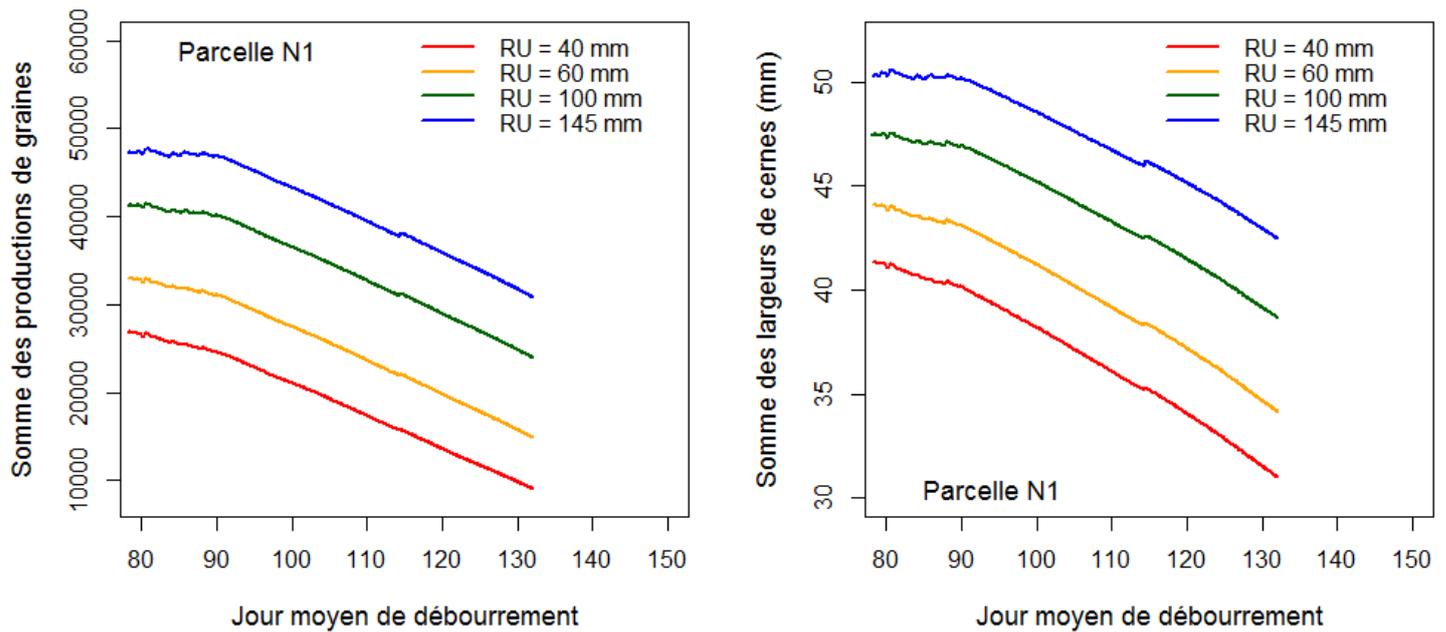


Figure 13 : Performance reproductives et de croissance en fonction de la date moyenne de débourrement et de la disponibilité en eau. Parcelle N1

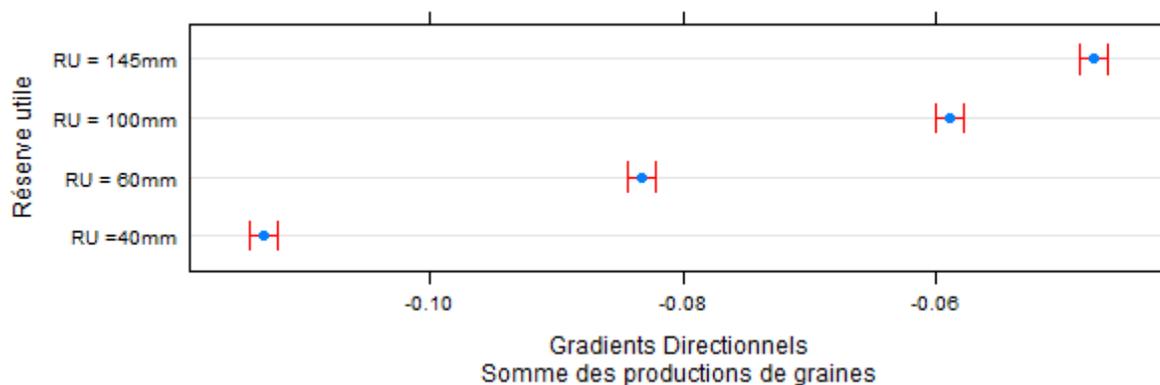


Figure 14 : Gradients directionnels associés aux performances de reproduction en N1. Moyennes et IC à 95 %

Ces différences nettes de forces exercées par la sélection sur la DMD en fonction de la réserve utile en considérant  $S_{\text{Graine}}$  et  $S_{\text{Crois}}$ , ne sont pas conservées lorsqu'on étudie l'estimateur lié aux réserves  $S_{\text{Res}}$ . En effet, si à haute altitude (N5), on observe également une baisse de la valeur absolue des gradients directionnels avec l'augmentation de la disponibilité en eau, les différences entre modalités sont moins marquées. De plus, à basse altitude (N1), aucune différence significative ne peut être observée quant aux valeurs de gradients, entre des RU de

40, 60 ou 100mm. Seule une RU très importante de 145 mm est associée à des valeurs de gradients significativement inférieures aux trois autres (valeur absolue supérieure), ce qui est en opposition avec les résultats trouvés en N5, à haute altitude.

<u>Parcelle N1</u>	<b>RU = 40mm</b>	<b>RU = 60 mm</b>	<b>RU = 100mm</b>	<b>RU = 145 mm</b>
$\beta S_{\text{Graine}}$	-0.1133 <sup>A</sup>	-0.0832 <sup>B</sup>	-0.0586 <sup>C</sup>	-0.0467 <sup>D</sup>
$\beta S_{\text{Crois}}$	-0.0287 <sup>A</sup>	-0.0254 <sup>B</sup>	-0.0211 <sup>C</sup>	-0.0174 <sup>D</sup>
$\beta S_{\text{Res}}$	-0.0333 <sup>A B</sup>	-0.0328 <sup>B</sup>	-0.0333 <sup>A B</sup>	-0.0337 <sup>A</sup>

Figure 15 : Valeur des gradients directionnels associés aux trois estimateurs, en fonction de la réserve utile.

Les valeurs absolues de gradients quadratiques, pour les estimateurs relatifs à la reproduction ( $S_{\text{Graine}}$ ) et à la croissance ( $S_{\text{Crois}}$ ), à basse altitude comme à haute altitude, sont significativement plus importants lorsque la réserve en eau est limitée (40 et 60 mm), par rapport à des réserves utiles importantes (100 et 154 mm). En revanche, l'étude des gradients quadratiques associés à  $S_{\text{Res}}$  ne présente strictement aucune différence significative entre les différentes réserves utiles, en haut de gradient altitudinal comme en bas de gradient.

<u>Parcelle N1</u>	<b>RU = 40mm</b>	<b>RU = 60 mm</b>	<b>RU = 100mm</b>	<b>RU = 145 mm</b>
$\gamma S_{\text{Graine}}$	-0.0143 <sup>A</sup>	-0.0114 <sup>B</sup>	-0.0092 <sup>C</sup>	-0.0081 <sup>D</sup>
$\gamma S_{\text{Crois}}$	-0.0066 <sup>A</sup>	-0.0062 <sup>B</sup>	-0.0058 <sup>B C</sup>	-0.0055 <sup>C</sup>
$\gamma S_{\text{Res}}$	-0.0071 <sup>A</sup>	-0.0069 <sup>A</sup>	-0.0070 <sup>A</sup>	-0.0069 <sup>A</sup>

Figure 16 : Valeur des gradients quadratiques associés aux trois estimateurs, en fonction de la réserve utile.

## **3 Discussion**

### **3.1 Pertinence d'utilisation des trois estimateurs de la valeur sélective**

Afin de rendre compte de la capacité adaptative des arbres de manière globale, trois estimateurs de la valeur sélective ont été étudiés dans ce modèle, relatifs à la reproduction, à la croissance et aux taux de réserves, ces deux derniers éléments pouvant donner accès à une estimation de la survie, notamment dans un contexte de risque de sécheresse accru.

Les valeurs de cernes produites par le modèle sont ici réalistes grâce à la calibration réalisée sur le coefficient d'allocation au bois. Malgré une corrélation significative, la valeur du coefficient de corrélation entre largeurs de cernes produites et simulées, de 0.39, est relativement faible. Il apparaît depuis des travaux récents que la largeur de cernes mise en place une année donnée peut être très dépendantes des températures, et non seulement de la quantité de carbone fixé et du taux de réserve (Körner et al, 2016). Le modèle CASTANEA, qui ne prend pas en compte l'effet direct de la température sur l'accroissement du diamètre (il y a bien un effet de la température, mais il passe par la photosynthèse), parvient tout de même à capturer de manière réaliste une partie des variations interannuelles de croissance.

L'estimateur de reproduction,  $S_{\text{Graine}}$ , surestime de manière générale les niveaux de productions observés sur le terrain. Dans la mesure où cette étude s'intéresse à des niveaux relatifs de productions de graines en fonction des différentes modalités, davantage qu'à des valeurs absolues de niveaux de production, l'étude de cet estimateur reste pertinente. De plus, le modèle reproduit de manière satisfaisante les baisses de production pour des arbres précoces à moyenne et à haute altitude, atteints par des gels tardifs, visible sur la figure 7. Les dates de débourrement associées aux optimums de production, pour l'ensemble des altitudes, restent éloignées des valeurs simulées « biologiquement réalistes », et d'autres facteurs météorologiques ou effets physiologiques du froid mériteraient d'être étudiés, afin de positionner les populations actuelles de manière plus fine par rapport à l'optimum théorique. De la même manière, les intenses productions de fruits, de manière synchrone et périodique chez le hêtre (phénomène de « masting », une fois tous les 5 à 10 ans en moyenne), ne sont pas modélisés de manière satisfaisante. Des travaux sur l'allocation du carbone à la reproduction, et notamment d'allocation différenciée aux organes reproducteurs mâles et femelles devraient avoir lieu dans les prochaines années afin de comprendre de manière plus précise la biologie de la reproduction chez les fagacées de l'hémisphère nord. Dans cette étude, l'estimateur lié à la

reproduction reste satisfaisant, mais une amélioration serait souhaitable pour des modèles physio-démo-génétiques ayant des vocations prédictives.

Enfin, l'estimateur lié aux réserves accumulées en fin de saison de végétation  $S_{res}$ , présente dans cette étude des caractéristiques peu satisfaisantes. Initialement étudié afin d'avoir un estimateur indirect de la mortalité, la modélisation de l'accumulation des réserves et son effet sur les bilans en carbone simulés paraît peu réaliste. Les réserves en fin de saison de végétation sont des stocks de carbone résiduels, n'ayant pas été alloué à la respiration, à la croissance ou à la reproduction. Aussi, les années de gels tardifs, une absence de production de graines est simulée par le modèle. Ce carbone n'est donc pas utilisé et sera donc maintenu dans les réserves. De plus, il semble que le second débourrement, modélisé en cas de gels, ne soit pas suffisamment coûteux en carbone pour faire baisser les taux de réserves simulés. Cet estimateur ne peut donc pas ici être utilisé comme indicateur de la mortalité pour des arbres précoces, puisque la précocité est un caractère favorisant une accumulation interannuelle de réserves, du fait de l'absence de productions de graines. Seuls les relations phénologie – valeur sélective concernant la reproduction et la croissance seront développées et détaillées dans cette discussion.

### **3.2 Réalisme biologique du modèle de débourrement**

La modélisation de la date de débourrement chez le Hêtre par le modèle CASTANEA est décrite par les équations (1) et (2), au chapitre 2.4.2. Ce module de débourrement ne tient compte que du forçage thermique, c'est-à-dire d'une somme de températures nécessaires au débourrement, et est donc qualifié de modèle à une phase, ou « thermal time model ». Cette modélisation de la date de débourrement ne tient donc pas compte des besoins spécifiques permettant la levée de dormance, à partir de laquelle la somme des températures lève la phase de quiescence<sup>1</sup> menant au débourrement. L'importance de l'exposition des bourgeons à des températures froides durant l'hiver est cependant un des mécanismes principaux permettant l'entrée en phase de quiescence consécutive à la levée de dormance (Caffarra et Donnelly, 2011). L'influence de la photopériode sur la date de débourrement chez le hêtre, a été également été mise en évidence (Caffarra et Donnelly, 2011 ; Vitasse et Basler, 2013). Certains

---

<sup>1</sup> Les termes « dormance » et « quiescence » correspondent ici aux concepts d' « endo-dormance » et « eco-dormance », respectivement.

modèles « multi-phases », tenant compte des besoins en températures froides (chilling) permettant la levée de dormance, et des températures chaudes (forcing), permettant la sortie de la phase de quiescence et le débourrement, ont été développés (Chuine, 2000). Un modèle simple tel qu'utilisé dans cette étude est suffisant et satisfaisant, dans la mesure où c'est la relation entre la date de débourrement et les performances associées qui sont d'intérêt. En revanche, dans une étude à vocation prédictive, associant physiologie, démographie et génétique, la prise en compte du mécanisme conduisant à un débourrement à la date  $t$ , paraît indispensable.

### **3.3 Caractéristiques des relations phénologie-performances et des forces de sélection sur le Mont Ventoux**

Les paysages de fitness relatifs à  $S_{\text{Graine}}$  et  $S_{\text{Crois}}$  décrits au 2.1 présentent les deux types de relations observées au sein du gradient altitudinal. D'un côté, les populations de basse altitude, pour lesquelles aucune date de débourrement minimale contraignante n'existe en termes de valeur sélective, et les populations de moyenne et hautes altitudes, pour lesquels un débourrement trop précoce comme trop tardif est pénalisant. Le modèle reproduit ainsi les contraintes exercées à haute altitude par les faibles températures et l'occurrence de violents gels tardifs. A basse altitude au contraire, les caractéristiques climatiques pouvant limiter la valeur sélective des individus précoces ne sont pas suffisants.

On peut cependant remarquer que dans l'ensemble des situations et pour l'ensemble des estimateurs, les hêtres « biologiquement réalistes », ayant des  $F_{\text{critBB}}$  représentatifs des populations du Ventoux, sont beaucoup plus tardifs que les optimums théoriques.

Ces observations interrogent dans la mesure où les optimums simulés sont particulièrement précoces, et que les hêtres ne débourrent que beaucoup plus tardivement, même lors d'années favorables. Des recherches complémentaires, portant sur de potentiels effets directs ou indirects de conditions météorologiques telles que la température ou l'intensité du rayonnement lumineux, pourraient permettre de préciser la position des populations actuelles vis-à-vis de cet optimum simulé.

#### **Forces de sélection sur les populations du Mont Ventoux**

En 2001, Kingsolver et al, publièrent dans une méta-analyse une synthèse des différentes valeurs des gradients de sélection directionnels et quadratiques estimés à partir de 63 études portant sur 62 espèces, entre 1984 et 1997. Ils mirent en évidence une distribution de

type log-normale des valeurs de gradients directionnels, avec une grande majorité de faibles valeurs de  $|\beta|$ , et peu de fortes valeurs, pour une médiane de 0.16. Ils mirent également en évidence une différence significative entre les valeurs de  $|\beta|$  liés à des traits morphologiques ou phénologiques/ d'histoire de vie (Annexe 2), ces derniers ayant des valeurs inférieures (médiane de 0.08). Ces valeurs de  $|\beta|$  sont en accord avec les résultats obtenus dans cette étude, où les gradients directionnels liés à  $S_{\text{Graine}}$  et  $S_{\text{Crois}}$  le long du gradient altitudinal varient entre -0.0792 et -0.0980 pour la reproduction et entre -0.0250 et -0.0397 pour la croissance.

La notion de « faible valeur » est cependant à relativiser, dans la mesure où un gradient directionnel de -0.08 correspond à une augmentation de 8% de la valeur phénotypique pour une diminution de la valeur du trait d'un écart-type.

Les forces de sélection directionnelles estimées dans cette étude par modélisation sont donc conformes à d'autres études basées uniquement sur des populations étudiées en milieu naturel (Kingsolver et al, 2001).

### **3.4 Effet de l'altitude sur les forces de sélection.**

L'influence de l'altitude est ici modélisée par des différences de climats entre les parties basses et hautes du gradient altitudinal. Avec des valeurs strictement différentes de 0 et négatives des gradients directionnels pour  $S_{\text{Graine}}$  et  $S_{\text{Crois}}$ , on peut en déduire que des pressions de sélections sont exercées sur la DMD, et que ces pressions de sélection directionnelles s'opèrent en sélectionnant les individus les plus précoces. Les forces de sélection sont cependant significativement plus importantes à haute altitude qu'à basse altitude. Ainsi, en considérant la reproduction, une baisse de la DMD d'un écart type est associée à une augmentation de l'estimateur de la valeur sélective  $S_{\text{Graine}}$  de 9.80% à 1485 m, contre 8.30% environ à 995 et 1117 m. La même tendance est observée en ce qui concerne la croissance ( $S_{\text{Crois}}$ ). Une estimation des gradients de sélection sur la date de débourrement effectuée en milieu naturel au niveau du gradient altitudinal du Ventoux, sur des analyses de fertilité, avait obtenu des résultats similaires, avec une sélection des individus précoces (Bontemps, 2012).

Ces résultats sont également en accord avec une étude réalisée en jardin commun avec des individus issus du gradient altitudinal du Ventoux (Gaüzère, 2014). Ces travaux démontrent que les hêtres provenant des parties hautes des gradients sont génétiquement plus précoces que les arbres provenant des altitudes les plus basses, et qu'ils ont donc subi une sélection sur le trait de la DMD. Ces mêmes résultats avaient été observés pour le hêtre

commun sur un gradient altitudinal des Pyrénées centrales (Vitasse et al, 2010). On a donc une trace génétique actuelle des pressions de sélection qui favorisent un débourrement précoce à haute altitude et plus tardif à basse altitude, et une plasticité phénotypique en réponse aux contraintes environnementales favorisant des débournements plus précoces à basse altitude, du fait de conditions thermiques plus favorables. Le modèle reproduit donc bien ces effets contraires de l'évolution génétique et de la plasticité phénotypique en réponses aux contraintes environnementales, qualifiée de contre gradient de variation.

L'étude des gradients quadratiques, qui est un indicateur du caractère stabilisant ou disruptif des forces de sélection, doit être considérée avec prudence. Pour les deux estimateurs  $S_{\text{Crois}}$  et  $S_{\text{Graine}}$ , la valeur des gradients est significativement différente de 0 et strictement négative, indiquant un effet stabilisant de la sélection, soit d'une gamme de DMD associée à une valeur sélective maximale. Malgré des différences significatives entre parties hautes et basses du gradient altitudinal, la faible valeur absolue de ces gradients quadratiques, ainsi que l'éloignement des populations considérées par rapport à l'optimum simulé, ne permet pas de tirer de conclusion quant à l'effet de l'altitude sur l'amplitude du caractère stabilisant de la sélection. Les valeurs négatives et différentes de 0 sont cependant en accord avec les tendances observées sur les paysages de fitness et attendues en milieu naturel.

### **3.5 Influence de la disponibilité en eau sur les forces de sélection.**

Cette étude démontre également que la disponibilité en eau influence les pressions de sélection s'exerçant sur la date de débourrement, avec une intensité de ces forces qui augmente lorsque la disponibilité en eau diminue. L'estimation de la réserve utile à laquelle un arbre à accès est très difficilement estimable en peuplement naturel, et potentiellement très variable sur une aire géographique restreinte.

Il paraît néanmoins nécessaire de tenir compte de cette variable environnementale lors d'études sur les forces de sélection en milieu naturel, dans la mesure où les différences d'intensités (valeurs de  $\beta$ ), varient grandement et significativement entre modalités.

## **Conclusion**

Cette étude a permis de mettre en évidence l'influence de l'altitude et de la disponibilité en eau sur les types de relations phénologie-performance, ainsi que sur l'intensité des forces de sélection s'appliquant sur la date de débourrement. Dans l'ensemble des situations étudiées, les arbres précoces ont systématiquement de meilleures valeurs sélectives que les individus tardifs. Les valeurs de gradients de sélection directionnels estimées dans cette étude sont comparables à celles d'études effectuées sur des populations naturelles.

L'estimation de la valeur des gradients de sélection directionnels aux différentes altitudes a permis de mettre en évidence la plus forte intensité des forces de sélection à haute altitude. Ces résultats obtenus par modélisation viennent confirmer des résultats issus d'études en milieu naturel sur le Ventoux. Les plus fortes intensités de sélection à haute altitude permettent également d'expliquer les résultats ayant démontré une plus grande précocité génétique des individus issus des zones les plus élevées du gradient altitudinal du Mont Ventoux.

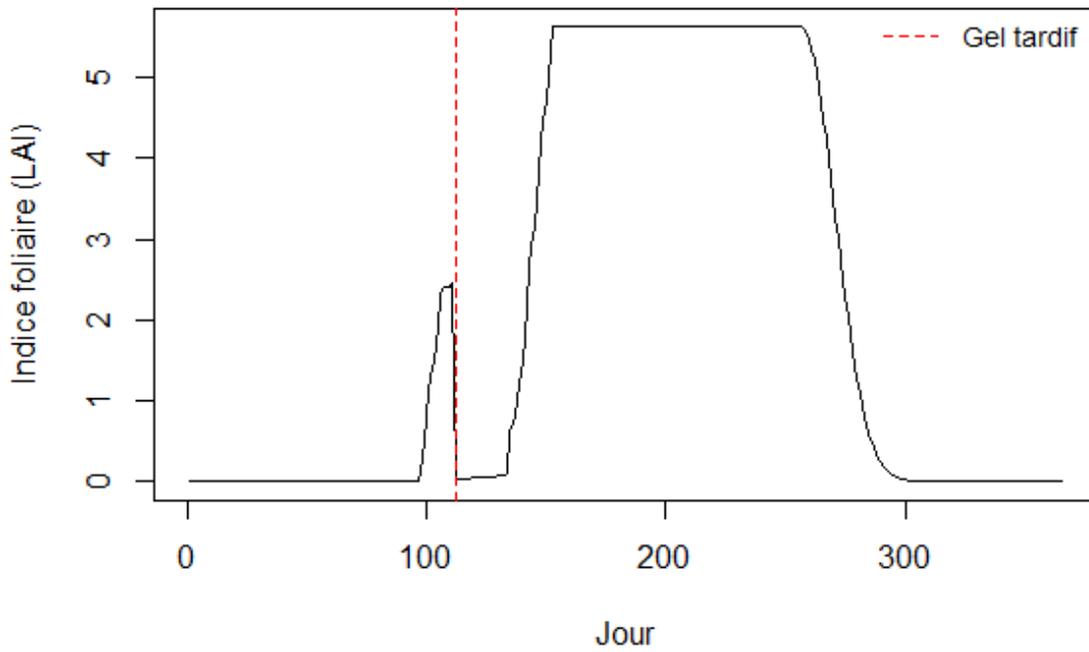
Enfin, ces résultats soulignent l'influence de la disponibilité en eau sur les pressions de sélection exercée sur la phénologie du débourrement, et la nécessité de sa prise en compte dans les études in situ.

## **Bibliographie**

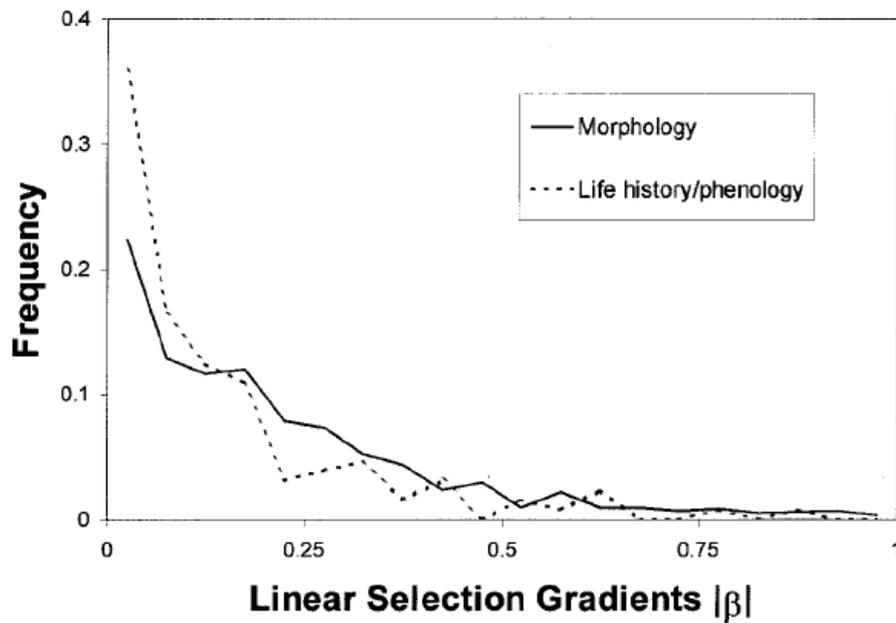
- Augsburger, Carol K. “Spring 2007 Warmth and Frost: Phenology, Damage and Refoliation in a Temperate Deciduous Forest.” *Functional Ecology* 23, no. 6 (2009): 1031–39. doi:10.1111/j.1365-2435.2009.01587.x.
- Bontemps, Aurore. “Potentiel évolutif D’une Population de Hêtre Commun Sur Le Mont Ventoux.” University Paul Cezanne, Aix-Marseille III, 2012.
- Caffarra, Amelia, and Alison Donnelly. “The Ecological Significance of Phenology in Four Different Tree Species: Effects of Light and Temperature on Bud Burst.” *International Journal of Biometeorology* 55, no. 5 (2010): 711–21. doi:10.1007/s00484-010-0386-1.
- Cailleret, Maxime, Marie Nourtier, Annabelle Amm, Marion Durand-Gillmann, and Hendrik Davi. “Drought-Induced Decline and Mortality of Silver Fir Differ among Three Sites in Southern France.” *Annals of Forest Science* 71, no. 6 (2013): 643–57. doi:10.1007/s13595-013-0265-0.
- Chuine, Isabelle. “A Unified Model for Budburst of Trees.” *Journal of Theoretical Biology* 207, no. 3 (December 7, 2000): 337–47. doi:10.1006/jtbi.2000.2178.
- . “Why Does Phenology Drive Species Distribution?” *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 365, no. 1555 (2010): 3149–60.
- Chuine, Isabelle, and Elisabeth G. Beaubien. “Phenology Is a Major Determinant of Tree Species Range.” *Ecology Letters* 4, no. 5 (2001): 500–510.
- Davi, H., C. Barbaroux, C. Francois, and E. Dufrêne. “The Fundamental Role of Reserves and Hydraulic Constraints in Predicting LAI and Carbon Allocation in Forests.” *Agricultural and Forest Meteorology* 149, no. 2 (2009): 349–61.
- Davi, H., E. Dufrêne, A. Granier, V. Le Dantec, C. Barbaroux, C. François, and N. Bréda. “Modelling Carbon and Water Cycles in a Beech Forest: Part II.: Validation of the Main Processes from Organ to Stand Scale.” *Ecological Modelling* 185, no. 2 (2005): 387–405.
- Davi, H., M. Gillmann, T. Ibanez, M. Cailleret, A. Bontemps, B. Fady, and F. Lefèvre. “Diversity of Leaf Unfolding Dynamics among Tree Species: New Insights from a Study along an Altitudinal Gradient.” *Agricultural and Forest Meteorology* 151, no. 12 (2011): 1504–13.
- Dietze, Michael C., Anna Sala, Mariah S. Carbone, Claudia I. Czimczik, Joshua A. Mantooth, Andrew D. Richardson, and Rodrigo Vargas. “Nonstructural Carbon in Woody Plants.” *Annual Review of Plant Biology* 65 (2014): 667–87.
- Dufrêne, E., H. Davi, C. François, G. Le Maire, V. Le Dantec, and A. Granier. “Modelling Carbon and Water Cycles in a Beech Forest: Part I: Model Description and Uncertainty Analysis on Modelled NEE.” *Ecological Modelling* 185, no. 2 (2005): 407–36.
- Gäuzere, Julie. “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.” Centre international d’études supérieures en sciences agronomiques, 2014.
- Kingsolver, Joel G., Hopi E. Hoekstra, Jon M. Hoekstra, David Berrigan, Sacha N. Vignieri, C. E. Hill, Anhthu Hoang, P. Gibert, and Peter Beerli. “The Strength of Phenotypic Selection in Natural Populations.” *The American Naturalist* 157, no. 3 (2001): 245–61.
- Körner, Christian, David Basler, Günter Hoch, Chris Kollas, Armando Lenz, Christophe F. Randin, Yann Vitasse, and Niklaus E. Zimmermann. “Where, Why and How? Explaining the Low Temperature Range Limits of Temperate Tree Species.” *Journal of Ecology*, (2016), n/a – n/a. doi:10.1111/1365-2745.12574.
- Lande, Russell, and Stevan J. Arnold. “The Measurement of Selection on Correlated Characters.” *Evolution*, (1983), 1210–26.
- Lenz, Armando, Günter Hoch, Yann Vitasse, and Christian Körner. “European Deciduous Trees Exhibit Similar Safety Margins against Damage by Spring Freeze Events along Elevational Gradients.” *New Phytologist* 200, no. 4 (2013): 1166–75. doi:10.1111/nph.12452.
- Menzel, Annette, Raimund Helm, and Christian Zang. “Patterns of Late Spring Frost Leaf Damage and Recovery in a European Beech (*Fagus Sylvatica* L.) Stand in South-Eastern Germany

- Based on Repeated Digital Photographs.” *Frontiers in Plant Science* 6 (2015).  
doi:10.3389/fpls.2015.00110.
- Oddou-Muratorio, Sylvie, and Hendrik Davi. “Simulating Local Adaptation to Climate of Forest Trees with a Physio-Demo-Genetics Model.” *Evolutionary Applications* 7, no. 4 (2014): 453–67.
- Schwartz, Mark Donald. “Phenology: An Integrative Environmental Science,” (2003).  
<http://link.springer.com/content/pdf/10.1007/978-94-007-6925-0.pdf>.
- Teissier Du Cros, Eric. *Le Hêtre*. Quae, (1981).
- Teissier Du Cros, E., B. Thiebaut, and H. Duval. “Variability in Beech: Budding, Height Growth and Tree Form.” In *Annales Des Sciences Forestières*, 45:383–98. EDP Sciences, (1988).  
[http://www.afs-journal.org/articles/forest/pdf/1988/04/AFS\\_0003-4312\\_1988\\_45\\_4\\_ART0006.pdf](http://www.afs-journal.org/articles/forest/pdf/1988/04/AFS_0003-4312_1988_45_4_ART0006.pdf).
- Vitasse, Yann, and David Basler. “What Role for Photoperiod in the Bud Burst Phenology of European Beech.” *European Journal of Forest Research* 132, no. 1 (2013): 1–8.
- Vitasse, Yann, Caroline C. Bresson, Antoine Kremer, Richard Michalet, and Sylvain Delzon. “Quantifying Phenological Plasticity to Temperature in Two Temperate Tree Species.” *Functional Ecology* 24, no. 6 (2010): 1211–18.
- Vitasse, Yann, Sylvain Delzon, Caroline C. Bresson, Richard Michalet, and Antoine Kremer. “Altitudinal Differentiation in Growth and Phenology among Populations of Temperate-Zone Tree Species Growing in a Common Garden.” *Canadian Journal of Forest Research* 39, no. 7 (2009a): 1259–69.
- Vitasse, Yann, Annabel Josée Porté, Antoine Kremer, Richard Michalet, and Sylvain Delzon. “Responses of Canopy Duration to Temperature Changes in Four Temperate Tree Species: Relative Contributions of Spring and Autumn Leaf Phenology.” *Oecologia* 161, no. 1 (2009): 187–98.

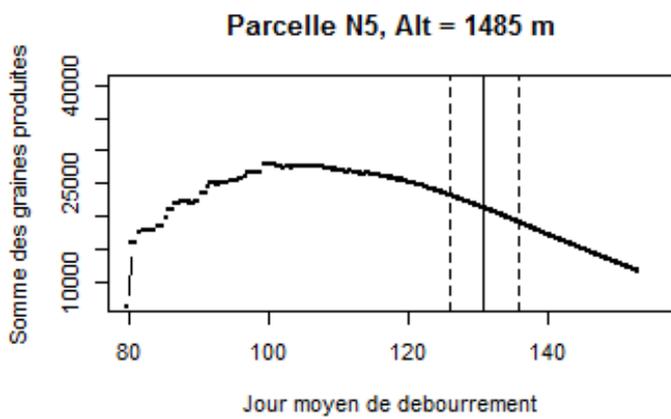
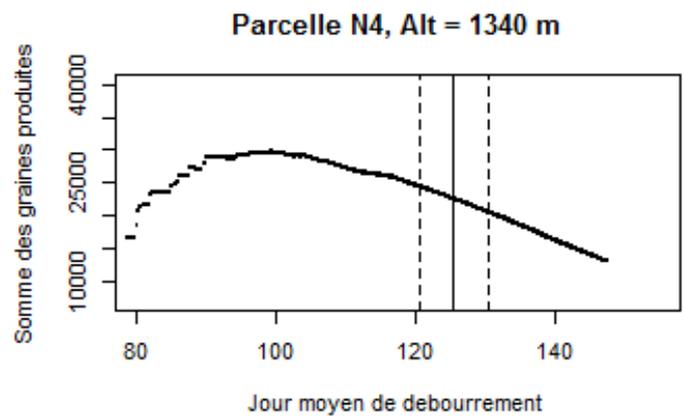
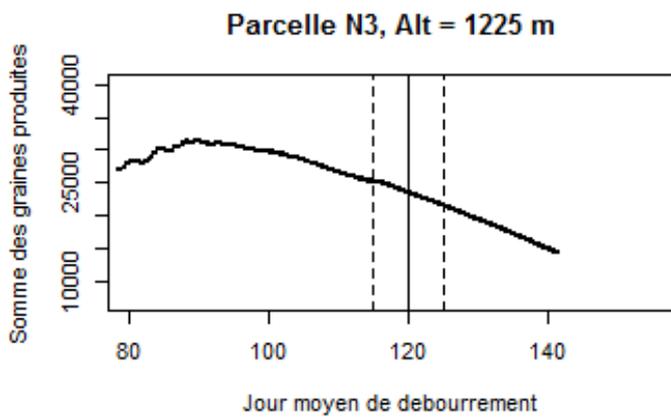
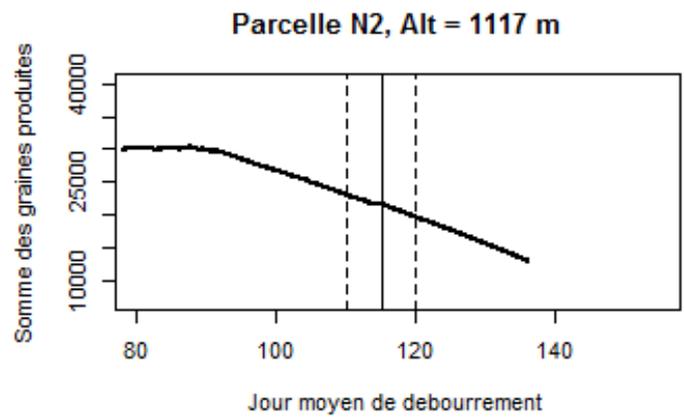
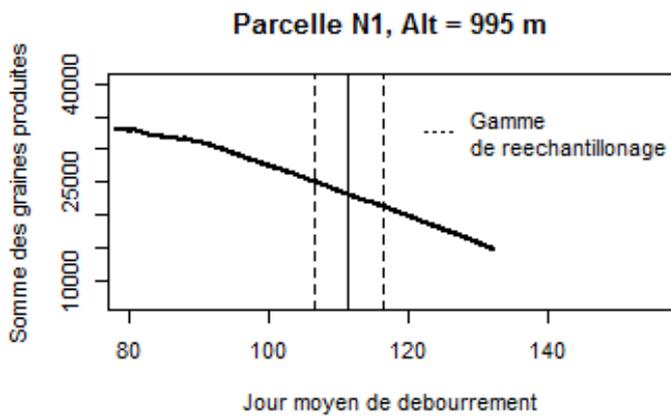
## Annexes



Annexe 1 : Modélisation de la perte d'indice foliaire et du reflush, en cas de gel tardif.

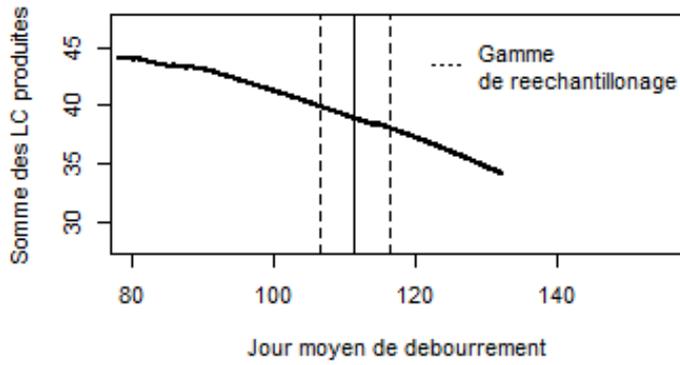


Annexe 2 : Distribution de la fréquence des valeurs absolues des gradients de sélection directionnels, pour les traits morphologiques (N=815), et pour les traits phénologiques/d'histoire de vie (N = 128). Kingsolver et al. 2001

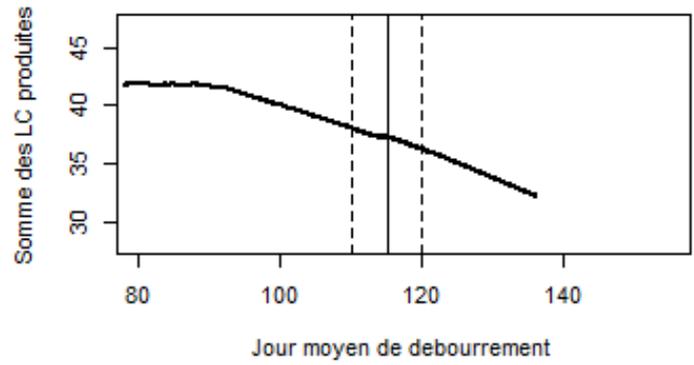


**Annexe 3 : Position des gammes des dates moyennes de débourrement (DMD) ré-échantillonnées sur les paysages de fitness liés à la reproduction, aux différentes altitudes**

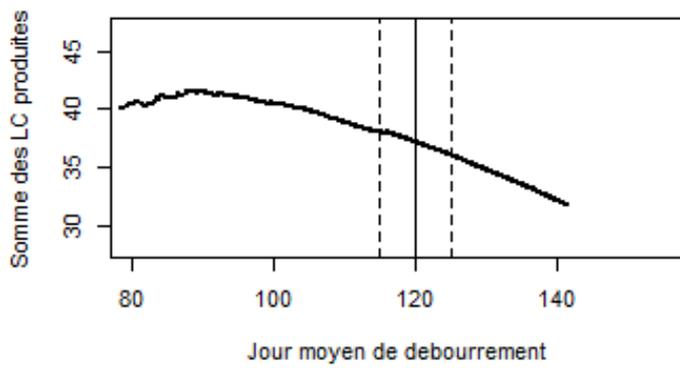
**Parcelle N1, Alt = 995 m**



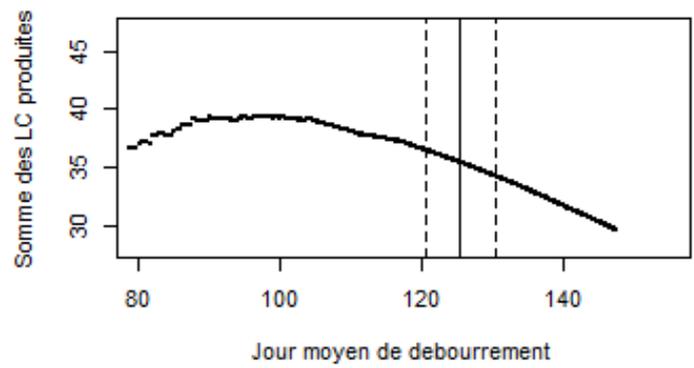
**Parcelle N2, Alt = 1117 m**



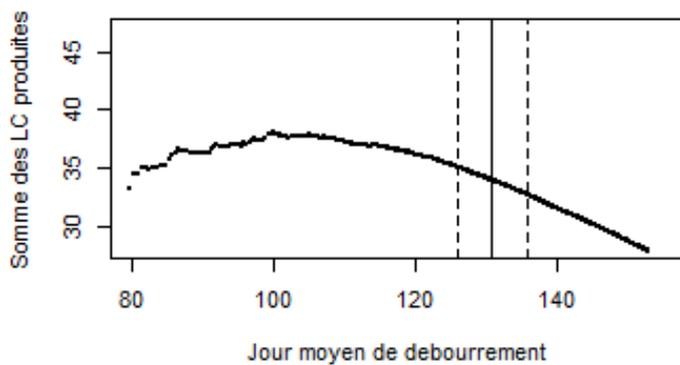
**Parcelle N3, Alt = 1225 m**



**Parcelle N4, Alt = 1340 m**

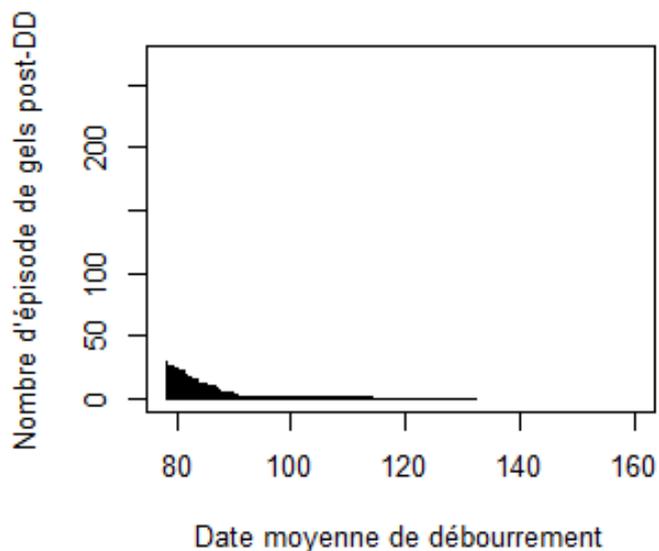


**Parcelle N5, Alt = 1485 m**

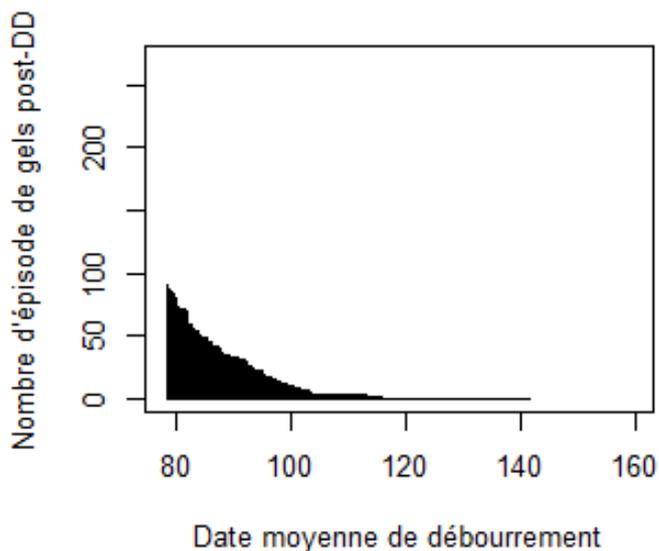


**Annexe 4 : Position des gammes de dates moyennes de débourement (DMD) ré-échantillonnées sur les paysages de fitness liés à la croissance, aux différentes altitudes.**

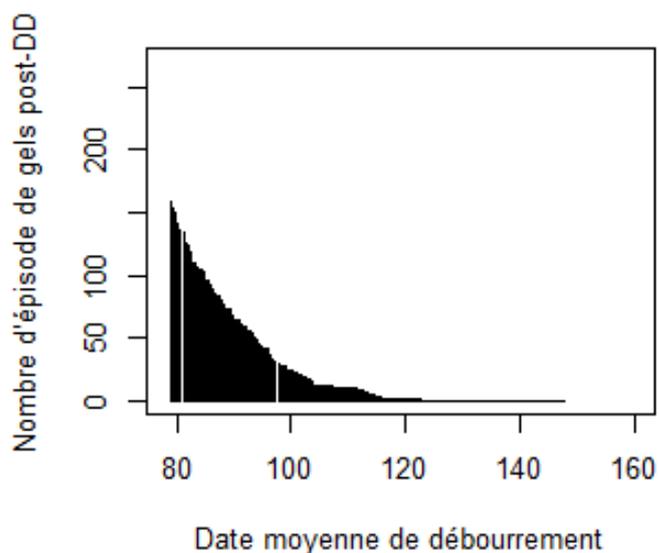
**Parcelle N1, 995m**



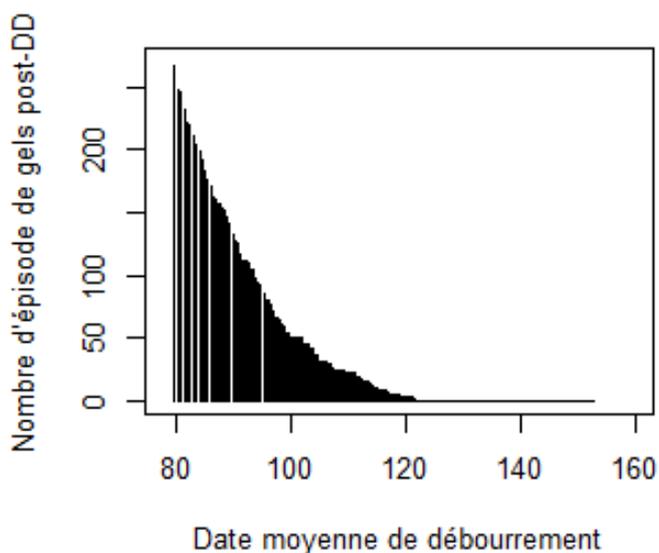
**Parcelle N3, 1225m**



**Parcelle N4, 1340m**



**Parcelle N5, 1485m**



**Annexe 5 : Données simulées : Nombre d'épisodes de gels importants survenant après le débourrement, de 1959 à 2013, en fonction de la date moyenne de débourrement et de l'altitude.**



## **Abstract**

Characterization of phenotypic selection on quantitative trait is a major issue in evolutionary biology, and is based on the trait – fitness relation (selection gradient). In interaction with available genetic variation, selection gradient determines the local adaptation ability of a population to environmental changes across time or space, and the reaction time. This study aims to characterize selection on vegetative budburst phenology of common beech (*Fagus sylvatica* L.), with a process-based modelling approach. We used biophysics and ecophysiological model CASTANEA, to, simulate budburst date and fitness proxies (reproduction, growth and survival) of early and late budburst trees, under different elevation and water availability. Our results demonstrate the early budburst individuals are characterised by better performances than late budburst trees, whatever the fitness proxy, elevation or water availability. Selection gradients on budburst date vary from -0.01 to -0.11. The directional selection intensity is stronger with elevation increase, or when water availability decreases. A stabilizing effect of selection on budburst phenology is also observed, demonstrating the existence of a budburst date range associated with maximal fitness values.

**Key words:** Phenotypic selection, Selection gradient, Budburst phenology, ecophysiological process-base model, Common beech.

