

MASTER SET

Sciences de l'Environnement Terrestre

Master 2 Recherche | Parcours Biodiversité, Ecologie et Evolution

Année 2015 – 2016

Variabilité et structuration génétique de la croissance radiale du pin noir (*Pinus nigra* Arnold) et de ses sous espèces : relations avec le climat.



Présenté par Clara **TALLIEU**
Dr(s) Bruno Fady et Hendrik Davi, Maître(s) de stage

URFM Ecologie des Forêts Méditerranéennes. Centre de Recherche PACA, Avignon.

REMERCIEMENTS

J'ai eu l'opportunité de travailler pendant six mois à l'INRA d' Avignon (Unité de recherches Ecologie des Forêts Méditerranéennes) dans le cadre du "Programme global de conservation des populations françaises de pin de Salzmann" financé par l'Office National des Forêts (Direction Territoriale Méditerranée).

Avant d'exposer mon travail, je souhaite témoigner ma reconnaissance aux personnes qui ont de faire de ce stage un bon stage.

Bruno Fady et Hendrik Davi, mes maîtres de stage, non seulement pour leur accueil ainsi que la confiance qu'ils m'ont accordée dès mon arrivée à l'INRA, mais aussi pour le temps qu'ils m'ont consacré tout au long de cette période et sans oublier leur participation à la création de ce mémoire (surtout à la fin !).

Je remercie également Guia Giovannelli, doctorante, de m'avoir permis de participer à sa thèse.

Mes remerciements vont également vers Julian Gonzalo et particulièrement Maria-Jesus Serra qui m'ont accueillie pendant 10 jours à l'INIA de Madrid dans le cadre du projet COST Action « Strengthening conservation: a key issue for adaptation of marginal/peripheral populations of forest trees to climate change in Europe (MaP-FGR) ». Merci Maje, pour ta patience et le temps que tu m'as consacré.

Je n'oublie pas non plus les stagiaires, doctorants présents ainsi que les autres membres de l'INRA que je retrouvais avec plaisir le midi. Je remercie particulièrement Maurane, pour les bons moments passés ensemble à l'INRA ou en dehors ainsi que ses petits conseils dans le bus.

Et pour finir je remercie mes copines de bureau. Merci Célia, pour ta bonne humeur, ton soutien, les débats du bureau et tous les moments qu'on a passé ensemble. Franchement le stage n'aurait pas été le même sans toi ! Merci aussi à Juliette, tu as vite réussi à faire ta place dans le bureau.

Je tiens également à remercier les chercheurs et techniciens de l'unité des Recherches Forestières Méditerranéennes de l'INRA d'Avignon pour leur accueil, leur aide et leur convivialité.

Table des matières

1	Introduction.....	4
2	Matériel et méthodes.....	7
2.1	Espèce étudiées.....	7
2.2	Sites d'études.....	8
2.3	Modélisation de niche climatique.....	9
2.4	Analyses dendrochronologiques.....	11
2.4.1	Récolte des données.....	11
2.4.2	Traitement des carottes.....	12
2.4.3	Les différentes standardisations pour l'analyse de variances et pour les relations cerne-climat.....	12
2.4.4	Variabiles étudiées.....	13
2.5	Relations cerne-climat.....	13
2.6	Analyses statistiques.....	14
3	Résultats.....	15
3.1	Caractérisation de la niche climatique.....	15
3.2	Relations cerne-climat.....	16
3.2.1	Relations cerne-climat de l'espèce <i>Pinus nigra</i>	16
3.2.2	Relations cerne-climat par sous-espèce.....	17
3.3	Variabilité de la croissance radiale.....	18
3.3.1	Variabilité de la croissance radiale entre sous-espèces.....	18
3.3.2	Variabilité de la croissance radiale entre provenances.....	19
3.4	Croissance radiale et position dans la niche climatique.....	20
4	Discussion.....	21
5	Références.....	26

1 Introduction

La diversité génétique est essentielle pour l'adaptation des arbres à leur environnement notamment pour faire face au réchauffement climatique. Les scénarios climatiques du futur sont à la fois incertains et dépendants du contexte socio-économique globale, tout en étant variables selon les régions. Des projections climatiques prévoient des températures et des régimes de précipitations différentes selon les régions (Stocker *et al.* 2013). En zone continentale on s'attend à une augmentation des températures de l'ordre de 3°C et une augmentation des précipitations annuelles de 10 %. Alors qu'en Méditerranée on prévoit une augmentation des températures de 4-5°C mais une baisse des précipitations annuelle de 20 % et jusqu'à 50 % en été (Christensen *et al.* 2007). Il paraît donc particulièrement évident que des processus d'adaptation, s'ils sont possibles vont devoir intervenir avec une rapidité et une ampleur sans précédent au cours du 21ème siècle.

L'adaptation au sens biologique du terme (par opposition aux mesures adaptatives telles que mises en place dans les plans de gestion) peut être considérée à la fois comme un processus et un résultat. Le processus d'adaptation est l'ensemble des mécanismes qui permettent aux populations de s'ajuster à de nouvelles conditions environnementales. L'adaptation comprend deux mécanismes importants : le premier à court terme est la plasticité phénotypique des individus, le second à plus long terme est l'adaptation génétique des populations. La plasticité phénotypique correspond à la capacité plus ou moins grande d'un génotype donné de modifier son phénotype lorsque l'environnement change (on parle aussi de l'acclimatation d'un individu aux variations de l'environnement) (DeWitt et Scheiner 2004). Cette dernière est importante chez les arbres, car du fait de leur longévité, ils doivent faire face à de nombreuses variations environnementales au cours de leur vie (Rozenberg *et al.* 2012). Une réponse évolutive des populations d'arbres aux changements climatiques est aussi possible notamment grâce à l'existence d'une importante variabilité génétique. L'adaptation génétique locale s'observe quand on compare des populations subissant des conditions environnementales contrastées (Linhart et Grant 1996). L'adaptation génétique peut être testée à l'aide de plantations comparatives et de transplantations réciproques. Une plantation comparative est un site expérimental où différentes populations sont plantées dans un environnement contrôlé. Via la comparaison des phénotypes des différentes populations, ce système permet de discerner l'effet génétique de l'effet de l'environnement (Matyas 1996). Les transplantations réciproques consistent en la sélection d'individus venant de deux populations différentes et de les planter de manière réciproque dans deux plantations comparatives (Kawecki & Ebert 2004). Le fait que le génotype local présente une survie et une capacité à se reproduire supérieure à celle du génotype exotique est considéré comme la démonstration formelle de l'existence d'une adaptation locale.

Pinus nigra (Arnold) est une espèce d'arbre forestier d'Europe du Sud dont l'aire naturelle de distribution s'étend de l'Espagne à l'ouest et du Maroc au sud jusqu'à l'Autriche au nord et la Turquie, et la Crimée à l'est. Cette répartition naturelle vaste et morcelée (Critchfield et Little 1966), ainsi que l'observation de variations de caractères morphologiques comme la couleur, la rigidité des feuilles ou la couleur d'un rameau âgé d'un an (Fukarek 1958), physiologiques et écologiques variables a conduit à la différenciation des populations en différentes sous-espèces (EUFORGEN). De plus, on sait que les conifères présentent une diversité génétique très élevée par rapport à d'autres types d'organismes (Hamrick et al. 1992). Bien que les pins aient une diversité génétique considérée comme plus faible par rapport à d'autres conifères, *Pinus nigra* s'avère être l'une des espèces les plus diversifiées parmi les conifères (Scaltsoyiannes *et al.* 1994; Lee et al. 2002; Nkongolo, Michael et Gratton 2002).

La diversité génétique est généralement étudiée soit par des marqueurs neutres, non soumis à la sélection qui renseignent sur l'histoire démographique soit par des caractères phénotypiques qualitatifs (comme la couleur d'une fleur) ou quantitatifs dont l'expression est intimement liée à l'environnement (survie, croissance, débourrement) et qui renseignent sur les effets de la sélection naturelle. La variabilité intra-spécifique du pin noir a été relativement peu étudiée au regard de son importance écologique et économique. Par exemple une étude se basant sur les variations de compositions en terpènes a permis de mettre en évidence des unités intra-spécifiques (Bojovic *et al.* 2005). Une étude basée sur la variabilité isoenzymatique a permis de montrer une diversité génétique supérieure au sein des populations qu'entre populations ou sous-espèces (Nikolic & Tucic 1983). A l'échelle de la sous-espèce *Pinus nigra nigra*, une diversité génétique entre ses populations a été révélée par la technique d'amplification par hasard de l'ADN polymorphe, RAPD (Lucic *et al.* 2010). En ce qui concerne les caractères phénotypiques, les résultats de l'étude de (Kreyling *et al.* 2012) sur des jeunes individus issus de huit provenances, montrent que la résistance au froid du feuillage est un caractère adaptatif important pour le pin noir. Enfin, les différences de taux de germination au sein et entre provenances dans une expérience utilisant cinq provenances et deux types d'habitats de suggèrent une adaptation locale *P. nigra* aux conditions abiotiques, comme le type de sol (Mataruga et al. Isajev 2010).

La croissance radiale est un caractère phénotypique quantitatif et variable, et peut donc être utilisée pour étudier la diversité génétique. Il est considéré comme un bon indicateur de la fitness des arbres (Dittmar et al. 2003). Par exemple, l'épaisseur de cerne est un bon indicateur de la production de cônes chez *Pseudotsuga menziesii*, *Abies grandis* et *Pinus monticola* (Eis *et al.* 1965). Dans des conditions climatiques contrôlées la dendroécologie (l'étude des relations cernes-climat) permet non seulement d'identifier les facteurs limitants la croissance des arbres, mais aussi

d'étudier la variabilité génotypique de la croissance entre plusieurs populations. Les variations de la croissance radiale du pin noir ont été étudiée en relation avec son statut social et ont montré un effet négatif des sécheresses sur les individus dominants (Martín-Benito et al. 2007). Des différences de croissance apparaissent aussi en fonction d'un gradient latitudinal dans les montagnes méditerranéennes (Martín-Benito et al. 2010). L'étude de la croissance radiale du pin noir en réponse au changement climatique a montré que sa réponse au climat est modulée par la compétition et la productivité (Martín-Benito *et al.* 2011). De plus, beaucoup d'études ont été faites sur les relations cerne-climat de l'espèce montrant que la croissance radiale du pin noir est augmentée par des étés frais et des saisons humides, mais est diminuée lors de stress hydrique (Martín-Benito *et al.* 2010; Candel-Pérez *et al.* 2012). Des études dendroclimatiques ont aussi été menées à l'échelle des sous-espèces montrant que la variabilité de ces relations entre différents sites (Lebourgeois 2000; Levanič et Toromani 2010; Amodei et al. 2012; Gülcu et al. 2015).

Néanmoins, nous disposons de peu d'études sur la variabilité génétique de la croissance radiale du pin noir. Une équipe espagnole a étudié les variations de hauteur et de diamètre de 43 provenances de *Pinus pinaster* dans plantations comparatives et a mis en évidence un fort effet de la provenance sur les différences de croissance observées (Alía et al. 1995). Cependant, une forte interaction entre le site et la provenance suggère l'existence d'une forte plasticité phénotypique. Une étude conduite sur des variables anatomiques du bois de *Pinus halepensis* s'intéressant aux différences entre provenances a mis en évidence la nature adaptative de l'anatomie du bois de cette espèce, mettant en évidence l'importance du choix de la région de provenance du matériel utilisé dans les projets de reforestation (Esteban *et al.* 2011). Un autre travail décrit les variations intra-cerne de la densité du bois de *Pinus pinaster* en fonction de variables climatiques intra-annuelles. La relation entre la microdensité du cerne et le climat de la saison de végétation a servi à construire des normes de réaction individuelles, décrivant la réponse plastique des individus. Cette plasticité s'est avérée être faiblement gouvernée génétiquement (Sánchez-Vargas et al. 2007).

Le but de mon étude est d'analyser la variabilité et la structuration génétique de la croissance radiale de *Pinus nigra* ainsi que ses relations avec le climat. Pour ce faire je dispose de mesures d'épaisseurs de cerne issues 6 plantations comparatives réparties en France et en Tunisie. Les objectifs de l'étude sont tout d'abord d'étudier les exigences écologiques du Pin noir, de voir comment elles varient entre sous espèces et d'analyser quelles sont les interactions entre les effets génétiques et l'environnement. Nous avons d'abord caractérisé la niche climatique de l'espèce et de ses sous-espèces. Nous avons ensuite étudié l'expression de la variabilité de la croissance radiale du pin noir. Y a-t-il une variabilité génétique de la croissance radiale à l'échelle de la sous-espèce et/ou de la provenance ? Nous avons ensuite étudié la variabilité des relations de la croissance du pin

noir et de ses sous-espèces avec le climat à l'aide d'une analyse dendroclimatique pour étudier comment les relations cerne-climat changent en fonction du site et des sous-espèces.

2 Matériel et méthodes

2.1 Espèce étudiées

Le pin noir est une espèce appartenant au groupe des pins de Méditerranée. Le pin noir est présent sur plus de 3,5 millions d'hectares du Nord de l'Afrique jusqu'à la Méditerranée et s'étend jusqu'à l'Est de la Turquie. Cette vaste distribution et sa répartition morcelée a provoqué des diversifications morphologiques, physiologiques et écologiques sources de plusieurs classifications. Par exemple, Christensen et Dar (1997) ne reconnaissent que deux sous-espèces (subsp. *salzmannii* et subsp. *nigra*) avec différentes variétés selon les régions, alors qu'à la même époque plusieurs chercheurs reconnaissaient le pin noir comme une seule espèce subdivisée en sous-espèces et variétés (Vidakovic 1974). Le consensus actuel repose sur une classification incluant en plus des facteurs morphologiques, anatomiques et phylogéographiques, de la phylogénie moléculaire (Price *et al.* 2000). Le pin noir est donc à subdivisé en six sous-espèces : *salzmanni* (Dunal) Franco, *nigra* (Lamb.) Holmboe, *dalmatica* (Visiani) Franco, *pallasiana* (Lambert) Holmboe, *mauretanica* (Maire et Peyerimh) Heywood et *laricio* (Poiret) Maire. A noter que la taxonomie forestière utilisée pour les aspects réglementaires liés au reboisement en France distingue pin *laricio* de Corse et de Calabre. De plus, malgré le fait que la taxonomie par Kew Gardens (Kew Gardens) ne reconnaisse pas la sous-espèce *mauretanica*, considérée comme synonyme de *salzmannii*, nous avons fait le choix de la distinguer en tant que sous-espèce.

Le pin noir de salzmann présente une aire de répartition importante en Espagne entre 1600 et 2000m d'altitude, mais est moins présent en France où il forme des populations isolées en Pyrénées Orientales et dans les Cévennes à une altitude plus basse de 400 à 950m. Les pins de salzmann d'Espagne sont considérés comme les plus résistants à la sécheresse parmi toutes les sous-espèces. Il pousse sur des sols très divers. Dans les Cévennes on le retrouve sur des sols dolomitiques, alors que dans les Pyrénées il s'est implanté dans des sols acides (Isajev *et al.* 2004). La sous-espèce *nigra* est rencontrée des Apennins italiens jusqu'au Nord de la Grèce en passant par les Balkans. Son recouvrement dépasse les 800 000 hectares. On la retrouve de 350 à 1500m d'altitude dans des milieux xériques à fort dénivelé, et dont la roche est très érosive. Ces environnements sont moins propices à l'établissement d'autres arbres (Poljanšek *et al.* 2014). La sous-espèce *dalmatica* principalement présente sur la côte croate, est très peu représentée. Tout comme *nigra*, elle s'étend de 350 à 1500m d'altitude et se développe sur des sols calcaires. La sous-espèce *pallasiana* est principalement représentée en Turquie et en Grèce sur 2,5 millions d'hectares.

Dans les montagnes du Taurus elle est présente de 1000 à 2000m d'altitude et en Chypre seulement entre 1400 et 1800m. En ce qui concerne le type de sol, les individus en Grèce se développent sur un substrat de type calcaire et sur des sols plus acides en Anatolie. De plus, de petits peuplements sont également retrouvés en Chypre et en Crimée (Quézel et Médail 2003). Le pin *laricio*, originaire de Corse est présent sur 22 000 ha de l'île, mais il est également présent en Sicile ainsi qu'en Calabre. Le pin *laricio* se retrouve sur des roches éruptives de type granitique en Sicile et en Calabre, ainsi que sur des sols acides. Il s'agit de substrat se désagrégant facilement, créant ainsi des sols profonds. En Corse des racines de pin *laricio* ont été retrouvées jusqu'à 1m de profondeur (BROWN 1960). La sous-espèce de Calabre peut être retrouvée à Aspromonte et dans la Sila. A Aspromonte les peuplements les plus développés se retrouvent entre 1100m et 1400m d'altitude, alors que dans la Sila c'est entre 900 et 150m d'altitude que se trouve la majeure partie des peuplements. La sous-espèce provenant de Corse a un optimum de végétation situé entre 1000 et 1300m d'altitude, avec des limites hautes et basses plus ou moins hautes en fonction de l'exposition (Debazac 1964). Enfin, la sous-espèce *mauretunica* présente uniquement sur quelques hectares des montagnes du Rif au Maroc et du Djurdjura en Algérie entre 1600 et 1800m d'altitude sur un substrat calcaire.

2.2 Sites d'études

Il est difficile en milieu naturel de séparer l'effet de la diversité génétique de l'effet de l'environnement dans lequel les arbres poussent. Une des façons de séparer effets génétiques et effets de l'environnement est de constituer des dispositifs dits « en jardin commun ». Les plantations comparatives sont des jardins communs développés par les généticiens forestiers. Il s'agit d'installer un dispositif expérimental dans une aire de reboisement potentielle représentant le plus de conditions écologiques possibles. Un site de plantation comparative est structuré en plusieurs parcelles élémentaires appelées blocs ayant des conditions écologiques sensées être homogènes. Chaque bloc est subdivisé en parcelles unitaires ne comprenant qu'une seule forme du facteur étudié, par exemple la provenance. Ces dispositifs sont mis en place selon un schéma statistique rigoureux qui permet de contrôler l'hétérogénéité du milieu. On distingue des blocs complets et incomplets. Un plan complet signifie que tous les niveaux d'un facteur, ici les provenances, sont croisés avec tous les niveaux de l'autre facteur, les blocs. Un bloc incomplet signifie que chaque provenance n'est pas représentée dans chaque bloc. Un dispositif ayant des blocs incomplets équilibrés signifie que chaque provenance n'est présente qu'une seule fois dans un bloc et que chacune d'entre elle est répétée un même nombre de fois dans le dispositif (Pierre 2012). Les différences observées au sein d'un même bloc pourront être attribuées à des effets génétiques, vu

que l'effet de l'environnement y est considéré comme constant. Les sites étudiés ici appartiennent au réseau PlantaComp géré par l'INRA ("INRA - PlantaComp") regroupant plusieurs sites de plantations comparatives et regroupant les mêmes unités génétiques implantées dans des milieux contrastés. En tout six sites sont concernés dans le cadre de notre étude, à Cestas, Levens, Orléans, Pomét et Verdun. Le sixième site, situé en Tunisie correspond à un arboretum créé en 1960 (Tableau 1). La description de chaque site est disponible dans l'annexe 1.

Tableau 1 : Description des plantations comparatives et statistiques dendroécologiques associées. La saison de croissance correspond aux mois d'avril, mai, juin, juillet, août, septembre.

	CESTAS	LEVENS	ORLEANS	POMET	VERDUN	TUNISIE
Longitude	0°44'36"O	6°17'42"E	2°24'58"E	5°47'42"E	5°25'59"E	8°48'E
Latitude	44°44'24"N	43°52'34"N	47°51'N	44°17'31" N	49°12'N	35°54'N
Altitude	56	1300	140	800	340	492
Date de plantation	1974	1968	1973	1973	1968-1971	1964
Coupes	-	1991	1993	-	1993-2006	-
Éclaircies	1987-2004	-	-	-	-	-
Élagage	1986-1999	-	-	-	-	-
Nombre d'individus carottés	147	138	71	292	290	164
Nombre de provenances	17	9	5	15	16	15
Taux de survie en 2014 %	22.5	86	22	94	72	69
Épaisseur de cerne moyenne annuelle (mm)	3.21	2.98	2.54	2.47	2.84	1.71
Sensibilité moyenne	0.25	0.23	0.25	0.20	0.21	0.22
Coefficient d'interdatation	0.60	0.87	0.80	0.77	0.73	0.60
ar1	0.73	0.73	0.71	0.82	0.80	0.81
P moyennes annuelles (mm)	762	839	705	762	882	1495
P hivernales moyennes (mm)	474	341	299	310	406	1015
P moyennes saison de croissance (mm)	388	403	339	366	398	334
T moyenne annuelle (°C)	12.3	7.4	10.4	10.2	9	15.2
T moyenne maximale annuelle (°C)	16.3	12.3	14.3	15.7	12.2	19.77
T moyenne minimale annuelle (°C)	8.5	3.2	6.5	5.5	5.8	10.61
T hivernale moyenne (°C)	7.2	1	4.5	3.4	3	9.3
T moyenne saison de croissance (°C)	16.5	12.6	15	15.7	13.7	19.7

2.3 Modélisation de niche climatique

L'objectif de cette partie est de caractériser la niche climatique de l'espèce *Pinus nigra* et de ses sous-espèces. Plusieurs équipes ont mis en évidence l'importance de prendre en compte l'échelle intra-spécifique lors de la modélisation de la distribution d'espèces (O'Neill *et al.* 2008; Benito-Garzón *et al.* 2013). En caractérisant la niche climatique de l'espèce et des différentes sous-espèces il nous sera ensuite possible d'expliquer les variations de croissance en fonction de la position des plantations comparatives dans l'aire de distribution.

Les outils nécessaires pour cette analyse sont le logiciel collaboratif de statistiques R 3.1.0 (R Core Team 2014) et QGIS pour délimiter la zone d'étude (QGis 2011).

Zone d'étude

La zone d'étude est définie de manière à couvrir l'aire naturelle de répartition de l'espèce, des provenances étudiées et des six sous-espèces : *P.n. mauretunica* (1), *P.n. salzmannii* (2), *P.n. laricio*

(3), *P.n. nigra* (4), *P.n. pallasiana* (5) and *P.n. dalmatica* (6).

Jeu de données

Les données sur la distribution de l'espèce sont extraites de deux sources. La première est une carte de l'European Forest Genetic Resources Program (EUFORGEN) enregistrant les présences correspondant à la distribution naturelle du pin noir en Europe. Cette carte est constituée de données issues de documents d'archives (publications, cartes, flores). La deuxième source, est une carte du Joint Research Center (JRC) représentant l'occurrence des individus naturels ou plantés. Il s'agit de modèles établis à partir de la compilation d'inventaires forestiers nationaux de l'Union Européenne. La carte JRC ayant une résolution plus fine est utilisée afin de récupérer les coordonnées des points de présence de l'espèce. Mais afin de ne pas prendre en compte dans le modèle les individus plantés, seules les coordonnées des points en commun entre la carte EUFORGEN et JRC sont récupérées. La délimitation des sous-espèces sur la carte de distribution se fait à partir d'une carte produite par Quézel et Médail (2003) (Annexe 3). Les sous-espèces sont codées de 1 à 6. Du fait de la difficulté à confirmer de réelles absences, des absences artificielles sont générées, appelées pseudo-absences. En effet, il existe trois types d'absences (Lobo *et al.* 2010). Premièrement, des zones où l'espèce est considérée comme absente peut correspondre à une zone environnementalement favorable mais où la dispersion, les facteurs historiques, les interactions biotiques ou encore la taille des patchs d'habitats peuvent empêcher la mise en place de l'espèce. Deuxièmement, il y a les absences dues à l'absence de conditions environnementales favorables au développement de l'espèce. Enfin, il y a les absences dues à un biais méthodologique comme l'intensité de relevés, l'occurrence des espèces étant positivement corrélée à l'intensité des enregistrements (Dennis 2000). Ces erreurs constituent la plus grande source d'incertitude pour l'étude des patrons de distribution des espèces (Whittaker 2004). Le jeu de données de pseudo-absences, d'une taille de cinq fois le nombre de présences, est créé à partir des points considérés comme des absences. La sous-espèce *dalmatica* est écartée des analyses du fait du manque de données précises sur sa localisation et de sa limite avec la sous-espèce *nigra*.

Choix des variables explicatives

Le choix des variables explicatives est un moment clé de l'analyse. L'objectif est d'identifier les variables climatiques, issues de la base de données WorldClim, influençant la distribution spatiale du pin noir et des sous-espèces. De ces variables, seules les plus significatives sont utilisées dans le modèle. Le choix de ces variables se fait en deux temps. Premièrement les corrélations entre variables sont calculées. Les valeurs négatives sont converties en valeur absolues. Seules les

corrélations inférieures à 0.70 sont acceptées. Deuxièmement, la déviance (D) de chaque variable est calculée (Eq.1) et comparée les unes aux autres. Enfin, la plus forte déviance de chaque groupe est sélectionnée comme variable explicative.

$$D=1-\frac{\text{déviance du modèle}}{\text{déviance nulle du modèle}} \quad \text{Eq.1}$$

Modèle

Les projections sont réalisées sous R grâce au package *BIOMOD2* (Thuiller *et al.* 2012). Le modèle construit a besoin de données sur les présences et les absences de l'espèce et a été construit en utilisant la méthode de régression non-paramétrique GAM (Hastie et Tibshirani 1990). Cette méthodologie repose sur la même approche que le modèle linéaire généralisé, mais au lieu de modéliser une variable dépendante par une combinaison linéaire de variables explicatives X1, X2 ,...,XP, les GAM modélisent la variable dépendante par une combinaison linéaire de fonctions des variables explicatives f(X1),f(X2)....,f(XP). On peut ainsi déterminer pour quelles valeurs de ces variables explicatives l'effet sur la variable dépendante est le plus fort. Deux cartes sont obtenues pour l'espèce et pour chaque sous-espèce. L'une représente les probabilités d'occurrence s'échelonnant de 0 à 100. L'autre correspondant aux probabilités d'occurrence converties en une variable binaire. Pour ce faire, un seuil est déterminé, en utilisant la TSS (true skill statistic, (Allouche *et al.* 2006) au-delà duquel la probabilité d'occurrence de l'espèce est assimilée à une présence (1) et en-dessous à une absence (0). Ce seuil permet d'obtenir les prédictions les plus précises (Jiménez-Valverde et Lobo 2007). Enfin, les modèles obtenus sont évalués en utilisant l'aire en dessous de la courbe ROC (receiver operating characteristic (Hanley et McNeil 1982) et TSS. Au final, chaque site et provenance est localisée dans les modèles et leur probabilité d'occurrence extraite. Ceci permettra de savoir si la provenance ou le site se situe dans le centre ou la périphérie de la niche.

2.4 Analyses dendrochronologiques

2.4.1 Récolte des données

Le sites sélectionnés faisant parti du réseau de plantations comparatives (“INRA - PlantaComp”) ont fait l'objet de mesures répétées de leur hauteur et circonférence. La mesure de la circonférence en 2014, commune à tous les sites français et 2013 pour le site tunisien ont été retenues pour les analyses. Pour chaque site, 5 à 17 provenances ont été échantillonnées en veillant à toujours représenter les mêmes sous-espèces *nigra*, *pallasiana*, *laricio* et *salzmannii*. Cette étude est inscrite dans le cadre de la thèse de Guia Giovannelli qui associe écologie évolutive et écologie fonctionnelle pour mieux connaître la diversité évolutive et fonctionnelle du groupe des Pins noirs.

Les provenances sélectionnées correspondent donc aux provenances d'intérêt pour son étude (Annexe 4 et 5). Les arbres sélectionnés correspondent à des individus cylindriques et sans défauts. Seuls les arbres ayant quatre voisins ont été échantillonnés afin de s'assurer d'avoir une compétition, un accès à la lumière ainsi qu'aux ressources comparable entre les individus et ce dans le but d'éliminer les facteurs qui ne sont pas communs à toute la parcelle. Les provenances choisies ont été carottées en 2014 à l'aide d'une tarière de Pressler à une hauteur de 1,30m.

2.4.2 Traitement des carottes

Le traitement des carottes a été effectué en amont du stage toujours dans le cadre de la thèse de Guia Giovanelli. En effet, afin d'effectuer les mesures d'épaisseur de cernes les carottes doivent être parfaitement lisibles. Pour ce faire, elles subissent plusieurs cycles de ponçage avec des papiers de grain de plus en plus fin. Une fois les carottes préparées s'en suit l'étape d'interdatation, qui consiste à comparer les variations inter-annuelles de croissance de chacun des arbres aux variations inter-annuelles moyenne sur la plantation. Cette étape permet de dater chaque cerne et de détecter des anomalies telles que l'absence de cernes ou des faux cernes (Fritts 1976). Les séries de largeur de cernes sont mesurées à une précision de 0,01 mm sur un banc de mesure Lintab.

2.4.3 Les différentes standardisations pour l'analyse de variances et pour les relations cerne-climat

Une chronologie de largeurs de cernes peut être décomposée de plusieurs manières, car elle est composée de plusieurs signaux. Les signaux basse fréquence qui correspondent à des changements de croissance à l'échelle du siècle, les signaux moyenne fréquence à l'échelle d'une ou de deux décennies et les signaux haute fréquence qui correspondent aux variations de croissance inter-annuelles. Dans l'étude, deux standardisations sont effectuées selon les objectifs. Dans le but d'analyser les relations cerne-climat et d'enlever les signaux basse et moyenne fréquence, la méthode Ar du package *dplR*, qui fait appel à un processus auto-régressif, est utilisée pour détendancer les séries de cernes. Cette méthode a l'avantage d'être adaptée à de courtes chronologies telles que celles issues de plantations comparatives (en moyenne 40 ans). Une autre standardisation des données est effectuée pour les analyses entre sites. En effet, on retrouve un écart de 10 ans entre la plus ancienne et la plus récente des plantations comparatives. Afin de pouvoir comparer des séries chronologiques de sites d'âges différents, une standardisation à l'aide de la courbe théorique selon l'âge cambial est faite. Les courbes théoriques selon l'âge cambial permettent d'éliminer l'effet de l'âge sur les largeurs des cernes annuels et ainsi prendre en compte de la décroissance biologique normale des largeurs de cernes quand l'arbre vieillit (Fritts 1976). Ces standardisations permettent d'obtenir des séries chronologiques indicées individuelles, moyennées par sous-espèce

ou par provenance.

2.4.4 Variables étudiées

Pour chaque site, chaque sous-espèce et chaque provenance, différents paramètres statistiques propres à la dendrochronologie sont calculés à l'aide du package *dplR*. Pour les analyses intra-site, ces calculs sont effectués sur les séries brutes d'épaisseur de cernes. Pour les analyses inter-sites, les calculs sont faits sur les séries indicées grâce à la méthode de standardisation selon l'âge cambial. La sensibilité moyenne (*sens*) correspond à la variabilité des épaisseurs de cernes. Il s'agit de la différence d'épaisseur entre deux cernes consécutifs (variabilité inter-annuelle). Plus la croissance d'un arbre est sensible aux variations de facteurs environnementaux, plus il montrera des variations d'épaisseur de cernes. Ce calcul est effectué par arbre puis moyenné par provenance ou sous-espèce. Le coefficient d'interdatation (*SR*) exprime le degré d'homogénéité des individus au sein d'une provenance et est calculé à partir de la sensibilité moyenne. L'auto-corrélation d'ordre 1 (*ACI*) estime l'interdépendance entre deux cernes successifs de la même série chronologique et quantifie l'effet de la persistance des conditions conduisant à l'élaboration du cerne de l'année (t-1) sur la mise en place du cerne de l'année suivante (t).

Pour les analyses intra-site les variables étudiées sont l'épaisseur de cerne moyenne (*rwl*) calculée à partir des données brutes sur l'ensemble de la période de vie des individus, la sensibilité moyenne (*sens*) calculée sur série brute, la circonférence mesurée en 2014 (*C2014*) pour les sites français et 2013 (*C2013*) pour le site tunisien. Pour les analyses inter-sites les variables étudiées sont les épaisseurs de cernes indicées (*rwi*), la sensibilité moyenne calculée sur les séries indicées et la circonférence en 2014.

2.5 Relations cerne-climat

Une chronologie moyenne par site et par sous-espèce est calculée. Il s'agit d'une moyenne robuste à double pondération des indices de croissance calculés lors de la standardisation des données par la méthode Ar. La moyenne à double pondération est préférée à la moyenne arithmétique car elle permet d'éviter la modification de la valeur de l'indice moyen calculé par une valeur d'un indice de croissance particulière (Cook 1985). Il s'agit de prendre en compte le poids des valeurs particulières dans le calcul de la moyenne. Plus la valeur de l'indice est éloignée de la moyenne, plus son poids sera faible. De plus, le poids dépendant de la moyenne et inversement, ce calcul se fait par itération (Lebourgeois et Merian 2012). Les relations cerne-climat de l'espèce et de chaque sous-espèce dans chacun des sites sont analysées en calculant les coefficients de corrélation de Pearson (package R : *bootRes*) entre la chronologie moyenne et les précipitations cumulées mensuelles (mm), la température moyenne, maximale et minimale mensuelle (°C) de chaque site. Les données

climatiques sont issues de SAFRAN (Système d'Analyse Fournissant des Renseignements Adaptés à la Nivologie), un outil de d'analyse fournissant des données météorologiques, et couvrant la période de 1959 à 2009.

2.6 Analyses statistiques

Une analyse est conduite pour évaluer les effets de la sous-espèce, de la provenance, du bloc et du site sur la croissance radiale et la sensibilité moyenne. Pour ce faire, une analyse de variance est réalisée grâce à un modèle linéaire mixte à l'aide de la fonction *lmer* sur R du package *lme4* (REF). Un modèle linéaire mixte modélise des effets fixes et aléatoires de manière linéaire de la même manière qu'une GLM. Selon Gelman (2005) on définit un effet comme fixe si il est identique pour tous les groupes au sein d'une population et comme variable si cet effet diffère entre les groupes. Deux modèles sont effectués selon l'objectif de l'étude. Les vérifications de la validité des modèles, normalité et homoscedasticité des résidus du modèle, sont effectuées graphiquement.

Pour les analyses de variance intra-site, un premier modèle est créé avec pour variables à expliquer *rwl*, *sens*, *C2014*, *C2013* ainsi que l'épaisseur de cerne moyenne et la sensibilité moyenne au cours du temps, et pour variables explicatives en effet aléatoires la sous-espèce (ou provenance) et le bloc. Afin d'identifier une sous-espèce (ou une provenance) plus ou moins performante que les autres, une comparaison du rang de chaque sous-espèce (ou provenance) est faite à l'aide du test de rangs Kruskal-Wallis pour les variables à expliquer. Pour les analyses de variance inter-sites, un deuxième modèle est créé afin de tester l'effet du site, de la sous-espèce (ou de la provenance) et du bloc sur *rwi*, *sens* et la circonférence. Pour cela nous partons d'un « modèle complet » ayant un effet fixe, le site et deux effets aléatoires, un effet sous-espèce (ou provenance) par site et un effet bloc par site. Dans la volonté de tester si les effets de la sous-espèce et du bloc sont significativement différents entre sites on réalise la comparaison de modèles emboîtés par la fonction *anova*. Cette comparaison de modèles n'a de sens que si les effets fixes sont identiques entre les modèles. Pour ce faire, le « modèle complet » est comparé à deux autres modèles. Un premier ayant pour effet fixe le site et pour effets aléatoires le bloc dans site et la sous-espèce (ou provenance). Un seconde modèle, ayant pour effet fixe le site et pour effets aléatoires la sous-espèce (ou provenance) dans le site et le bloc. Le critère d'information d'Akaike (AIC) de ces deux modèles est ensuite comparé à celui du modèle complet. Le modèle suivant avec le plus petit AIC est choisi : $Y = \mu + S + SSP(S) + B + \epsilon$

Où Y est la variable réponse, μ la moyenne générale, S l'effet du site en facteur fixe, SSP(S) correspond à l'effet de la sous-espèce dans chaque site, B à l'effet du bloc et ϵ l'erreur.

3 Résultats

3.1 Caractérisation de la niche climatique

Les variables sélectionnées pour la modélisation des niches climatiques sont l'isothermalité (*bio3*) qui correspond à l'amplitude quotidienne divisée par l'amplitude annuelle de la température, la saisonnalité de la température (*bio4*) correspondant au coefficient de variation des températures hebdomadaires moyennes, la saisonnalité des précipitations (*bio4*) correspondant au coefficient de variation des précipitations hebdomadaires moyennes (*bio15*) et l'indice d'humidité durant l'été (*mind_summer*). Ces variables correspondent à celles présentant une forte déviance tout en veillant à l'équilibre entre les variables concernant la température et les précipitations. Il faut également essayer de ne pas surcharger le modèle en gardant maximum cinq variables expliquant aussi bien la distribution de l'espèce que de chaque sous-espèce. Cette dernière condition contraint à trouver un compromis entre la nécessité d'avoir des variables explicatives communes aux modèles et la recherche des variables à la forte déviance. L'évaluation des modèles (Annexe 6) montre la bonne capacité des modèles à prédire la distribution de l'espèce *Pinus nigra* et de chaque sous-espèce. Les descriptions des niches climatiques sont faites sur la base des cartes codant les présences et les absences de manière binaire.

Si l'on compare la distribution observée du pin noir (Fig. 2) au modèle de niche climatique de l'espèce, sans distinction des sous-espèces (Fig. 3a), on constate que les individus observés se situent dans l'aire de distribution potentielle. Cependant, le modèle prédit une aire de distribution plus vaste que ce qui est observé. Des occurrences de l'espèce sont répertoriées au-delà de la niche climatique et inversement des zones potentielles d'occurrence sont identifiées là où l'espèce n'a pas été observée. De plus, les limites de la distribution potentielle de l'espèce sont repoussées vers le Nord (sud de l'Allemagne) et vers l'Ouest (Portugal). Des différences de prédictions existent entre la niche réalisée et la niche potentielle des sous-espèces.

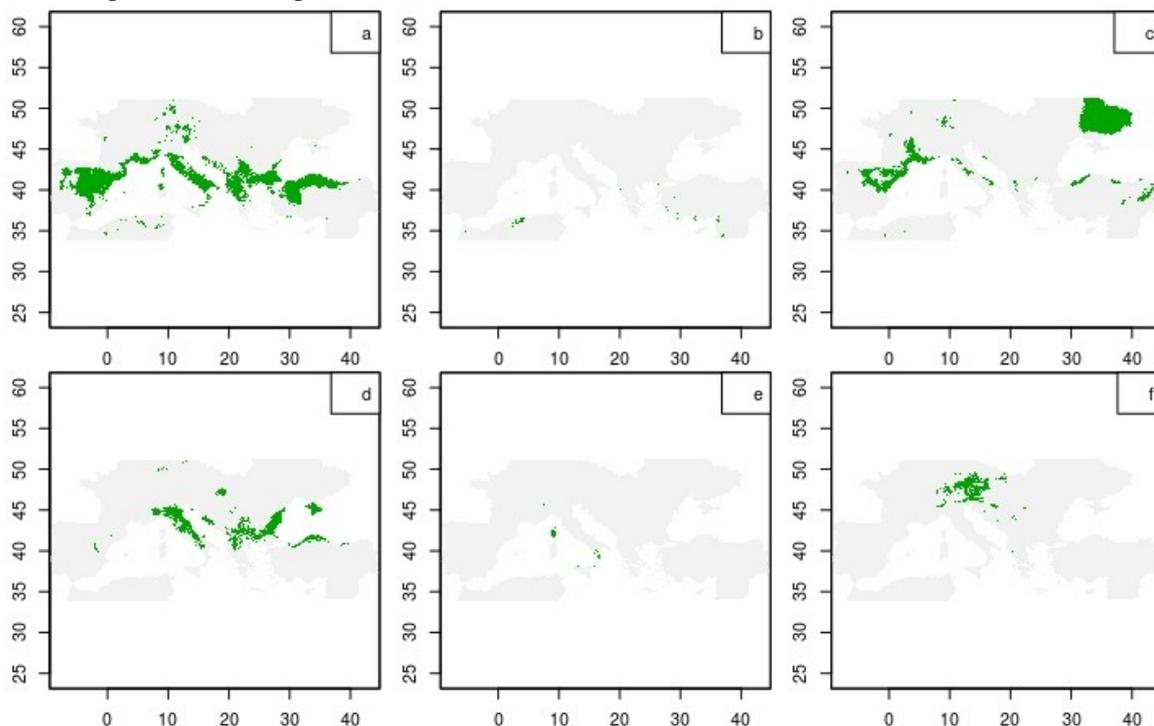
Figure 2: Carte de la distribution observée de *Pinus nigra* construite à partir des points de présence de la carte EUFORGEN et ceux en commun entre la carte EUFORGEN et la carte JRC.



Le modèle sur la sous-espèce *mauretanica* (Fig. 3b) décrit une aire favorable à l'espèce en Algérie, Grèce et Turquie alors que l'espèce n'est référencée qu'en Algérie et au Maroc. L'aire de distribution

potentielle de la sous-espèce *salzmannii* est très vaste et s'étend sur toute l'Europe jusqu'à l'Ukraine et dépasse largement l'aire de distribution observée (Fig. 3c). Sa niche climatique recoupe celle de la sous-espèce *pallasiana* (Fig. 3d). Cette dernière, est naturellement présente en Grèce et en Turquie (Fig. 2). Le modèle ne prédit pas la présence de la sous-espèce *pallasiana* dans le sud de la Turquie et à l'inverse, prédit une forte présence en Italie (Fig. 3d). La sous-espèce *laricio* est observée en Corse et en Calabre et concorde avec la projection de la sous-espèce (Fig. 3e). La distribution observée de la sous-espèce *nigra* s'étend du Nord au Sud, de l'Autriche au nord de la Grèce et d'Est en Ouest, de quelques populations en Italie à la Bulgarie. Le modèle sur l'espèce projette une petite aire de distribution en Europe du Nord alors que le modèles sur la sous-espèce *nigra* (Fig. 3f) délimite une aire plus importante. Cependant, le modèle sur la sous-espèce prédit mal, voire pas du tout, les présences de *Pinus nigra nigra* en Europe de l'Est et en Grèce.

Figure 3: Carte de la distribution potentielle de l'espèce *Pinus nigra* (a) et des sous-espèces (b) *mauretunica*, (c) *salzmannii*, (d) *pallasiana*, (e) *laricio* et (f) *nigra*. Les zones vertes représentent les zones climatiques favorables à la présence de l'espèce.



3.2 Relations cerne-climat

3.2.1 Relations cerne-climat de l'espèce *Pinus nigra*

Nous avons calculé les coefficients de corrélations entre la croissance et les températures mensuelles moyennes, minimales et maximales ainsi que les précipitations. Parce que les corrélations entre la croissance, les températures maximales et les précipitations sont apparues comme plus importantes, seuls ces résultats sont présentés dans l'étude. Pour voir la significativité

des corrélations se référer à l'annexe 7. A Levens, aucune corrélation significative n'apparaît entre la croissance et les températures maximales (Fig. 4). Une corrélation négative, commune à tous les autres sites, apparaît avec les températures maximales du printemps (Mai et Juin). A Levens et Orléans n'apparaît aucune corrélation significative entre la croissance et les précipitations mensuelles. A Verdun, Pomét et Cestas la croissance est corrélée positivement avec les précipitations estivales (juin et juillet). Le site tunisien se distingue des autres avec une corrélation positive avec les précipitations d'avril (Fig. 4), dernières précipitations abondantes avant la période de sécheresse (Annexe 2), et une corrélation positive avec les précipitations d'octobre de l'année précédente (Fig. 4) qui correspondent aux premières pluies importantes après la période de sécheresse (Annexe 2). Enfin, Cestas est le seul site à présenter une corrélation négative entre croissance radiale et précipitations du mois d'avril.

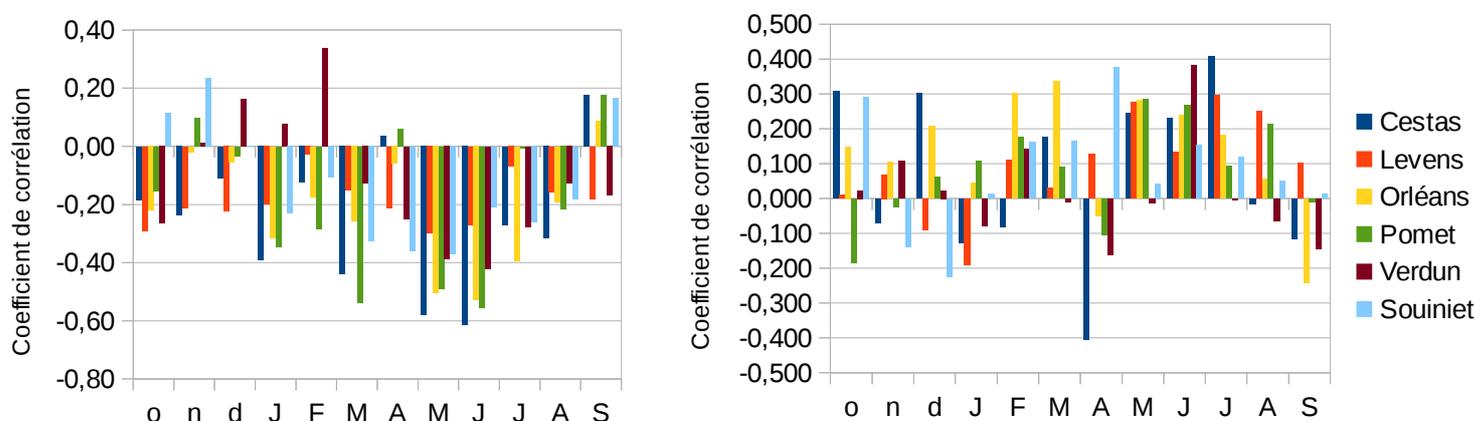


Figure 4: Coefficients de corrélation de Pearson entre les indices de croissance, calculés par site toutes sous-espèces confondues, et les températures mensuelles maximales (gauche) et les précipitations mensuelles (droite) sur la période de 1978 à 2013. Les lettres en minuscule correspondent au mois de l'année précédente et les lettres en majuscule aux mois de l'année en cours.

3.2.2 Relations cerne-climat par sous-espèce

Le but de l'analyse est de caractériser les relations cerne-climat de chaque sous-espèce et d'étudier la variabilités de ces relations entre les sites expérimentaux. Seuls les résultats pour les sous-espèces *salzmannii* et *pallasiana* sont représentés. Pour les autres relations se référer à l'annexe 7.

La croissance radiale de la sous-espèce *nigra* (Annexe 7) est affectée négativement par les températures maximales de mai et juin dans tous les sites à l'exception de Souiniet où cet effet est avancé d'un mois (avril) et Levens où aucune corrélation significative n'est ressortie. Les températures maximales de l'hiver et de la fin de l'hiver (janvier à mars) sont corrélées négativement avec la croissance. Les précipitations de la fin du printemps début de l'été (juin, juillet) semblent importantes pour la croissance de la sous-espèce, même si à Souiniet cet effet est de nouveau avancé d'un mois. Pour la sous-espèce *pallasiana* (Fig. 5), on retrouve à nouveau l'effet négatif des températures maximales de mai et juin sur tous les sites à l'exception de Levens. Les températures

maximales de l'hiver sont également corrélées négativement à la croissance de la sous-espèce. Peu de corrélations significatives avec les précipitations sont ressorties des analyses. A Cestas et à Verdun, les précipitations de juin et juillet impactent positivement la croissance. La sous-espèce *laricio* (Annexe 7) présente également une corrélation négative avec les températures maximales de mai et juin, sauf à Levens. A Souiniet, cette corrélation commence un mois plus tôt en mars. Les résultats montrent peu de corrélations significatives avec les précipitations. Les corrélations positives concernent les mois de juillet à Cestas, juin à Verdun et avril à Souiniet.

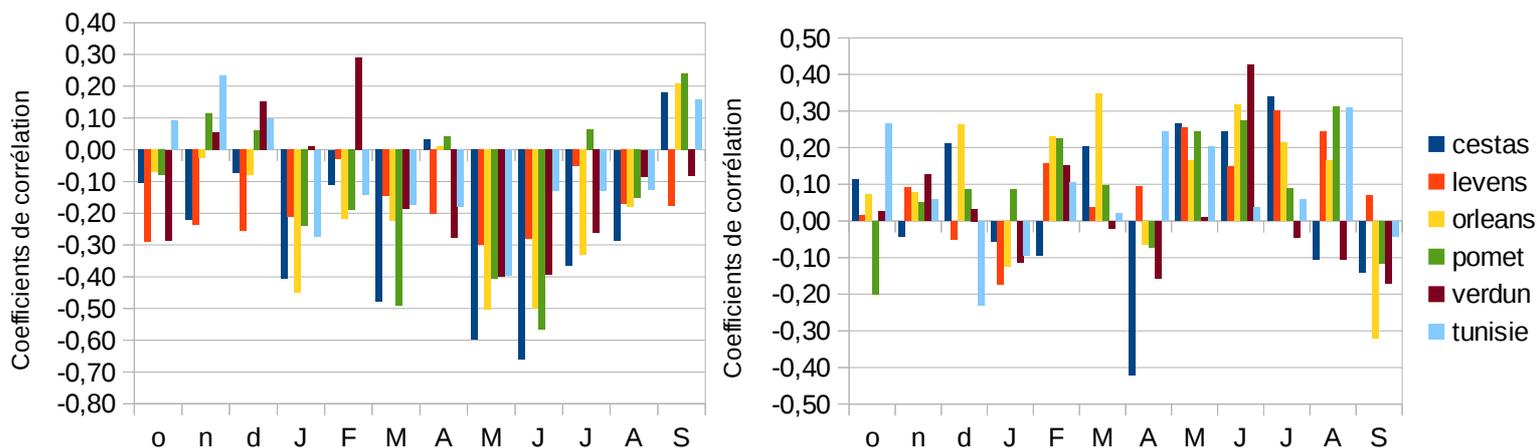


Figure 5 : Coefficients de corrélation de Pearson entre les indices de croissance de la sous-espèce *pallasiana* et les températures mensuelles maximales (gauche) et les précipitations mensuelles (droite) sur la période de 1978 à 2013. Les lettres en minuscule correspondent au mois de l'année précédente et les lettres en majuscule aux mois de l'année en cours.

3.3 Variabilité de la croissance radiale

3.3.1 Variabilité de la croissance radiale entre sous-espèces

Les différences de sensibilité moyenne sont mal expliquées par la sous-espèce. Le pourcentage de variance expliquée par ce facteur est assez faible entre 0 et 7 % à l'exception de Verdun (14%) (Tableau 2). Cependant l'effet de la sous-espèce sur cette variable n'est significatif qu'à Cestas et Verdun (Tableau 3).

Tableau 2: Résultats de l'analyse de variance de l'épaisseur de cerne moyenne, la sensibilité moyenne et la circonférence en 2014 (C2014). Résultats représentés par le pourcentage de variance expliquée par la sous-espèce et le bloc.

		variance subsp	variance bloc	variance résiduel
Cestas	épaisseur de cerne	11	1	87
	sensibilité moyenne	7 *	11 *	81
	C2014	7 *	0	93
Levens	épaisseur de cerne	15,5	12,9	71,5
	sensibilité moyenne	6,5	13	80
	C2014	29,3 *	13 *	57,6
Orléans	épaisseur de cerne	20	23,7 *	56
	sensibilité moyenne	0	41,7 *	58
	C2014	7,5 *	30 *	62
Pomet	épaisseur de cerne	6,8 *	16,8 *	76
	sensibilité moyenne	0	5	94,8
	C2014	3,3 *	7,6 *	89
Verdun	épaisseur de cerne	31 *	1,9 *	66,6
	sensibilité moyenne	14,2 *	0,96	84
	C2014	7 *	2	91
Tunisie	épaisseur de cerne	11,6 *	6,5 *	81,7
	sensibilité moyenne	5,8	0,5	93,5
	C2014	2,5	0	97,5

Le facteur sous-espèce a un effet significatif sur les différences de circonférences observées dans chaque site à l'exception de Souiniet (Tableau 3) et explique entre 29.3 % et 3.3 % de la variance totale (Tableau 2). L'effet de la sous-espèce sur *rwl* n'est significatif que sur trois sites, Pomet, Verdun et Souiniet (Tableau 3) et représente 6.8 à 31 % de la variance totale (Tableau 2).

Tableau 3: Résultats de la significativité des effets de la sous-espèce et de la provenance sur l'épaisseur de cerne moyenne, la sensibilité moyenne et la circonférence en 2014. La significativité a été établie à l'aide de l'intervalle de confiance calculé au seuil de 95 % (en vert les effets significatifs, en rouge les effets non significatifs).

site	épaisseur de cerne		sensibilité moyenne		C2014	
	effet sous-espèce	effet provenance	effet sous-espèce	effet provenance	effet sous-espèce	effet provenance
Cestas	[0,07;0,64]	[0,18; 0,58]	[0,001;0,03]	[0;0,025]	[0;145]	[37,99;150,8]
Levens	[0;0,56]	[0,07; 0,42]	[0;0,02]	[0,003 ; 0,023]	[47,98;237,86]	[50;154]
Orléans	[0,05;0,8]	[0,06 ;0,76]	[0;0,02]	[0 ;0,023]	[0;183]	[0;176]
Pomet	[0,02;0,25]	[0,08;0,241]	[0;0,006]	[0;0,009]	[10,76;56,7]	[35;76]
Verdun	[0,15;0,69]	[0,22;0,49]	[0,006;0,03]	[0,009;0,026]	[19;120]	[30;89]
Souiniet	[0;0,17]	[0;0,13]	[0;0,02]	[0;0,017]	[0;0,52]	[0,24;0,74]

On voit également que le pourcentage de variance expliquée par la sous-espèce, n'est pas constant entre les sites (Tableau 4). La sous-espèce explique jusqu'à 19 % des différences de circonférences observées à Levens contre seulement 1.29 % à Pomet. Concernant l'épaisseur de cerne moyenne indiquée (*rwi*), les deux sites montrant les variances due à la sous-espèce les plus fortes sont Cestas (14.2%) et Verdun (10.55%) et la plus faible valeur étant à Pomet (2.92%).

Tableau 4: Résultats du modèle linéaire mixte sur l'effet du site, du bloc de la sous-espèce (modèle 1) ou de la provenance (modèle 2) sur la circonférence en 2014, l'épaisseur de cerne moyenne indiquée (*rwi*) et la sensibilité moyenne.

	C2014		<i>rwi</i>		sensibilité moyenne	
	Modèle 1	Modèle 2	Modèle 1	Modèle 2	Modèle 1	Modèle 2
	Estimateur	Estimateur	Estimateur	Estimateur	Estimateur	Estimateur
Effets fixes : sites						
Cestas	881,94 ***	867,02 ***	0,16 ***	1,14 ***	0,33 ***	0,33 ***
Levens	856,50 *	858,8 **	0,16	1,21 .	0,29**	0,29 ***
Orléans	722,68	732,22 **	0,91 *	0,94***	0,33	0,32
Pomet	579,27	579,17	0,92	0,93	0,29 ***	0,29 **
Verdun	780,27 **	762,01 ***	0,08	1,04	0,30 **	0,3 ***
Souiniet	NA	NA	0,98 **	0,99***	0,220	0,21
Effets aléatoires	% Variance	% Variance				
Bloc	3,98	7,71	4,61	9,52	6,48	9,39
Provenance ou sous-espèce						
Cestas	9,12	57,29	14,21	58,23	4,27	20,25
Levens	19,02	28,87	4,97	9,87	7,31	15,50
Orléans	12,25	29,43	7,13	27,99	0,44	7,35
Pomet	1,29	11,66	2,92	61,16	1,34	38,01
Verdun	5,98	19,09	10,55	25,39	7,88	25,00

3.3.2 Variabilité de la croissance radiale entre provenances

Une variabilité de la croissance radiale du pin noir existe également entre provenances au sein de chaque sous espèces (Annexe 8). Dans chaque site, la provenance a une effet significatif sur la circonférence (Tableau 3). Cependant, la provenance n'a un effet significatif sur *rwl* seulement dans trois sites. Les différences de sensibilité moyenne ne sont expliquées par la provenance que dans un seul site, Verdun. De plus, la variabilité mesurée à l'échelle de la provenance est plus importante que

la variabilité intra-spécifique à l'échelle de la sous-espèce. Par exemple, le pourcentage de variance due à la provenance peut expliquer jusqu'à 61 % de la variance totale de *rwi* alors que pour cette même variable, la variance expliquée par la sous-espèce explique au maximum 14.21 % de la variance totale (Tableau 4). De la même manière que pour les sous-espèces, la variance due à la sous-espèce change en fonction du site d'étude.

3.4 Croissance radiale et position dans la niche climatique

Les coefficients d'interdatation dans chaque site sont assez élevés, entre 0.70 et 0.87 et au sein de chaque site entre sous-espèces de 0.50 à 0.95 (Tableau 1). Les chronologies sont donc bien synchronisées et les individus ont une réponse homogène au climat. De fortes valeurs de coefficients d'auto-corrélation d'ordre 1 sont retrouvés dans chaque site : de 0.71 à Orléans à 0.82 à Pomet (Tableau 1). Ceci indique que la croissance de l'année en cours a un impact important sur la formation des cernes des années suivantes. Dans chaque site les chronologies communes aux sous-espèces s'étendent des années 1970 à 2013. Sur tous les sites, sauf à Orléans et à Souiniet, les chronologies entre sous-espèces sont assez similaires entre elles (Annexe 9). Jusqu'à environ 20 ans, les différentes sous-espèces ont une croissance rapide. A partir de cet âge, la croissance radiale ralentit notablement. La chronologie du site de Souiniet présente un patron de croissance très différent des autres sites. Une rapide et forte croissance est observée pendant les 10 premières années de vie des sous-espèces. Cette forte croissance est suivie d'un ralentissement brutal. Enfin, l'épaisseur de cerne moyenne varie en fonction du site, de 3.21 mm à Cestas à 1.71 mm à Souiniet (Tableau 1).

Chaque site a été localisé dans la niche climatique basée sur l'espèce et sur chaque sous-espèce. De là, la probabilité d'occurrence de l'espèce et des sous-espèces dans un site a été extraite (Tableau 4). Globalement les plantations comparatives se trouvent dans des zones à faibles probabilité d'occurrence de l'espèce (< 50%). Le site de Pomet se trouve à la fois dans la niche climatique de la sous-espèce *salzmannii* et *pallasiana*.

Tableau 4 : Probabilité d'aptitude de l'espèce à s'implanter (PS : probability of suitability, %) dans chaque plantation comparative.

site	<i>Pinus nigra</i>	<i>P. n. mauretunica</i>	<i>P. n. salzmannii</i>	<i>P. n. laricio</i>	<i>P. n. nigra</i>	<i>P. n. pallasiana</i>
Pomet	7,9	0	10,2	0	0	0,5
Cestas	0	0	0	0	0	0
Levens	36,7	0	26,8	0	0	0
Orleans	0,2	0	0	0	0	0
Verdun	0,9	0	0,1	0	0	0
Souiniet	31,1	0	0	0	0	0

Il n'y a pas de lien entre le classement d'une sous-espèce et sa probabilité d'occurrence dans chaque site. Les sites de Pomet, Levens et Verdun se trouvent dans la marge de la niche climatique de la sous-espèce *salzmannii*. (Tableau 4), mais celle-ci est de manière générale la moins performante

des sous-espèces. Par exemple, elle présente les rwl les plus faibles à Cestas (2.95 ± 0.19 mm), Levens (2.82 ± 0 mm), Pomet (2.33 ± 0.15 mm) et Verdun (2.41 ± 0.20 mm).

L'analyse du classement moyen des sous-espèces selon leur rwl et leur sensibilité moyenne calculées sur l'ensemble de la période couverte par l'étude (1970-2013) et la circonférence en 2014 permet de comparer les performances de chaque sous-espèce dans les différents sites et ainsi étudier la plasticité géographique de l'espèce. Pour la circonférence ou l'épaisseur de cerne moyenne, le classement des sous-espèces varie en fonction du site, aucune sous-espèce ne semble en dominer une autre. Les valeurs des épaisseurs de cerne, de circonférence et de sensibilité moyenne d'une sous-espèce change en fonction du site. Par exemple, le *laricio* a une épaisseur de cerne de 3.52 ± 0.10 mm à Cestas et de 1.74 ± 0.22 à Souiniet.

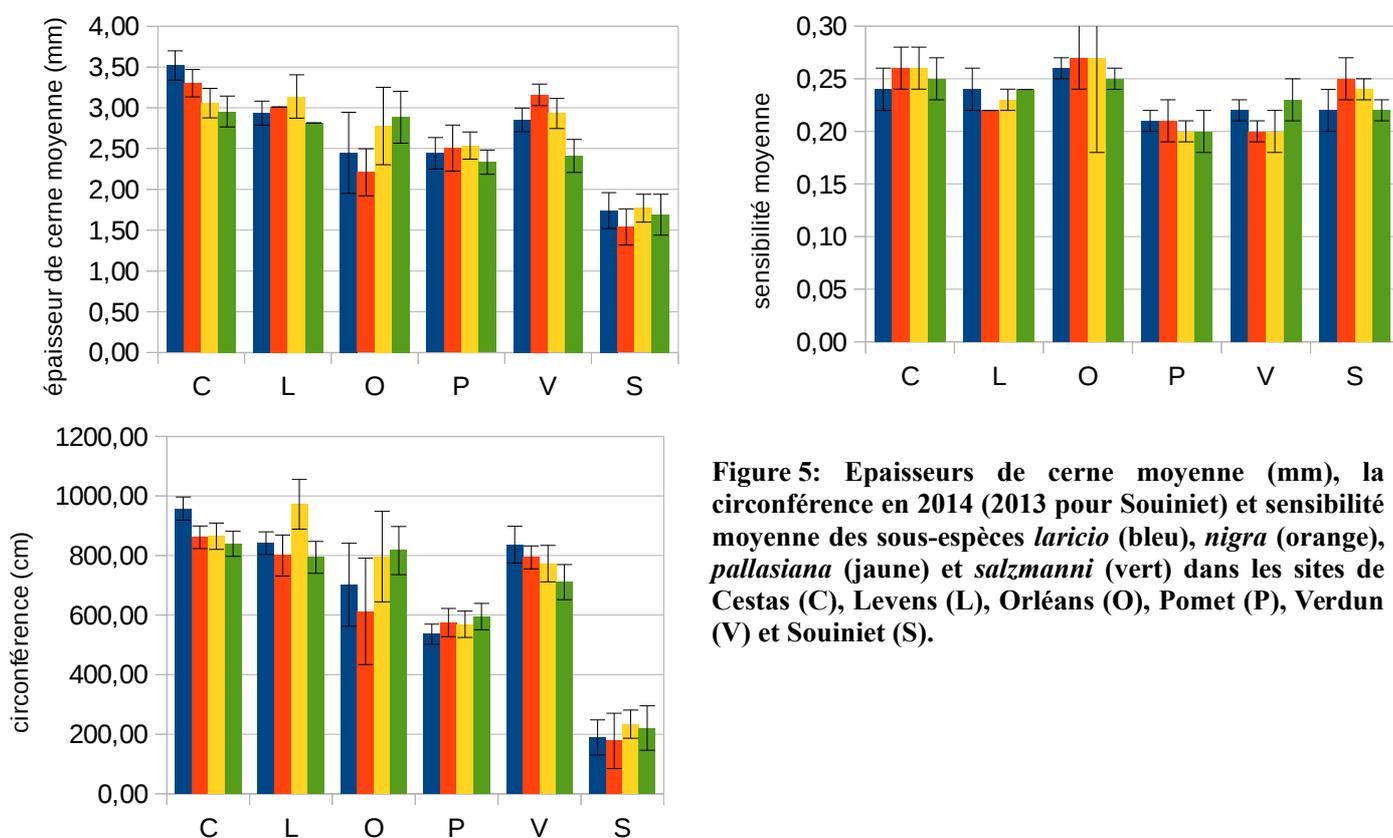


Figure 5: Epaisseurs de cerne moyenne (mm), la circonférence en 2014 (2013 pour Souiniet) et sensibilité moyenne des sous-espèces *laricio* (bleu), *nigra* (orange), *pallasiana* (jaune) et *salzmanni* (vert) dans les sites de Cestas (C), Levens (L), Orléans (O), Pomet (P), Verdun (V) et Souiniet (S).

4 Discussion

Exigences écologiques du pin noir :

La caractérisation des relations de *Pinus nigra* avec le climat est importante afin de comprendre le comportement de l'espèce face au climat actuel, mais aussi futur. De ces relations ressortent une relation négative entre la croissance radiale et les températures maximales de mai et juin et une relation positive avec les précipitations cumulées de juin et juillet. Ces résultats

concordent avec les résultats obtenus généralement (quelque soit l'espèce) en climat méditerranéen (Macias *et al.* 2006; Andreu *et al.* 2007), mais aussi pour le pin noir dans d'autres parties de l'Europe (Lebourgeois 2000; Leal *et al.* 2008). De fortes températures en mai peuvent provoquer un stress hydrique au début de la saison de croissance et réduire ainsi l'épaisseur de cerne en formation. Par exemple, des températures élevées au mois de mai provoquent une baisse de production de bois initial chez le pin *laricio* (Lebourgeois 2000). De plus, l'effet positif des températures maximales de février à Verdun est retrouvé pour toutes les sous-espèces à l'exception de *nigra*. Cette corrélation positive est mentionnée dans la littérature sur les sites humides comme l'est Verdun, avec 882 mm de précipitations annuelles (Linares et Tiscar 2010). Des températures plus élevées en février favorise un débourrement précoce, ce qui augmente la durée de la saison de croissance et la période de mise en place de bois initial, comme observé pour *Pinus pinea* (Campelo *et al.* 2007). A Souiniet, la relation positive de la croissance avec les précipitations d'avril de l'année en cours et d'octobre de l'année précédente correspond à de fortes précipitations avant et après les trois mois de sécheresse (juin, juillet, août). La relation positive avec les précipitations d'octobre de l'année précédente est également observée. Ces précipitations correspondent -elles aussi- aux premières fortes précipitations après la sécheresse. Les précipitations d'automne ou de l'hiver précédent la croissance sont très importantes dans les sites subissant des sécheresses (Camarero *et al.* 2013). Elles permettent de restaurer le stock d'eau du sol, d'aider à la restauration du système racinaire et par conséquent à augmenter l'absorption en eau permettant la mise en réserve de nutriments jusqu'au déclenchement de l'activité cambiale (Thabeet *et al.* 2007). Enfin, ces pluies participent à la préparation de la synthèse de carbohydrates qui serviront à la formation des cernes lors du printemps (Pasho *et al.* 2011).

Exigences écologiques des sous-espèces du pin noir :

La corrélation négative entre la croissance radiale et les températures maximales se retrouvent globalement pour chaque sous-espèces. On remarque tout de même qu'une certaine sensibilité des sous-espèces *nigra* et *pallasiana* aux températures maximales de l'hiver dans quatre sites sur six. Ce besoin d'un hiver frais est en contradiction avec les résultats d'autres chercheurs sur le pin noir. Ils ont trouvé un effet positif de l'augmentation des températures sur la croissance (Penuelas *et al.* 2004), sûrement causé par l'augmentation de la photosynthèse et donc de carbohydrates. Le pin noir est considéré comme une espèce tolérante à la sécheresse (Huber 2009). En effet, après deux événements de sécheresse la mortalité du pin noir est deux fois inférieure à celle de *Pinus sylvestris* (Martínez-Vilalta et Piñol 2002). Cependant, la relation négative avec la

température maximale de mai-juin et positive avec les précipitations d'été suggère que le stress hydrique est un facteur limitant pour la croissance du pin noir à l'échelle de l'espèce (Martín-Benito *et al.* 2007b; Martín-Benito *et al.* 2011). Cette relation existe également chez plusieurs sous-espèces de notre étude, notamment chez la sous-espèce *laricio* où l'on sait que la sécheresse estivale joue un rôle majeur dans les variations inter-annuelles de sa croissance (Lebourgeois 2000). Pour les sous-espèces *nigra* et *pallasiana*, l'existence d'une relation négative de la croissance avec les températures du mois d'août et positive avec les précipitations du même mois (Akkemik 2000; Levanič et Toromani 2010) vont dans le même sens que nos résultats et confirme la forte sensibilité de ces deux sous-espèces aux sécheresses estivales.

D'autre part, la création des modèles de niche climatique a permis d'identifier les variables pouvant expliquer la distribution du pin noir et de ses sous-espèces. Les variables climatiques qui ressortent des modèles correspondent à l'amplitude des variations des températures, les précipitations ainsi que l'indice d'humidité durant l'été. Ces résultats ainsi que ceux des analyses des relations cerne-climat montrent que la température et les précipitations, surtout pendant l'été, limitent à la fois la croissance du pin noir mais aussi sa distribution.

Variabilité génétique au sein de l'aire de distribution :

La niche climatique de l'espèce concorde avec la distribution observée du pin noir, bien qu'elle prédise une aire potentielle de distribution un peu plus large que la niche réalisée. Les aires non représentées par les modèles peuvent être expliquées par les limites propres au modèle de niche climatique. Ne prendre en compte que des variables climatiques c'est ignorer l'existence d'autres facteurs pouvant influencer la distribution des individus. Ces facteurs peuvent être, le type de sol ou l'utilisation du sol (Coudun *et al.* 2006; Peterson et Nakazawa 2008), les interactions biotiques (Davis *et al.* 1998), la dispersion des espèces, la plasticité phénotypique ou l'adaptation locale (O'Neill *et al.* 2008; Benito-Garzón *et al.* 2013). De plus, puisque aucune carte n'existe localisant précisément les sous-espèces, la délimitation des frontières peut ne pas correspondre à la réalité, spécialement pour la sous-espèce *nigra* et *pallasiana* aux frontières assez floues. Néanmoins, les niches climatiques de chaque sous-espèces sont bien différenciées. Mais cette différenciation peut avoir d'autres explications écologiques et historiques (Eckert *et al.* 2008). Par exemple, l'aire de répartition réduite de la sous-espèce *salzmannii* en France est sûrement le résultat de la compétition avec d'autres ligneux tels que *Quercus ilex* et *Pinus halepensis*, favorisés par les perturbations anthropiques de l'Holocène (Roiron *et al.* 2013). La dispersion peut permettre à une espèce d'occuper des habitats qui selon les modèles de niche ne sont pas favorables à l'implantation de

l'espèce (Holt 1985; Pulliam 2000). En revanche, des barrières ou des contraintes de dispersion peuvent également empêcher l'espèce d'occuper un habitat tout à fait favorable (Holt 2003). L'histoire de l'espèce impacte également sa distribution. On sait que les cycles passés de glaciations et déglaciations ont déjà induit des changements importants dans la distribution des espèces (Davis et Shaw 2001). Par exemple, durant le dernier maximum glaciaire la distribution de *Pinus contorta* était réduite à un certain nombre de refuges aux États-Unis et suite au retrait des glaces les individus ont migrer de ces refuges créant ainsi leur distribution actuelle (Wheeler et Guries 1982). Enfin, une étude combinée de la géographie et des différences génétiques analysées à l'aide des microsattellites a permis de détecter cinq barrières séparant le pin noir en six groupes correspondant à nos six sous-espèces (Afzal-Rafii et Dodd 2007).

On sait que des populations au sein d'une espèce qui sont réparties sur de grandes aires géographiques couvrant différentes conditions environnementales peuvent différer dans leur plasticité, mais aussi dans leur composition génétique (Linhart et Grant 1996). Au cours de notre étude, nous avons trouvé une variabilité génétique de la croissance radiale à l'échelle de la sous-espèce. En effet, les différences de classement selon l'épaisseur de cerne sont expliquées dans trois sites sur six par la sous-espèce et cinq sites sur six pour la circonférence. Une adaptation au niveau de ces caractères pourrait en partie expliquer la différenciation de l'espèce en sous-espèces (Mayr 1970). La variabilité génétique de la croissance radiale à l'échelle de la provenance explique mieux la diversité des phénotypes observés que la sous-espèce. En effet, la provenance explique dans tous les sites les différences de circonférence et dans trois sites sur six les différences d'épaisseur de cerne moyenne. De plus, la variabilité génétique existant entre provenances est plus importante que celle existant entre sous-espèces. Ces résultats ainsi que la variation du classement des provenances au sein d'une même sous-espèce montrent une fois de plus l'intérêt de la prise en compte de la provenance par les forestiers.

Enfin, le manque d'effet de la sous-espèce ou de la provenance sur la sensibilité moyenne suggère que la variabilité génétique pour ce caractère est faible. La présence d'une variabilité génétique sur les caractères représentant la croissance radiale (épaisseur de cerne et circonférence), l'absence de variabilité génétique de la sensibilité moyenne et la faible variabilité de réponse au climat entre sous-espèces suggèrent que l'adaptation ne se fait pas seulement au niveau de la réponse des individus au climat, mais peut être au niveau de l'allocation de la biomasse entre les différents compartiments de l'arbre (bois, racines, aiguilles). Les patrons d'allocation du carbone jouent en effet un rôle important dans la survie d'un individu et sont donc également soumis à différentes pressions de sélection (Weiner 2004).

Plasticité phénotypique, interaction génotype et environnement

L'utilisation de ce réseau de plantations comparatives a aussi permis de mettre en évidence l'existence de la plasticité phénotypique (Philippe *et al.* 2012) et d'une interaction forte entre les composantes génétiques et environnementales de la croissance radiale. A l'échelle de l'espèce de fortes différences apparaissent entre les patrons de croissance du pin noir des sites français et celui du site tunisien. Par ailleurs, l'instabilité des classements des sous-espèces (ou provenances), ainsi que les fluctuations de l'expression de la variabilité génétique en fonction des sites signalent tout d'abord la présence d'une plasticité de la croissance radiale, mais également une influence de l'environnement sur l'expression de la composante génétique de la croissance radiale. Des interactions significatives entre le site et la provenance ont déjà été remarquées chez le pin noir et ont été attribuées à la diversité des environnements couverts par l'espèce (Wheeler et Guries 1982; Varelides *et al.* 2001). Enfin, lorsqu'on regarde où se situe chaque plantation comparative dans la niche climatique des sous-espèces, on s'attend à ce que dans un site donné la sous-espèce ayant la probabilité d'occurrence la plus élevée correspondra à la sous-espèce ayant la meilleure croissance radiale du site. Si cette relation est observée on peut considérer qu'il y eu une adaptation locale de la sous-espèce et qu'elle serait donc avantagée par comparaison aux autres sous-espèces (Kawecki et Ebert 2004). Cependant, aucune relation de ce genre n'est observée. Les plantations comparatives se trouvent principalement dans la niche climatique de *Pinus nigra salzmannii*, or celle-ci est en moyenne la moins performante des sous-espèces. Cette étude ne démontre donc pas l'existence d'une adaptation locale du pin noir pour la croissance radiale. La diversité génétique pour ce caractère est faible à modérée, et une part importante de variabilité de comportement observée pourrait être essentiellement due à de la plasticité phénotypique.

Cette étude montre que la diversité génétique de la croissance radiale du pin noir est plus importante entre provenances qu'entre sous espèces, ce qui questionne la notion même de sous espèces. De plus, les différentes sous espèces présentent des exigences écologiques similaires et l'approche expérimentale utilisée n'a pas permis de démontrer l'existence d'une adaptation locale de la croissance radiale. La très grande variabilité des comportements observée entre plantations est essentiellement due à des interactions complexes entre l'environnement et les génotypes et à une forte plasticité phénotypique. Étudier la variabilité de la croissance radiale au sein des sites permet de bien mettre en évidence la plasticité temporelle de la croissance radiale, mais il sera nécessaire d'étudier d'autres traits liés à la physiologie ou à la reproduction. Il est nécessaire de compléter nos connaissances sur la plasticité phénotypique et les interactions complexes avec les génotypes afin de prédire les réponses des individus et populations au changement climatique.

5 Références

- Afzal-Rafii, Z. & Dodd, R.S. (2007) Chloroplast DNA supports a hypothesis of glacial refugia over postglacial recolonization in disjunct populations of black pine (*Pinus nigra*) in western Europe. *Molecular Ecology*, **16**, 723–736.
- Akkemik, Ü. (2000) Dendrochronological investigations in two monumental *Pinus nigra* Arn. stands near antalya (Turkey). , 179–187.
- Alía, R., Gil, L. & Pardos, J. (1995) Performance of 43 *Pinus pinaster* Ait. provenances on 5 locations in central Spain. *Silvae Genetica*, **44**, 75–80.
- Allouche, O., Tsoar, A. & Kadmon, R. (2006) Assessing the accuracy of species distribution models: prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS). *Journal of Applied Ecology*, **43**, 1223–1232.
- Amodei, T., Guibal, F. & Fady, B. (2012) Relationships between climate and radial growth in black pine (*Pinus nigra* Arnold ssp. *salzmannii* (Dunal) Franco) from the south of France. *Annals of Forest Science*, **70**, 41–47.
- Andreu, L., Gutiérrez, E., Macías, M., Ribas, M., Bosch, O. & Camarero, J.J. (2007) Climate increases regional tree-growth variability in Iberian pine forests. *Global Change Biology*, **13**, 804–815.
- Benito-Garzón, M., Ruiz-Benito, P. & Zavala, M.A. (2013) Interspecific differences in tree growth and mortality responses to environmental drivers determine potential species distributional limits in Iberian forests. *Global Ecology and Biogeography*, **22**, 1141–1151.
- Bojovic, S., Jurc, M., Drazic, D., Pavlovic, P., Mitrovic, M., Djurdjevic, L., Dodd, R.S., Afzal-Rafii, Z. & Barbero, M. (2005) Origin identification of *Pinus nigra* populations in southwestern Europe using terpene composition variations. *Trees*, **19**, 531–538.
- Brown, J.M.B. (1960) THE CORSICAN PINE IN ITS NATIVE ISLAND Part I. *Empire Forestry Review*, **39**, 294–318.
- Camarero, J.J., Manzanedo, R.D., Sanchez-Salguero, R. & Navarro-Cerrillo, R.M. (2013) Growth response to climate and drought change along an aridity gradient in the southernmost *Pinus nigra* relict forests. *Annals of Forest Science*, **70**, 769–780.
- Campelo, F., Nabais, C., Freitas, H. & Gutiérrez, E. (2007) Climatic significance of tree-ring width and intra-annual density fluctuations in *Pinus pinea* from a dry Mediterranean area in Portugal. *Annals of Forest Science*, **64**, 229–238.
- Candel-Pérez, D., Linares, J.C., Viñeqla, B. & Lucas-Borja, M.E. (2012) Assessing climate–growth relationships under contrasting stands of co-occurring Iberian pines along an altitudinal gradient. *Forest Ecology and Management*, **274**, 48–57.
- Christensen, K.I. & Dar, G.H. (1997) A morphometric analysis of spontaneous and artificial hybrids of *Pinus mugo* × *syvestris* (Pinaceae). *Nordic Journal of Botany*, **17**, 77–86.
- Christensen, J.H., Hewitson, B., Busuioc, A., Chen, A., Gao, X., Held, R., Jones, R., Kolli, R.K., Kwon, W.K., Laprise, R., Magana Rueda, V., Mearns, L., Menendez, C.G., Räisänen, J., Rinke, A., Sarr, A., Whetton, P., Arritt, R., Benestad, R., Beniston, M., Bromwich, D., Caya, D., Comiso, J., de Elia, R. & Dethloff, K. (2007) Regional climate projections. Inbook. URL <http://epic.awi.de/17617/> [accessed 9 June 2016]
- Cook, E.R. (1985) A time series analysis approach to tree ring standardization (Dendrochronology, Forestry, Dendroclimatology, Autoregressive process).
- Coudun, C., Gégout, J.-C., Piedallu, C. & Rameau, J.-C. (2006) Soil nutritional factors improve models of plant species distribution: an illustration with *Acer campestre* (L.) in France. *Journal of Biogeography*, **33**, 1750–1763.
- Critchfield, W.B. & Little, E.L. (1966) *Geographic Distribution of the Pines of the World*. U.S. Department of Agriculture, Forest Service.

- Davis, A.J., Jenkinson, L.S., Lawton, J.H., Shorrocks, B. & Wood, S. (1998) Making mistakes when predicting shifts in species range in response to global warming. *Nature*, **391**, 783–786.
- Davis, M.B. & Shaw, R.G. (2001) Range Shifts and Adaptive Responses to Quaternary Climate Change. *Science*, **292**, 673–679.
- Debazac, E.-F. (1964) *Le Pin Laricio de Corse Dans Son Aire Naturelle*.
- DeWitt, T.J. & Scheiner, S.M. (2004) *Phenotypic Plasticity : Functional and Conceptual Approaches*. Oxford University Press.
- Dittmar, C., Zech, W. & Elling, W. (2003) Growth variations of Common beech (*Fagus sylvatica* L.) under different climatic and environmental conditions in Europe—a dendroecological study. *Forest Ecology and Management*, **173**, 63–78.
- Eckert, C.G., Samis, K.E. & Lougheed, S.C. (2008) Genetic variation across species' geographical ranges: the central–marginal hypothesis and beyond. *Molecular Ecology*, **17**, 1170–1188.
- Eis, S., Garman, E.H. & Ebell, L.F. (1965) Relation Between Cone Production and Diameter Increment of Douglas Fir (*pseudotsuga Menziesii* (mirb.) Franco), Grand Fir (*abies Grandis* (dougl.) Lindl.), and Western White Pine (*pinus Monticola* Dougl.). *Canadian Journal of Botany*, **43**, 1553–1559.
- Esteban, L.G., Martín, J.A., Palacios, P. de & Fernández, F.G. (2011) Influence of region of provenance and climate factors on wood anatomical traits of *Pinus nigra* Arn. subsp. *salzmannii*. *European Journal of Forest Research*, **131**, 633–645.
- EUFORGEN. EUFORGEN: Distribution maps. URL <http://www.euforgen.org/distribution-maps/> [accessed 11 June 2016]
- Fritts, H. (1976) Tree rings and climate, 567 pp. *Academic, San Diego, Calif.*
- Fukarek, P. (1958) Notes on *P. nigra* sl. *Radovi Poljoprivrednog Sumarskog Fakulteta Univerziteta u Sarajevu*, **3**, 3–92.
- Gelman, A. (2005) Analysis of variance—why it is more important than ever. *The Annals of Statistics*, **33**, 1–53.
- Gülcu, S., Akcakaya, M. & Bilir, N. (2015) Genetic variation in Anatolian black pine (*Pinus nigra* Arn. subsp. *pallasiana*. (Lamb.) Holmboe.) populations in Turkey - ProQuest. *Journal of Environmental Biology*, **37**, 261–265.
- Hamrick, J.L., Godt, M.J.W. & Sherman-Broyles, S.L. (1992) Factors influencing levels of genetic diversity in woody plant species. *Population Genetics of Forest Trees*, Forestry Sciences (eds W.T. Adams, S.H. Strauss, D.L. Copes & A.R. Griffin), pp. 95–124. Springer Netherlands.
- Hanley, J.A. & McNeil, B.J. (1982) The meaning and use of the area under a receiver operating characteristic (ROC) curve. *Radiology*, **143**, 29–36.
- Hastie, T.J. & Tibshirani, R.J. (1990) *Generalized Additive Models*. CRC Press.
- Holt, R. (1985) Population-Dynamics in 2-Patch Environments - Some Anomalous Consequences of an Optimal Habitat Distribution. *Theoretical Population Biology*, **28**, 181–208.
- Holt, R.D. (2003) On the evolutionary ecology of species' ranges. *Evolutionary Ecology Research*, **5**, 159–178.
- Huber, G. (2009) Neue Tests für Schwarzkiefern-Herkünfte in Bayern im Hinblick auf den Klimawandel. *Internationaler Bayerischer Schwarzkiefern-Herkunftsversuch*, **2010**.
- INRA - PlantaComp. URL [http://www.efpa.inra.fr/Outils-et-Ressources/Systemes-d-experimentation-et-d-observation/PlantaComp/\(key\)/3](http://www.efpa.inra.fr/Outils-et-Ressources/Systemes-d-experimentation-et-d-observation/PlantaComp/(key)/3) [accessed 11 June 2016]
- Isajev, V., Fady, B., Semerci, H. & Andonovski, V. (2004) *EUFORGEN Technical Guidelines for Genetic Conservation*

and Use for European Black Pine (*Pinus Nigra*). Bioersivity International.

- Jiménez-Valverde, A. & Lobo, J.M. (2007) Threshold criteria for conversion of probability of species presence to either–or presence–absence. *Acta Oecologica*, **31**, 361–369.
- JRC. Index de <ftp://mars.jrc.ec.europa.eu/Afoludata/Public/DS66/>. URL <ftp://mars.jrc.ec.europa.eu/Afoludata/Public/DS66/> [accessed 11 June 2016]
- Kawecki, T.J. & Ebert, D. (2004) Conceptual issues in local adaptation. *Ecology Letters*, **7**, 1225–1241.
- Kew Gardens. World Checklist of Selected Plant Families: Royal Botanic Gardens, Kew. URL http://apps.kew.org/wcsp/namedetail.do?name_id=386380 [accessed 11 June 2016]
- Kreyling, J., Wiesenberg, G.L.B., Thiel, D., Wohlfart, C., Huber, G., Walter, J., Jentsch, A., Konner, M. & Beierkuhnlein, C. (2012) Cold hardiness of *Pinus nigra* Arnold as influenced by geographic origin, warming, and extreme summer drought. *Environmental and Experimental Botany*, **78**, 99–108.
- Leal, S., Eamus, D., Grabner, M., Wimmer, R. & Cherubini, P. (2008) Tree rings of *Pinus nigra* from the Vienna basin region (Austria) show evidence of change in climatic sensitivity in the late 20th century. *Canadian Journal of Forest Research*, **38**, 744–759.
- Lebourgeois, F. (2000) Climatic signals in earlywood, latewood and total ring width of Corsican pine from western France. *Annals of Forest Science*, **57**, 10.
- Lebourgeois, F. & Merian, P. (2012) *Principes et Méthodes de La Dendrochronologie*. Centre de Nancy, AgroPariTech.
- Lee, S.-W., Ledig, F.T. & Johnson, D.R. (2002) Genetic variation at allozyme and RAPD markers in *Pinus longaeva* (Pinaceae) of the White Mountains, California. *American Journal of Botany*, **89**, 566–577.
- Levanič, T. & Toromani, E. (2010) Austrian pine (*Pinus nigra* Arnold.) tree-ring width chronology from northeast Albania–preliminary results. *TRACE–Tree Rings in Archaeology, Climatology and Ecology*. *Otočec: Helmholtz-zentrum Potsdam, Deutsches Geoforschungszentrum*, 104–109.
- Linares, J.C. & Tiscar, P.A. (2010) Climate change impacts and vulnerability of the southern populations of *Pinus nigra* subsp. *salzmannii*. *Tree Physiology*, **30**, 795–806.
- Linhart, Y.B. & Grant, M.C. (1996) Evolutionary Significance of Local Genetic Differentiation in Plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **27**, 237–277.
- Lobo, J.M., Jiménez-Valverde, A. & Hortal, J. (2010) The uncertain nature of absences and their importance in species distribution modelling. *Ecography*, **33**, 103–114.
- Lucic, A., Mladenovic-Drinic, S., Stavretovic, N., Isajev, V., Lavadinovic, V., Rakonjac, L. & Novakovic, M. (2010) Genetic diversity of Austrian pine (*Pinus nigra* Arnold) populations in Serbia revealed by RAPD. *Archives of Biological Sciences*, **62**, 329–336.
- Macias, M., Andreu, L., Bosch, O., Camarero, J.J. & Gutiérrez, E. (2006) Increasing Aridity is Enhancing Silver Fir (*Abies Alba* Mill.) Water Stress in its South-Western Distribution Limit. *Climatic Change*, **79**, 289–313.
- Martín-Benito, D., Cherubini, P., Río, M. del & Cañellas, I. (2007a) Growth response to climate and drought in *Pinus nigra* Arn. trees of different crown classes. *Trees*, **22**, 363–373.
- Martín-Benito, D., Cherubini, P., Río, M. del & Cañellas, I. (2007b) Growth response to climate and drought in *Pinus nigra* Arn. trees of different crown classes. *Trees*, **22**, 363–373.
- Martin-Benito, D., Kint, V., del Río, M., Muys, B. & Cañellas, I. (2011) Growth responses of West-Mediterranean *Pinus nigra* to climate change are modulated by competition and productivity: Past trends and future perspectives. *Forest Ecology and Management*, **262**, 1030–1040.
- Martín-Benito, D., Río, M. & Cañellas, I. (2010) Black pine (*Pinus nigra* Arn.) growth divergence along a latitudinal

- gradient in Western Mediterranean mountains. *Annals of Forest Science*, **67**, 401–401.
- Martínez-Vilalta, J. & Piñol, J. (2002) Drought-induced mortality and hydraulic architecture in pine populations of the NE Iberian Peninsula. *Forest Ecology and Management*, **161**, 247–256.
- Mataruga, M., Haase, D.L. & Isajev, V. (2010) Dynamics of seed imbibition and germination of Austrian pine (*Pinus nigra* Arnold) from extreme habitat conditions within five Balkan provenances. *New Forests*, **40**, 229–242.
- Matyas, C. (1996) Climatic adaptation of trees: rediscovering provenance tests. *Euphytica*, **92**, 45–54.
- Mayr, E. (1970) *Populations, Species, and Evolution: An Abridgment of Animal Species and Evolution*. Harvard University Press.
- Nikolic, D. & Tucic, N. (1983) Isoenzyme variation within and among populations of European black pine (*Pinus nigra* Arnold). *Silvae Genet*, **32**, 80–89.
- Nkongolo, K.K., Michael, P. & Gratton, W.S. (2002) Identification and characterization of RAPD markers inferring genetic relationships among Pine species. *Genome*, **45**, 51–58.
- O'Neill, G.A., Hamann, A. & Wang, T. (2008) Accounting for population variation improves estimates of the impact of climate change on species' growth and distribution. *Journal of Applied Ecology*, **45**, 1040–1049.
- Pasho, E., Camarero, J.J., de Luis, M. & Vicente-Serrano, S.M. (2011) Impacts of drought at different time scales on forest growth across a wide climatic gradient in north-eastern Spain. *Agricultural and Forest Meteorology*, **151**, 1800–1811.
- Peterson, A.T. & Nakazawa, Y. (2008) Environmental data sets matter in ecological niche modelling: an example with *Solenopsis invicta* and *Solenopsis richteri*. *Global Ecology and Biogeography*, **17**, 135–144.
- Penuelas, J., Gordon, C., Llorens, L., Nielsen, T., Tietema, A., Beier, C., Bruna, P., Emmett, B., Estiarte, M. & Gorissen, A. (2004) Noninvasive Field Experiments Show Different Plant Responses to Warming and Drought Among Sites, Seasons, and Species in a North-South European Gradient. *Ecosystems*, **7**.
- Philippe, G., Matz, S., Bastien, J.C., Archevêque, G., Girard, S. & Musch, B. (2012) Un réseau national de plantations comparatives pour évaluer les vergers à graines français de Douglas. *Sciences Eaux and Territoires : la Revue du IRSTEA*, 12–19.
- Pierre, D. (2012) *Principes d'expérimentation (deuxième édition)*. Presses Agronomiques de Gembloux.
- Poljanšek, S., Levanič, T., Ballian, D. & Jalkanen, R. (2014) Tree growth and needle dynamics of *P. nigra* and *P. sylvestris* and their response to climate and fire disturbances. *Trees*, **29**, 683–694.
- Price, R.A., Liston, A. & Strauss, S.H. (2000) Phylogeny and systematics of *Pinus*. *Ecology and biogeography of Pinus*, 49.
- Pulliam, H. r. (2000) On the relationship between niche and distribution. *Ecology Letters*, **3**, 349–361.
- QGIS, D. (2011) Quantum GIS geographic information system. *Open Source Geospatial Foundation Project*.
- Quézel, P. & Médail, F. (2003) *Ecologie et Biogéographie Des Forêts Du Bassin Méditerranéen*. Elsevier.
- R Core Team. (2014) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2013.
- R. L.H. Dennis, C.D.T. (2000) Bias in Butterfly Distribution Maps: The Influence of Hot Spots and Recorder's Home Range. *Journal of Insect Conservation*, **4**.
- Robert J. Whittaker, M.B.A. (2004) Conservation Biogeography: assessment and prospect. *Diversity and Distributions*, **11**, 3–23.

- Roiron, P., Chabal, L., Figueiral, I., Terral, J.-F. & Ali, A.A. (2013) Palaeobiogeography of *Pinus nigra* Arn. subsp. *salzmannii* (Dunal) Franco in the north-western Mediterranean Basin: A review based on macroremains. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **194**, 1–11.
- Rozenberg, P., Sergent, A.-S., Dalla-Salda, G., Martinez-Meier, A., Marin, S., Ruiz-Diaz, M., Bastien, J.-C., Sanchez, L. & Bréda, N. (2012) Analyse rétrospective de l'adaptation à la sécheresse chez le douglas. *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen*, **163**, 88–95.
- Sánchez-Vargas, N.M., Sánchez, L. & Rozenberg, P. (2007) Plastic and adaptive response to weather events: a pilot study in a maritime pine tree ring. *Canadian Journal of Forest Research*, **37**, 2090–2095.
- Scaltsoyiannes, A., Rohr, R., Panetsos, K.P. & Tsaktsira, M. (1994) Allozyme frequency distributions in five European populations of black pine (*Pinus nigra* Arnold). (I) Estimation of genetic variation within and among populations. (II) Contribution of isozyme analysis to the taxonomic status of the species. *Silvae Genetica*, **43**, 20–30.
- Stocker, T., Qin, D., Plattner, G., Tignor, M., Allen, S., Boschung, J., Nauels, A., Xia, Y., Bex, B. & Midgley, B. (2013) IPCC, 2013: climate change 2013: the physical science basis. Contribution of working group I to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change.
- Thabeet, A., Denelle, N., El Khorchanel, A., Thomas, A. & Gadbin-Henry, C. (2007) Etude dendroclimatologique de quatre populations de pin pignon en Tunisie. *Association Forêt Méditerranéenne*, **Tome XXVIII**, 219–228.
- Thuiller, W., Georges, D., Engler, R., Georges, M.D. & Thuiller, C.W. (2012) Package “biomod2.”
- Varelides, C., Brofas, G. & Varelides, Y. (2001) Provenance variation in *Pinus nigra* at three sites in Northern Greece. *Annals of Forest Science*, **58**, 8.
- Vidakovic, M. (1974) Genetics of European Black Pine (*Pinus nigra* Arn.), pp. 57–86.
- Weiner, J. (2004) Allocation, plasticity and allometry in plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **6**, 207–215.
- Wheeler, N.C. & Guries, R.P. (1982) Biogeography of lodgepole pine. *Canadian Journal of Botany*, **60**, 1805–1814.

Table des annexes

Annexe 1 : Description des six plantations comparatives de l'étude.....	32
Annexe 2 : Diagrammes ombrothermiques des sites d'étude construits pour la période 1959-2013 à partir des données SAFRAN.....	33
Annexe 3 : Distribution des sous-espèces de <i>Pinus nigra</i> selon Quézel et Médail (2003)	34
Annexe 4 : Liste des provenances étudiées dans les six plantations comparatives.....	34
Annexe 5 : Identification des provenances testées dans chaque plantations comparatives et indication du nombre carottes prélevées par provenance.....	35
Annexe 6 : Évaluation des modèles de niche climatique basés sur l'espèce ou les sous-espèces. Un $AUC < 0.5$ et un TSS proche de 0, signifient que le modèle ne prédit pas mieux la distribution des individus qu'un modèle aléatoire.....	35
Annexe 7 : Coefficients de corrélation de Pearson entre les indices de croissance, calculés par site pour l'espèce et chaque sous-espèces et les températures maximales mensuelles (tmax) et les précipitations mensuelles (P) sur la période de 1978 à 2013.....	36
Annexe 8 : Classement des provenances selon leur épaisseur de cerne moyenne (rwl).....	45
Annexe 9 : Chronologie de croissance sur données brutes des sous-espèces <i>laricio</i> (bleu), <i>nigra</i> (orange), <i>pallasiana</i> (jaune) et <i>salzmanni</i> (vert) dans les différentes plantations comparatives.....	46

Annexe 1 : Description des six plantations comparatives de l'étude.

Cestas

Le site de Cestas a été implanté dans un milieu de type lande humide en 1974 dans le Domaine de l'Hermitage en Gironde. Les jeunes plants âgés de 2 ans ont été plantés sur 2ha avec un espacement de 1,10m sur la ligne et 4m entre les lignes. Les provenances ont été plantées sur le modèle d'un dispositif en blocs complets avec 6 répétitions et 6 plants par parcelles unitaires. Les précipitations moyennes annuelles sont de 762mm (calculées sur la période de 1959 à 2013) et sont concentrées durant l'automne et l'hiver avec une moyenne de 100mm par mois. La température moyenne annuelle est de 12,3°C avec des températures moyennes maximales en juillet et août à 19°C avec une période de sécheresse en juillet (Annexe 2). Les températures minimales atteignent les 8,5°C en moyenne sur l'année.

Levens

Dans le département des Alpes-Maritimes, le site expérimental de Levens se situe sur un sol carbonaté à 1300m d'altitude. Les provenances ont été plantées en 1968 selon un dispositif de blocs complets et incomplets avec un espacement de 2x2m entre les plants. Avec une température moyenne annuelle de 7,4°C, Levens est le plus froid des sites étudiés. En moyenne, la température minimale de l'année est de 3,3°C avec un maximum de 12,3°C. Les précipitations y sont également importantes avec 839mm par an. Ces précipitations sont plus ou moins bien réparties entre l'hiver et le printemps avec une faible sécheresse en juillet (Annexe 2).

Orléans

Le site expérimental d'Orléans a été mis en place dans la forêt domaniale d'Orléans en 1973. Les plants âgés de 1 à 2 ans ont été plantés selon un espacement de 2,80x1,50m sur un sol essentiellement argileux. La température moyenne annuelle est de 10,4°C avec un minimum de 6,5°C. Les mois les chauds correspondant à juillet août sont également les mois avec les plus fortes précipitations (52mm) sachant que les précipitations annuelles sont en moyenne de 705mm.

Pomet

Le dispositif de Pomet est un site argilo-calcaire situé dans la forêt domaniale de la Meouge dans les Hautes-Alpes à 800m d'altitude. Les plants âgés de 1 an ont été replantés en 1973 sur 1ha avec un écart de 2x2m. Le dispositif est composé de 6 répétitions et 16 arbres par parcelles unitaires ainsi que de blocs complets. La température moyenne annuelle est de 10,2°C avec un maximum moyen de 17,5°C et un minimum de 5,5°C. La pluviométrie est de 762mm en moyenne avec les plus fortes précipitations réparties entre octobre et novembre (86 et 83mm). Les plus faibles précipitations sont réparties sur juillet et août (58 et 54mm) correspondant aux deux mois de sécheresse (Annexe 2).

Verdun

La plantation de Verdun a été mise en place dans une forêt domaniale du bois d'Ardaumont (Meuse) en 1971. Ces plants ont été établis sur un plateau de calcaire friable de 2ha correspondant à un ancien champ de bataille. Les provenances ont été plantées selon un schéma de blocs incomplets équilibrés avec un espacement de 2x2m. Il s'agit d'un site assez humide avec une pluviométrie moyenne de 882mm où les plus fortes précipitations ont lieu en hiver. La température moyenne annuelle est basse de 9°C avec un minimum moyen de 3°C.

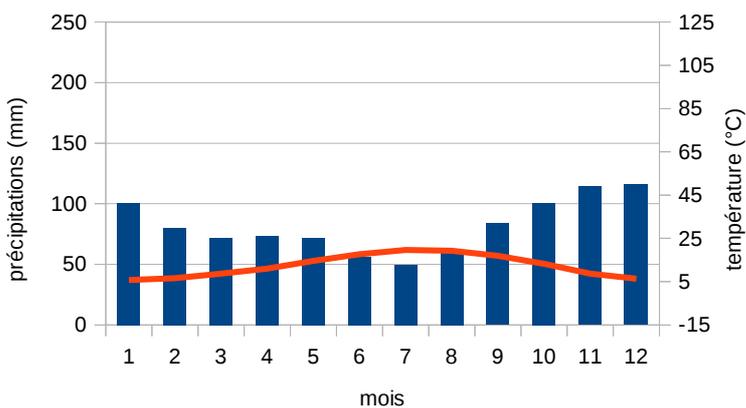
Souiniet

L'arboretum de Souiniet a été créé en 1961 et le dispositif installé cinq ans plus tard. Il est situé à 492m d'altitude au Nord Ouest de la Tunisie à une dizaine de kilomètres de Al Draham et a une superficie de 21ha. Le bioclimat est considéré comme humide à tempéré. La pluviométrie annuelle est de 1140mm dont la majorité surviennent en hiver. Ceci en fait le site le plus humide des sites étudiés. La température moyenne du site est de 15,6°C . On retrouve trois mois de sécheresse durant juin, juillet et août (Annexe 2).

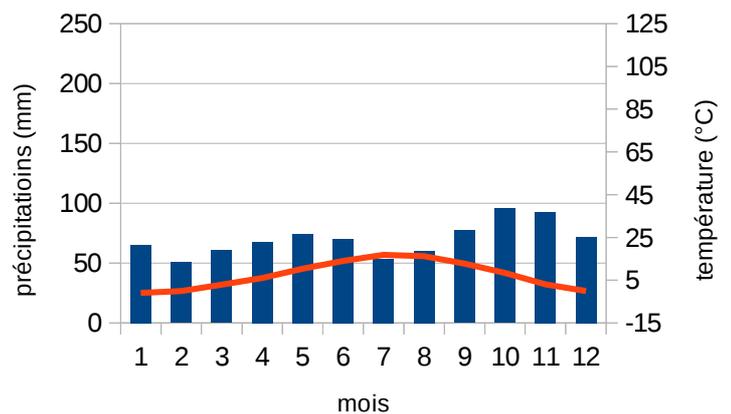
Annexe 2 : Diagrammes ombrothermiques des sites d'étude construits pour la période 1959-2013 à partir des données SAFRAN.

La température moyenne est représentée par la ligne et les précipitations moyennes mensuelles par les barres verticales.

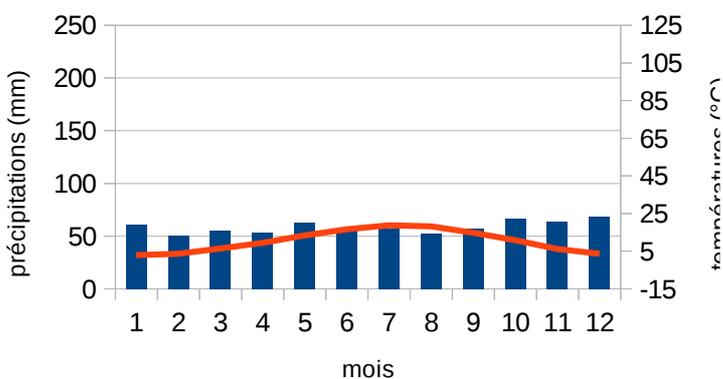
Cestas



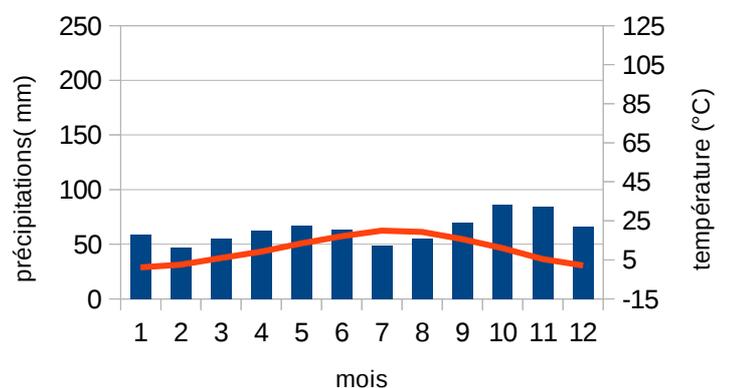
Levens



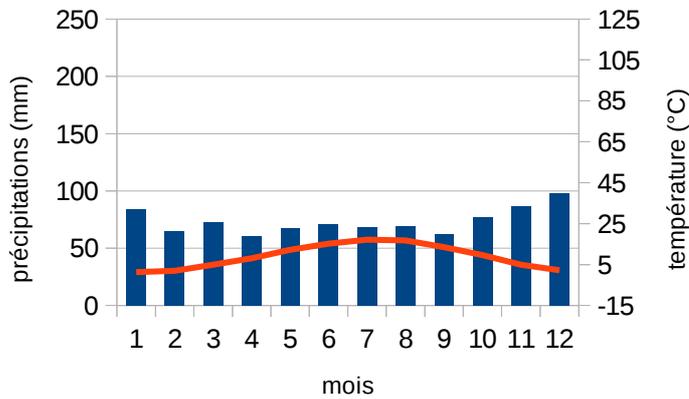
Orléans



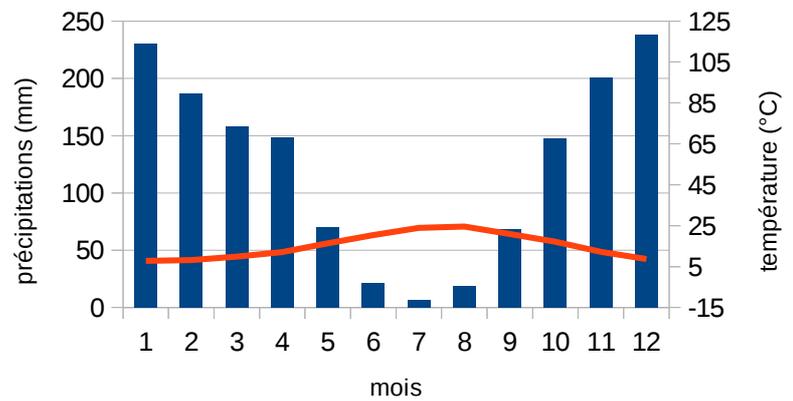
Pomet



Verdun

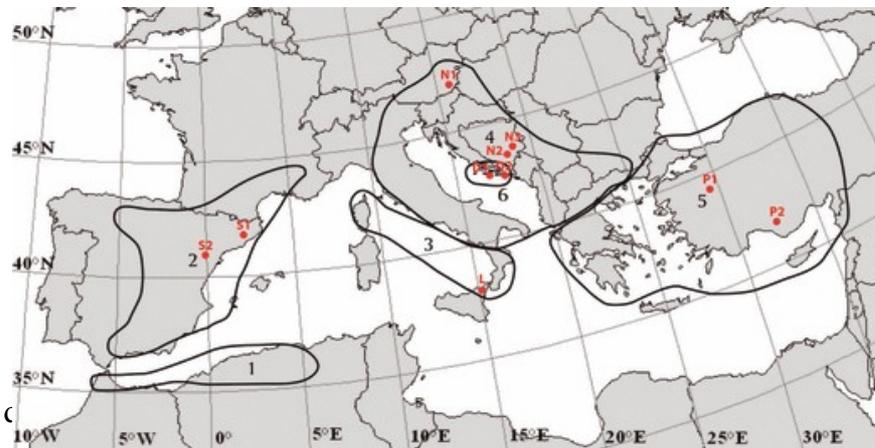


Souiniet



Annexe 3 : Distribution des sous-espèces de *Pinus nigra* selon Quézel et Médail (2003)

1 = ssp. *mauritanica*; 2 = ssp. *salzmannii*; 3 = ssp. *laricio*; 4 = ssp. *nigra*; 5 = ssp. *pallasiana*; 6 = ssp. *Dalmatica*.



Annexe 4 : Liste c

Code prov	Nom prov	Pays d'origine	Especie	Latitude	Longitude	Altitude
PRIE	Priego (Sierra de Cuenca)	Espagne	<i>Pinus nigra salzmannii</i>	40° 15' 12.05" N	1° 52' 15.06" O	850
FRES	Fresneda (Sierra de Cuenca)	Espagne	<i>Pinus nigra salzmannii</i>	40° 55' 42.6" N	0° 04'28.3" E	1000-1050
GAGN	Gagnières	France	<i>Pinus nigra salzmannii</i>	44° 07' N	4° 17' E	200-500
PO-LV	Popova-Livada (Macédoine sud)	Yougoslavie	<i>Pinus nigra pallasiana</i>	41° 10' N	21° 55' E	1450
DOBL	Dobhoff	Autriche	<i>Pinus nigra nigra</i>	48° 00' 22.83" N	16° 13' 49.77" E	280
THASII	Ile de Thassos II (Forêt communale de Prinos)	Grece	<i>Pinus nigra nigra</i>	40° 40' N	24° 40' E	600-1100
AYAN I	Ayanick I	Turquie	<i>Pinus nigra pallasiana</i>	41° 43' N	34° 31' E	1400
TZAR	Tzarvaritza (Kustendil Forêt de Gabra)	Bulgarie	<i>Pinus nigra nigra</i>	42° 1' 39"N	22° 50' 49" E	950-1150
KUST	Kustendil	Bulgarie	<i>Pinus nigra nigra</i>	42° 16' 37"N	22° 41' 29" E	900-1100
STUD I	Studenica I (Serbie)	Yougoslavie	<i>Pinus nigra nigra</i>	43° 30' N	20° 33' E	930
ASPR	Aspromonte (Cafalo-Pantonizzi)	Italie	<i>Pinus nigra laricio</i>	38° 05' N	16° 00' E	1300
PERT	Perithorion	Grece	<i>Pinus nigra nigra</i>	38° 05' N	22° 15' E	1300
YILA	Yilani (Mugla)	Turquie	<i>Pinus nigra pallasiana</i>	37° 20' N	28° 24' E	-
MUGL	Mugla	Turquie	<i>Pinus nigra pallasiana</i>	37° 20' N	28° 24' E	900-1050
CRIM IV	Crimée IV (Aluchtin)	Russie	<i>Pinus nigra pallasiana</i>	44° 33' N	34° 17' E	500
VALD III	Valdoniello (Valdu Niellu) 3 (trriage n°35)	France (Corse)	<i>Pinus nigra laricio</i>	41° 51' N	9° 06' E	1100
COSE II	Cosenza	Italie	<i>Pinus nigra laricio</i>	39° 15' N	16° 17' E	1300
CANT	Catanzaro (Manouso)	Italie	<i>Pinus nigra calabrica</i>	38° 54' N	16° 34' E	-
CAZO	Cazorla (Segura)	Espagne	<i>Pinus nigra salzmannii</i>	37° 50' N	3° 00' O	1500
SGUL	(Hérault) - Saint-Guilhem-le-Désert	France	<i>Pinus nigra salzmannii</i>	43° 41' N	3° 35' E	350-400
ALAC	Alaçam	Turquie	<i>Pinus nigra pallasiana</i>	39° 35' N	28° 35' E	800-1000
GRAN	Grancia (Sila Greca)	Italie	<i>Pinus nigra calabrica</i>	39.41° N	16.58° E	850
MARG	Marghèse	France (Corse)	<i>Pinus nigra corsicana</i>	41° 39' N	9° 12' E	1000
TRCO	Trenta Coste (Sila Greca)	Italie	<i>Pinus nigra calabrica</i>	39.4° N	16.58° E	1050
ALES	Brougatles Ales	France	<i>Pinus nigra salzmannii</i>	44° 07'35.4" N	4°05'09.0 "E	-
PUGET	Puget Theniers	France	<i>Pinus nigra austriaca</i>	43°57'24.1"N	6°53'53.0"E	-
TAVO	Macchia della Tavola (Sila Greca)	Italie	<i>Pinus nigra calabrica</i>	379°16'45"N	16°26'59.4"E	950
OLET	Olette (Pyrénées orientales)	France	<i>Pinus nigra salzmannii</i>	42°36'01.0 »N	2°14'25.8"E	-

Annexe 5 : Identification des provenances testées dans chaque plantations comparatives et indication du nombre carottes prélevées par provenance.

Code provenance	Pomet	Cestas	Levens	Verdun	Orleans	Souinet
PRIE	20	10			20	
FRES	21	9		22		
GAGN	22	11	15	17		
PO-LV	17	11		19		
DOBL	21	5				
THASH	22	12		18		
AYAN I	18	6	16	19		
TZAR	16	11		19	15	
KUST			15	20		6
STUD I	18	11		18		
ASPR	17	12	14	18		14
PERT	21	5				
YILA		4			3	
MUGL	19	6		18		
CRIM IV	20	6	16	32	3	5
VALD III	17	11	16	19	30	
COSE II	23	11	15	18		21
CAZO			15	18		14
SGUL		6	16	15		16
ALAC						6
GRAN						9
MARG						7
TRCO						9
ALES						9
PUGET						5
TAVO						4
OLET						8
CANT						5

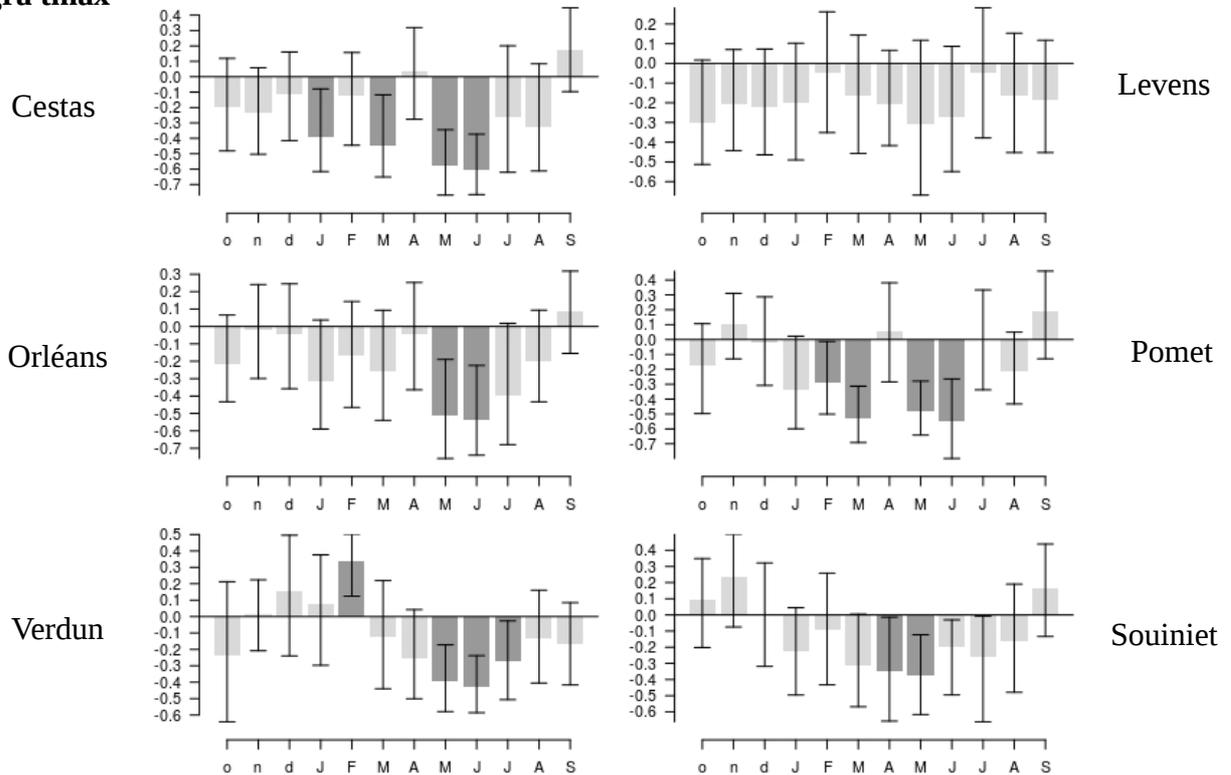
Annexe 6 : Évaluation des modèles de niche climatique basés sur l'espèce ou les sous-espèces. Un AUC < 0.5 et un TSS proche de 0, signifient que le modèle ne prédit pas mieux la distribution des individus qu'un modèle aléatoire.

	AUC	TSS
<i>Pinus nigra</i>	0.936	0.749
<i>P.nigra mauretunica</i>	1	0.998
<i>P.nigra salzmannii</i>	0.973	0.896
<i>P.nigra laricio</i>	0.999	0.996
<i>P.nigra nigra</i>	0.988	0.942
<i>P.nigra pallasiana</i>	0.983	0.926

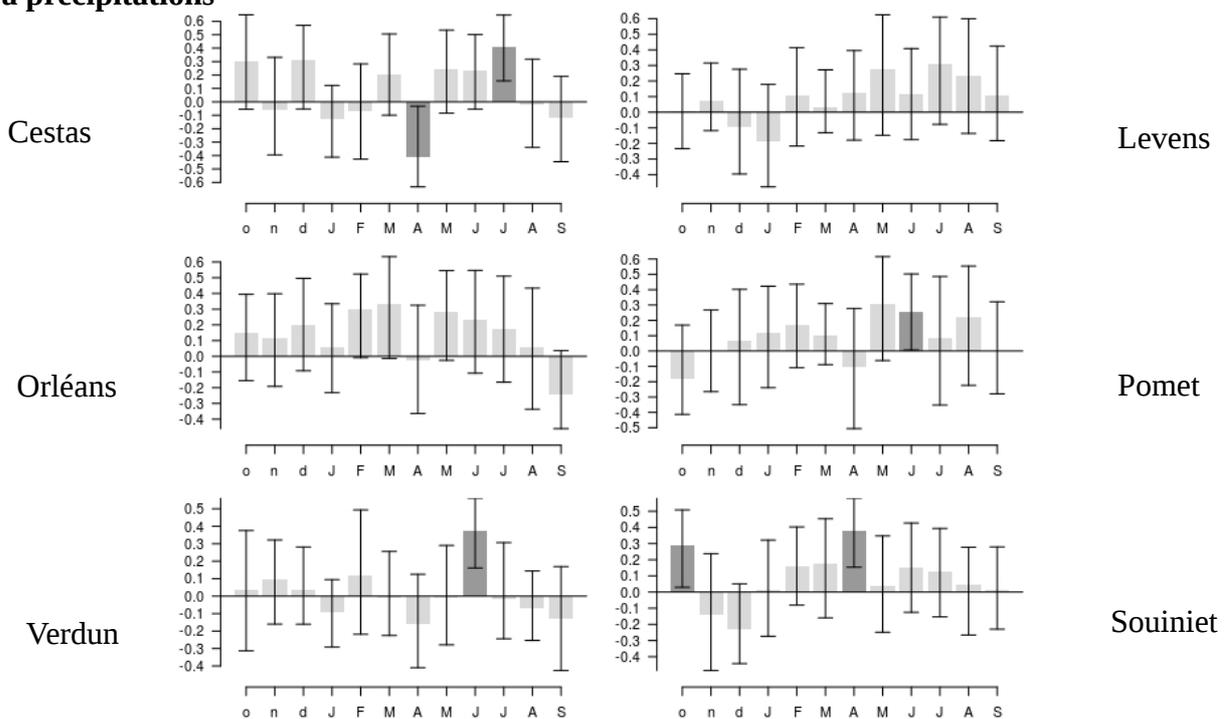
Annexe 7 : Coefficients de corrélation de Pearson entre les indices de croissance, calculés par site pour l'espèce et chaque sous-espèces et les températures maximales mensuelles (tmax) et les précipitations mensuelles (P) sur la période de 1978 à 2013.

Les lettres en minuscule correspondent au mois de l'année précédente et les lettres en majuscule aux mois de l'année en cours. Les histogrammes en gris foncé indiquent la significativité des résultats au seuil de 95 %.

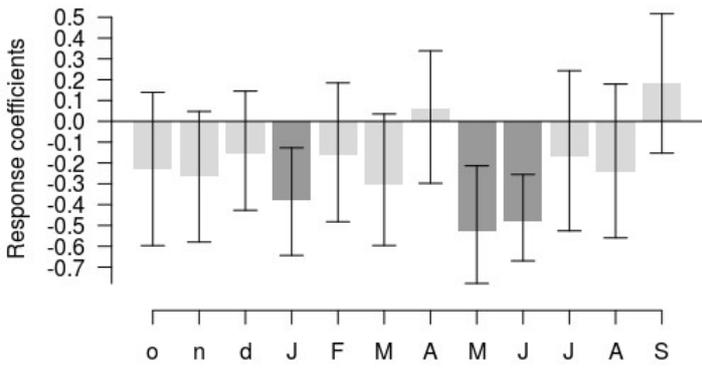
Pinus nigra tmax



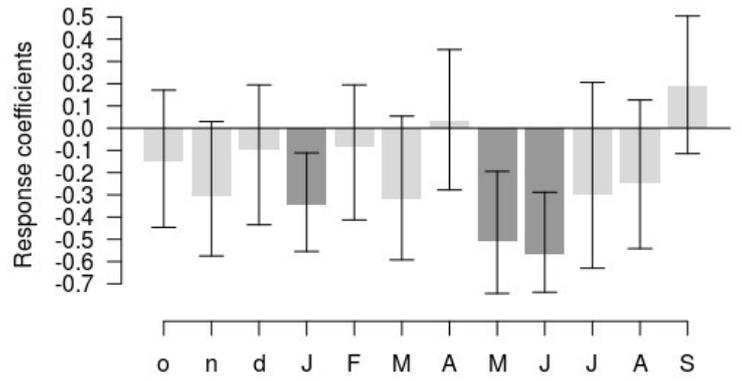
Pinus nigra precipitations



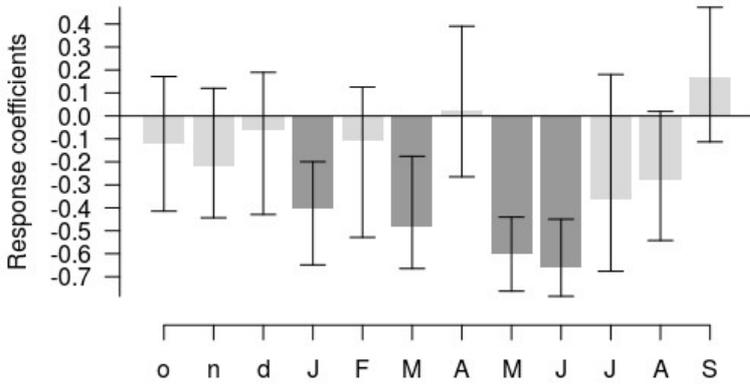
Cestas salzmann tmax



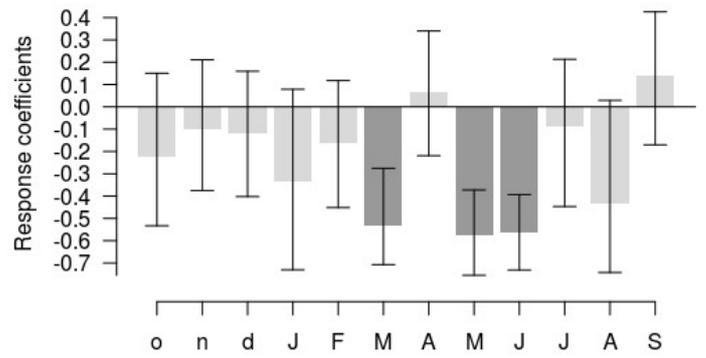
Cestas laricio tmax



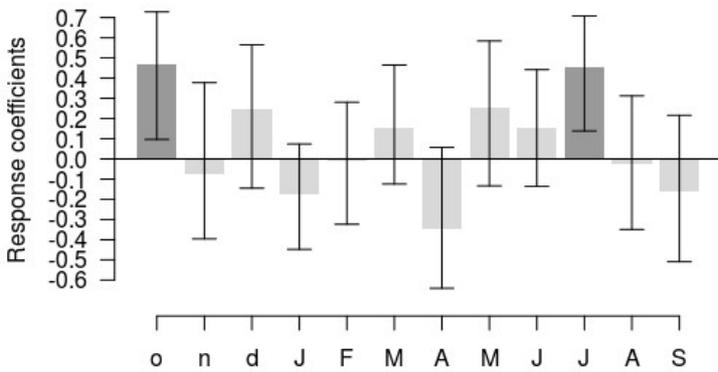
Cestas pallasiana tmax



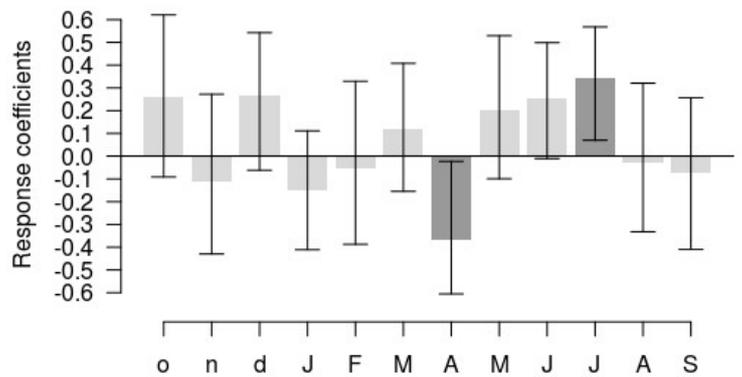
Cestas nigra tmax



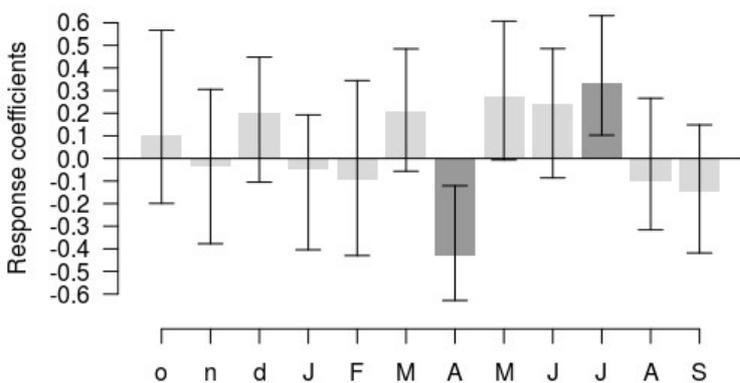
Cestas salzmann precipitations



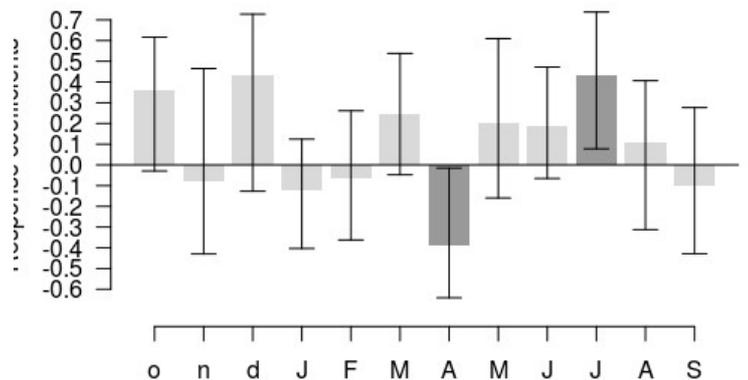
Cestas laricio precipitations



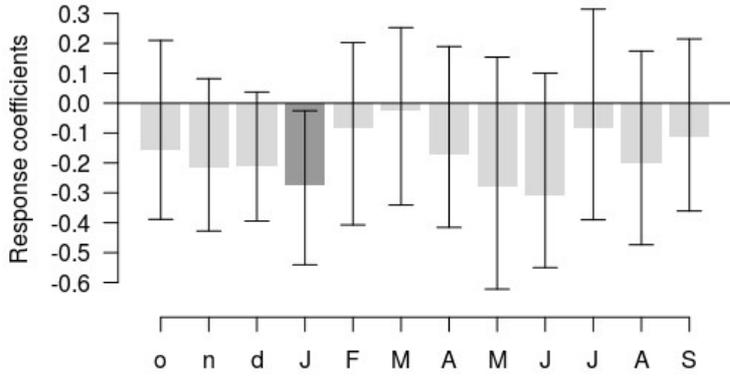
Cestas pallasiana precipitations



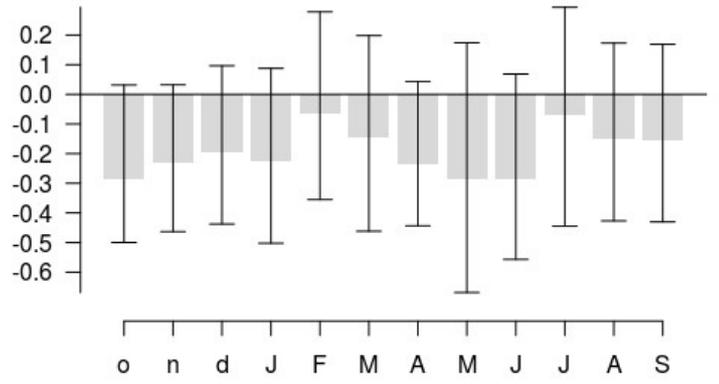
Cestas nigra precipitations



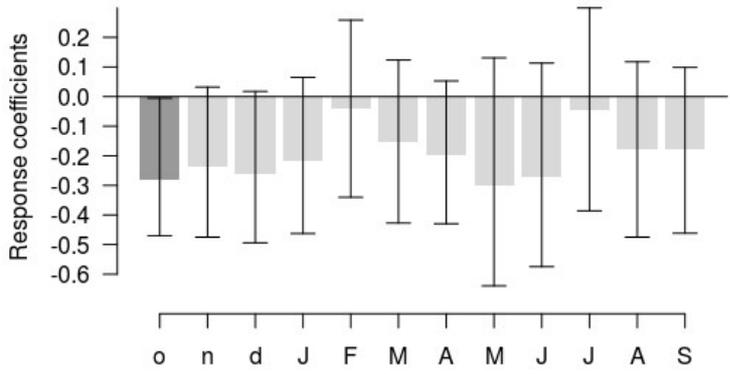
Levens salzmann tmax



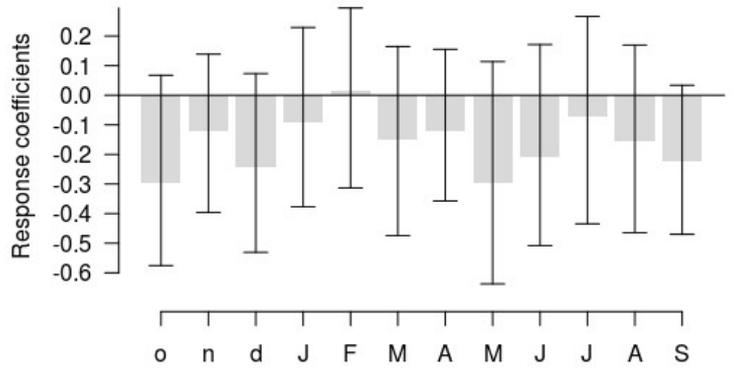
Levens laricio tmax



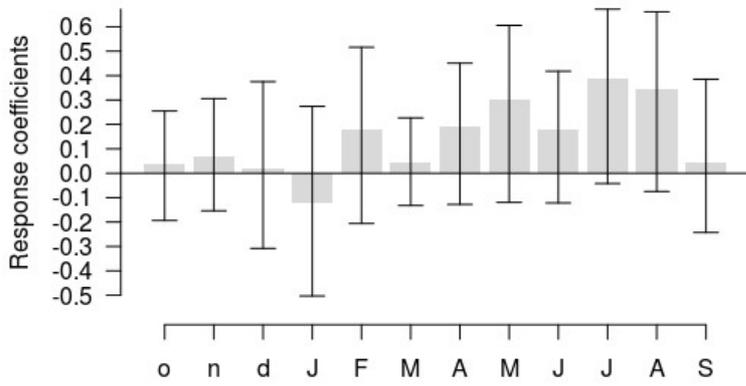
Levens pallasiana tmax



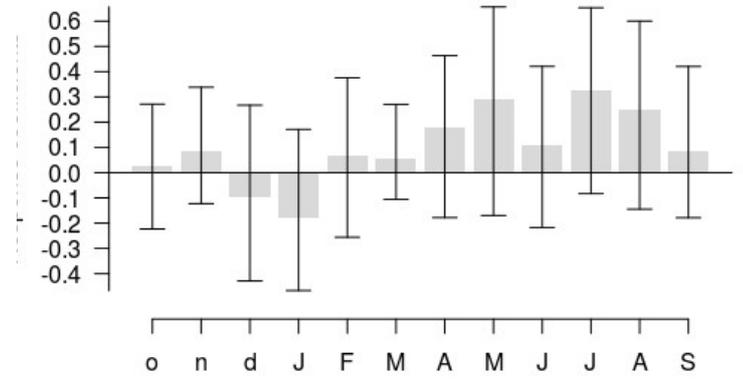
Levens nigra tmax



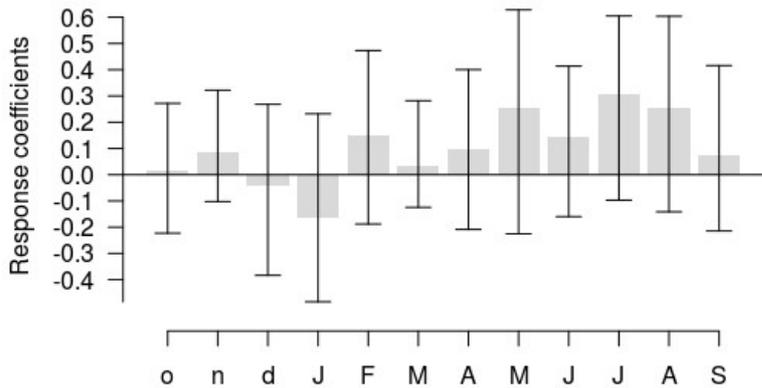
Levens salzmann precipitations



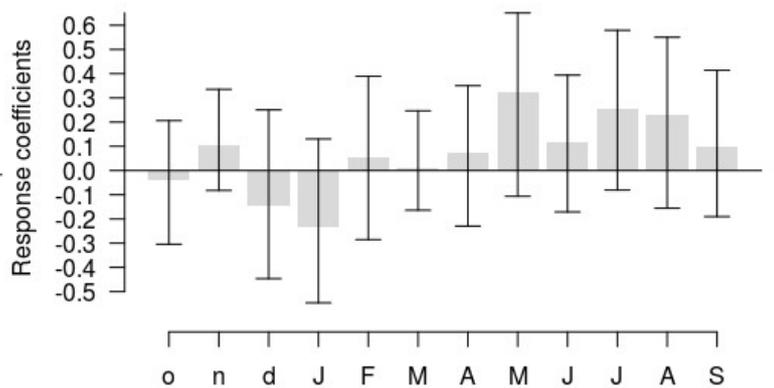
Levens laricio precipitations



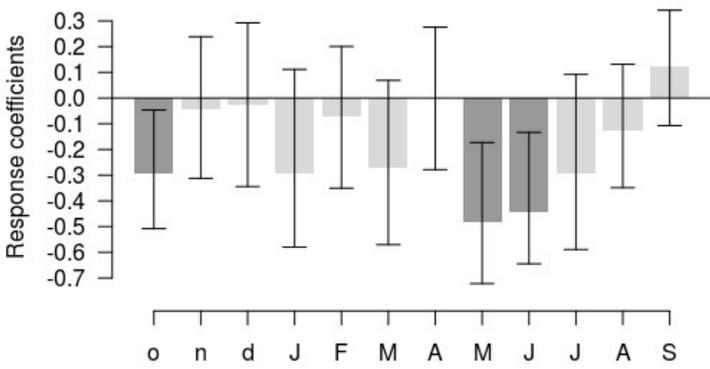
Levens pallasiana precipitations



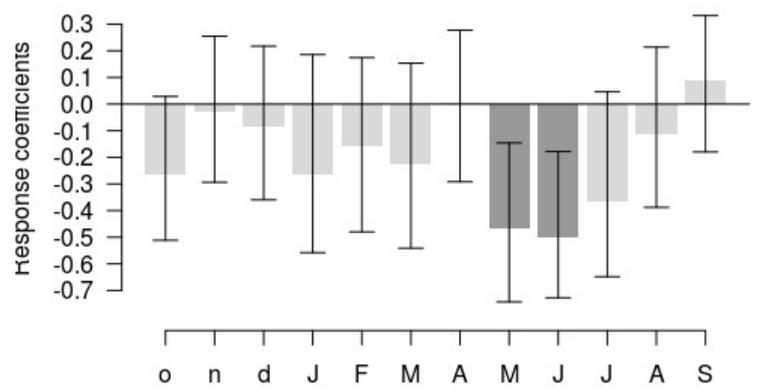
Levens nigra precipitations



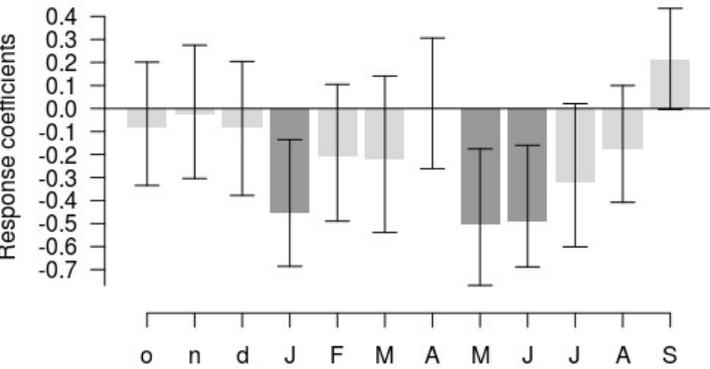
Orleans salzmann tmax



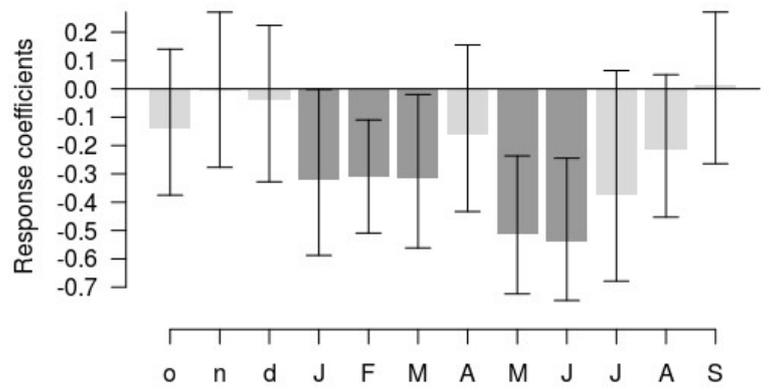
Orelans laricio tmax



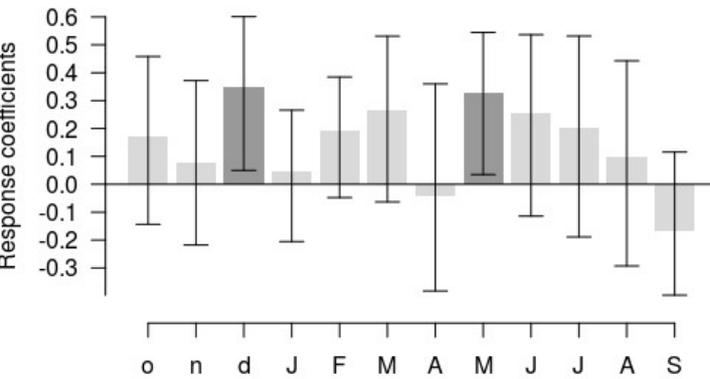
Orelans pallasiana tmax



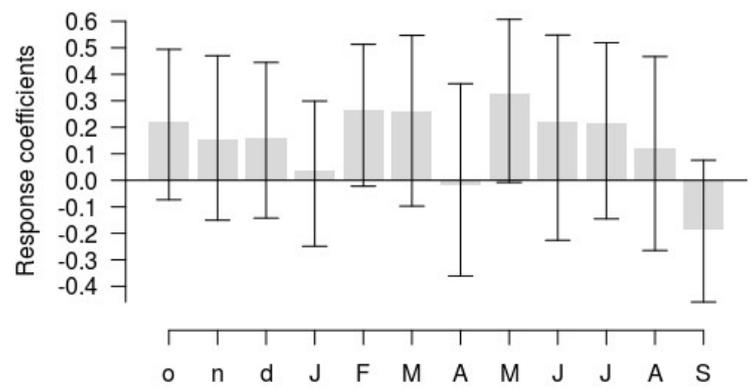
Orelans nigra tmax



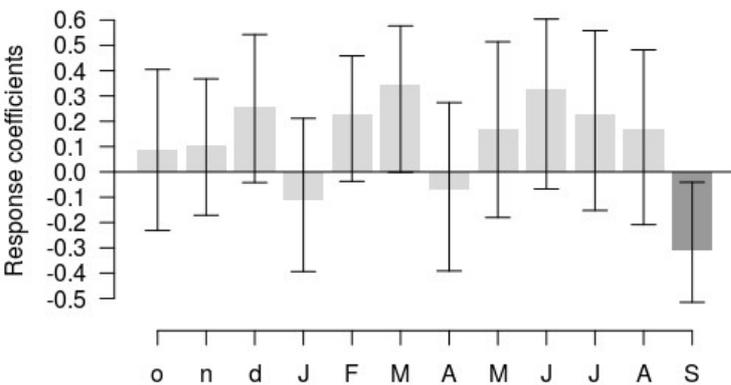
Orleans salzmann precipitations



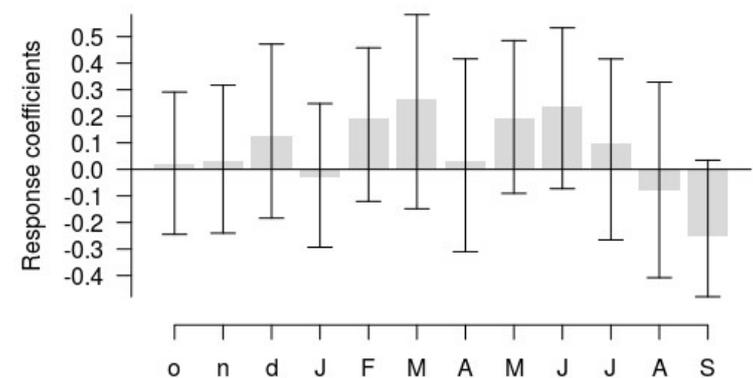
Orleans laricio precipitations



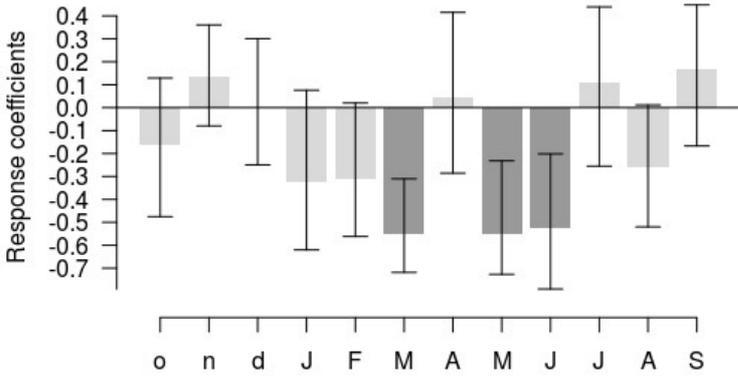
Orleans pallasiana precipitations



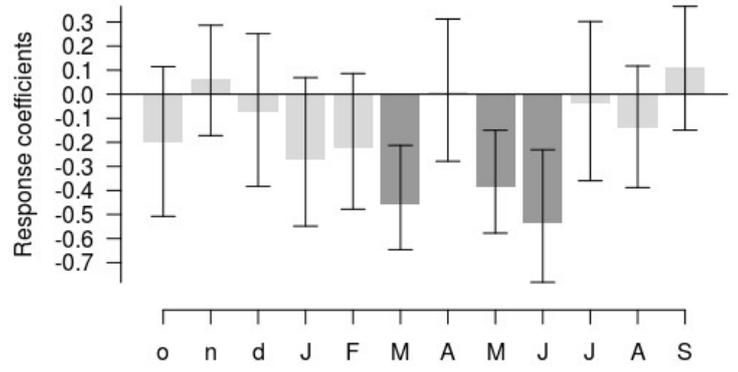
Orleans nigra precipitations



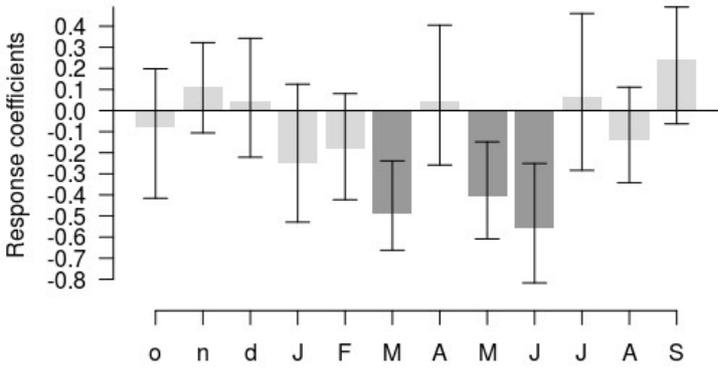
Pomet salzmann tmax



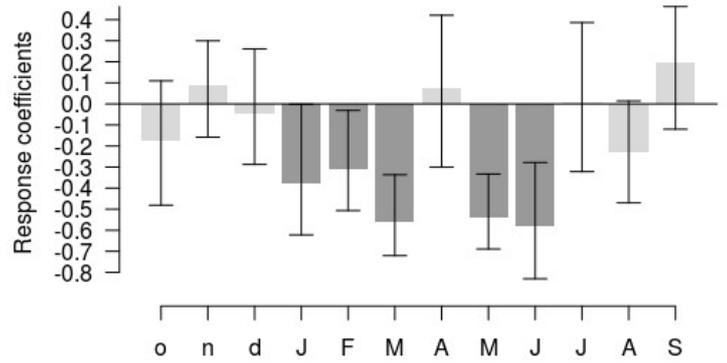
Pomet laricio tmax



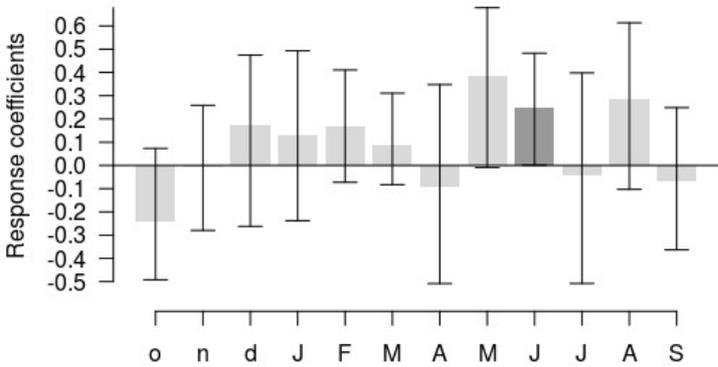
Pomet pallasiana tmax



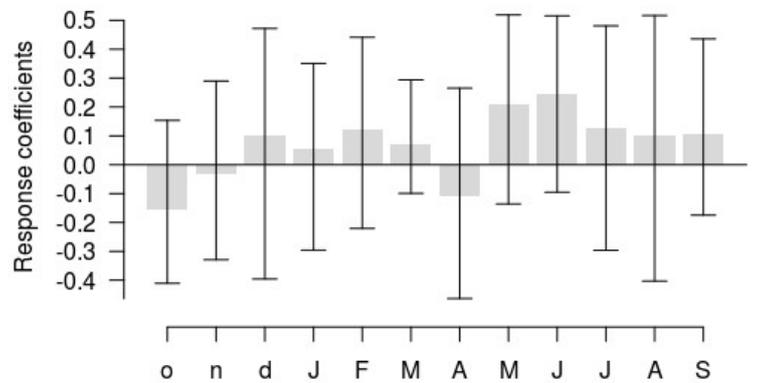
Pomet nigra tmax



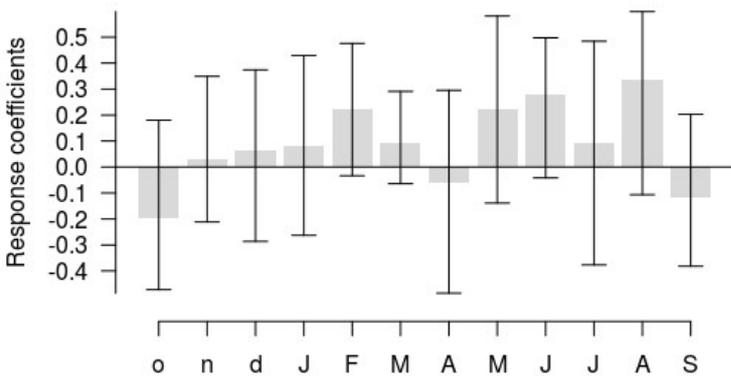
Pomet salzmann precipitations



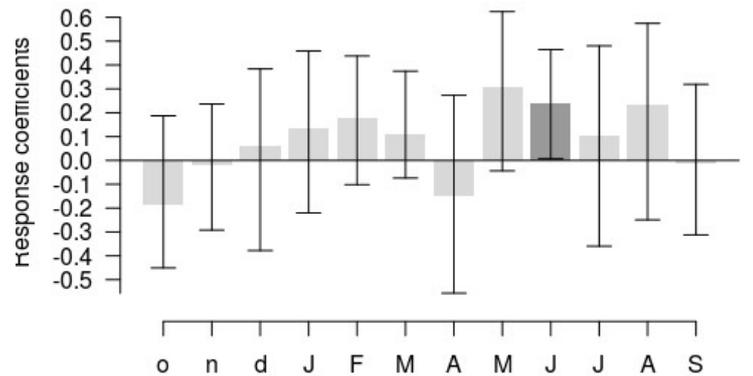
Pomet laricio precipitations



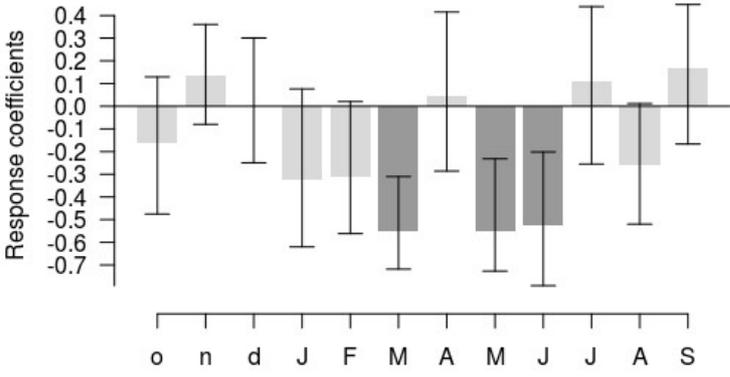
Pomet pallasiana precipitations



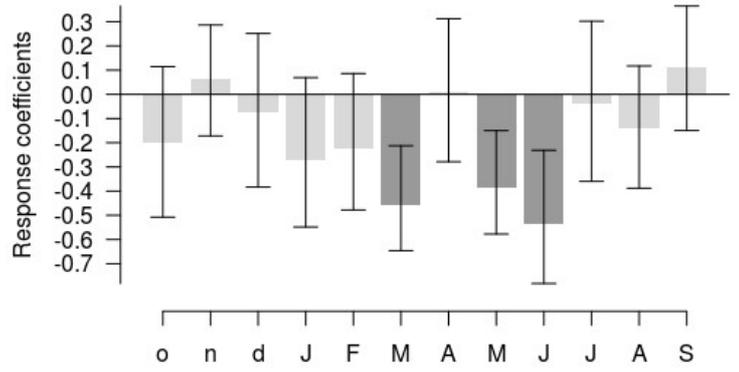
Pomet nigra precipitations



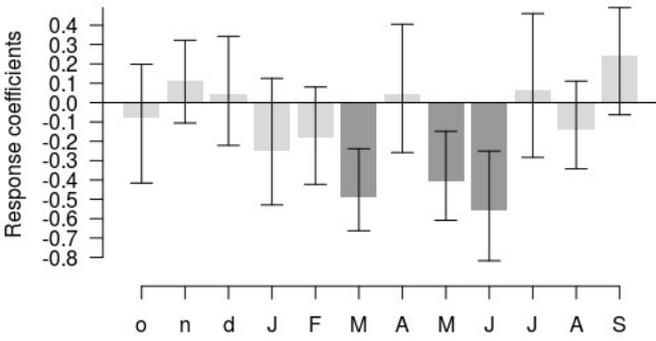
Pomet salzmann tmax



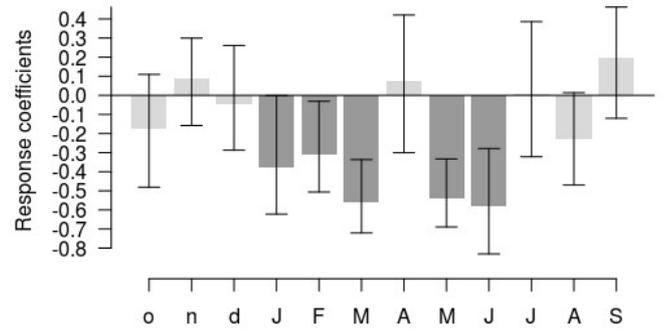
Pomet laricio tmax



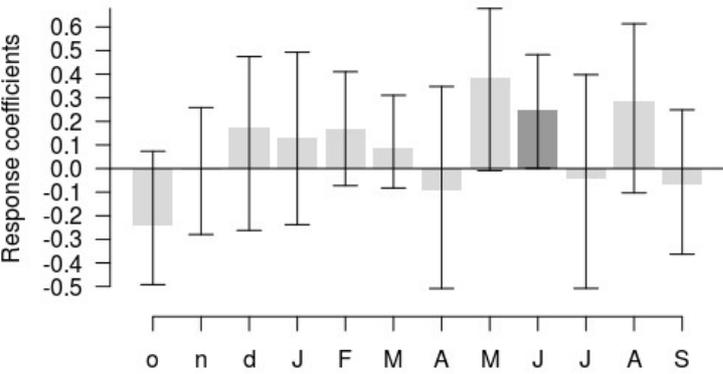
Pomet pallasiana tmax



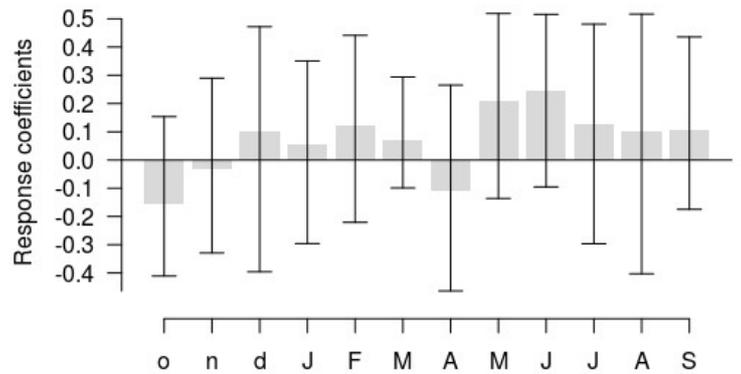
Pomet nigra tmax



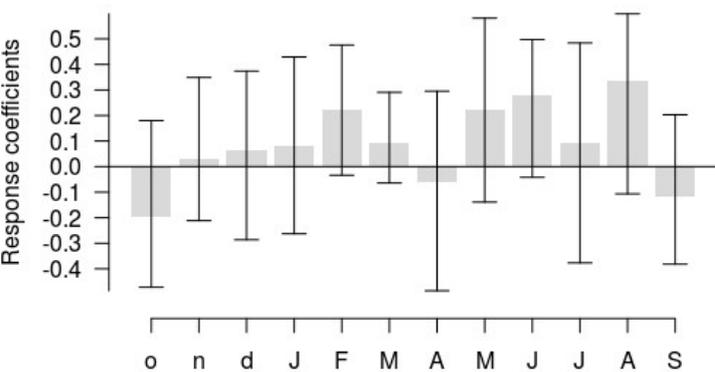
Pomet salzmann precipitations



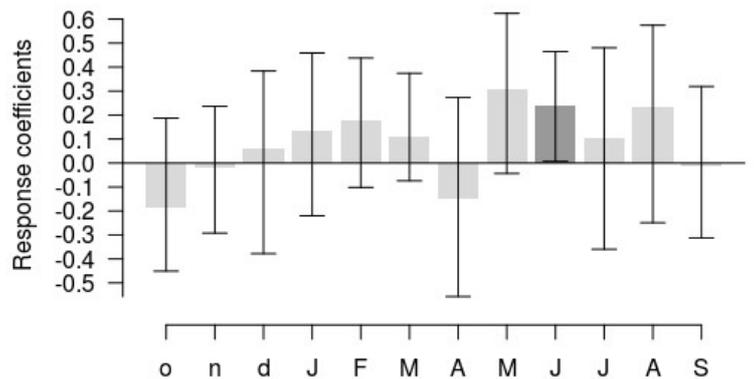
Pomet laricio precipitations



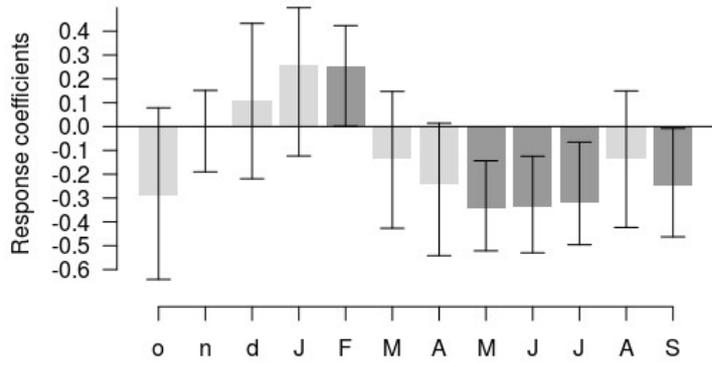
Pomet pallasiana precipitations



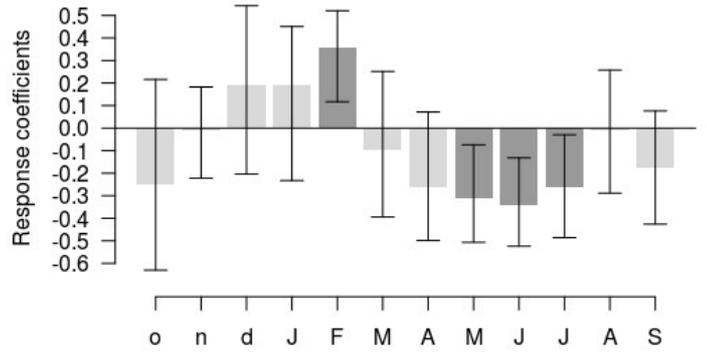
Pomet nigra precipitations



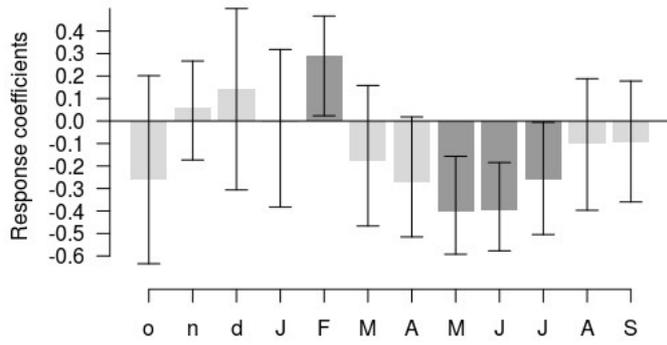
Verdun salzmann tmax



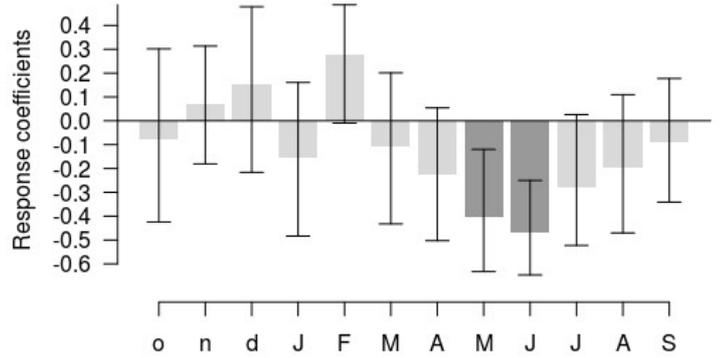
Verdun laricio tmax



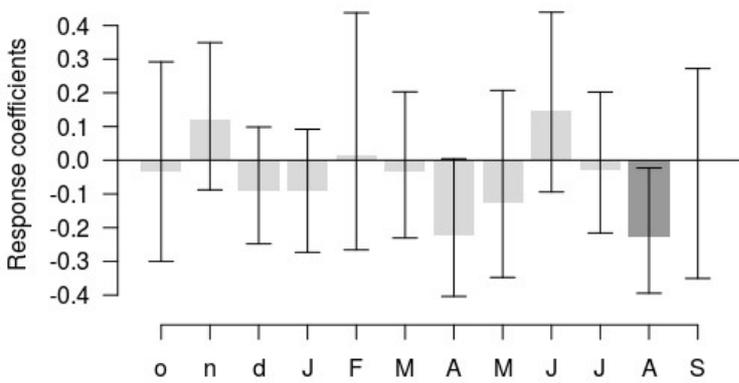
Verdun pallasiana tmax



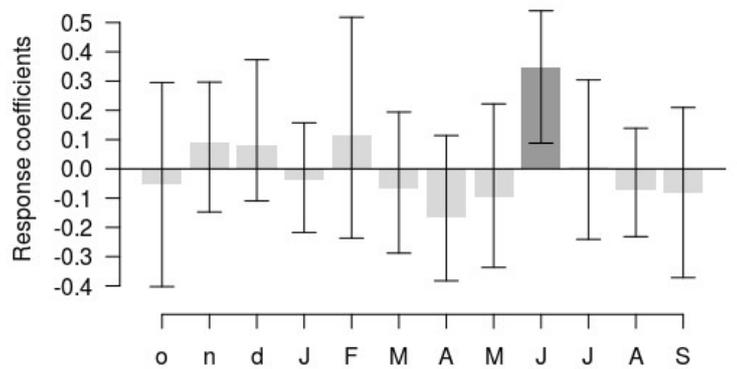
Verdun nigra tmax



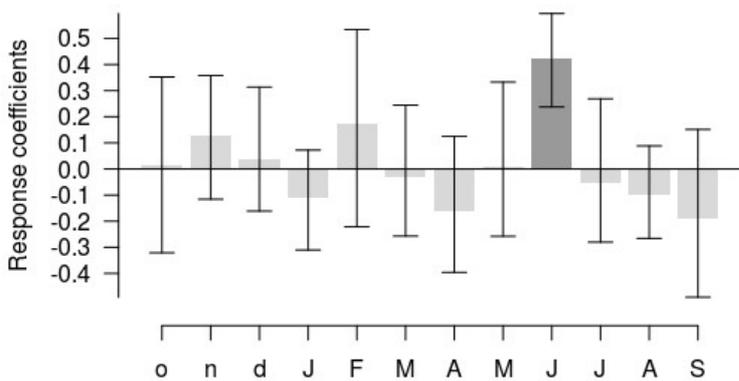
Verdun salzmann precipitations



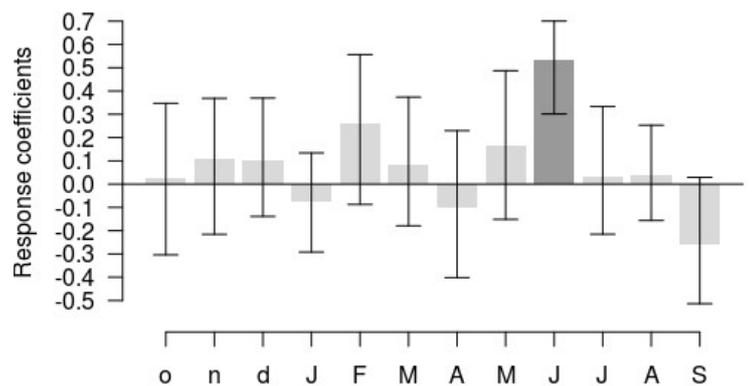
Verdun laricio precipitations



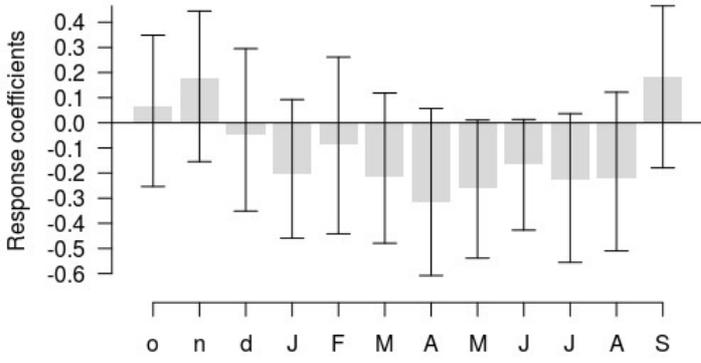
Verdun pallasiana precipitations



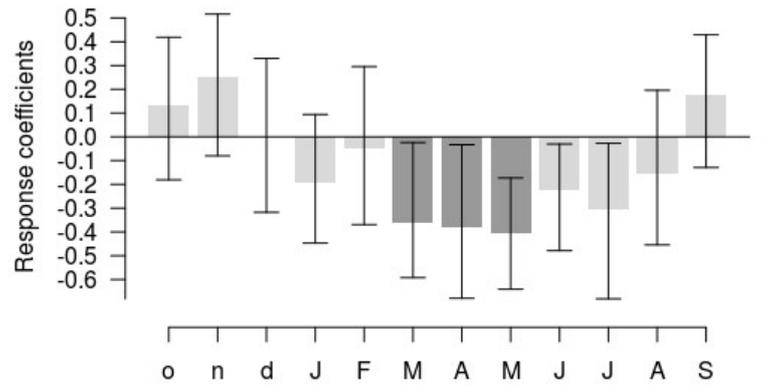
Verdun nigra precipitations



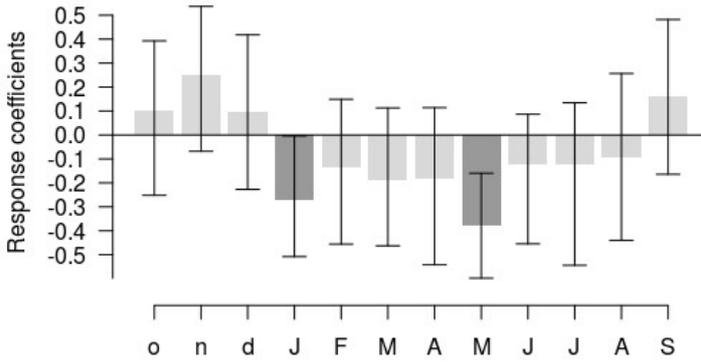
Tunisie salzmann tmax



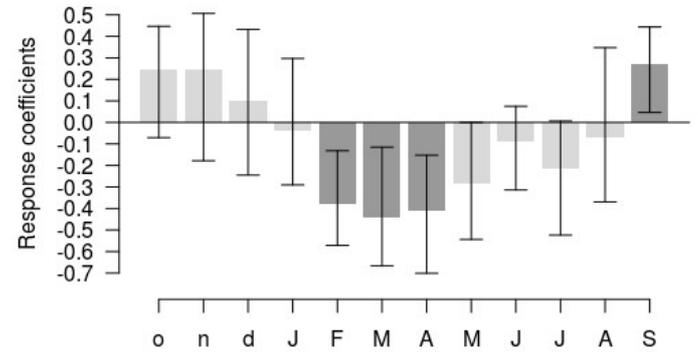
Tunisie laricio tmax



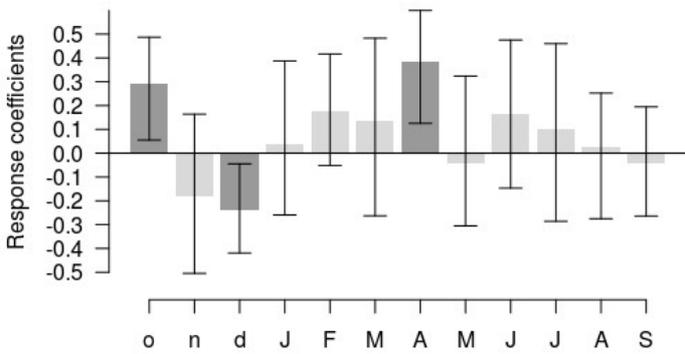
Tunisie pallasiana tmax



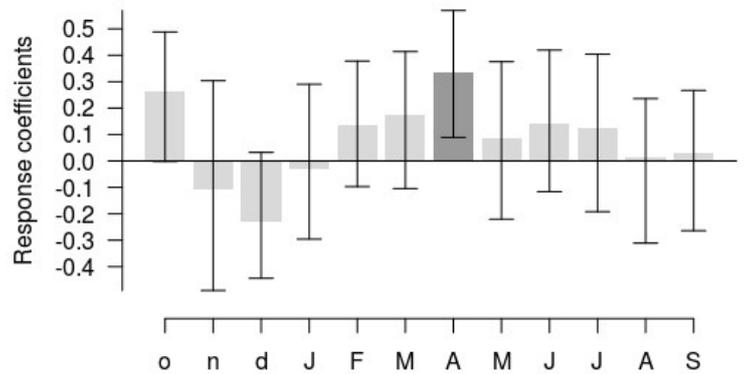
Tunisie nigra tmax



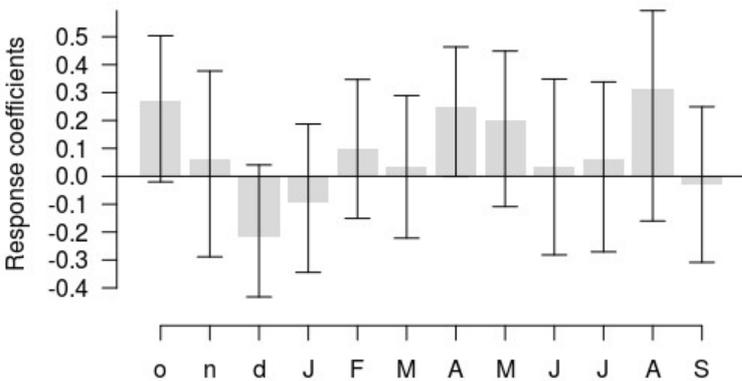
Tunisie salzmann precipitations



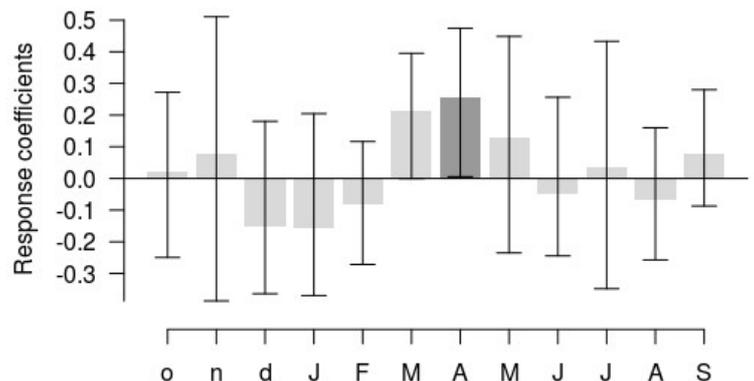
Tunisie laricio precipitations



Tunisie pallasiana precipitations



Tunisie nigra precipitations



Annexe 8 : Classement des provenances selon leur épaisseur de cerne moyenne (rwl).

Cestas

Provenance	rwl	Ecart-type	
STUD	3,71	0,18	a
COSE	3,56	0,19	ab
VALD	3,50	0,21	abc
AYAN	3,41	0,18	bcd
ASPR	3,41	0,19	bcd
THAS	3,39	0,21	cd
TZAR	3,27	0,18	de
MUGL	3,08	0,23	ef
PRIE	3,10	0,16	f
CRIM	3,08	0,21	f
YILA	3,05	0,27	f
GAGN	3,01	0,19	f
DOBL	3,00	0,18	fg
FRES	2,94	0,24	fg
POLV	2,83	0,12	gh
SGUL	2,75	0,27	gh

Pomet

Prov	rwl	Ecart-type	
TZAR	2,68	0,17	a
FRES	2,63	0,17	a
AYAN	2,65	0,26	ab
THAS	2,67	0,36	ab
COSE	2,57	0,16	abc
MUGL	2,55	0,05	abc
POLV	2,54	0,07	bcd
STUD	2,52	0,23	bcd
PRIE	2,48	0,10	cd
CRIM	2,42	0,17	de
VALD	2,35	0,21	de
ASPR	2,39	0,10	ef
PERT	2,31	0,25	ef
DOBL	2,24	0,17	fg
GAGN	2,21	0,15	g

Souiniet

Prov	rwl	Ecart-type	
TRCO	1,86	0,18	a
CANT	1,79	0,26	ab
ALES	1,78	0,19	ab
CRIM	1,79	0,16	ab
ALAC	1,76	0,24	ab
SGUL	1,74	0,25	ab
GRAN	1,76	0,20	abc
COSE	1,74	0,22	abc
PUGET	1,73	0,19	abc
MARG	1,72	0,23	abc
TAVO	1,68	0,25	abc
CAZO	1,64	0,33	bc
OLET	1,71	0,19	bc
ASPR	1,62	0,21	bc
KUST	1,46	0,25	c

Orléans

Prov	rwl	Ecart-type	
YILA	2,88	0,57	b
PRIE	2,89	0,32	a
CRIM	2,68	0,46	a
VALD	2,45	0,50	a
TZAR	2,21	0,29	a

Levens

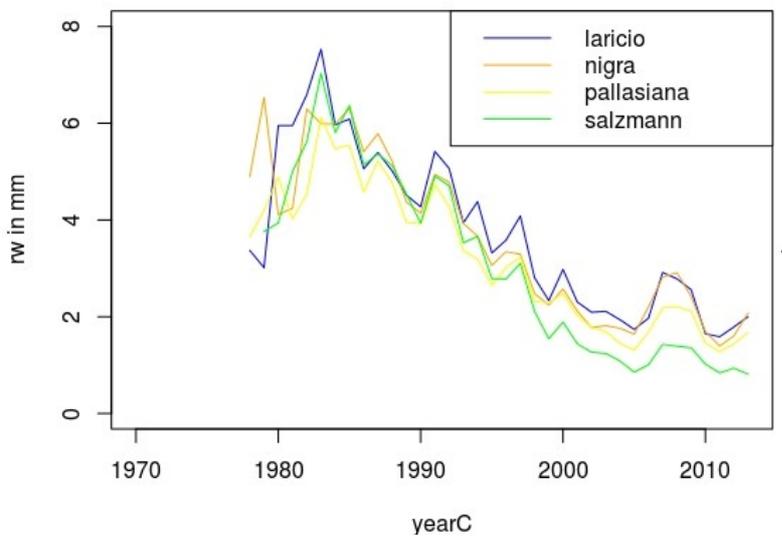
Provenance	rwl	Ecart-type	
CRIM	3,36	0,22	a
AYAN	3,18	0,00	a
COSE	3,11	0,00	b
KUST	3,00	0,00	c
ASPR	2,90	0,00	d
GAGN	2,83	0,29	d
VALD	2,83	0,19	e
SGUL	2,84	0,00	e
CAZO	2,80	0,00	f

Verdun

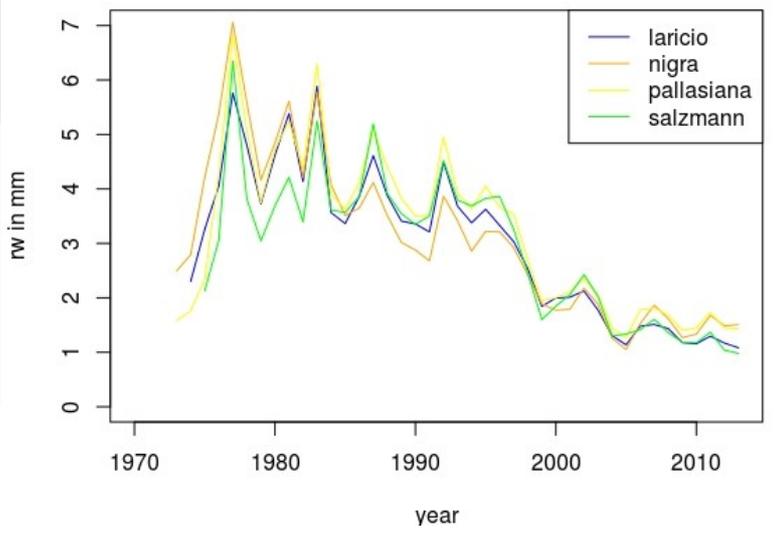
Prov	rwl	Ecart-type	
THAS	3,35	0,10	a
TZAR	3,12	0,01	b
STUD	3,07	0,14	c
CRIM	3,05	0,16	cd
MUGL	2,99	0,07	cd
KUST	3,00	0,11	d
COSE	2,99	0,08	d
VALD	2,90	0,14	e
AYAN	2,86	0,13	e
POLV	2,71	0,03	f
ASPR	2,69	0,09	fg
FRES	2,65	0,20	fg
CAZO	2,53	0,23	g
GAGN	2,32	0,13	h

Annexe 9 : Chronologie de croissance sur données brutes des sous-espèces *laricio* (bleu), *nigra* (orange), *pallasiana* (jaune) et *salzmann* (vert) dans les différentes plantations comparatives.

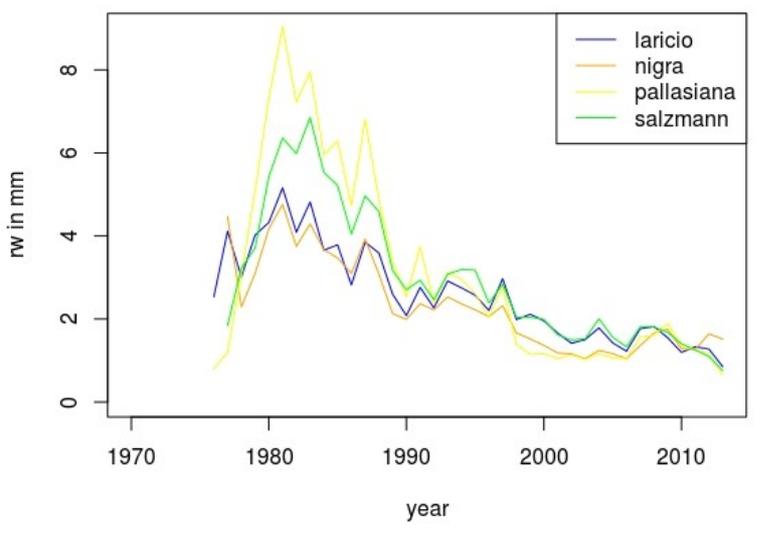
Cestas



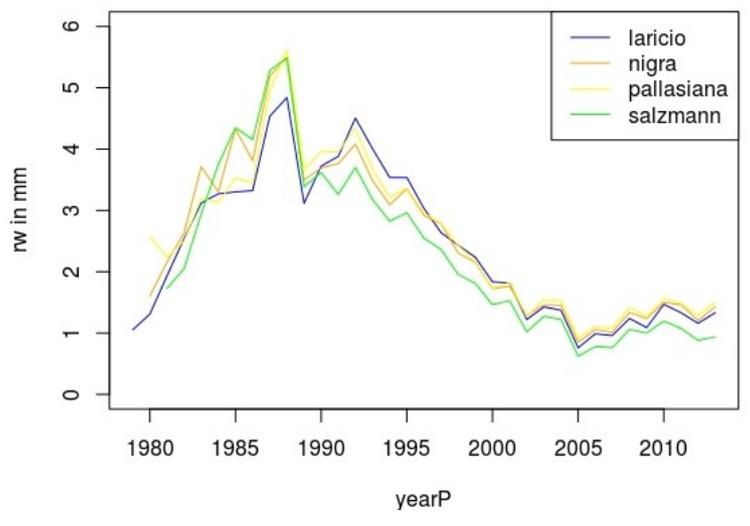
Levens



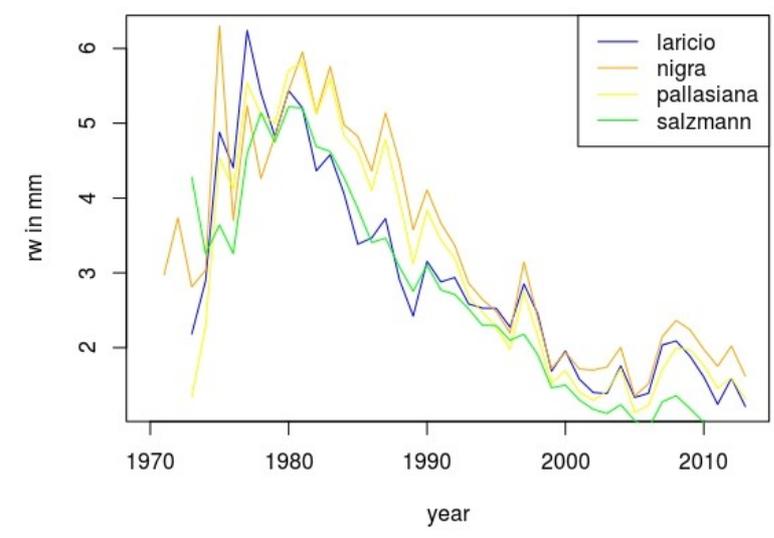
Orléans



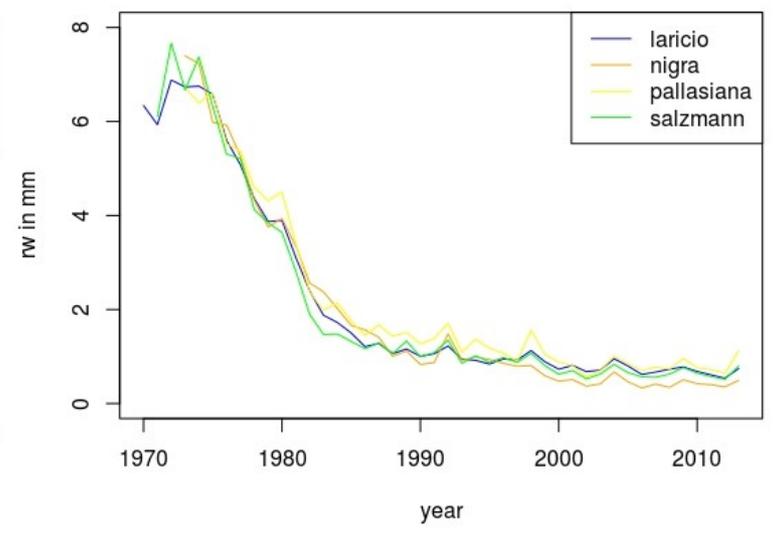
Pomet



Verdun



Souiniet



La diversité génétique est une composante essentielle de l'adaptation des êtres vivants à leur environnement. *Pinus nigra* Arnold, le pin noir d'Europe est un arbre forestier écologiquement et économiquement important. Ses forêts couvrent plus de 3,5 millions d'hectares sur le revers nord de la Méditerranée. Le pin noir est un complexe taxonomique de 5 ou 6 sous espèces et du fait de sa distribution vaste et fragmentée, il est considéré comme génétiquement très variable et différencié. En premier lieu, une caractérisation de la niche climatique de l'espèce et des sous-espèces a été faite. Puis l'étude des relations cerne-climat de chaque sous-espèce a permis de comparer leur sensibilité au climat. Enfin, afin d'évaluer le niveau de variabilité intra-spécifique, mon étude s'est focalisée sur la croissance radiale des sous-espèces et provenances mesurées dans six jardins communs (5 en France et 1 en Tunisie). Ceci a permis d'évaluer la variabilité génétique de la croissance radiale ainsi que sa plasticité en comparant la croissance des sous-espèces entre sites. Les modèles de niche climatique ont montré une vaste distribution potentielle au-delà des limites de la distribution observée. Les différences de distribution potentielle entre les sous-espèces ont révélé une occupation différenciée de la niche climatique. De plus, un fort effet de la sous-espèce et de la provenance a été trouvé pour la circonférence et plus modéré pour l'épaisseur de cerne moyenne. En outre, les relations cerne-climat entre sous-espèces varient peu au sein de chaque site. Ces résultats suggèrent que l'adaptation locale des sous-espèces proviendrait plutôt des variations d'allocation du carbone entre les différents compartiments de l'arbre que de variations de la réponse de la photosynthèse et de la croissance secondaire au climat. Enfin, les variations de croissance observées entre sous-espèces montrent la présence d'une plasticité phénotypique de la croissance radiale du pin noir.

Mots-clés : changement climatique – adaptation – fragmentation – cerne .

Genetic diversity is an essential component of the adaptation of living organisms to their environment. *Pinus nigra* Arnold, the European black pine, is an ecologically and economically important forest tree. Its forests cover more than 3.5 million hectares on the northern side of the Mediterranean. The black pine is a taxonomic complex of 5 or 6 subspecies and because of its large and fragmented distribution, is considered as very genetically variable and differentiated. First, a characterization of the climatic niche of the species and its subspecies was done. Then, Then the study of the climate-growth relationship of the subspecies allowed a comparison of their sensitivity to climate. Finally, to asses the level of intra-specific variability, my study focused on the radial growth of the subspecies measured and provenances in six common gardens (5 in France and 1 in Tunisia). It allowed an evaluation of the genetic variability of the radial growth as well as its plasticity by comparing the growth of the subspecies between sites. The models of the climatic niche show a large potential distribution, beyond the limits of the observed distribution and differences between the potential distribution of the subspecies revealed a differentiated occupation of the climatic niche. A high effect of the subspecies and provenance was found for the circumference and a lower one for the mean ring width. Furthermore, inside each site, the climate-growth relationships vary little between subspecies. The results suggest that local adaptation of the subspecies would come from variations in carbon allocations between the different compartment of the tree instead of variations of the response of photosynthesis and secondary growth. Finally, the variation of growth performances of the subspecies, we can assume the existence of extensive phenotypic plasticity of radial growth in European black pine.

Keywords : climate change– adaptation – fragmentation – tree ring.