

Université de Montpellier
Ecole Doctorale GAIA

HABILITATION A DIRIGER DES RECHERCHE

Impact des changements globaux sur la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes forestiers

XAVIER MORIN

CEFE UMR5175
Campus du CNRS
1919, route de Mende
F-34293 Montpellier cedex 5
France

Tél. : +33 4 67 61 32 89

Fax : +33 4 67 61 33 36

Courriel xavier.morin@cefe.cnrs.fr

Page web <http://www.cefe.cnrs.fr/fr/recherche/ef/forecast/829-c/288-xavier-morin>

Sommaire

1. Curriculum vitae	p. 3
2. Synthèse des travaux effectués	p. 8
Avant-propos	p. 8
Contexte général	p. 10
Détail travaux	p. 25
Réflexions	p. 48
3. Projet de recherche	p. 56
4. Conclusion	p. 65
5. Annexes	p. 72

1. Curriculum vitae

Xavier MORIN

Né le 10 avril 1978. Nationalité française. 1 enfant.

Parcours professionnel

Jan. 2018 - ...	CRCN CNRS UMR 5175, CEFE Montpellier.
Jan. 2016 - 2018	CR1 CNRS UMR 5175, CEFE Montpellier.
Oct. 2011 - 2015	CR2 CNRS UMR 5175, CEFE Montpellier.
2010 – 11	Stage postdoctoral , Département des Sciences Environnementales, ETH Zürich (CH) [Projet BACCARA FP7 – EU.]
2009	Stage postdoctoral , UMR 5175, CEFE Montpellier [Bourse Marie Curie PHENO-RANGE-EDGE FP6 – EU].
2007-08	Stage postdoctoral , Département de Biologie, Université McGill Montréal (Canada) [Bourse Marie Curie PHENO-RANGE-EDGE FP6 – EU].
2006	Assistant Temporaire d'Enseignement et de Recherche , EPHE UMR 5059, CBAE Montpellier.

Cursus

Jan. 2020	Dépôt Habilitation à Diriger des Recherche (ED GAIA – Université de Montpellier)
2002-2006	Thèse de doctorat en Ecologie et Biologie de l'Evolution. Université Montpellier II Dir. : J. Roy & I. Chuine. Soutenue le 21 avril 2006. Mention Très Honorable. Bourse Docteur-Ingénieur du CNRS.
2002	Master en Ecologie. Universités Paris VI et Paris XI, INA-PG, Paris.
2001	Master en Sciences Forestières. ENGREF, Nancy.

Responsabilités administratives

UMR 5175 CEFE

2020 - ...	Responsable équipe FORECAST du CEFE (8 chercheurs, 3 ITA)
2015 - ...	Responsable plateforme Système d'Information en Ecologie du CEFE (2 ITA)
2012 - 2018	Co-responsable de l'organisation des séminaires en Ecologie et Evolution de Montpellier (SEEM)

Programmes Nationaux

2013 - ...	Membre du Conseil Scientifique du programme « Biodiversité et Gestion Forestière » du GIP-ECOFOR (http://bgf.gip-ecofor.org/), qui notamment finance des projets de recherche via les Ministères en charge de l'Agriculture et du Développement Durable.
------------	---

Projets financés

Depuis mes débuts dans le domaine de la recherche, j'ai participé, à des degrés divers, à plusieurs projets scientifiques; ces projets étant eux-mêmes de taille variée.

Durant ma thèse, j'ai réalisé une expérimentation simulant l'impact du changement climatique sur des semis de différentes espèces d'arbres qui a bénéficié d'un financement de programmes GICC et ECCO.

Pour mon premier postdoctorat, j'ai obtenu une bourse européenne Marie-Curie pour le projet **PHENO-RANGE-EDGE** que j'ai proposé. Ceci m'a permis d'approfondir mes travaux de modélisation des aires de répartition en Amérique du Nord, notamment avec le modèle PHENOFIT. Mon second postdoctorat à l'ETH de Zürich durant lequel j'ai pu m'initier aux modèles de dynamique forestière et commencé mes travaux sur le lien entre composition des communautés d'arbres et productivité forestière, faisait partie du projet européen **BACCARA** (FP 7, coord. : H. Jactel, INRA). La collaboration avec H. Bugmann (ETH) et L. Fahse (maintenant à l'Université de Landau, Allemagne) perdure depuis sur ces aspects de modélisation.

En 2011 j'ai obtenu une bourse **AMBIZIONE FORDIV** auprès du FNS (Suisse) pour un projet de 5 ans à l'Université de Lausanne (600 000 CHF), que j'ai du refuser étant donné que j'ai été recruté au CNRS au même moment.

Juste après mon recrutement, j'ai pu lancer le gradient GMAP grâce au financement par l'ANR de mon projet **BIOPROFOR** (2011-2015). Ce projet a aussi permis de développer le modèle ForCEEPS en collaboration avec l'UMR AMAP (plateforme CAPSIS). J'ai également obtenu le projet **FORBIODIV** auprès de la FRB, qui m'a permis de lancer les collaborations avec l'IRSTEA de Grenoble et l'URFM d'Avignon (INRA) au sujet des relations diversité-productivité en forêt.

J'ai ensuite proposé et obtenu le financement du projet **DISTIMACC** par le GIP-ECOFOR (2014-2018), grâce auquel j'ai pu approfondir les travaux sur le gradient GMAP, en y impliquant d'autres équipes du CEFÉ et d'IRSTEA Grenoble, et qui a surtout permis d'initier la collaboration avec le département Recherche de l'ONF sur le modèle ForCEEPS, ouvrant la voie à la partie plus appliquée de mes recherches. Au même moment j'ai aussi participé au projet **BIOPICC** (GIP-ECOFOR, coordonné par B. Castagnérol (INRA Pierroton), 2014-2018) sur le rôle de l'herbivorie sur les relations diversité-fonctionnement. Ma collaboration avec l'INRA Pierroton s'est ensuite renforcée avec ma participation en tant que leader de *workpackage* au sein du projet **DIPTICC** (coordonné par H. Jactel, financé par l'ANR 2017-2020). Ce projet reposait fortement sur le gradient GMAP, où l'ensemble du consortium (INRA-CNRS, pour 4 laboratoires impliqués) a réalisé des travaux sur différents compartiments (biomasse aérienne, herbivorie, sol). Mes recherches plus appliquées ont-elles été poursuivies grâce aux projets **CERVIDES** (ONF et l'ONCFS, portant sur l'effet des grands herbivores sur les communautés forestières le long de gradients climatiques, 2015-2018) et surtout **REFORM** (Era-Net SumForest, portant la résilience des forêts au changement climatique, 2016-2020), en utilisant des résultats empiriques sur GMAP et de modélisation. J'ai également participé aux actions COST (EU) **EU-MIX-FOR** (A. Bravo) et **PROFOUND** (C. Reyer) pour contribuer aux réflexions sur le développement des futurs modèles forestiers.

Quant à mes travaux à plus large échelle, ils ont bénéficié du projet **EC21C** (Era-Net BioDivErsA, 2013-2016) pour lequel j'étais co-PI, où j'ai notamment pu réaliser mes premières études de modélisation liant biogéographie, composition des communautés et fonctionnement, en collaboration avec le CSIC de Madrid et l'Université de Lund (Suède).

J'ai également été co-PI du projet ANR **APPATS** (2015-2019), portant sur l'adaptation locale le long du gradient GMAP, en explorant le lien entre variabilité génétique et variabilité des traits fonctionnels des espèces ciblées sur le gradient, en collaboration avec le LECA Grenoble (UMR 5553).

Enfin sur un aspect plus expérimental au sujet de l'effet diversité sur le fonctionnement forestier, je participe au projet **DIVTROP**, qui a en partie financé la mise en place d'une expérimentation de diversité-fonctionnement par plantation en forêt sub-tropicale au Brésil (coord. : J. Guillemot, UMR Eco&Sols Montpellier, CEMEB Montpellier 2018-2020), au titre de mon expertise sur ce sujet (je dois ainsi me rendre au Brésil en 2020). La suite de ce projet fait l'objet d'une soumission à l'Era-Net BioDivErsA.

Activités d'expertise et d'évaluation

Participation à des conseils scientifiques et groupes de travail

2014 - ...	Membre du Groupe de Travail « Changement Climatique » de la Commission des Aires Protégées de l'IUCN
2015 - ...	Membre du GDR TheoMoDive « Théorie et Modélisation de la Biodiversité »
2017 - ...	Co-responsable du Groupe de Travail sur les Systèmes d'Observations Innovants du S-OER-E TEMPO
2017 - ...	Membre du Conseil Scientifique de la Plateforme pour la Biodiversité Forestière (PBF) coordonné par le Ministère de l'Agriculture
2018 - ...	Membre du Conseil Scientifique et du Comité d'Orientation de l'Observatoire des Forêts Sentinelles (OFS) coordonné par Réserves Naturelles de France

Jurys de thèse (en tant qu'examinateur)

2019	Thèse de Théophile Olivier
2019	Thèse de Jordan Bello
2017	Thèse de Raphaël Aussenac
2017	Thèse de Ceres Barros
2016	Thèse de Thomas Bourdier
2012	Thèse d'Isabelle Boulangeat
2012	Thèse de Bastien Castagnérol

J'ai aussi participé aux comités de thèse de 12 doctorant.e.s depuis 2012 (CEFÉ, IRSTEA Grenoble et Aix-en-Provence, URFM INRA Avignon, DYNAFOR INRA Toulouse).

Jurys de concours

J'ai participé à deux jurys de concours (IRSTEA en 2017 et MC MNHN en 2015).

Activité éditoriale

Depuis début 2019 je suis éditeur associé à Ecology Letters, j'ai édité 6 papiers à ce jour (décembre 2019).

Depuis le début de ma carrière, j'ai révisé de nombreux articles dans des revues internationales (> 80), notamment Nature, Nature Communications, Ecology Letters, Global Change Biology, Journal of Ecology, Ecology, New Phytologist, Journal of Biogeography.

Evaluation de projets

J'ai participé à l'évaluation de projets dans divers cadres nationaux [ANR, BGF, Labex Arbre, Labex COTE] et internationaux [NSF (USA), NSERC (Canada), RWO (Belgique), NSF (Suisse)]

Jury de Master 2

J'ai participé au jury du parcours Biologie de l'Evolution et Ecologie à l'Université de Montpellier 2 en juin 2013

Encadrement d'étudiant.e.s et de postdoctorant.e.s

Au cours de mon parcours scientifique j'ai encadré de nombreux étudiants, toutefois je ne mentionnerai que les travaux de master, thèse et postdoctorat que j'ai encadrés.

Post doctorants encadrés :

- Maude Toigo (15/11/2018-15/11/2020), financement projet ANR Dipticc.
- Thibaut Capblancq (01/10/2016-30/09/2018), financement projet ANR Appats. Co-supervision avec E. Bazin et S. Lobreaux (LECA Grenoble)
- Olga Bykova (02/2015-09/2016), financement labex CeMeB. Co-supervision avec I. Chuine (CNRS, CEFE)
- Raul Garcia-Valdés (02/2014-09/2015), financement projet ANR Biodiversa EC21C
- Emmanuel Defossez (01/2013-12/2014), financement projet ANR BioProFor
- Bérangère Leys (09/2013-08/2014), financement ATER UM2. Co-supervision avec I. Chuine (CNRS, CEFE)

Doctorants encadrés :

- Marion Jourdan (10/2015-10/2018), demi-bourse doctorale via le projet DISTIMACC et demi-bourse via l'ADEME. Co-direction avec Stephan Hättenschwiler (CNRS, CEFE). *Rôle de la diversité sur la stabilité des processus écosystémiques forestiers en contexte de changement climatique*. Soutenue le 16 novembre 2018.
- Marianne Bernard (9/2015-9/2018), bourse doctorale du Ministère de l'Agriculture, de l'Agroalimentaire et de la Forêt. Co-direction avec Vincent Boulanger (ONF) et Sonia Said (ONCFS). *Changement climatique et herbivorie : influence sur la régénération et le potentiel d'avenir des forêts mélangées*. Soutenue le 14 septembre 2018.
- Mickaël Chauvet (11/2013-12/2016), bourse doctorale de l'école doctorale SIBAGHE (Univ. Montpellier). Co-direction avec Jacques Roy (CNRS, Ecotron). Sujet : *Coexistence d'espèces ligneuses et assemblage des communautés en forêt tempérée : une approche basée sur un modèle de dynamique forestière*. Soutenue le 19 octobre 2016.

Masters 2 encadrés :

- Julien Barrère (2017). Stage de Master 2 UESB, Univ. De Bourgogne. *Étude de l'effet du climat et de l'herbivorie par les ongulés sauvages sur les traits fonctionnels foliaires de sapin, de hêtre et d'épicéa*. Co-supervision avec M. Bernard (Doctorante CEFE).
- Thomas Damestoy (2016). Stage de Master 2 Ecosystèmes, Univ. Montpellier 2. *Biodiversité et résilience des forêts aux perturbations biotiques*.
- Valentin Journe (2016). Stage de Master 2 Ecosystèmes, Univ. Montpellier 2. Co-supervision avec P.-A. Crochet (CEFE). *Estimation de la robustesse des modèles de répartition corrélatifs par comparaison entre répartitions réelles et distributions virtuelles*.
- Mélanie Hongsavanh (2015). Stage de Master 2 Ecologie, Biodiversité et Evolution, parcours Biologie de la Conservation, Univ. Paris-Sud. Co-supervision avec H. Jactel (INRA Pierroton). *Biodiversité des forêts et conservation du pin Pinus pinaster*.
- Mickaël Chauvet (2013). Stage de Master 2 BEE, Univ. Montpellier 2. *Analyse des processus régissant l'assemblage des communautés forestières par une approche de modélisation mécaniste*.

Autre collaborations avec des doctorants ou postdoctorants

- Pierre Gaüzère (postdoc Université d'Arizona), que j'ai formé au modèle ForCEEPS pour tester si la compétition pour la lumière pouvait créer des « trous » dans l'espace fonctionnels des traits des espèces en compétition (2019).
- Soline Martin-Blangy (doctorante INRA UMR Silva Nancy), avec qui je travaille sur l'effet de la diversité et du climat sur la distribution des traits fonctionnels des arbres sur le dispositif GMAP.
- Emmanuel Gritti (postdoc CEFE et UMR SYSTEM Montpellier), avec qui j'ai travaillé sur la simulation des relations diversité-fonctionnement à l'échelle de l'Europe avec le modèle de type DGVM LPJ-GUESS (2015-2018)

- Frédéric Saltré (postdoc CSIRO Australie), avec qui nous avons testé les prédictions de PHENOFIT au début de l'Holocène (2012-2016).
- Marc Coudel (doctorant CBAE Montpellier), que j'ai aidé pour analyser ses données de composition de communautés de ligneux au Maroc (2013-2014).

Enseignement

Depuis 2014 j'organise et coordonne le module HMBE383 sur « les impacts du changement climatique sur les écosystèmes et les espèces », inclus dans divers parcours de Master 2 de l'Université de Montpellier (2 semaines). La fréquentation de ce module est notamment passée d'un vingtaine d'étudiants en 2014 à 45-50 ces deux dernières années. J'y intervins également pour deux cours (5 h).

J'intervins aussi depuis 2018 (4 h) dans le module « Modélisation et fonctionnement des écosystèmes » pour le parcours Ecologie Fonctionnelle et Evolutive de Master 2 de l'Université Paris-Sud.

Enfin j'intervins régulièrement pour des formations au cas par cas (SupAgro Montpellier, AgroParisTech, Summer Schools...) et auprès d'élèves de collège et de lycée (en moyenne une ou deux interventions par an).

Vulgarisation & transfert de connaissances

J'ai initié un lien fort avec l'ONF et en particulier son département Recherche-Développement-Innovation (régions Méditerranée et Rhône-Alpes) depuis 5 ans. Ce lien va plus loin qu'une simple provision de services et communication de résultats, mais il se décline en véritable collaboration, en particulier dans le cadre de la mise en place et le suivi du dispositif GMAP et de l'utilisation du modèle ForCEEPS pour des études amenées à avoir des applications opérationnelles (notamment via l'intégration dans la plateforme Capsis ONF depuis 2018). Je souhaite développer les liens vers d'autres organismes, en particulier pour la forêt privée.

En parallèle j'ai rédigé ou participé à la rédaction de 6 articles/ouvrages de vulgarisation, ainsi qu'un rapport de projet destiné au public. J'interviens régulièrement dans les médias (journaux, radio).

Publications scientifiques

Depuis 2005 J'ai publié 48 publications dans des revues internationales avec comité de lecture de rang A, dont 39 dans le 1^{er} quartile de leur discipline, et 7 dans le 2nd quartile.

Voir la liste complète en Annexe 1.

Communications

J'ai été invité à donner des présentations dans conférences internationales ou dans des instituts à 12 reprises, et j'ai aussi réalisé 21 présentations (hors invitations) dans des conférences internationales majeures en Ecologie et Biodiversité, notamment : Annual Meeting of the Ecological Society of America (4 fois), Annual Meeting of the British Ecological Society (3 fois), 'Open Science Conference' de Diversitas (1 fois), Annual Meeting of International Society of Landscape Ecology (1 fois). J'ai aussi participé à 27 conférences nationales, que ce soit en France, au Canada, en Suisse et en Belgique.

Voir la liste complète en Annexe 2.

Affiliations

- Ecological Society of America (2007-présent)
- International Association for Landscape Ecology (2008-2009)
- International Biogeography Society (2009-2013)
- British Ecological Society (2010-présent)
- Société Française d'Écologie (2010-présent)

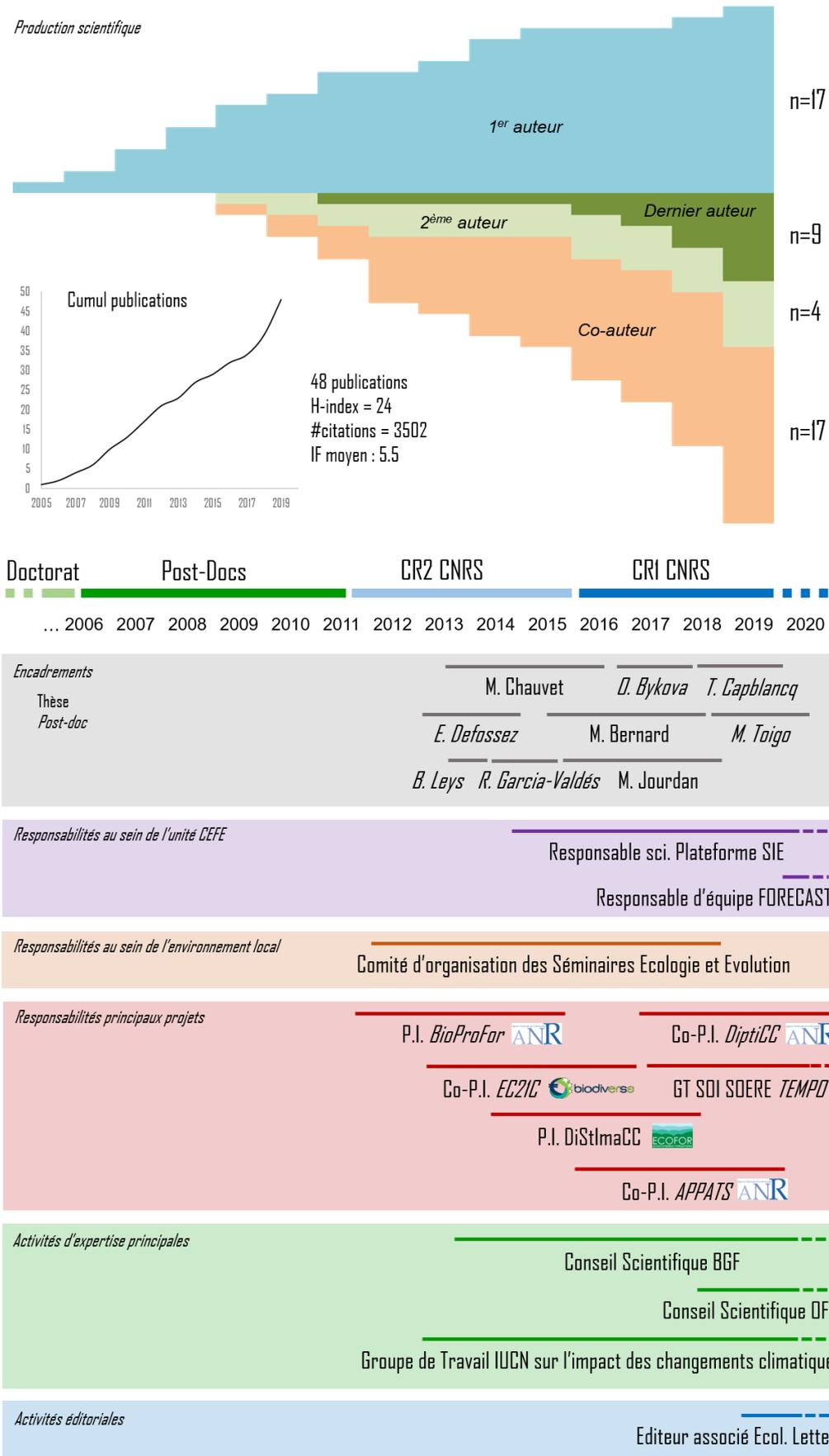


Figure résumant mon parcours de recherche.

2. Synthèse des travaux effectués

« Des arbres, des arbres... Si au moins il se passait quelque chose ! »

(W. Gombrowicz, dans *Yvonne, princesse de Bourgogne*)

Avant-propos

Comment et grâce à qui en suis-je arrivé là.

Un peu d'histoire

Même s'il semble facile de définir un fil rouge à un parcours quand on regarde en arrière, le mien ne fut je crois qu'une succession de hasards, du moins jusqu'à la thèse. J'ai certes toujours porté un intérêt certain aux milieux naturels en général et aux forêts en particulier. Cependant, après avoir terminé mes études d'ingénieur forestier, j'ai réalisé que ce métier d'ingénieur n'était pas pour moi... Et c'est ici qu'il me faut remercier une première personne, à savoir Nathalie Frascaria-Lacoste, qui m'a fait réaliser que la recherche pouvait être autre chose que la vision un peu étriquée que j'en avais alors (« ah bon, tous les chercheurs ne passent pas leurs journées derrière un microscope ?? »), et qui m'a ouvert les portes du DEA (oui je suis assez vieux pour ne pas avoir fait de « Master 2 ») d'Ecologie de Paris (même si j'y ai été admis de justesse). Il m'est alors clairement apparu lors du DEA que ma formation en écologie, même forestière, était assez incomplète. Mais un problème plus grave s'est vite posé : trouver un stage. Après avoir vite abandonné mes rêves de reconversion thématique (« ah, un stage sur le lynx... »), j'ai cherché dans le domaine forestier. Cependant, force est de constater que je peinais à trouver un thème à mon goût. C'est alors qu'encore par hasard, on m'a transmis les offres de stages du DEA BEE de Montpellier (merci Georges K. !), et que j'y ai trouvé des thèmes que je trouvais plus attractifs. Mais parmi les trois ou quatre demandes que j'ai faites, une seule a trouvé réponse. Et c'est là que je dois remercier la deuxième personne, à qui je dois beaucoup depuis cette réponse : Isabelle Chuine, au CEFÉ déjà. Un sujet sur la modélisation de la répartition d'espèces d'arbres ? La biogéographie m'intéressait, les modèles, eh bien j'allais voir... La suite fut une thèse (« Faire une thèse ? Bon pourquoi pas ! »), toujours avec Isabelle, dont l'encadrement m'a bien entendu marqué, avec les trois qualités qu'elle cherche à promouvoir et qui font je crois l'essence même d'un bon chercheur : curiosité, créativité, rigueur. Ainsi la thématique de la répartition des espèces a marqué mon début de carrière, et est toujours très présente. La suite, après un ATER avec Christopher Carcaillet, grâce à qui j'ai pu renouer avec le terrain, fut fait de deux post docs à l'étranger, au Canada et en Suisse, et un élargissement thématique de mes activités avec la question des liens entre diversité et fonctionnement des écosystèmes. Si mes superviseurs (Martin Lechowicz, Harald Bugmann et Lorenz Fahse) ont des profils très différents, les nombreux échanges que j'ai eus avec eux m'ont profondément marqué. Marty pour son incroyable talent pour les digressions (et sa passion pour la politique, et notamment Obama en 2008), Harald pour m'avoir initié aux *gap models*, et Lorenz pour sa rigueur de physicien germanique (et son amour du football).

Enfin je suis revenu au CEFÉ après mon recrutement au CNRS. Le CEFÉ a, paraît-il, une réputation d'élitisme et de snobisme. Ce que je peux en dire, c'est que cela transparait très peu au sein du département Ecologie Fonctionnelle. J'ai en effet appartenu à deux équipes au cours de 8 dernières années, et je voulais ici remercier les collègues de ces deux équipes, dont la qualité et l'équilibre entre sérieux et décontraction selon les besoins rend si agréable le fait de venir travailler tous les matins.

Pourquoi une HDR ?

Bien sur, la justification même d'écrire son HDR, outre l'occasion de faire « le point » (ce qui personnellement ne m'a pas été si essentiel), est de pouvoir mesurer ce qu'on doit aux étudiants et postdoctorants avec qui on a collaboré. Au final j'espère, certainement naïvement, que ce document puisse servir à de futurs étudiants. Mais il est donc surtout l'occasion pour moi de remercier toutes celles et tous ceux qui m'ont accompagné pour plus ou moins longtemps. Merci donc à Mickaël, Marion, et Marianne, c'est-à-dire les trois doctorants que j'ai encadrés à ce jour. Merci aussi aux postdoctorant.e.s avec qui j'ai collaboré en tant que « superviseur principal » (Emmanuel, Raul, et Maude) ou en co-supervision (Bérangère, Olga, et Thibaut à Grenoble). Merci également aux étudiants en M2 : Thomas, Valentin, Mélanie et Julien. Je voulais aussi remercier Jonas Baudry, que j'ai employé en CDD pendant près de 2 ans, et sans qui le dispositif GMAP ne serait pas aussi avancé aujourd'hui. Merci à tou.te.s de m'avoir fait comprendre qu'on apprend autant qu'on donne en encadrant.

Les travaux décrits ci-après sont donc pour la plupart collectifs. Mes remerciements ci-dessus n'ayant pu être exhaustifs auprès des tous les collègues et étudiants concernés, je voulais m'en excuser et saluer l'ensemble de ces contributions. Pour résumer, je partage tout à fait ce que m'a dit un jour mon collègue du CEFÉ P. Jarne : « *Ce que je préfère dans la recherche, c'est de côtoyer intelligents* ».

Avant-propos au mémoire

Le mémoire qui suit décrit les grandes lignes des travaux que j'ai menés et auxquels j'ai participé, depuis le début de ma thèse jusqu'à aujourd'hui. Je n'ai pas choisi d'être exhaustif afin de rendre l'ensemble plus facile à lire. La dernière partie du mémoire présente les perspectives futures que je compte explorer. De plus, pour encore gagner en lisibilité, les publications liées aux travaux décrits sont citées par des chiffres, qui font référence à la liste de publications (en Annexe 1). J'ai inclus les références à des articles soumis, et à certains en préparation quand ils permettaient d'illustrer des points précis.

Contexte général

Pourquoi le nombre d'espèces varie selon les régions et les écosystèmes ? Quels sont les facteurs qui limitent la répartition des espèces et par quels mécanismes ? Pourquoi certaines espèces peuvent coexister au sein du même écosystème alors que c'est impossible pour d'autres ? Comment le fonctionnement de l'écosystème dépend-il de la composition des communautés qui s'y trouvent et des conditions climatiques ? Ces questions ont constitué les fondements même de l'écologie et de la biogéographie il y a plus de 200 ans - deux disciplines qui ont depuis largement fusionné – mais elles trouvent de nos jours une résonance nouvelle, et ce bien au-delà du monde académique. En effet, ces questions, ou du moins certaines d'entre elles, ont désormais percolé auprès du grand public et des décideurs à cause des changements globaux que subit actuellement notre planète. Devant l'ampleur de ceux-ci, les chercheurs doivent ainsi faire face à une demande nouvelle, celle de fournir des prédictions les plus fiables possibles quant aux impacts futurs, et ce le plus rapidement possibles. En d'autres termes, à la quête de savoir fondamental évoquée ci-dessus, s'est superposée une urgence sociétale et politique pour disposer d'éléments (ou « prédictions ») pour anticiper le futur de notre planète, et notamment de sa biosphère.

De fait, les changements globaux en général et le changement climatique en particulier (IPCC 2001, 2007, 2013), ont un impact sur tous les niveaux d'organisation du vivant (Valladares 2008), depuis les réactions enzymatiques au sein des cellules jusqu'à la répartition des grands biomes à l'échelle globale, avec même des rétroactions sur le climat lui-même (Vitousek et al. 1997; Chapin et al. 2008). Ainsi, aucun écosystème n'échappera à ces impacts, même si leur intensité variera en fonction du type d'écosystème et de la localisation (IPCC 2013).

Les écosystèmes forestiers, qui couvrent environ 25% de la surface européenne et française et sont primordiaux aussi bien pour les équilibres écologiques globaux que pour les populations qui dépendent d'eux (voir Encadré 1), sont particulièrement impactés. En effet les arbres, principaux organismes structurant les forêts, sont affectés *via* leur physiologie, que ce soit leur croissance (Keeling et al. 1996 ; Charru et al. 2010), leur phénologie (Menzel et al. 2006, Cleland et al. 2007), et même leur survie à des événements climatiques extrêmes (Kelly & Gouldein 2008). Ces impacts ont ainsi des conséquences sur la répartition des espèces (Lenoir & Svenning 2015), que ce soit en latitude (Tape et al. 2006) ou en altitude (Lenoir et al. 2008), les interactions inter-spécifiques (Suttle et al. 2007) et la composition des communautés (Bertrand et al. 2011). Enfin, le fonctionnement des écosystèmes forestiers (comme la productivité primaire ou la décomposition des litières) est fortement altéré par les changements abiotiques (augmentation de la concentration du CO₂ atmosphérique, changement climatique, dépôts azotés). Par exemple, dans l'hémisphère nord, ces impacts ont plutôt mené à une augmentation moyenne de la productivité forestière jusqu'à maintenant (Boisvenue et al. 2006). Cependant, les prédictions futures suggèrent que cette tendance pourrait s'infléchir, notamment à cause de l'augmentation de la fréquence et de l'intensité des événements de sécheresse (IPCC, 2013). Plusieurs observations récentes confirmeraient cette tendance, comme par exemple la diminution de la productivité forestière observée certaines parties du globe depuis quelques années (Yuan et al. 2019) ou les augmentations d'événements de mortalité et de défoliation accrue documentées au cours des dernières années (Allen et al. 2010 ; Carnicer et al. 2011). Ces tendances seraient également renforcées par l'augmentation en fréquence et en intensité de perturbations comme les incendies ou les attaques de ravageurs (Jactel et al. 2019).

Encadré 1 : De l'intérêt d'étudier les écosystèmes forestiers

Les forêts occupent en effet une place privilégiée dans les écosystèmes naturels, couvrant par exemple plus du tiers de la surface de l'Europe, que ce soit à l'échelle mondiale, européenne (Brus *et al.* 2011) (EEA 2016) ou française (IGN 2016) où près de la moitié des sites classés Natura 2000 sont définis comme forêts.

Les écosystèmes forestiers abritent une grande part de la biodiversité car beaucoup d'espèces sont ainsi inféodées aux forêts, partout où elles se trouvent (Begon *et al.* 2005), notamment par leur structure complexe. Par exemple, la région méditerranéenne présente également la caractéristique de posséder l'écosystème forestier présentant la plus forte diversité en arbres et arbustes de la zone tempérée (extra-tropicale), avec plus de 300 espèces présentes rien qu'en France (Rameau *et al.* 2008).

Ces écosystèmes représentent un important puits de carbone (Coomes *et al.* 2014 ; Pan *et al.* 2011) et jouent un rôle central dans la régulation du climat (Chapin *et al.* 2008). Mais les forêts fournissent également d'autres services importants aux écosystèmes, comme la production de bois et constituent d'importants lieux culturels et de loisirs (TEEB 2010). Ces écosystèmes sont donc particulièrement propices à l'étude de l'importance de la diversité sur le fonctionnement des écosystèmes. Comme a déclaré Craig Hilton-Taylor, chef de l'unité « Liste rouge » de l'UICN : « *Les arbres sont essentiels à la vie sur Terre et les arbres européens, dans toute leur diversité, constituent une source de nourriture et un abri pour d'innombrables espèces animales (...) et jouent un rôle économique clé* ».

Références

- Begon, M., C. R. Townsend, and J. L. Harper. 2005. *Ecology: From Individuals To Ecosystems*. 4th edition. Blackwell Publishing, Oxford, UK.
- Brus, D. J., G. M. Hengeveld, D. J. J. Walvoort, P. W. Goedhart, A. H. Heidema, G. J. Nabuurs, and K. Gunia. 2011. Statistical mapping of tree species over Europe. *European Journal of Forest Research* 131:145–157.
- Chapin, F. S., J. T. Randerson, A. D. McGuire, J. A. Foley, and C. B. Field. 2008. Changing feedbacks in the climate-biosphere system. *Frontiers in Ecology and the Environment* 6:313–320.
- Coomes, D. A., D. F. R. P. Burslem, and W. D. Simonson. 2014. *Forests and Global Change*. Cambridge University Press.
- EEA. 2006. *European forest types: Categories and types for sustainable forest management reporting and policy*. EEA, Copenhagen.
- IGN. 2018. Données brutes de l'Inventaire forestier national. <https://inventaire-forestier.ign.fr/spip.php?rubrique159>.
- Pan, Y., R. A. Birdsey, J. Fang, R. Houghton, P. E. Kauppi, W. A. Kurz, O. L. Phillips, A. Shvidenko, S. L. Lewis, J. G. Canadell, P. Ciais, R. B. Jackson, S. W. Pacala, A. D. McGuire, S. Piao, A. Rautiainen, S. Sitch, and D. Hayes. 2011. A large and persistent carbon sink in the world's forests. *Science (New York, N.Y.)* 333:988–93.
- Rameau, J.-C., D. Mansion, G. Dumé, and C. Gauberville. 2008. *Flore forestière française. Guide écologique illustré*. 3. Région Méditerranéenne. Institut pour la Développement Forestier, Paris.
- TEEB. 2010. *The Economics of Ecosystems and Biodiversity Ecological and Economic Foundations*. Page (P. Kumar, Ed.). Earthscan, London and Washington.

Si le fonctionnement des forêts est donc fortement contrôlé par les conditions abiotiques, et en particulier climatiques, il est également dépendant de facteurs biotiques, comme la composition des communautés et des interactions entre espèces au sein de celles-ci. Depuis au moins deux décennies, l'étude du rôle de diversité en espèces sur certains processus écosystémiques – comme la productivité, la décomposition et le recyclage des nutriments – s'est doté d'un cadre théorique solide (Kinzig *et al.* 2002 ; Loreau 2010), permettant de mieux comprendre les mécanismes sous-tendant ce rôle. Même si le fait que toutes les parcelles forestières n'ont pas la même productivité

selon les conditions locales (ou « station » en jargon forestier) ou leur composition en espèces est bien connu des forestiers depuis plusieurs siècles, ce nouveau cadre a particulièrement stimulé la documentation des liens entre diversité et fonctionnement en forêt [que ce soit aux échelles régionale (Paquette & Messier 2011 ; Toigo et al. 2015) ou globale (Liang et al. 2016)]. Ainsi, les changements globaux affectent donc *directement* les processus écosystémiques en modifiant les conditions environnementales (CO₂ atmosphérique, climat, qualité des sols), mais également *indirectement* (Adler et al. 2009 ; Morin et al. 2018 [35]) en modifiant la composition des communautés (perte/gain d'espèces, changement d'abondance) (Fig. 1). Ces effets *indirects* constituent une composante particulièrement méconnue des impacts des changements globaux (Rockström et al. 2009), alors que leur magnitude pourrait être dramatique (Hooper et al. 2012).

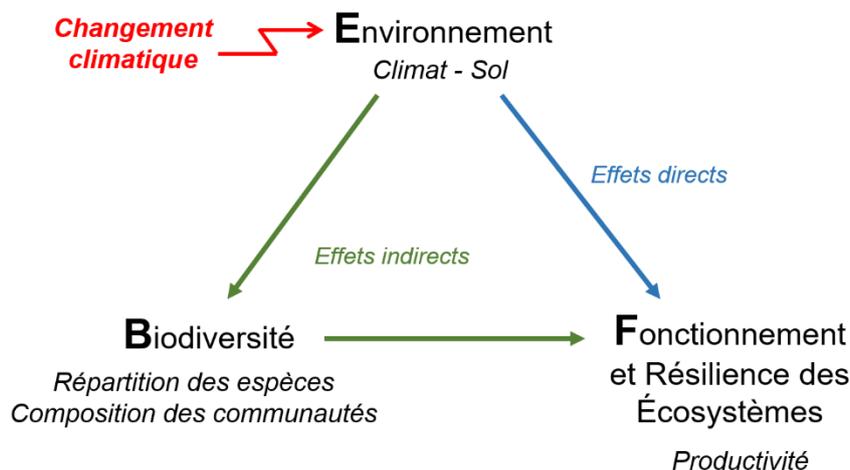


Figure 1 : Schéma simplifié de mes thématiques de recherche et objets d'étude.

Pour résumer, la répartition des espèces et la composition des communautés d'arbres, ainsi que le fonctionnement des écosystèmes forestiers, sont profondément modifiés par les changements actuels et ces impacts gagneront très certainement en intensité au cours des prochaines décennies. Pour être en mesure d'anticiper ces changements, voire de les atténuer – par exemple en promouvant le rôle de séquestration de carbone des forêts, il est donc urgent de disposer de prédictions fiables quant à la réponse des espèces au changement climatique. Dans un tel contexte, comment parvenir à prédire les changements de biodiversité à venir et leurs conséquences sur les écosystèmes forestiers, alors que le savoir fondamental nécessaire est toujours en phase d'acquisition (Mouquet et al. 2015 [29]), comme évoqué en tout début de cette introduction ?

Il semble tout d'abord essentiel de faire dialoguer biogéographie, écologie des communautés et écologie fonctionnelle. Par exemple, l'effet de la diversité sur le fonctionnement de l'écosystème est souvent considéré à l'échelle de l'écosystème et de la communauté qui le compose (échelle locale), alors que le changement de répartition des espèces en réponse aux changements globaux a été davantage appréhendé à l'échelle régionale/continentale (Lomolino et al. 2005). Ensuite se pose nécessairement les questions suivantes : quel niveau de compréhension des systèmes étudiés faut-il atteindre pour pouvoir comprendre les changements actuels et anticiper les futurs, et quel type d'approche faut-il préconiser ?

Cette question fondamentale – et classique en écologie – a plus ou moins constitué le fil rouge de mes travaux. En effet, depuis 15 ans j’ai cherché à « *comprendre et prédire, dans un contexte de changement climatique* » 1) la répartition des espèces d’arbres de la zone tempérée ; 2) la composition des communautés d’arbres et arbustes ; et 3) l’effet de la composition des communautés d’arbres sur le fonctionnement des écosystèmes forestiers. Afin de mieux comprendre mes travaux de recherche, il m’est d’abord nécessaire de cerner le contexte de ces trois thématiques.

Prédire la répartition des espèces : le tournant du début du XXI^{ème} siècle

A l’échelle continentale ou régionale, il a été montré que les facteurs abiotiques sont, le plus souvent, prépondérants pour comprendre la répartition des espèces (Gaston 2003). Pour prédire la répartition des espèces et leur réponse au changement climatique, la réponse la plus souvent proposée par la communauté scientifique fut d’opter pour une approche corrélative (Fig. 2). En effet, depuis l’orée des années 2000, la disponibilité en données de répartition relativement fiables pour un grand nombre de taxons est considérablement augmenté. Ainsi, la très vaste majorité des travaux qui ont depuis cherché à prédire les changements de diversité dans le futur ont relevé de modèles statistiques basés sur des corrélations entre la présence observée de l’espèce et les conditions environnementales (principalement climatiques bien sur) (Thuiller et al. 2008, Buckley et al. 2010). Cette méthode possède de nombreux atouts, parmi lesquels celui de pouvoir être utilisée avec un grand nombre de taxons, mais elle souffre de nombreux écueils affectant sa robustesse et sa fiabilité, comme j’ai participé à le documenter (Morin & Lechowicz 2008 [6] ; Journé et al. 2020 [44]). Je suis ainsi convaincu que les modèles corrélatifs placent les écologues et les biogéographes en position de faiblesse pour prédire le futur des systèmes écologiques. Une meilleure compréhension et prédiction des impacts des changements globaux passent par la prise en compte des mécanismes biologiques et écologiques sous-jacents du déterminisme de la biodiversité. Certes l’approche corrélative est utile pour identifier les facteurs potentiellement impliqués, mais mes travaux montrent qu’il n’est possible de faire des prédictions pertinentes d’un phénomène que lorsque son mécanisme a été compris. Cependant, les modèles davantage orientés vers les processus (Fig. 2) sont par nature plus difficile à mettre en œuvre, et restent peu nombreux au début des années 2000.

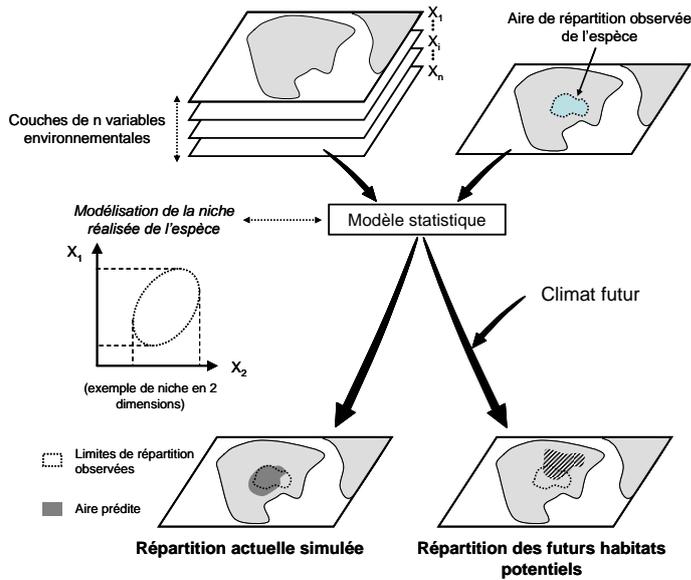
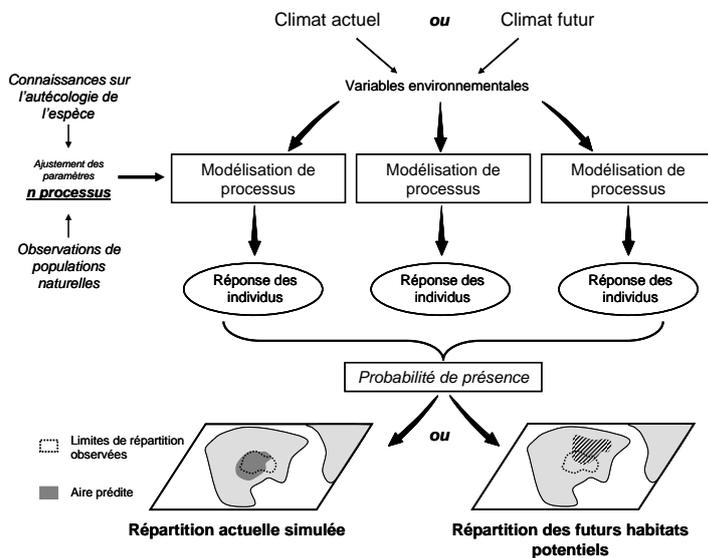


Figure 2: Principe des modèles corrélatifs de répartition (en haut) - Ces modèles établissent des relations statistiques entre des variables environnementales et la présence de l'espèce, afin de pouvoir ensuite prédire la répartition d'une espèce à partir de ces variables. La répartition observée de l'espèce est utilisée dans l'étape de calibration du modèle



Principe des modèles basés sur les processus (en bas) - L'aire de répartition est prédite via la modélisation de processus biologiques dépendant de variables environnementales. L'aire de répartition observée n'intervient pas dans la calibration du modèle

Prédire la composition des communautés d'arbres : la « révolution » des traits

Si aux échelles larges (régionale et continentale), les facteurs abiotiques sont reconnus comme prédominants pour délimiter la répartition des espèces, la composition des communautés à l'échelle locale ne peut être comprise qu'en considérant aussi les facteurs biotiques. Aussi la compréhension des mécanismes structurant les assemblages d'espèces reste aujourd'hui encore l'un des enjeux fondamentaux de l'écologie des communautés (HilleRisLambers et al. 2012). Pour ce faire, la théorie de la coexistence propose un cadre théorique rigoureux pour comprendre et prédire la coexistence des espèces au sein des communautés (Chesson 2000). Cependant, il s'est avéré difficile à appliquer strictement jusqu'ici (HilleRisLambers et al. 2012 ; Cordonnier et al. 2018 [39]).

Selon une vision plus simplificatrice – mais également basée sur la niche écologique des espèces, la composition et la structuration des communautés seraient déterminées par l'action conjointe et successive de filtres abiotiques et biotiques (Keddy 1992 ; Bernard-Verdier et al. 2012)

(Fig. 3). Ainsi, les niches écologiques des espèces d'une même communauté sont supposées présenter une réponse similaire aux principaux facteurs environnementaux, expliquant pourquoi ces espèces peuvent coexister dans un environnement donné. Dans un tel cas, les niches écologiques des espèces coexistant localement semblent conservées dans la phylogénie (Webb et al. 2002 ; Wiens et al. 2010). Mais si les espèces présentes dans la communauté sont trop similaires d'un point de vue écologique, le principe d'exclusion compétitive prédit qu'une seule espèce dominera la communauté (Gause 1936). Dès lors, les espèces présentes au sein d'une communauté doivent être suffisamment différentes pour permettre la coexistence, selon le principe de limite à la similarité (MacArthur & Levins, 1967; Ackerly, 2003), et donc mener à une divergence des caractéristiques ou traits des espèces, notamment vis-à-vis de leurs besoins en ressources (Fig. 3). Cependant, dans le cas où un trait donné est très corrélé à un avantage compétitif (par exemple une grande taille dans le cas de la compétition à la lumière), on peut également s'attendre à observer une convergence fonctionnelle au sein de la communauté (*hypothèse de hiérarchie compétitive*, Mayfield & Levine 2010) (Fig. 3).

Ce rapide tour d'horizon des différents cadres et hypothèses ayant cours en écologie de communautés illustre la complexité de l'étude des processus menant à l'assemblage des communautés végétales. Mais la disponibilité croissante de données sur les traits des espèces depuis quelques années (par exemple la base de données TRY, Kattge et al. 2011) a permis le développement d'approches basées sur l'analyse *a posteriori* des valeurs des traits fonctionnels présentes dans les communautés (e.g. Kraft et al., 2008; Bernard-Verdier et al., 2012). En effet, l'analyse de la structure fonctionnelle des traits, c.-à-d. *via* la distribution des valeurs de traits (par exemple convergence ou divergence de ces valeurs), au sein et entre communautés végétales, est un moyen de connecter la stratégie écologique des espèces, les interactions biotiques et leurs réponses aux conditions environnementales (McGill et al. 2006). Cependant, en inférant des processus d'assemblages d'après l'observation *in situ* de structures fonctionnelles, ces approches sont souvent limitées par notre faible compréhension des liens mécanistes existant entre traits et processus d'assemblages, alimentant de nombreux débats concernant les effets et l'importance relative des facteurs environnementaux et biotiques pour l'assemblage de communautés (Kraft et al. 2015). Une autre limite réside dans la prise en compte de l'importance de la variabilité intra-spécifique dans l'assemblage des communautés. Des travaux récents ont remis en cause l'hypothèse selon laquelle la variabilité inter-spécifique était largement supérieure à variabilité intra-spécifique (par ex. Violle et al. 2012). De plus, pouvoir quantifier cette variabilité intra-spécifique est déterminante pour appréhender les capacités d'adaptation génétique des espèces face aux conditions changeantes.

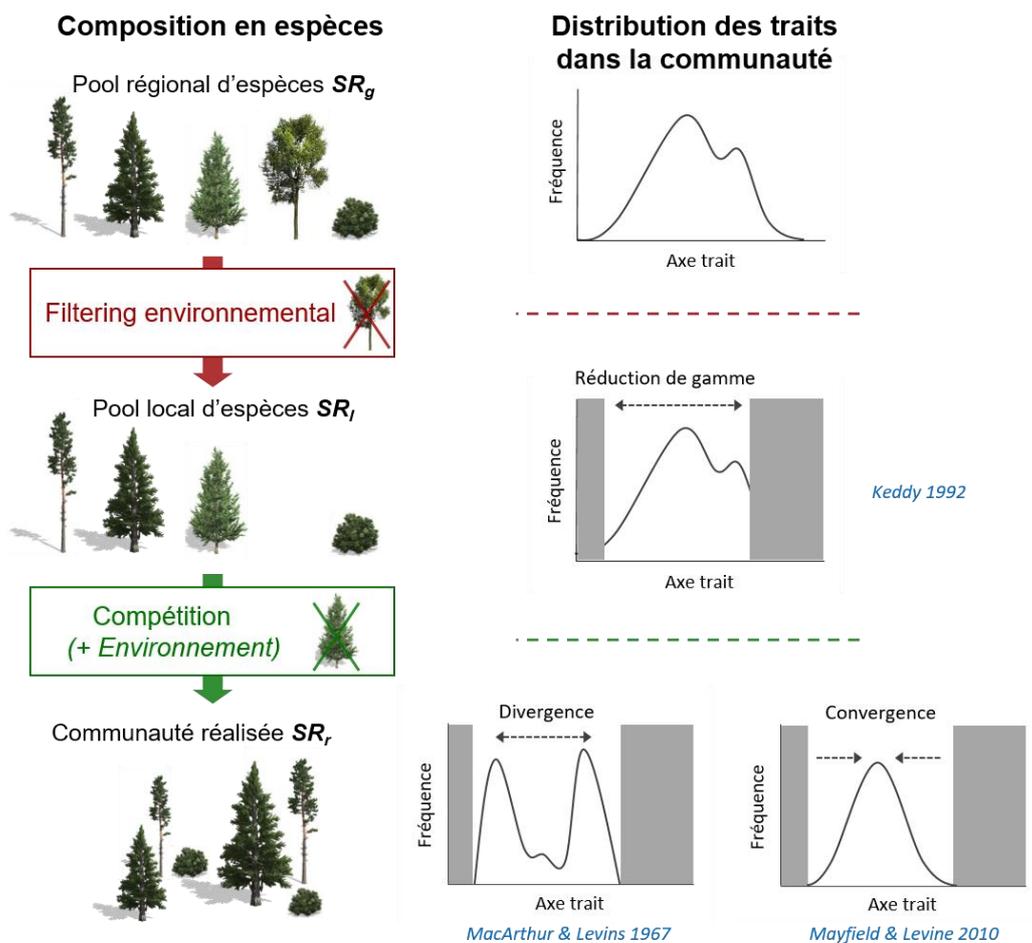


Figure 2 : Cadre conceptuel pour l'analyse de l'assemblage des communautés en fonction des traits, selon les filtres successifs [d'après Bernard-Verdier et al. (2012)]. La distribution des valeurs d'un trait hypothétique est représentée dans le pool régional d'espèces, puis dans une communauté transitoire virtuelle après filtrage environnemental (pool local d'espèces) et dans deux exemples de communautés locales réalisées. L'assemblage de la communauté est conçu comme un processus en deux étapes. Au niveau des communautés locales réalisées, les patrons de traits peuvent présenter une *divergence* (par rapport à un attendu nul), en accord avec l'hypothèse de limite à la similarité, ou une *convergence* des valeurs de traits selon l'hypothèse de hiérarchie compétitive.

Prédire le lien entre composition des communautés et fonctionnement des écosystèmes : une multitude d'approches

Si les relations entre composition des communautés et fonctionnement des écosystèmes sont moins bien connues en forêt que pour d'autres écosystèmes comme les prairies (Hooper et al. 2005), elles ont été de mieux en mieux décrites au cours des 15 dernières années, par une diversité d'approches. Tout d'abord les approches empiriques (Paquette & Messier 2011 ; Toigo 2011; Liang 2016), qui reposent sur l'échantillonnage de placettes forestières et d'évaluer *a posteriori* la relation entre diversité (que ce soit la richesse taxonomique ou les diversités fonctionnelle et phylogénétique) et fonctionnement (principalement la productivité). Ces études ont pu montrer la généralité de la relation, mais souffrent des facteurs confondants (environnementaux – climat, sol – mais aussi structurels – différence d'âge des peuplements, effet de la gestion...). Pour se prémunir contre le

problème des facteurs confondants, des expérimentations en milieu forestier, similaires à celles sur les herbacées (par ex. Hector et al. 1999), ont été initiées depuis plus d'une décennie (comme celles du réseau TreeDivNet <http://www.treedivnet.ugent.be/>). Ces expérimentations ont déjà apporté des résultats importants, comme les effets de complémentarité d'architecture entre espèces sur la productivité de l'écosystème (Williams et al. 2017), mais nous manquons encore de recul sur ces résultats. En effet, ce genre d'expérimentation a aussi des limites, comme par exemple le fait que ces forêts soient par définition artificielles et ont des densités fixes (pas d'exclusion d'espèces par compétition) ou ne sont encore constitués que d'arbres jeunes en comparaison de leur longévité potentielle (Scherer-Lorenzen 2007). Enfin, une approche intermédiaire consiste à échantillonner des placettes de diversité variées dans les mêmes conditions environnementales [c'est-à-dire avec un contrôle a priori de covariables variabilité de sol, climatiques (Jucker et al. 2014)]. Dans le cas de mélanges à deux espèces, qui constituent la majorité des mélanges en France (IGN 2018), on parle alors de triplets de placettes (c'est-à-dire un peuplement monospécifique de l'espèce A, un de l'espèce B et le mélange A-B) (Pretzsch et al. 2015). Cette approche peut conjuguer les avantages de la représentativité de l'approche empirique, tout en limitant l'effet de facteurs confondants. Malgré cette diversité d'approche, la majorité des études restent phénoménologiques, les résultats très contexte-dépendants (Jacob et al. 2010) et les mécanismes restent mal compris. En particulier, l'effet des conditions abiotiques – et notamment climatiques – sur ces relations reste largement méconnu.

De plus, s'il existe de nombreux travaux sur la relation diversité-productivité en forêt, peu d'études se sont intéressées à l'effet de la diversité en ligneux (arbustes compris) sur la *stabilité* des processus écosystémiques [mais voir (Perot et al. 2013)], et encore moins en interaction avec la problématique du changement climatique. La stabilité de l'écosystème comporte plusieurs facettes, notamment la stabilité temporelle d'un processus donné (comme la productivité), ou bien encore la résilience et la résistance de ce processus à des événements de stress (Ives & Carpenter 2007). Sur un plan théorique, il a été montré que les changements de diversité peuvent affecter la stabilité des écosystèmes (Ives and Carpenter 2007), que ce soit leur résilience ou leur résistance, selon ce qui a été appelé « l'hypothèse d'assurance écologique » (Yachi & Loreau 1999). Certaines expériences sur la relation entre la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes menées au cours des deux dernières décennies ont montré une relation positive entre diversité et stabilité (Tilman et al. 2006), confirmant les attendus théoriques. Mais ces travaux ont été conduits sur des prairies artificielles, et la validité de ces résultats sur le long terme est donc incertaine, notamment sous une large gamme de conditions environnementales, de même leur transférabilité à d'autres écosystèmes tels que les forêts. Quant aux travaux portant sur des forêts naturelles (*in situ*), il n'existe à ce jour que des études ponctuelles sur des mélanges bien spécifiques [Sapin pectiné dans les Vosges (Lebourgeois et al. 2013), mélange hêtre-pin sylvestre (delRio et al. 2017) ou peuplements résineux de Sierra Nevada (DeClerk et al. 2006)].

Forts de ces constats pour chacune de ces thématiques, mes travaux et ceux que j'ai supervisé ont principalement consisté à **comprendre et prédire la dynamique des communautés d'espèces ligneuses** (arbres et arbustes) et **le fonctionnement des écosystèmes forestiers**, en particulier **en réponse au changement climatique**, avec autant que faire se peut une **approche orientée vers les mécanismes**. Pour ce faire, j'ai cherché à expliciter le rôle de facteurs proximaux régissant la répartition des espèces et leur réponse au climat, à travers la recherche des traits biologiques (en particulier phénologiques) et *via* une modélisation des aires de répartition des espèces en fonction

de variables abiotiques en utilisant des normes de réaction. Cependant je n'ai pas éludé l'étude des facteurs distaux de répartition des espèces à travers la recherche de généralisation des liens entre la stratégie écologique des espèces et leurs caractéristiques de répartition. Puis je me suis intéressé à la relation diversité-productivité en forêt, avec une approche comprenant des travaux de modélisation et empiriques.

Avant de détailler les principaux résultats obtenus au cours de mon parcours, il me faut d'abord présenter les concepts-clés transversaux à mes travaux afin de mieux comprendre ces derniers, et les principaux outils que j'ai développés et utilisés.

Concepts-clés qui sous-tendent mes travaux

Le rôle central de la niche écologique

Mes travaux reposent tous sur l'hypothèse basée sur la niche écologique (ou hypothèse adaptative). C'est en effet un concept-clé aussi bien en biogéographie qu'en écologie des communautés et écologie fonctionnelle. De nombreuses études ont montré une ségrégation des espèces le long de gradients écologiques (par ex. Spicer & Gaston, 1999), suggérant une relation entre niche et répartition des espèces (Choler & Michalet 2002). Le concept de niche est donc central en biogéographie puisque la niche d'une espèce définit les habitats où l'espèce peut être présente, mais aussi en écologie des communautés, puisque c'est par exemple d'après ce concept qu'est par exemple expliquée la succession végétale (Rees et al. 2001). Ce concept permet ainsi de relier les exigences des individus (échelle locale) avec la répartition des espèces (échelle continentale). Si de nombreuses définitions ont été énoncées depuis le début du XX^{ème} siècle, la définition la plus utilisée est certainement celle d'Hutchinson (1957). Ce dernier proposa une reformulation de la niche, en l'assimilant à un ensemble de ressources nécessaires à la croissance et à la reproduction d'une espèce. Pour Hutchinson, la niche écologique d'un organisme est définie comme un hypervolume à n dimensions (chacune des dimensions étant un facteur environnemental), correspondant à l'ensemble des points où les conditions de l'environnement permettent la croissance et la reproduction des individus d'une espèce (Fig. 4). Une approche complémentaire – héritée de Elton (1927) – est de se placer du côté de l'espèce, en définissant la niche selon ses caractères ou traits (comme la masse moyenne des graines pour les plantes ou la taille du corps pour les animaux) (Rosenzweig 1987) (Fig. 4). Les deux visions sont en fait complémentaires, et mes travaux ont souvent utilisé l'une ou l'autre définition. Il est cependant notable que la définition de la niche des espèces est toujours en débat, en particulier l'étude du lien entre traits et niche des espèces (Blonder 2018).

Selon Hutchinson (1957), il est possible de distinguer la niche fondamentale et la niche réalisée d'une espèce. La niche fondamentale correspond à l'ensemble des points de l'espace défini par l'hypervolume de variables environnementales où les individus de l'espèce peuvent croître et se reproduire indéfiniment. La niche réalisée est la modification de la niche fondamentale par les interactions avec les autres espèces (parasitisme, prédation, compétition, mais aussi facilitation et symbiotisme), et par la dispersion. On peut ainsi faire l'extrapolation entre niche fondamentale et répartition potentielle, et entre niche réalisée et répartition observée. Cependant, comme une aire de répartition ne peut être comprise que dans sa globalité, et donc à l'échelle continentale voire

planétaire (Gaston 2003), l'extrapolation de la niche réalisée à l'aire de répartition observée d'une espèce peut changer l'importance relative des variables définissant l'hypervolume. Certains auteurs considèrent ainsi que la limitation par la dispersion est un processus prépondérant pour expliquer les disparités de répartition entre les espèces (Oakwood 1993). Si l'influence de la dispersion sur la colonisation des habitats à l'échelle locale est bien avérée (Guo 2003), cette hypothèse a été relativement peu étayée à l'échelle continentale (Fenner & Thompson 2005). De plus, si la niche réalisée est souvent plus restreinte que la niche fondamentale (dans l'espace écologique défini par l'hypervolume), ce n'est pas nécessairement le cas de la répartition observée par rapport à la répartition potentielle (dans l'espace géographique). En effet, du fait des dynamiques sources-puits, une espèce peut être présente en dehors de son aire potentielle de répartition (Pulliam 2000).

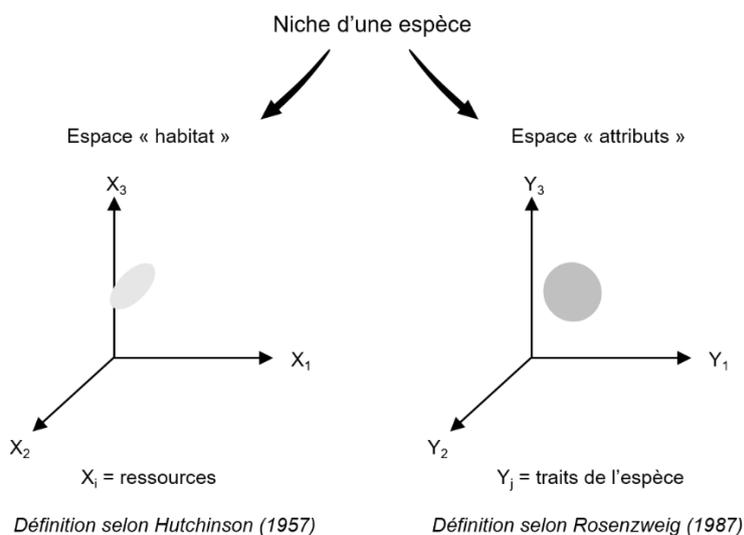


Figure 4: Représentation de la niche écologique d'une espèce sous la forme d'un hypervolume, ici à trois dimensions, selon l'approche d'Hutchinson et selon celle de Rosenzweig. Pour Hutchinson, la niche d'une espèce se définit donc en fonction des ressources dont a besoin l'espèce pour survivre et se reproduire, alors que Rosenzweig définit la niche selon les caractéristiques (« traits ») des individus de l'espèce. Il faut noter que ces deux visions sont complémentaires.

Ainsi l'effet relatif des facteurs biotiques et de la dispersion par rapport aux facteurs abiotiques est très dépendant de l'échelle considérée. Par exemple l'importance des processus de compétition et de dispersion par rapport à celle des facteurs abiotiques (c'est-à-dire ceux définissant la niche fondamentale) est plus grande si on se focalise sur les dynamiques des populations en marge de répartition que si on cherche à expliquer l'aire de répartition dans sa globalité (Gaston, 2003). Aussi, pour comprendre les déterminants et les processus impliqués dans la répartition des espèces, apparaît-il primordial d'identifier les facteurs abiotiques définissant la niche fondamentale et donc la répartition potentielle. Ce n'est qu'une fois ce problème résolu que des hypothèses sur le rôle des facteurs biotiques ou de la dispersion à l'échelle locale ou continentale sur la répartition observée de l'espèce pourront être testées, notamment en ce qui concerne la niche climatique - c'est-à-dire la part de l'espace écologique dépendant uniquement de variables climatiques – qui semble conditionner de façon prépondérante la niche « globale » des espèces (Woodward 1987).

La recherche des mécanismes impliqués

Défendant le point de vue qu'il faut « comprendre pour prédire », une grande partie de mes recherches a naturellement consisté à identifier certains des mécanismes biologiques et écologiques importants pour les questions auxquelles je cherche à répondre. Cette démarche a orienté mes recherches

empiriques et expérimentales mais a aussi particulièrement nourri mes travaux de modélisation. En effet, que ce soit pour étudier la distribution de la biodiversité à différentes échelles spatiales ou la relation entre biodiversité et productivité forestière, une approche de modélisation mécaniste, ou du moins basée sur les processus, semble la plus pertinente. Seule la compréhension des phénomènes permet d'établir des prédictions robustes, surtout lorsqu'autant de facteurs sont en jeu, comme pour les systèmes écologiques, et que ces prédictions doivent se faire sous de nouvelles conditions, comme dans le cas des changements globaux (voir discussion p. 49).

Une approche dite mécaniste en modélisation écologique, ou orientée vers sur les processus, consiste donc à **conférer aux paramètres des modèles une véritable signification biologique**, et à s'affranchir de la répartition géographique de l'espèce pour ajuster les paramètres des modèles. De tels modèles ont été développés, à différentes échelles spatiales. A l'échelle des biomes, les modèles dynamiques de végétation [« *Dynamic Global Vegetation Models* » ou DGVMs (Sitch et al. 2003)] prédisent la répartition de types fonctionnels de plantes, c'est-à-dire des groupes d'espèces supposées équivalentes sur le plan fonctionnel. A l'échelle continentale, des modèles mécanistes cherchant à expliquer et prédire l'aire de répartition des espèces ont été développé, aussi bien pour des espèces végétales qu'animales (Kearney & Porter 2009). Par exemple le modèle PHENOFIT (Chuine and Beaubien 2001, Morin et al. 2007 [4]) est un modèle simulant la répartition des espèces à l'échelle continentale et régionale, en fonction des variables abiotiques du milieu et de paramètres spécifiques à l'espèce mais biologiquement explicites (comme par exemple la réponse de la phénologie à la température, la résistance au gel et au stress hydrique). Cependant, les connaissances et données nécessaires au développement de tels modèles expliquent que ceux-ci n'aient été conceptualisés et validés que pour un nombre d'espèces encore assez faible, et ne permettent donc pas d'inférer des changements de biodiversité. Par contraste, ceci explique notamment le succès de l'approche corrélative pour prédire les aires de répartition et les patrons de diversité à large échelle (Araujo et al. 2019). A l'échelle locale, c'est-à-dire de l'habitat, les modèles individu-centrés de succession forestière, ou « *gap models* », dont les premiers exemples datent du début des années 1980 (Bugmann 2001), peuvent prédire la répartition et l'abondance relative des espèces en considérant l'impact des facteurs biotiques (notamment compétition pour la lumière, l'eau et les nutriments) et abiotiques à une très fine résolution spatiale (Scheller & Mladenoff 2005).

Les modèles dits mécanistes présentent donc une grande hétérogénéité de processus et d'échelles de travail, mais constituent désormais une alternative possible et souhaitable aux modèles plus phénoménologiques. Le défi réside davantage dans la façon de lier des modèles mécanistes travaillant à des échelles différentes, comme j'y reviendrai (voir partie *Projet*).

Caractériser la réponse et l'effet des espèces : une histoire de traits

Pour aller vers une approche orientée vers les processus, il est évidemment nécessaire de décrire comment fonctionnent les mécanismes ciblés, et donc de définir des caractéristiques aux individus/populations/espèces, quelle que soit la thématique étudiée (répartition, composition des communautés ou fonctionnement de l'écosystème). Je ne souhaite pas ici rentrer dans un débat sémantique sur la nature et la définition de ces caractéristiques (Violle et al. 2007) : traits d'histoire de vie, traits fonctionnels, caractéristiques physiologiques... Pour rester le plus général possible, je me réfère simplement à la notion de *trait*, c'est-à-dire une caractéristique caractérisant la réponse des individus/populations/espèces, à divers facteurs (climatiques, lumière, ...) ou leur effet sur des

composantes ou propriétés de l'écosystème. Ces traits peuvent être plus ou moins facilement mesurables ou quantifiables selon les études réalisées. Toujours est-il qu'au cours de mes différents travaux, j'ai donc cherché à identifier et quantifier des traits liés à la *réponse* des espèces à leur environnement, mais j'ai également dû utiliser des traits permettant de rendre compte de l'*effet* des organismes sur le fonctionnement de l'écosystème, retombant donc sur la catégorisation définie par Lavorel & Garnier (2002).

Il est notable que, pour mes travaux de modélisation, je fais parfois une extension de langage entre « paramètre » et « trait » des espèces considérées. Ce choix est tout à fait assumé (voir Morin et al. 2011 [16] par exemple), puisque l'analogie est évidente, même si bien sûr il reste conditionné au caractère théorique des travaux menés.

Principales approches utilisées

Mes travaux ont utilisé une diversité d'approches et méthodes, comme par exemple l'analyse d'importants jeux de données, l'expérimentation (que ce soit au laboratoire, en conditions contrôlées en extérieur ou *in situ*), l'analyse de données empiriques avec design d'échantillonnage, la modélisation basée sur les processus, ou des revues de littérature et d'opinion. Mais parmi ces différentes approches et méthodes, je voulais particulièrement mettre l'accent sur deux d'entre elles : les modèles ForCEEPS et le gradient de placette forestières GMAP. En effet ces outils constituent le socle sur lequel repose la plus grande partie de mes travaux actuels, et à venir (voir partie *Projet*). Leurs développements et mise en place ont commencé peu après mon recrutement au CNRS fin 2011, et je voulais insister sur le temps considérable qu'ont nécessité les réflexions préalables à l'implémentation du modèle ou la mise en place du gradient jusqu'à leur mise en œuvre. Ce temps est évidemment essentiel mais parfois peu visible lorsqu'il faut faire le point sur les activités menées. Mais ce temps consacré porte maintenant ces fruits, et il est clair que ces deux outils n'en sont qu'aux prémices de leur potentiel (encore une fois voir partie projet), ne serait-ce que par le nombre croissant de collaborations qui les concernent.

Le modèle ForCEEPS

Dans un contexte forestier où l'expérimentation s'avère délicate, le recours à la modélisation est un outil pertinent et prometteur pour explorer la relation diversité-productivité, comme souligné par Morin et al. (2011) [16], dans la limite de nos connaissances actuelles des mécanismes régissant la dynamique forestière. Ce constat est d'autant plus vrai lorsqu'il faut de plus considérer les impacts du changement climatique sur cette relation. C'est dans ce contexte qu'a été initié le développement du modèle ForCEEPS (*Forest Community Ecology and Ecosystem Processes*) sur la plateforme de simulation CAPSIS (http://capsis.cirad.fr/capsis/help_en/forceeps) en collaboration avec François de Coligny (UMR AMAP Montpellier). Ce modèle est dérivé de ForClim (Bugmann 1996), lui-même « héritier » des premiers modèles de trouées développés dans les années 1970. ForCEEPS permet de simuler la dynamique forestière (établissement, croissance, compétition et mortalité d'arbres de différentes espèces) sur une petite parcelle (environ 1000 m²), c'est-à-dire à l'échelle où se font les interactions entre individus. ForCEEPS permet ainsi de prédire

composition, biomasse et productivité des forêts alpines en fonction des conditions environnementales (climat, sol) et de la compétition pour la lumière entre individus. L'objectif du développement de ForCEEPS était d'obtenir un outil davantage modulable que ForClim, et applicable sur une plus grande gamme de conditions stationnelles. Les caractéristiques principales du modèle sont (Fig. 5) :

- les communautés d'arbres sont simulées sur des parcelles indépendantes jusqu'à 1500 m² (pour respecter les hypothèses fondamentales sur les interactions entre individus) ;
- les arbres ne sont pas spatialisés, ce qui implique que chaque arbre de la parcelle est en compétition directe avec tous les autres arbres ;
- le principe de base est de simuler la croissance optimale d'un arbre (qui dépend uniquement de son diamètre et de l'espèce), puis de considérer l'effet de réducteurs environnementaux (ou contraintes) sur cette croissance optimale (compétition pour la lumière, température, stress hydrique, azote du sol - et abrutissement pour les semis)
- la compétition pour la lumière est le seul processus compétitif pris en compte à ce jour (compétition pour l'eau en cours de développement), mais les autres facteurs (stress hydrique, azote du sol, température) impactent néanmoins les espèces différemment selon leurs caractéristiques.

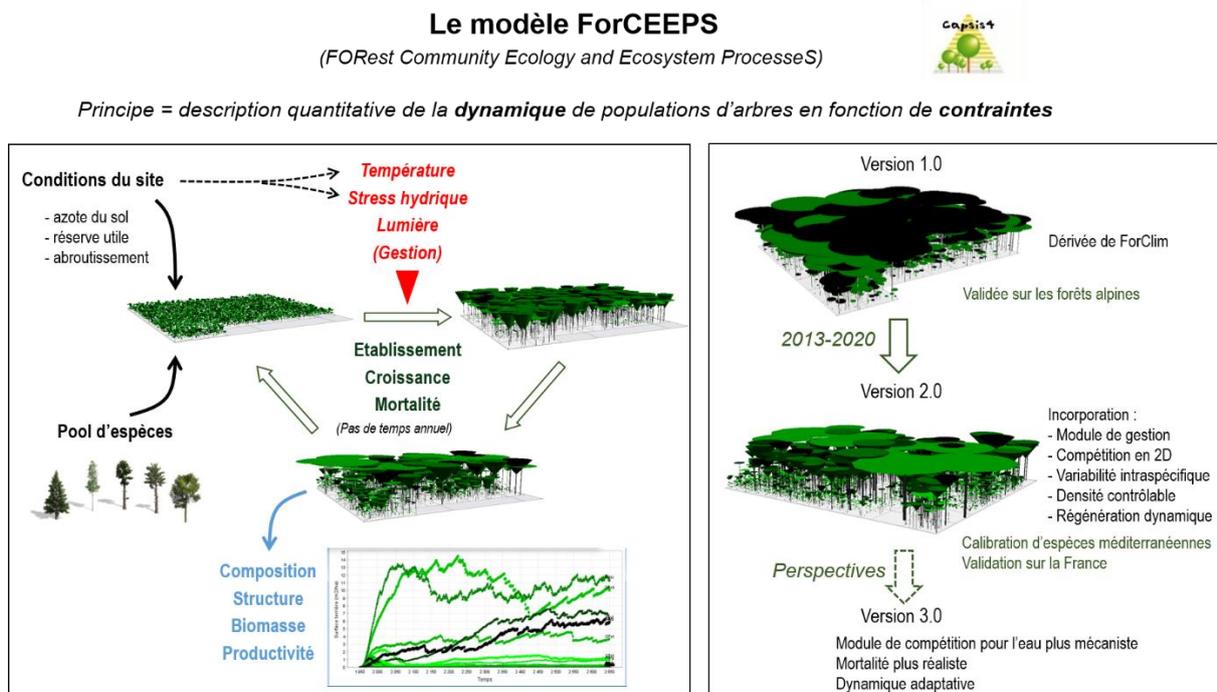


Figure 5 : Le modèle ForCEEPS. A gauche : schéma simplifié du fonctionnement du modèle, avec les entrées du modèle (en noir), les principaux processus simulés (en vert), les contraintes de la croissance (en rouge), et les principales sorties du modèle (en bleu). A droite : résumé de l'évolution du modèle depuis 2013.

Les principales évolutions du modèle sont résumées dans la Figure 5 (panneau de droite). Parmi les principaux changements, j'ai notamment inclus un nouveau module de la compétition pour la lumière (avec une taille de couronne pour chaque arbre) (Morin et al. Soumis [67]), un module d'herbivorie dynamique (stage de Master 2 de Thomas Damestoy), un nouveau module de régénération (thèse de Marianne Bernard), la prise en compte de la variabilité interspécifique (Gaüzère et al. soumis [66]) et un module de gestion (Jourdan et al. en prép. [72]). Le détail des travaux réalisés avec ForCEEPS est présenté dans les parties dédiées ci-après.

Le dispositif GMAP

Une grande partie des travaux récents ont reposé sur un nouveau dispositif, conçu pour explorer comment divers processus écosystémiques sont affectés par la diversité et la structure fonctionnelle des peuplements et les conditions environnementales. Le dispositif GMAP (« Gradient Méditerranéo-Alpin de Placettes forestières »), initié en 2013, repose donc sur la comparaison *in situ* de placettes de peuplements purs et mélangés situées le long de gradients environnementaux (régionaux et altitudinaux). L'originalité de ce dispositif est de **croiser niveaux de diversité et facteurs climatiques** *in situ*, autrement dit de suivre les mêmes mélanges et peuplements purs le long d'un gradient de conditions.

Les placettes sont distribuées le long d'un gradient latitudinal de sites entre Provence et Alpes du Nord (Fig. 6). Les massifs sélectionnés sont : la Sainte-Baume, le Grand Lubéron, Lagarde d'Apt, le Mont Ventoux, le Vercors, et les Bauges. Le choix a été dirigé selon deux critères principaux : homogénéité de la roche-mère (calcaire), et partage d'une espèce témoin, commune sur tous les sites, en l'occurrence le hêtre. De plus, les placettes choisies sont situées en ubac, avec une orientation globalement similaire (nord / nord-ouest). Chaque site comprend un gradient altitudinal de triplets de placettes (un peuplement mélangé avec le hêtre et une autre espèce et les deux peuplements monospécifiques associés, celui de hêtre et de l'autre espèce – un peuplement étant considéré comme monospécifique quand 90 % de la surface terrière est représentée par une seule essence) (Fig. 6). Dans la partie sud du dispositif (la Sainte-Baume, le Grand Lubéron, Lagarde d'Apt) l'autre espèce est le chêne pubescent, alors que dans la partie nord du dispositif (le Mont Ventoux, le Vercors, et les Bauges), il s'agit du sapin.

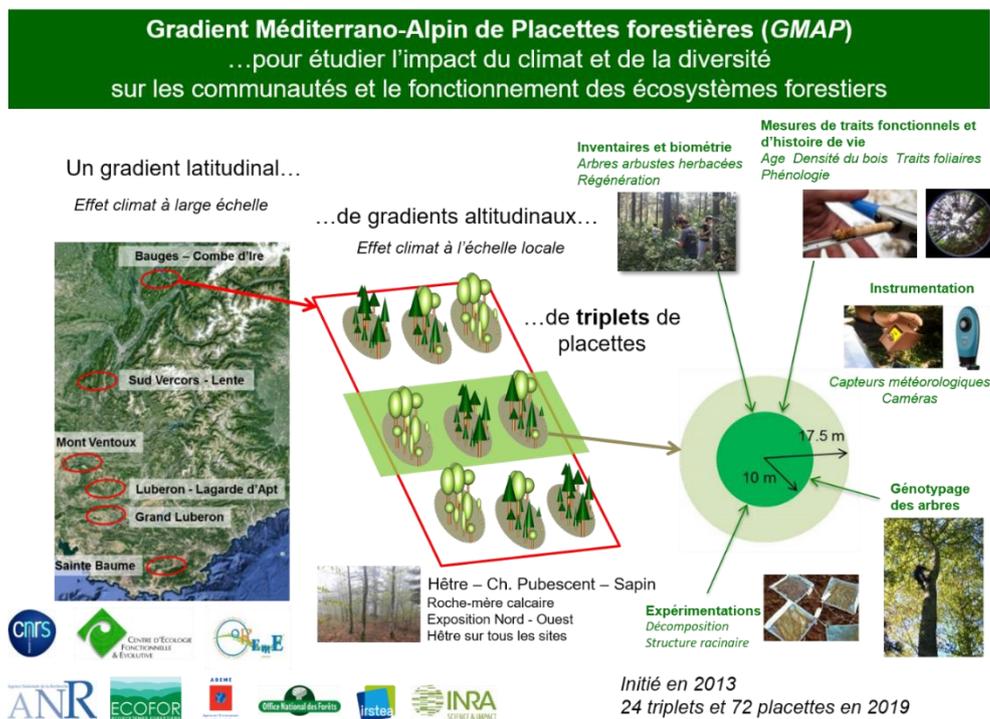


Figure 6 : Description du dispositif DISTIMACC

Les placettes sont circulaires, d'une surface de 1000 m² (Fig. 2.1). Ces cercles comprennent une zone centrale de 10 m de rayon dans laquelle tous les arbres de diamètre à 1,30 m supérieur à 7,5 cm ont été mesurés (localisation, circonférence à 1,30 m du sol, hauteur et carottage à cœur à

1,30 m du sol). La zone centrale est complétée par une zone tampon (couronne de 7,50 m de large) où seuls les arbres dominants ont été localisés et mesurés.

Depuis son origine, ce dispositif s'est enrichi de nouvelles placettes, et inclut aujourd'hui (en 2020) 72 placettes (distribuées selon les 6 sites– Fig. 6). De plus, au fil des collaborations et des projets, de nouveaux compartiments sont étudiés, avec de nouveaux types de mesures associées, comme décrit dans la Figure 7, qui retrace ces évolutions chronologiquement.

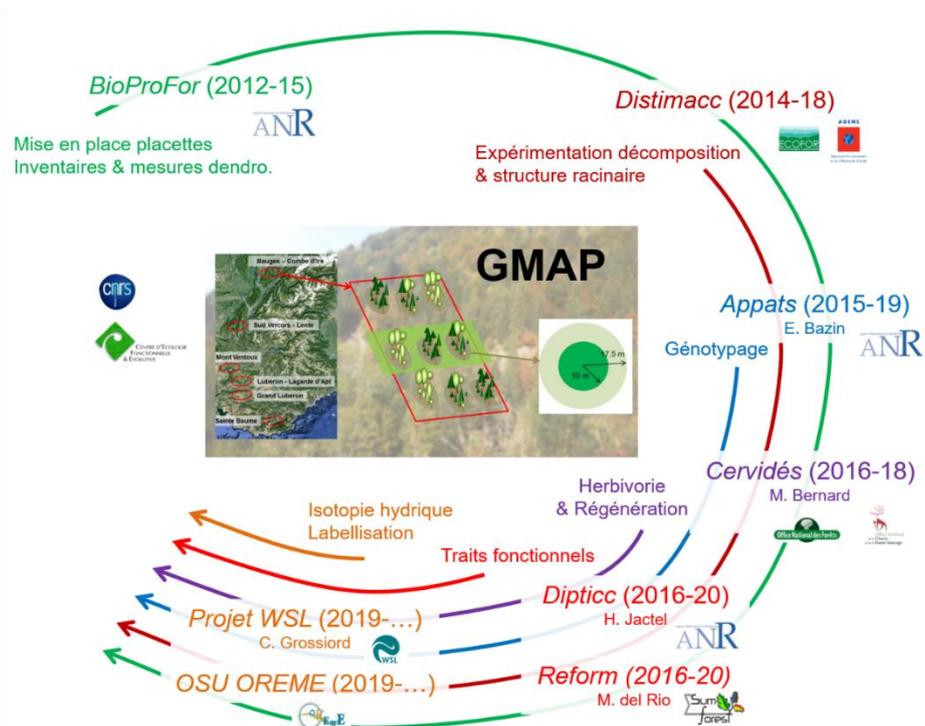


Figure 7 : Schéma retraçant l'évolution du dispositif GMAP et les différents projets auquel il a contribué ou contribue actuellement.

Détail des travaux réalisés

Durant ces 15 ans de recherche, mes travaux se sont donc articulés selon plusieurs thèmes : l'identification des facteurs et processus qui déterminent la répartition des espèces d'arbres ; l'effet de la composition des communautés d'arbres sur le fonctionnement forestier ; et l'estimation de l'impact du changement climatique sur répartition des espèces et fonctionnement des écosystèmes forestiers. A peu près toutes mes activités peuvent se rattacher à l'un de ces thèmes, mises à part certains travaux ponctuels ou collaborations. Même si ces thèmes se recoupant parfois, j'ai découpé le rapport de mes travaux selon cinq axes thématiques pour davantage de clarté de présentation. Ces cinq axes sont les suivants :

1. Quel est le lien entre la stratégie écologique des espèces et leurs caractéristiques de répartition ? (i.e. facteurs distaux de répartition)
2. Quels sont les processus écologiques impliqués dans la limitation géographique actuelle des espèces d'arbres et quelle sera leur réponse au changement climatique ? (i.e. facteurs proximaux de répartition)
3. Comment modéliser la répartition des espèces en fonction des conditions environnementales via une approche mécaniste, et leur réponse au changement climatique ?
4. Comment les processus abiotiques et biotiques déterminent la composition des communautés des espèces ligneuses en forêt à l'échelle locale ?
5. Comment la biodiversité influe-t-elle sur la productivité dans les forêts tempérées, et comment les conditions climatiques influent sur ce lien ?

Les trois premiers axes thématiques concernent la thématique de l'impact des conditions environnementales sur la répartition des espèces et sur les patrons de diversité (Fig. 8). Le but commun de ces axes est de contribuer à la compréhension de la réponse biologique des espèces au changement climatique, afin d'établir des prédictions fiables quant aux facteurs déterminant les aires de répartition et leurs limites. Or deux types de facteurs contrôlent la répartition des espèces (Mayr 1989). (i) Les facteurs distaux (ou évolutifs), qui sont liés à l'histoire évolutive des espèces et les relations phylogénétiques qui en découlent, rendent compte des contraintes évolutives sur les traits déterminant leur répartition. (ii) Les facteurs proximaux (ou fonctionnels) permettent quant à eux de considérer les contraintes environnementales sur les traits des espèces déterminant la répartition. Ainsi les facteurs évolutifs permettent de comprendre les patrons de répartition en englobant l'histoire évolutive des espèces, et les facteurs proximaux d'expliquer les aires de répartition en fonction de la réponse des espèces aux facteurs environnementaux. La répartition actuelle de chaque espèce, et *a fortiori* sa possible répartition future en réponse à de rapides changements environnementaux, ne peut se comprendre sans l'identification des causes proximales (Choler 2002), alors que toute généralisation visant à comprendre des mécanismes à l'échelle interspécifique doit nécessairement considérer les causes évolutives de la distribution des espèces. Ainsi mes travaux de biogéographie traitent principalement de l'étude des facteurs proximaux, à travers la recherche des traits biologiques (en particulier phénologiques) qui régissent la répartition des espèces et de leur réponse au climat, mais aussi de l'étude des facteurs distaux, à travers la recherche de généralisation des liens entre la stratégie écologique des espèces et leurs caractéristiques de répartition et si ces liens montrent un signal phylogénétique. Pour ce faire, avec comme espèces modèles les arbres européens et nord-américains, j'ai utilisé aussi bien des résultats issus de

l'écophysiologie expérimentale, que de la modélisation et d'analyses comparatives macroécologiques.

Le quatrième axe - le moins développé à ce jour - relève de l'écologie des communautés en cherchant à comprendre quelles sont les processus proximaux qui permettent à certaines espèces de coexister en fonction des conditions locales. Les travaux liés à cet axe utilisent notamment une approche basée sur les traits des espèces, pour détecter des patrons de convergence et/ou divergence des valeurs de traits au sein des communautés.

Enfin le cinquième axe de recherche traite de l'effet de la diversité (nombre d'espèces et diversité fonctionnelle) sur le fonctionnement des écosystèmes forestiers et sa stabilité temporelle, ainsi que sa résilience à des événements extrêmes.

La suite du document s'attachera à détailler les travaux principaux menés au sein de chaque axe, sans naturellement rechercher une exhaustivité qui pourrait s'avérer rébarbative.

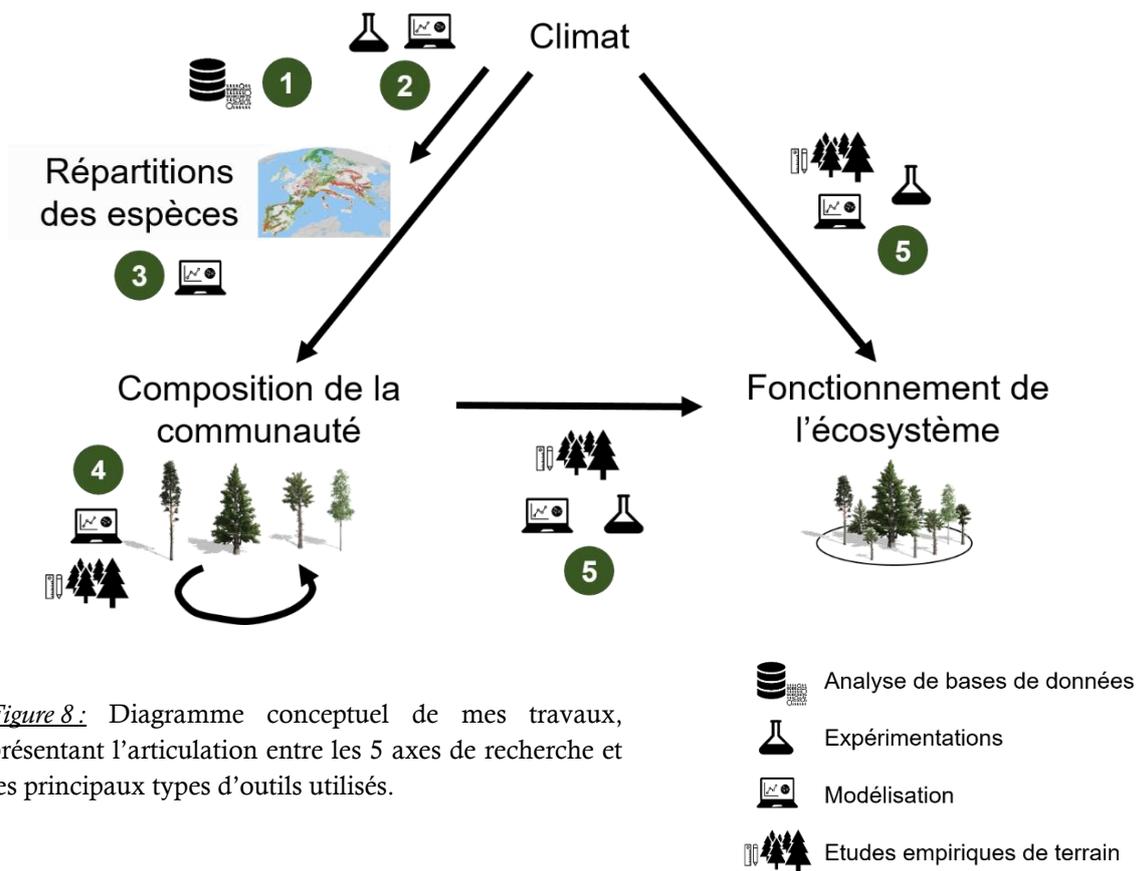


Figure 8 : Diagramme conceptuel de mes travaux, présentant l'articulation entre les 5 axes de recherche et les principaux types d'outils utilisés.

Axe 1 – Quel est le lien entre la stratégie écologique des espèces et leurs caractéristiques de répartition ?

La prise en compte des facteurs distaux ou évolutifs est nécessaire pour essayer de mettre en évidence des relations générales entre traits et répartition des espèces (Brown 1995). Je me suis donc intéressé à **l'étude des liens entre traits et répartition des espèces à l'échelle interspécifique**, en prenant en compte l'histoire évolutive des espèces, et donc de leurs relations phylogénétiques, qui peuvent biaiser les patrons inter-spécifiques (Harvey et al. 1995). Ceci présuppose donc de réaliser des analyses interspécifiques impliquant un grand nombre d'espèces (Brown 1995). Or un conservatisme des traits des espèces a souvent été montré entre espèces proches, dit « conservatisme de niche » (Wiens et al. 2010). Pour les plantes il existe quelques exemples de ce conservatisme, portant soit sur des traits particuliers, comme la taille de graine (Fenner & Thompson 2005) par exemple, et il a également été mis en évidence que les caractéristiques des habitats des espèces pouvaient montrer un conservatisme phylogénétique (Prinzing et al. 2001). Ce conservatisme doit donc être pris en compte via les relations phylogénétiques entre espèces (Harvey et al. 1995), afin qu'il ne masque pas les relations entre traits et répartitions des espèces ou qu'il n'en crée d'artificielles. Ces travaux ont été essentiellement menés au cours de ma thèse et mon post doc à l'Université McGill de Montréal.

J'ai tout d'abord montré la validité de la règle de Rapoport [selon laquelle il existe un gradient latitudinal de taille de l'aire de répartition des espèces (Rapoport 1982)] pour 234 espèces d'arbres nord-américains (n=169) et européens (n=65). Cette relation reste vérifiée en corrigeant pour l'inertie phylogénétique entre les espèces, en utilisant la méthode de la régression phylogénétique par équations généralisées [2]. Ainsi les espèces ayant une large répartition se situent en moyenne plus près des pôles, alors que les espèces à aire de répartition plus réduite se situent en moyenne à des latitudes plus basses. Pour relier ce patron avec les caractéristiques écologiques des espèces, j'ai ensuite montré que les espèces ayant des aires de répartition plus grandes se situaient plus près des pôles, était plutôt pionnières (n=118 ; Fig. 9), avaient des petites graines, se reproduisaient plus tôt et à une taille plus petite [2]. Ce résultat est cohérent avec un compromis entre tolérance aux conditions abiotiques et pouvoir compétitif des espèces, influencé par la stabilité climatique et l'énergie disponible dans l'environnement.

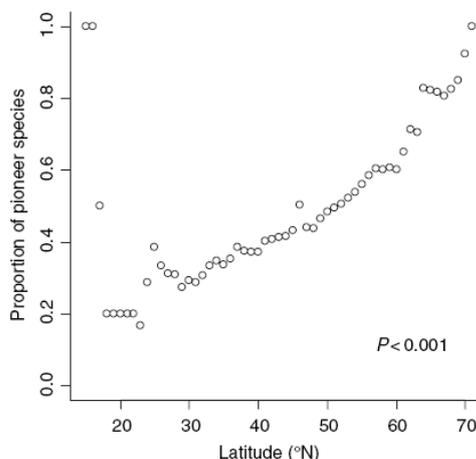


Figure 9 : Régression logistique de la proportion d'espèces pionnières (début de succession) en fonction de la latitude. Les proportions ont été calculées pour chaque degré de latitude sur les espèces d'arbres nord-américains et européens

J'ai ensuite cherché à vérifier si la règle de Rapoport pouvait être généralisée à l'ensemble de la flore ligneuse nord-américaine, et si oui si cela ne pouvait pas être un artefact lié à la forme du continent nord-américain. J'ai pour cela rassemblé des données sur l'aire de répartition de tous les arbres d'Amérique du Nord (598 espèces), et montré la conservation de la règle de Rapoport pour l'ensemble de ces espèces (Fig. 10). En utilisant une série de modèles nuls (automates cellulaires), j'ai pu montrer que ce patron n'était reproductible en ne considérant que des contraintes géométriques liées à la forme du continent [13].

Enfin, en quantifiant des traits de tolérance climatique et de sol pour les 598 espèces d'arbres nord-américains, j'ai montré qu'à l'échelle interspécifique il était possible d'expliquer plus de 83% de la variance de la taille de répartition avec ces traits [23].

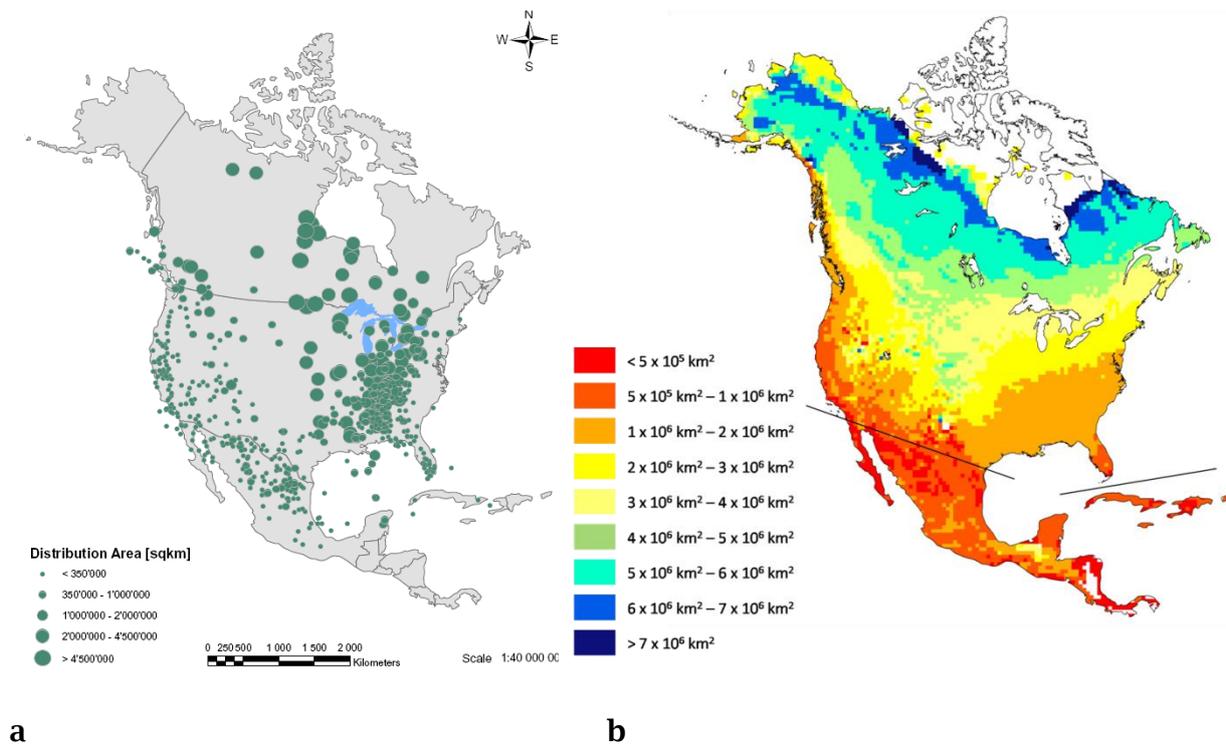


Figure 10 : (a) Taille de répartition des 598 espèces d'arbres indigènes d'Amérique du Nord. Pour des soucis de représentation les espèces ont été regroupées en 5 classes selon leur taille de répartition. Chaque cercle est positionné selon la latitude moyenne et la longitude moyenne de la répartition de l'espèce correspondante. (b) Patron géographique de la taille moyenne de répartition (*Mean Range Area*) des arbres nord-américains. Chaque pixel a une taille de 50×50 km, et la valeur de chaque pixel est calculée en moyennant les tailles de répartition de toutes les espèces se trouvant dans le pixel.

Valorisation de ces travaux (numérotés selon la liste de publications) : 3 publications (2, 15, 23).

Axe 2 – Quels sont les processus écologiques impliqués dans la limitation géographique actuelle des espèces d'arbres, et quelle sera leur réponse au changement climatique ?

Cet axe thématique porte principalement sur l'étude du déterminisme climatique de traits des espèces (facteurs proximaux) pouvant être impliqués dans la répartition des arbres.

Pour qu'un trait participe à la délimitation de la niche d'une espèce, il faut qu'il ait un effet sur la valeur sélective des individus. Dans un premier temps, c'est-à-dire au cours de ma thèse, je me suis principalement focalisé sur deux traits des espèces à fort déterminisme climatique dont l'impact est connu sur la valeur sélective des individus : la phénologie (Rathcke & Lacey 1985) et l'acquisition de la résistance au gel des tissus, en particulier bourgeons et rameaux de l'année (Howe *et al.*, 2003). J'ai ainsi réalisé des travaux expérimentaux pour quantifier la réponse au climat de ces deux traits, pour trois chênes européens *Quercus robur*, *Quercus pubescens*, et *Quercus ilex*. Ces trois espèces étaient en effet intéressantes car leurs répartitions sont contrastées sur le continent européen.

Durant ma thèse, j'ai étudié le déterminisme climatique de la résistance au gel des bourgeons et rameaux de ces mêmes espèces, au cours d'une expérimentation sur le cycle complet d'endurcissement et de dés-endurcissement [3], réalisée en collaboration avec T. Améglio du PIAF (INRA). Nos résultats ont montré que les chênes européens se caractérisent par une faible différenciation intraspécifique de leur résistance au gel, mais différent nettement entre espèces (*Q. robur* étant le plus résistant et *Q. ilex* le moins résistant), et que le mécanisme sous-jacent à cette résistance semble impliquer les réserves carbonées et aux capacités très variables de constitution de ces réserves chez les espèces étudiées.

Toujours pendant ma thèse, j'ai étudié le déterminisme climatique, ainsi que la réponse au changement climatique de la phénologie foliaire (débourrement et sénescence) au cours d'une expérimentation en environnement commun avec différents traitements de réchauffement, sur les trois mêmes espèces de chênes européens (avec trois populations par espèce). Les niveaux de réchauffement (+1.5°C et +3°C) avaient été choisis selon les prédictions du GIEC (IPCC 2001) pour la région de Montpellier où a été conduite l'expérience. En suivant chaque individu pendant trois ans, nous avons montré que la date de débourrement de toutes les espèces était avancée par le réchauffement, malgré de fortes différences inter-spécifiques, avec un taux d'avancement observé (-5 jours / °C de réchauffement) plus faible que celui mesuré au cours des dernières décennies pour ces espèces (-19 jours / °C de réchauffement) [11]. La réponse de la sénescence variait fortement selon les espèces et même selon les populations [11]. Ces travaux ont été particulièrement importants, en apportant des éléments-clés dans le débat sur la pertinence des expérimentations pour estimer les impacts du changement climatique sur la phénologie (Wolkovitch *et al.* 2012).

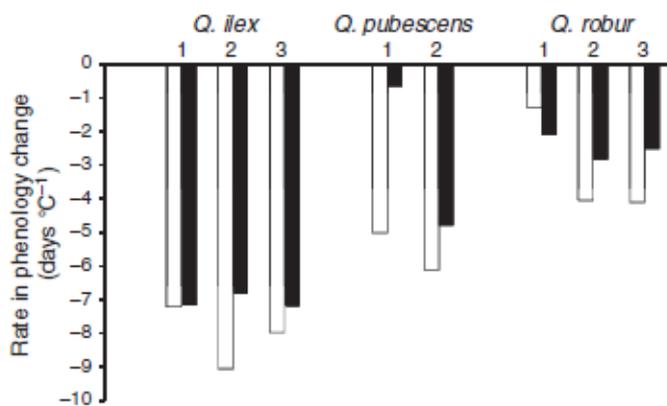


Figure 11. Taux d'avancement moyen de la phénologie foliaire des individus par degré de réchauffement entre les traitements de réchauffement (+1,5°C, barres blanches ; T+3°C, barres noires) et le traitement de contrôle sans réchauffement, pour chaque population échantillonnée (*Quercus ilex* [3 populations], *Quercus pubescens* [2 pop.], et *Quercus robur* [3 pop.]). Le taux d'avancement observé diminue donc lorsque le niveau de réchauffement devient plus fort. Adapté d'après Morin et al. [11].

En thèse j'ai également réalisé des travaux de modélisation pour modéliser l'impact du changement climatique sur la phénologie végétative, sur 22 espèces nord-américaines (c.-à.d. les espèces pour lesquelles les données nécessaires à ces travaux étaient disponibles). J'ai calibré et validé des modèles phénologiques pour ces espèces, pour ensuite établir des prédictions des changements de phénologie pour le XXI^{ème} siècle, selon lesquelles la phénologie de chaque espèce serait fortement affectée par le changement climatique, mais avec une forte variabilité entre espèces. Si la majeure partie des espèces (15 sur 22) montraient un avancement global de leur date de débourrement (avancement de 7 jours sur le siècle, [8]), certaines montraient une réponse contrastée entre leur centre et leurs marges de répartition (comme *Fraxinus americana* – Fig. 12 [8]). Les modèles phénologiques prédisaient également une augmentation des années avec un débourrement « anormal », c'est-à-dire des années pour lesquelles le débourrement sera très tardif, et/ou avec des feuilles mal formées [8]. Ainsi, ces résultats de modélisation montraient [8] la même tendance que l'étude expérimentale de réchauffement [11] sur la phénologie de la feuillaison, avec dans les deux cas plus faible réponse phénologique des arbres au réchauffement qu'attendu d'après les tendances observées au XX^{ème} siècle. Ces résultats prenaient donc le contre-pied des prédictions se basant uniquement sur des extrapolations linéaires des tendances passées d'avancement de phénologie [12], et il est notable que ces résultats ont depuis été confirmés par des études d'observation (par ex. Laube et al. 2014).

En plus d'un avancement de leur phénologie, il est possible que les arbres connaissent un risque accru d'événements de gel précoce dans les décennies à venir (« *Frost Damage Hypothesis* », Hänninen, 1991). J'ai testé cette hypothèse en thèse et en post doc, en couplant les modèles phénologiques décrits ci-avant avec un modèle simulant les dommages du gel sur les feuilles. Les résultats ne confirment pas complètement cette hypothèse, puisque la majorité des simulations réalisées sur le 21^{ème} siècle montrent une baisse globale des dommages dus au gel (-30% en moyenne [25]). Cependant certaines espèces pourraient voir certaines de leurs populations subir une augmentation des dommages. Là encore, ces travaux ont été parmi les premiers à cibler ce phénomène, et il est intéressant de noter que des travaux récents ont depuis confirmé ces résultats, du moins dans les gammes d'altitude les plus hautes (Vitasse et al. 2018).

Plus récemment, je me suis intéressé à l'effet du changement climatique que la reproduction des arbres. Au cours du post doctorat d'Olga Bykova, nous avons ainsi rédigé une revue de littérature sur les impacts déjà observés [42]. De plus, j'ai travaillé avec Thierry Joët (IRD UMR

DIADE Montpellier) sur les facteurs affectant la survie des glands de chênes verts aux conditions climatiques *via* une étude expérimentale. Grâce à un échantillonnage multi-sites, nous avons pu mettre en évidence l'importance de la teneur en eau des glands pour leur survie et pour un plus grand succès de germination [30].

Enfin, toujours au sujet de cet axe thématique, j'ai exploré d'autres processus et d'autres types d'espèces. J'ai ainsi participé à une étude de terrain portant sur l'impact à long-terme du feu sur l'abondance des arbres et arbustes d'une forêt alpine en Maurienne. Cette étude a permis de montrer que les feux de surface stimulaient la régénération du pin cembro dans cette partie des Alpes [10]. J'ai aussi participé à l'étude expérimentale de la réponse d'une espèce herbacée invasive en Europe (*Setaria parviflora*) au changement climatique. Les résultats ont montré que la phénologie et la biomasse de cette espèce répondaient fortement, suggérant une augmentation de son pouvoir invasif dans le bassin méditerranéen au cours des prochaines décennies [14].

Valorisation de ces travaux (numérotés selon la liste de publications) : 11 publications (3, 8, 10, 11, 12, 18, 20, 25, 30, 32, 42).

Axe 3 – Comment modéliser la répartition des espèces en fonction des conditions environnementales via une approche mécaniste, et leur réponse au changement climatique ?

Comme évoqué en introduction, deux grands types de modèles ont été proposés pour prédire la répartition des espèces (à différentes échelles) dans le cadre de la niche écologique (Hutchinson 1957) : ceux basés sur une approche statistique corrélative qui ont fourni la quasi-totalité des prédictions de changement d'aire de répartition des espèces réalisées depuis 25 ans, et ceux basés sur une prise en compte des mécanismes (voir Fig. 2).

Cette dualité est classique, et peut être formalisée grâce au triangle défini par Levins (1966). Celui-ci a en effet proposé que les modèles en écologie peuvent être classés selon leur réalisme, la précision de leurs prédictions et leur généralité, et a précisé que tout modèle ne peut être performant dans les trois aspects (Fig. 12). Ainsi les modèles statistiques corrélatifs sont généralement très précis mais peu générique et réalistes, et en ce sens peu robustes. En effet, cette approche corrélative ne permet de donner qu'une indication de la préférence d'une espèce pour un type d'habitat, sans accéder aux mécanismes sous-jacents. Seule une approche basée sur la réponse des processus biologiques aux facteurs environnementaux peut mener à la compréhension du déterminisme des répartitions, et donc à des prédictions plus robustes.

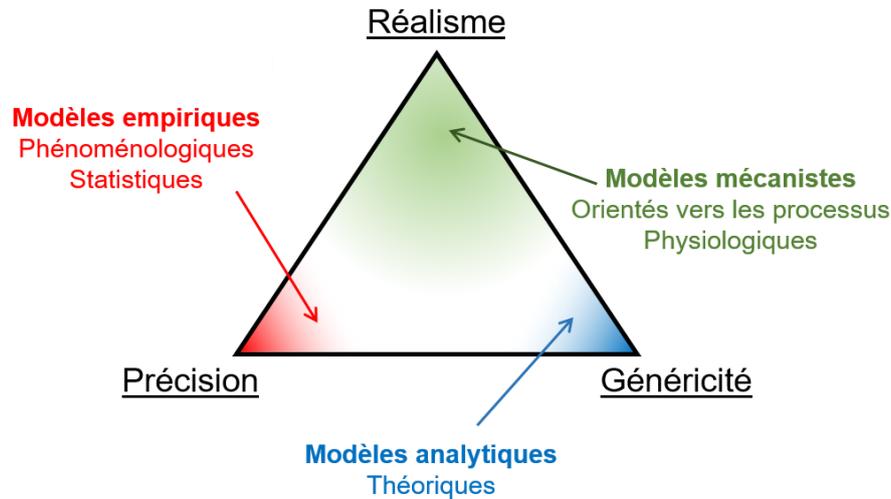


Figure 12 : Triangle des approches de modélisation en écologie (d'après Levins 1966). Les « domaines » de chaque grand type de modèles est représentée dans le triangle.

Critique des modèles corrélatifs d'habitats

L'approche corrélative repose sur le croisement de données de présence-absence des espèces et de données environnementales (le plus souvent climatiques). Cette méthode possède de nombreux atouts, parmi lesquels celui de pouvoir être utilisée avec un grand nombre de taxons, la seule véritable contrainte étant celle de disposer de données de répartition fiables. Mais elle souffre également de nombreux écueils. Une partie de mes travaux (en thèse, post doctorat et actuels) a ainsi consisté à démontrer et expliquer les problèmes liés à cette approche corrélative, que ce soit dans des articles d'opinion [6], ou via la participation à des revues de littérature plus exhaustives [19]. Parmi ces écueils, j'ai ainsi discuté des problèmes posés par : l'établissement de corrélations à un temps t et l'extrapolation de ces corrélations sous de nouvelles conditions ; la présupposition d'un état d'équilibre entre climat et répartition observée ; ou encore la condition *sine qua non* rarement satisfaite de considérer l'ensemble de l'aire de répartition pour calibrer les relations statistiques de ces modèles.

Plus récemment, dans le cadre du stage de Master 2 de Valentin Journé, nous avons cherché à estimer la capacité réelle des modèles corrélatifs à refléter l'effet du climat sur la présence des espèces. Cette capacité est en effet trop rarement évaluée, alors que c'est une condition essentielle pour assurer la crédibilité des prédictions qui en découlent. Pour ce faire, nous avons comparé la performance des modèles corrélatifs pour prédire la répartition d'espèces terrestres européennes, choisies au hasard dans cinq groupes taxonomiques (trois groupes de vertébrés et deux groupes de plantes, pour 132 espèces au total), et « d'espèces virtuelles » dont les répartitions ont été simulées de façon totalement indépendante du climat. Nous avons montré que les modèles prédisaient la répartition des espèces virtuelles, pourtant définies a priori indépendamment du climat, aussi bien (voire souvent mieux) que pour les espèces réelles (Fig. 13). En d'autres termes, les données climatiques peuvent prédire correctement la répartition des espèces même quand le climat n'y joue a priori aucun rôle [44], confirmant d'autres résultats récents (par ex. Fourcade et al. 2018). Il semble donc que **le pouvoir prédictif élevé de ces modèles peut être très fortement influencé, voire déterminé, par l'autocorrélation spatiale dans les données climatiques**, et donc sans refléter

de relations causales entre climat et répartition des espèces. Ces résultats appellent donc à la plus grande prudence lorsqu'il s'agit de prévoir l'impact du changement climatique sur l'aire de répartition des espèces à l'aide de cette approche, et souligne le besoin urgent de développer et de promouvoir des modèles plus mécanistes pour anticiper l'impact du changement climatique sur la répartition des espèces et les implications en conservation.

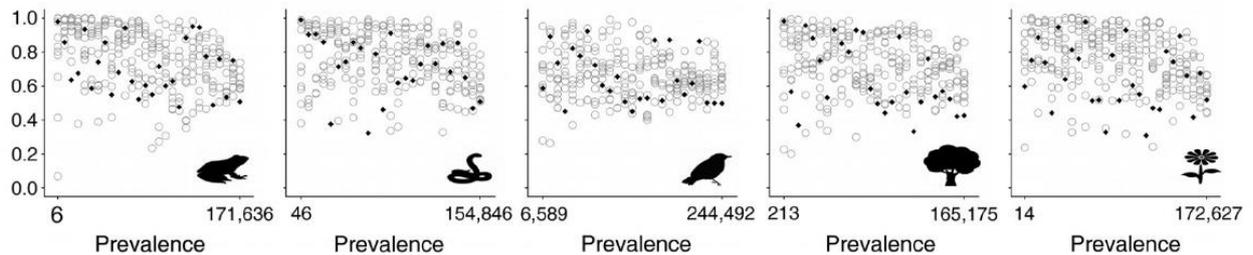


Figure 13: Comparaison des valeurs d'AUC [qui est un indice estimant la qualité de la prédiction, allant jusqu'à 1 (= validation parfaite)] en ordonnée pour des répartition réelles et virtuelles d'espèces en fonction de la prévalence (= taille de l'aire de répartition), pour chaque groupe taxonomique considéré (de gauche à droite : amphibiens, reptiles, oiseaux, arbres, herbacées). Pour chaque répartition réelle ont été associées 10 répartitions virtuelles de même taille (ou prévalence). Les cercles gris correspondent aux valeurs d'AUC pour les répartitions virtuelles, et les points noirs aux valeurs d'AUC pour les répartitions réelles.

Une modélisation plus mécaniste de la répartition des espèces d'arbres

Une grande partie de mes travaux (depuis la thèse) a cherché à montrer que l'approche alternative aux modèles corrélatifs, approche dite mécaniste, pour comprendre et prédire les aires de répartition à large échelle des espèces était désormais crédible. Cette approche consiste à **conférer aux paramètres des modèles une véritable signification biologique**, et à s'affranchir de la répartition géographique de l'espèce pour ajuster les paramètres des modèles. Par exemple le modèle PHENOFIT (Chuine and Beaubien 2001) est un modèle prédisant la répartition des espèces à l'échelle continentale et régionale, en simulant la valeur sélective (*fitness*) d'un individu moyen d'une espèce en fonction des variables abiotiques du milieu et de paramètres spécifiques à l'espèce mais biologiquement explicite (comme par exemple la réponse de la phénologie à la température, la résistance au gel et au stress hydrique).

Au cours de ma thèse et de mes post-doctorats, j'ai ainsi utilisé le modèle PHENOFIT pour établir les premières prédictions mécanistes de l'impact du changement climatique sur les aires de répartition, et de même les premières comparaisons entre prédictions réalisées via une approche mécaniste et prédictions réalisées via une approche corrélative. Alors que dans sa première version, PHENOFIT n'avait été ajusté et validé que pour trois espèces d'arbres, j'ai ainsi calibré et validé le modèle PHENOFIT pour 13 nouvelles espèces nord-américaines [1, 4]. Nous avons donc pu utiliser le modèle pour simuler les aires de répartitions de ces nouvelles espèces. Les prédictions ont montré de bonnes valeurs d'accord entre les répartitions prédites (potentielles) et observées (réalisées), avec une bonne puissance prédictive par rapport à un modèle nul pour la plupart des espèces [4]. Pour la plupart des espèces, l'aire potentielle simulée apparaît très proche de l'aire de répartition observée. Ceci est particulièrement remarquable puisque PHENOFIT simule la répartition potentielle d'une espèce de façon totalement indépendante de sa répartition observée

(au contraire des modèles d'habitat par exemple). Nos résultats montrent donc qu'à l'échelle continentale, les contraintes climatiques apparaissent comme des déterminants primordiaux de la répartition des espèces (Fig. 14-a pour un exemple de simulation du modèle). De plus, comme PHENOFIT étant un modèle mécaniste, nous avons pu identifier les facteurs et processus déterminant les limites de répartition de chaque espèce.

L'impact de ces travaux est souligné par le fait qu'ils soient souvent cités comme premier exemple de modèle de répartition mécaniste pour les plantes. Je veux souligner que la promotion de l'approche mécaniste en biogéographie et en écologie est au cœur de mes activités, et j'ai défendu cette approche lors de diverses communications et publications d'opinion [6, 14, 18, 20, 29].

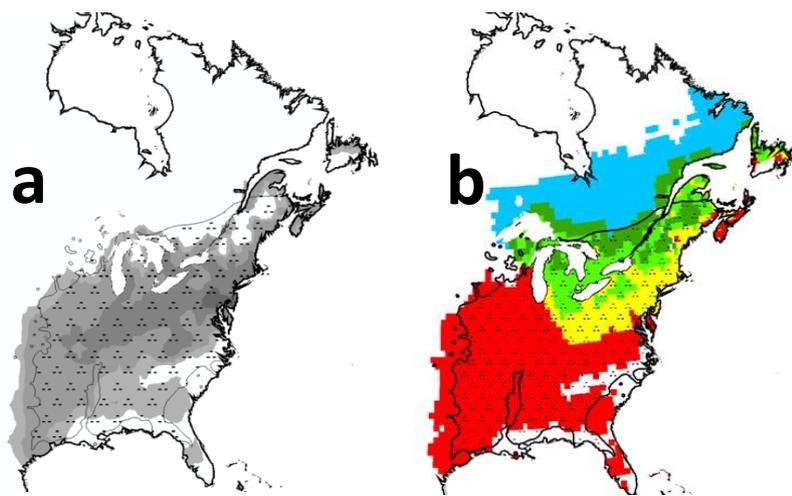


Figure 14: (a) Simulation de l'aire de répartition actuelle de *Fraxinus americana* avec PHENOFIT (données climatiques 20^{ème} siècle CRU – New et al. 2000), avec une représentation en niveaux de gris proportionnels à la probabilité de présence de l'espèce (gris foncé = très forte probabilité de présence ; blanc = probabilité de présence nulle). (b) Simulation des changements de répartition au 21^{ème} de *Fraxinus americana* avec PHENOFIT (données climatiques HadCM3, selon le scénario A2 - IPCC 2001). Rouge : extinctions ; jaune : baisse de la probabilité de présence par rapport au 20^{ème} siècle ; vert : hausse de la probabilité de présence ; vert foncé : colonisations par migration ; bleu : sites potentiellement colonisables mais inaccessibles par migration en 2100. L'aire de répartition actuelle de l'espèce est représentée en pointillés.

Puis, en utilisant les données de modèles climatiques et les scénarios du GIEC pour le XXI^{ème} siècle, nous avons simulé les changements de répartition des 16 espèces pour lesquelles le modèle a pu être calibré. Nous avons également pris en compte la limitation par la migration de la colonisation de nouveaux habitats par les espèces, en utilisant des taux de migration issus d'études paléo-écologiques [5]. Nos prédictions suggèrent que si toutes les répartitions des espèces vont être affectées par le changement climatique, les changements de répartition vont fortement varier entre les espèces. Comme attendu, les zones colonisées se situent surtout au nord des aires de répartition, mais aussi vers des zones de plus haute altitude (Fig. 14-b). Nous avons aussi montré que la plupart des espèces (11 sur 15) allaient être fortement contraintes par leur pouvoir de dispersion [5]. D'après nos résultats, aucune espèce ne pourra se maintenir sur l'ensemble de son aire de répartition actuelle, avec un taux moyen d'extinction locale de 20.6 % (\pm 5.5). Ces extinctions locales vont avoir principalement lieu au sud des aires de répartition, et les taux d'extinction trouvés sont inférieurs à ceux généralement produits par les modèles de niche (Thomas et al. 2004). Aussi, afin

de mettre en perspective les prédictions de PHENOFIT, j'ai initié et réalisé une étude pour comparer ces prédictions avec celle de modèle d'habitat pour les mêmes espèces. Etant donné que les prédictions mécanistes sont encore rares, une telle étude a permis la première comparaison de modèles à la philosophie différente, avec autant d'espèces et à une telle échelle. Ce travail a montré que les modèles d'habitat tendent à prédire des taux d'extinction locale bien supérieurs à ceux prédits par PHENOFIT [7], ce qui pourrait être dû au fait que PHENOFIT prend en compte l'adaptation locale au contraire des modèles d'habitat. Ce résultat souligne comme il est urgent de disposer d'autres types de prédictions que celles des modèles d'habitat, en particulier de prédictions basées sur les processus écologiques. Plus généralement, comme les deux types de modèles utilisés reposent sur des hypothèses très différentes, leurs prédictions peuvent être complémentaires lorsqu'elles mettent en évidence des prédictions communes. Ces travaux ont eu un impact très fort (c'est la publication la plus citée de mes travaux, avec 412 citations au 31/12/2019).

Valorisation de ces travaux (numérotés selon la liste de publications) : 14 publications (1, 4, 5, 6, 7, 9, 14, 19, 21, 22, 29, 44, 45, 46).

Axe 4. Comment les processus abiotiques et biotiques déterminent la composition des communautés des espèces ligneuses en forêt à l'échelle locale ?

La compréhension des processus écologiques impliqués dans l'assemblage et la structuration des communautés reste un des enjeux fondamentaux en écologie (Mateo et al. 2017), et constitue également un défi pour mieux comprendre les liens entre diversité et fonctionnement des écosystèmes. En effet, **pour pleinement comprendre les relations entre biodiversité et fonctionnement des écosystèmes, il apparaît au préalable nécessaire de comprendre comment se font les assemblages d'espèces.** Comme je l'ai exposé auparavant, cette « ancienne » question a été récemment révolutionnée par **l'étude des signatures fonctionnelles** des communautés observées, c'est-à-dire par l'analyse des patrons de traits fonctionnels. (McGill et al. 2006). En effet, l'essor des études sur les structures fonctionnelles (mais aussi phylogénétiques, voir Cadotte 2011) a récemment permis d'appréhender l'importance relative des filtres abiotiques (lié aux conditions du milieu) et biotiques (lié aux interactions biotiques comme la compétition) sur l'assemblage des communautés, et notamment le long de gradients environnementaux (voir Fig. 3). Cependant, si les études basées sur les traits (« *trait-based ecology* ») sont utiles pour comprendre comment les processus d'assemblage façonnent la composition des communautés, les effets des multiples processus d'assemblage sont souvent difficiles à démêler avec de telles approches (Mayfield & Levine 2010 ; Kraft et al. 2015), et les résultats empiriques obtenus peuvent être difficiles à interpréter en raison de la multitude de processus qui peuvent mener au même patron observé (Connolly et al. 2017).

Mon apport principal à cette thématique fut d'initier une nouvelle façon de tester les mécanismes définissant l'assemblage des espèces au sein de communautés, en proposant une approche alternative et originale **basée sur l'utilisation d'un modèle de dynamique forestière**, même si elle s'appuie aussi sur l'approche trait, du moins dans un premier temps. Si j'avais déjà réfléchi à cette possibilité lors de mon dernier post-doctorat à Zürich, ces travaux ont réellement commencé dans la cadre de la thèse de Mickaël Chauvet (2013-2016).

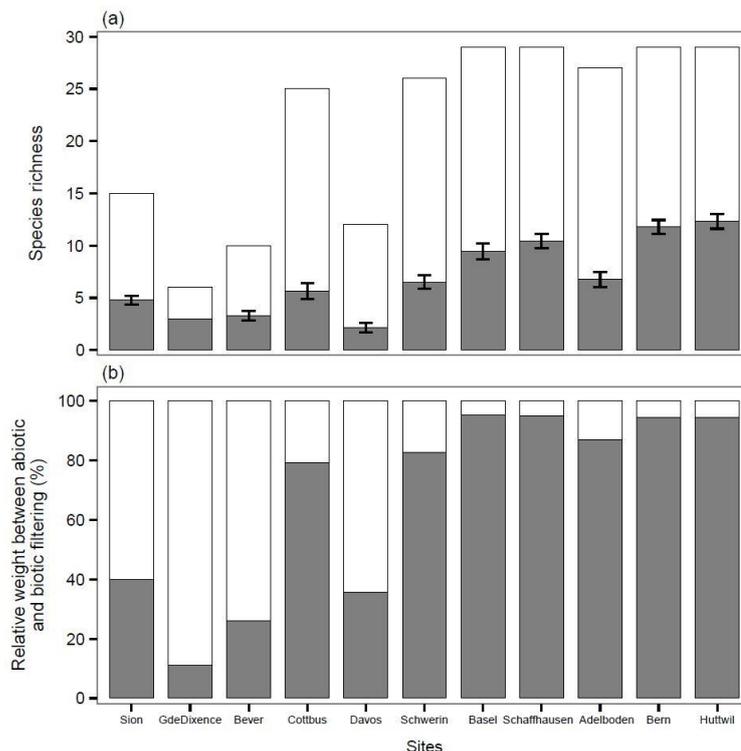
En effet, les modèles basés sur les processus tels que les modèles de dynamique forestière fournissent un cadre rigoureux pour comprendre les conséquences des processus d'assemblage dans l'espace des traits. Les dynamiques des communautés simulées découlent directement de l'interaction entre les caractéristiques fonctionnelles des espèces (c'est-à-dire les paramètres d'espèces dans le modèle) et les mécanismes d'assemblage, ce qui permet par exemple d'activer ou de désactiver l'effet de processus particuliers et ainsi de distinguer la composition du pool local (processus abiotiques) et celle de la communauté « observée » (processus abiotiques + biotiques) (Fig. 3). La force de cette approche, certes théorique, réside donc dans le fait que les processus d'assemblage émergent des mécanismes physiologiques liés aux conditions environnementales et à la compétition pour les ressources, du moins ceux pris en compte par le modèle (Falster et al. 2016, Chauvet et al. 2017 [33]). L'aspect novateur d'utiliser un modèle de dynamique forestière pour explorer des questions d'écologie des communautés a été au cœur de la thèse de Mickaël Chauvet, qui a essentiellement porté sur l'étude des filtres abiotiques et biotiques impliqués dans la structuration des communautés forestières.

Nos résultats ont tout d'abord confirmé l'importance fondamentale des conditions environnementales en tant que déterminant de la structure fonctionnelle des communautés, en montrant notamment que le filtre environnemental induit une réduction de la gamme de la distribution des « traits » des espèces (ou valeurs de paramètres dans notre cas) (Fig. 15). En effet, les contraintes environnementales (climat et/ou conditions environnementales locales) mènent à l'élimination des espèces qui ne possèdent pas les caractéristiques physiologiques permettant l'établissement et la survie dans un site donné [33]. Nous avons également montré que la compétition pour une seule ressource - la lumière en l'occurrence - permet théoriquement une coexistence plurispécifique dans les communautés forestières simulées, là où 90% de la biomasse totale dans les 11 sites de notre gradient est représentée par 2 à 8 espèces. De plus, nous avons constaté une convergence fonctionnelle plus forte qu'attendu par hasard pour des traits des espèces liés à la croissance et à la capture et l'utilisation de la ressource lumineuse [33], confirmant l'hypothèse de hiérarchie compétitive (Mayfield & Levine 2010). Nous avons aussi pu quantifier l'importance de la variabilité environnementale pour la coexistence des espèces le long du gradient étudié (Chauvet et al., soumis [68]).

Figure 15: Pour chacun des sites, ordonnés par productivité moyenne croissante (en abscisse) :

- (a) Variation de la richesse spécifique locale (a) en distinguant richesse potentielle (comprenant toutes les espèces pouvant coloniser les sites du fait des contraintes environnementales abiotiques) - en blanc ; et richesse réalisée (en prenant en compte les processus biotiques – compétition ici) - en gris.

- (b) Poids relative des filtres abiotiques (blanc) and biotiques (gris).



Dans la continuité de ces travaux, en collaboration avec Pierre Gaüzère (post doc) et Benjamin Blonder (Université d'Arizona), nous avons exploré les possibles « trous » [ou hypervolumes troués (Blonder 2016)] existant dans l'espace fonctionnel défini par les traits des espèces coexistant en un site donné d'après le modèle, toujours en utilisant les 11 mêmes sites. Les simulations ont montré que de tels trous pouvaient être présents, en particulier pour les conditions abiotiques les plus sévères (c'est-à-dire très froides ou sèches d'après les sites étudiés) (Gaüzère et al., soumis [66]). Plus généralement, l'étude de ces hypervolumes vides dans l'espace des traits semble permettre une évaluation plus fine de la façon dont les processus d'assemblage affectent la composition et la structure des communautés. Cette étude suggère en effet que **la vision par "filtres séquentiels"** (Fig. 3) des processus d'assemblage agissant sur la divergence/convergence des valeurs des traits (Bernard-Verdier et al. 2012) **peut s'avérer incomplète**, et que la considération des processus d'assemblage imbriqués et leur effet sur les hypervolumes fonctionnels pourrait permettre de mieux comprendre l'assemblage des communautés en fonction des traits. Ceci est bien entendu à confirmer par des analyses *in situ*, pour boucler la boucle.

L'ensemble de ces travaux démontrent la pertinence de l'utilisation de modèles basés sur les processus permettant de mieux comprendre les liens mécanistes qui existent entre traits et processus d'assemblages, et cette compréhension constitue un préalable indispensable aux approches « traits » telles qu'elles ont été utilisées jusqu'à maintenant. Les perspectives futures de l'utilisation du modèle devraient notamment consister à mieux appréhender les mécanismes permettant la coexistence et les implications pour le fonctionnement (voir *Projet*).

Assemblage d'espèces in situ et variabilité intra-spécifique

Comme mentionné plus haut, le rôle de la variabilité intra-spécifique est peu prise en compte dans les études d'assemblage des communautés. Pourtant, cette variabilité n'est pas nécessairement

difficile à appréhender. En effet, la variabilité au niveau d'un trait facilement mesurable peut être estimée en échantillonnant le plus d'individus possibles. D'autant plus que les communautés d'arbres en zone tempérée présentent d'ailleurs l'avantage d'être composées de relativement peu d'arbres (par rapport aux communautés d'arbres en zones tropicales notamment). La difficulté pour les arbres est davantage technique, puisque de nombreux traits sont mesurés au niveau des feuilles des individus (Wright et al. 2004), et celles-ci sont parfois difficile à atteindre.

Le gradient de placettes GMAP a fourni un cadre particulièrement intéressant pour étudier et quantifier la variabilité intraspécifique de traits d'espèces au sein de communautés d'arbres monospécifiques ou plus diversifiées. En effet, la comparaison de la variabilité intra-spécifique entre arbres uniquement en compétition avec des individus conspécifiques ou en environnement mélangé permettrait de tester si la compétition intra-spécifique seule mène plutôt à une convergence ou à une divergence des valeurs de traits par rapport aux arbres vivant dans un environnement avec compétition inter-spécifique. Au cours du projet DIPTICC et APPATS, j'ai ainsi pu mesurer des traits individuels au niveau des feuilles et du bois, reconnus comme pertinents pour refléter l'écologie des espèces du gradient (hêtre, chêne pubescent et sapin) : densité du bois et SLA (« Specific Leaf Area »). L'échantillonnage des feuilles a notamment eu lieu à l'été 2018 au cours d'une conséquente campagne de terrain, incluant des grimpeurs. Si les résultats ne montrent pas de tendances particulières pour le SLA, que ce soit entre purs et mélanges et entre sites, les résultats sur la densité du bois (échantillonnage pendant le post doctorat d'Emmanuel Defossez) semblent montrer une convergence plus forte des valeurs en peuplement pur par rapport aux mélanges (Defossez et al. soumis [69]).

Mais la variabilité intraspécifique ne se limite pas au phénotype des individus, estimé *via* les traits. Estimer « directement » la variabilité génétique apporterait des informations déterminantes pour aller plus loin au niveau des contraintes de coexistence sur la diversité génétique des individus. De plus cela permettrait de savoir si les traits sont sous sélection (autrement dit estimer le niveau d'adaptation locale des populations échantillonnées), et aussi pour approximer le potentiel adaptatif des trois espèces du gradient. Le potentiel évolutif est en effet rarement pris en compte et nous servira à décrire la réponse potentielle de ces espèces clés à la pression sélective induite par le changement climatique. Les individus échantillonnés dans le gradient GMAP ont été génotypés dans le cadre d'une collaboration avec le LECA (avec E. Bazin, S. Lobreux et le post doctorant T. Capblancq que nous avons co-encadré) au sein du projet APPATS. Les premiers résultats ont permis de montrer de forts niveaux d'adaptation locale chez le hêtre le long du gradient [47]. Les résultats sur le lien avec les traits sont en phase d'obtention mais ils ouvriront une première porte sur le test de l'intensité de la sélection multigénique en réponse à des facteurs environnementaux et son rôle critique sur le fonctionnement des écosystèmes forestiers lors de changements climatiques.

Assemblage d'espèces, régénération et herbivorie

Les contraintes environnementales sur les arbres ne sont pas les mêmes à tous les stades de vie. Autrement dit, la niche climatique des espèces varie selon le stade de vie (Nakashizuka, 2001). De plus il a été supposé que les premiers stades de vie des espèces d'arbres vont certainement être les stades les plus sensibles au changement climatique (Svensson et al. 2005 ; Walck et al. 2011). Ainsi les changements de probabilité d'établissement des semis seront des un processus-clés pour expliquer les changements d'abondance et de composition des communautés à venir. Pourtant

l'étude de la régénération des espèces d'arbres, stade crucial pour le renouvellement des peuplements, est le parent pauvre des travaux sur l'impact du changement climatique. La raison en est simple : comprendre les dynamiques de régénération au cours du temps nécessite des données sur le long terme pour pouvoir tenir compte, entre autres facteurs, de la forte variabilité inter-annuelle sur le niveau de régénération et des forts effets de covariables (perturbations climatiques, herbivorie). De plus, l'obtention de telles données est particulièrement fastidieuse.

Depuis la thèse de Marianne Bernard (2015-2018), en collaboration avec l'ONCFS et l'ONF, j'ai pu initier des travaux sur le suivi de la régénération sur le gradient GMAP, pour notamment tester si le niveau de régénération variait selon les conditions environnementales le long du gradient et selon le type de peuplement (pur ou mélangé). Avec trois années de suivi de la régénération sur les placettes, nous n'avons pas observé de différence significative entre peuplements purs et mélangés, et de faibles variations inter-sites (Bernard et al. en prép. [76]). Toujours dans le cadre de la thèse de Marianne Bernard, nous avons utilisé des jeux de données déjà assemblés sur des sites des Vosges (en collaboration avec l'INRA Nancy) pour tester l'effet de l'herbivorie sur le succès de régénération. Ainsi, dans une étude diachronique, nous avons pu montrer que l'exclusion des grands herbivores pouvait induire dans changements de dominance entre les espèces d'arbres [34]. Dans une autre étude synchronique compilant des données de dégâts d'herbivorie sur des semis échantillonnés le long de cinq gradients altitudinaux en Europe (de la Suède à l'Espagne, en collaboration avec 4 autres équipes du consortium BACCARA), nous avons montré que les dégâts d'herbivorie diminuaient avec la température, mais que l'herbivorie était un déterminant plus fort de la croissance des semis que le climat [64].

Changement climatique et changement de composition

Enfin, depuis mon arrivée dans l'équipe FORECAST fin 2014, j'ai aussi initié des travaux sur le site expérimental de Puéchabon, piloté par Jean-Marc Limousin et Jean-Marc Ourcival. Je suis notamment intéressé par l'exclusion de pluie sur le long terme actuellement en cours sur le site, et ce depuis 2003. J'ai notamment lancé un suivi botanique sur le site depuis début 2016, en particulier sur les placettes du dispositif MIND. Le but de ces relevés est de tester si la réduction des précipitations de certaines placettes (env. 30% de réduction) depuis plus de 10 ans a induit des modifications de la composition floristique des placettes.

Valorisation de ces travaux (numérotés selon la liste de publications) : 5 publications (28, 33, 34, 40, 47).

Axe 5 - Comment la biodiversité influe-t-elle sur la productivité dans les forêts tempérées, et comment les conditions climatiques influent sur ce lien ?

Comme évoqué plus en introduction de mes travaux, le changement climatique que subit actuellement la biosphère affecte le fonctionnement des écosystèmes *directement*, et notamment leur productivité, entraînant des changements des services rendus par ces écosystèmes, mais aussi *indirectement* en impactant la composition et la diversité des communautés (Fig. 1 et 8). L'originalité de mes travaux sur cet axe est triple. J'ai tout d'abord proposé les premiers tests sur ces effets indirects du changement climatique [35, 36]. Puis j'ai initié une série de travaux pour lier deux hypothèses, à savoir l'hypothèse d'assurance écologique [selon laquelle les communautés plus diverses en espèces résistent mieux aux fluctuations environnementales [Yachi & Loreau (1999)] et l'hypothèse de gradient de stress [« *stress gradient hypothesis* », selon laquelle les interactions entre espèces passent de la compétition à la facilitation quand les conditions environnementales deviennent trop difficiles (Bertness & Callaway 1994)] [16, 27, 35, 41, 43]. Enfin au niveau méthodologique, j'ai promu l'utilisation de modèles de dynamique forestière et la réalisation de mesures empiriques dans le cadre d'études *in-situ*. J'ai ainsi choisi de détailler mes travaux selon la méthode utilisée. Enfin, je voulais souligner que, depuis mon recrutement au CNRS en 2011, c'est assurément l'axe de recherche sur lequel j'ai consacré le plus de temps, notamment pour la mise en place du dispositif GMAP. C'est aussi dans le cadre de cet axe que j'ai encadré le plus d'étudiants et de post-doctorants.

Développement et utilisation de modèles pour étudier l'effet de la diversité sur le fonctionnement

Depuis mon post-doctorat à l'ETH de Zürich (2010-2011), j'ai été le premier à proposer d'utiliser un modèle de dynamique forestière pour explorer les liens diversité-productivité en forêt au sens large (moyenne, stabilité temporelle, résistance et résilience, effet du changement climatique...). Ce type de modèle - que ce soit le modèle ForClim que j'ai donc découvert à Zürich avec Harald Bugmann et Lorenz Fahse, ou ensuite le modèle ForCEEPS que j'ai développé avec l'aide de François de Coligny à l'AMAP à Montpellier – comporte en effet des propriétés pertinentes pour étudier ces liens. En fait, ces modèles permettent de prédire la composition d'une forêt et sa productivité en fonction de facteurs abiotiques (température, précipitations, conditions de sol) et biotiques (compétition, facilitation, herbivorie – selon les modèles), sont individu-centrés, et sont basés sur des hypothèses écologiques fondamentales comme la niche de succession (Rees et al. 2001), selon laquelle il existe un compromis entre croissance optimale et tolérance au stress (notamment l'ombrage).

- Travaux avec le modèle ForClim

Parmi les résultats marquants que j'ai obtenus à l'aide du modèle ForClim, j'ai montré que la diversité des communautés forestières simulées contrôlait fortement leur productivité (Fig. 16) [16]. Pour ce faire, j'ai simulé des communautés de diversité variée (de 1 à 30 espèces au départ – voir Fig. 17, panneau de gauche) et leur productivité sur le long terme, le long d'un gradient de 11 sites choisis pour représenter un fort gradient climatique (9°C de différence de température annuelle) et pour être représentatifs d'une grande partie des écosystèmes forestiers tempérés et

montagnards à l'échelle de l'Europe. En approfondissant les analyses, **cette relation diversité-productivité s'expliquerait par une complémentarité fonctionnelle au niveau de l'occupation de la canopée**, menant au fait que les forêts pluri-spécifiques seraient plus réactives aux événements de mortalité que les forêts mono-spécifiques [16].

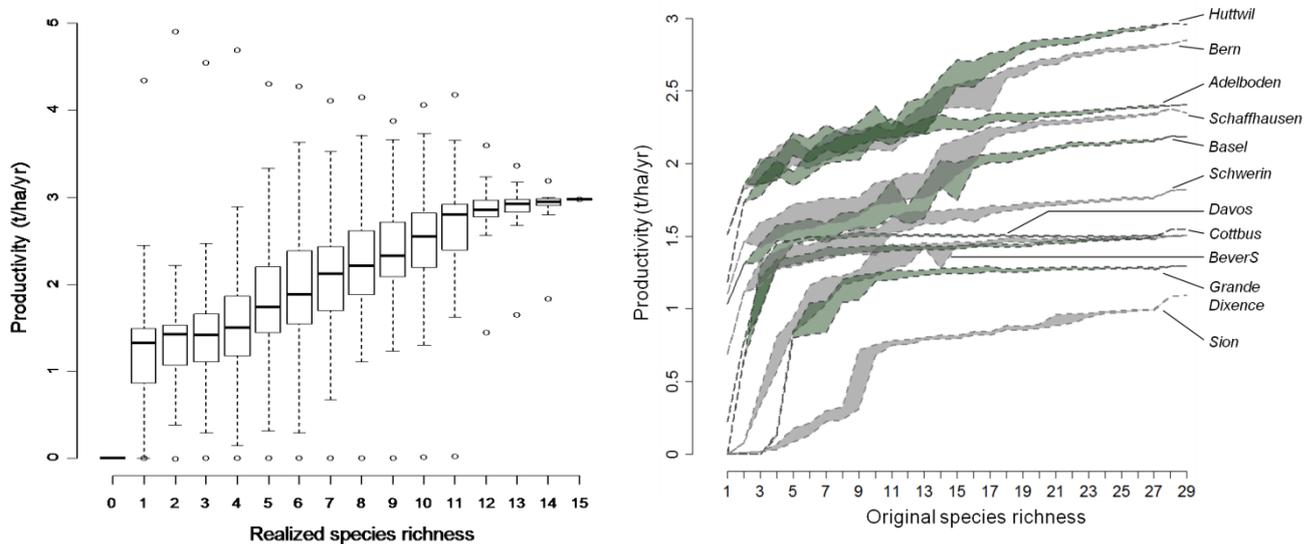


Figure 16 : Relation simulée entre richesse spécifique et productivité pour 11 forêts suisses et allemandes avec le modèle FORCLIM. (Gauche) Boîte à moustache de la productivité simulée en fonction de la richesse spécifique en fin de simulation (*realized species richness*) pour l'ensemble des sites (soit un total de 147741 simulations). (Droite) Estimation de la médiane (intervalle de confiance à 95 %) de la productivité en fonction la richesse spécifique en début de simulation (*original species richness*) pour chacun des 11 sites.

Avec cette même approche, j'ai ensuite pu montrer que la variabilité temporelle de la productivité était en moyenne plus faible pour les forêts riches en espèces que pour les forêts mono-spécifiques (Fig. 17) [27], et que cet effet était d'autant plus fort que le site est peu productif, et donc en conditions plus stressantes. Ce résultat est donc en accord avec l'hypothèse de gradient de stress. De plus, j'ai là aussi pu aller plus loin pour explorer les mécanismes responsables au sein du modèle. J'ai ainsi pu mettre en évidence que **cette plus grande résilience des forêts mélangées était procurée par l'asynchronie de réponse des espèces** présentes dans la communauté simulée.

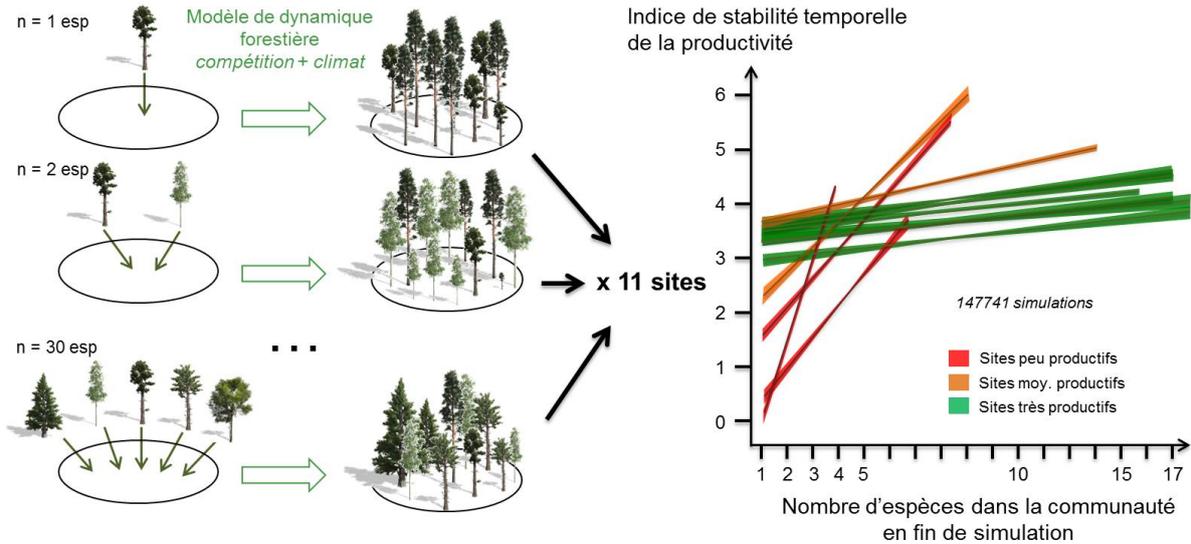


Figure 17: A gauche : Description schématique des expériences de diversité virtuelles réalisées. A partir d'un pool d'espèces variant de 1 à 30, le modèle de dynamique forestière permet de simuler la communauté résultant de l'action de la compétition et du climat, ainsi que la productivité de cette communauté. A droite : Graphique montrant l'effet de la richesse spécifique en fin de simulation sur la stabilité temporelle de la productivité des communautés simulées. Pour les 11 sites d'Europe centrale étudiés, les communautés les plus riches en espèces sont les plus stables au cours du temps, et cet effet est d'autant plus fort que le site est peu productif, c'est-à-dire que les conditions du site sont stressantes.

Enfin en utilisant des données de modèles climatiques régionaux j'ai pu établir des prédictions dans le futur pour les mêmes sites que dans les études citées ci-avant, en réalisant ainsi la première étude combinant les relation diversité –productivité et effet du changement climatique. Cet ensemble de plus de 300000 simulations ont permis de montrer que si le lien entre diversité et productivité est maintenu dans le futur, la force de la relation augmente dans les sites avec les conditions les plus sévères pour les arbres en terme de régénération et de croissance. La perte d'espèces-clés sous l'effet du changement climatique semble impacter plus sévèrement la productivité des écosystèmes forestiers lorsque les conditions environnementales deviennent plus difficiles dans le futur, notamment via de fortes sécheresses. Ce résultat confirme l'hypothèse de gradient de stress selon laquelle selon laquelle la force et la direction des interactions non-trophiques changent en fonction des conditions environnementales. Ainsi nos résultats suggèrent que considérer les effets indirects, liés au changement de composition des communautés, semble essentiel pour comprendre l'ampleur de l'impact du changement climatique sur la productivité forestière [35].

Prolongeant ces résultats, dans le cadre du post doctorat de Raul Garcia-Valdés (post doc 2014-2015), nous avons pu montrer que la perte d'espèces au niveau local engendré par le changement climatique pouvait causer des changements de productivité plus forts que des pertes d'espèces définies aléatoirement (c'est-à-dire comme classiquement réalisé dans les expérimentations). Via des simulations réalisées sur les mêmes 11 sites, nous avons éliminé successivement les espèces en fonction de leurs tolérances climatiques (tolérance au stress hydrique notamment). Les résultats ont montré que lorsque les espèces sont éliminées en fonction de leurs tolérances climatiques, la biomasse, productivité, et stabilité des communautés forestières simulées décroît plus vite le long du « gradient d'extinction d'espèces » que dans le cas d'extinctions

aléatoires [36]. Ce résultat illustre donc que les expérimentations diversité-fonctionnement « classiques » pourraient sous-estimer l'impact de la perte d'espèces au sein des communautés sur le fonctionnement des écosystèmes.

- Travaux avec le modèle ForCEEPS

Afin de disposer d'un outil plus souple, j'ai voulu développer mon propre modèle, en essayant d'améliorer le modèle ForClim (voir paragraphe sur ForCEEPS, p.21). De plus, cherchant à obtenir un modèle applicable et valide pour une large gamme de conditions, j'ai calibré et validé ForCEEPS pour la principaux types forestiers français, c'est-à-dire une large gamme des conditions trouvées en Europe (Morin et al. soumis [67]). La validité des prédictions a été montrée en comparant la productivité simulée par le modèle et la productivité mesurée sur des placettes avec un suivi dendrométrique sur le long terme et distribuées sur tout le territoire (réseau RENECOFOR – collaboration ONF, et les sites expérimentaux de Puéchabon et Font Blanche) (Fig. 18) (Morin et al. Soumis [67]). Le modèle pouvant expliquer 62 % de la variance des accroissements cumulés en surface terrière, ces valeurs se situent dans la même gamme que pour des modèles beaucoup plus détaillés au niveau des processus écophysologiques, et dépasse ce qui est actuellement obtenu sur des validations sur les flux (Bugmann 2001).

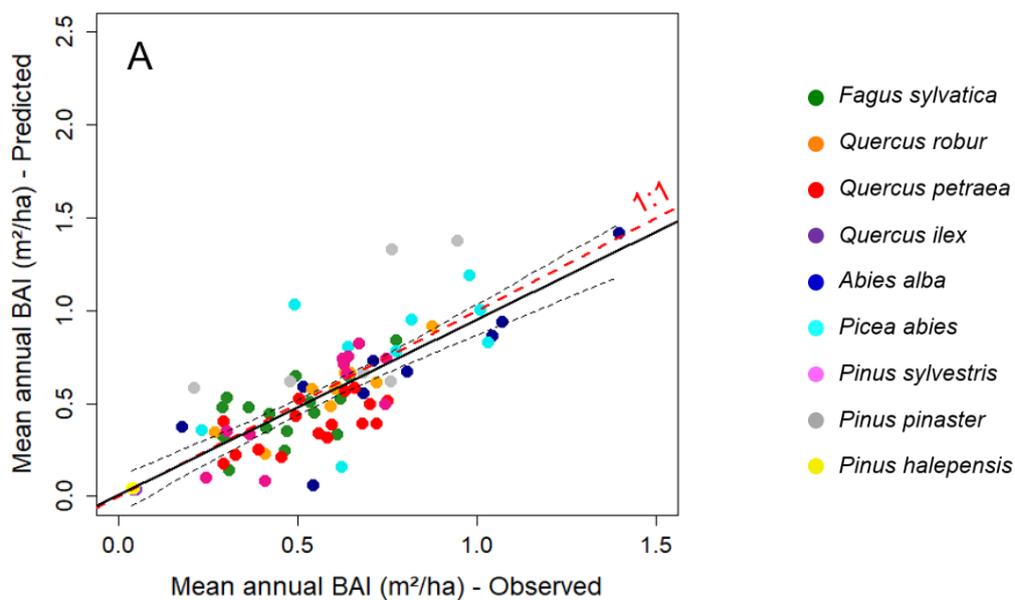


Figure 18 : Productivité annuelle moyenne du peuplement simulée par ForCEEPS sur les 82 parcelles sélectionnées contre la productivité annuelle moyenne observée du peuplement. La ligne noire est la ligne de régression du modèle linéaire de la relation entre la productivité observée et simulée du peuplement ($r^2=0.62$), avec l'intervalle de confiance représenté par les lignes pointillées grises ; la ligne rouge pointillée est la ligne 1:1. Ce travail est réalisé en collaboration avec Joannès Guillemot (CIRAS UMR Eco&Sols).

Le modèle a aussi montré sa capacité à reproduire des accroissements d'arbres en peuplements monospécifiques et mélangés de l'expérimentation ORPHEE gérée par l'INRA Pierroton [48]. De plus, le couplage avec un module d'herbivorie a permis de tester des hypothèses quant à l'effet de la diversité en essences sur la réduction de l'herbivorie à la processionnaire du pin (Master 2 de Thomas Damestoy).

Tests via des approches empiriques

- Travaux liés au dispositif GMAP

Le dispositif GMAP mis en place depuis 2013 a déjà permis d'explorer divers effets de diversité sur le fonctionnement, en particulier pendant les post docs de Emmanuel Defossez (2013-2014) et la thèse de Marion Jourdan (2015-2018), selon une approche de quasi-expérimentation *in situ*.

Tout d'abord, nos résultats montrent que les niveaux mesurés de *Net Biodiversity Effect* (ou « NBE » : indice construit en comparant la productivité observée du peuplement en mélange avec une productivité attendue d'après les deux peuplements monospécifiques) varient grandement selon les triplets (Fig. 19). Cependant, il semble que les mélanges Hêtre-Sapin ont tendance à permettre des taux d'*overyielding* (c'est-à-dire un NBE positif) plus forts que le mélange Hêtre-Chêne pubescent. De plus, l'*overyielding* est surtout dû à la réponse du Hêtre par rapport au Sapin, et ce d'autant plus que le triplet est situé dans un site peu stressant au niveau hydrique (Fig. 19) (Defossez et al. en prép. [74]). Ces résultats sur la Hêtraie-sapinière confirment ceux trouvés par Toigo et al. (2015) sur la France. Il nous faut cependant noter les niveaux d'*overyielding* mesurés dans les mélanges par rapport aux peuplements purs sont assez faibles en valeur absolue.

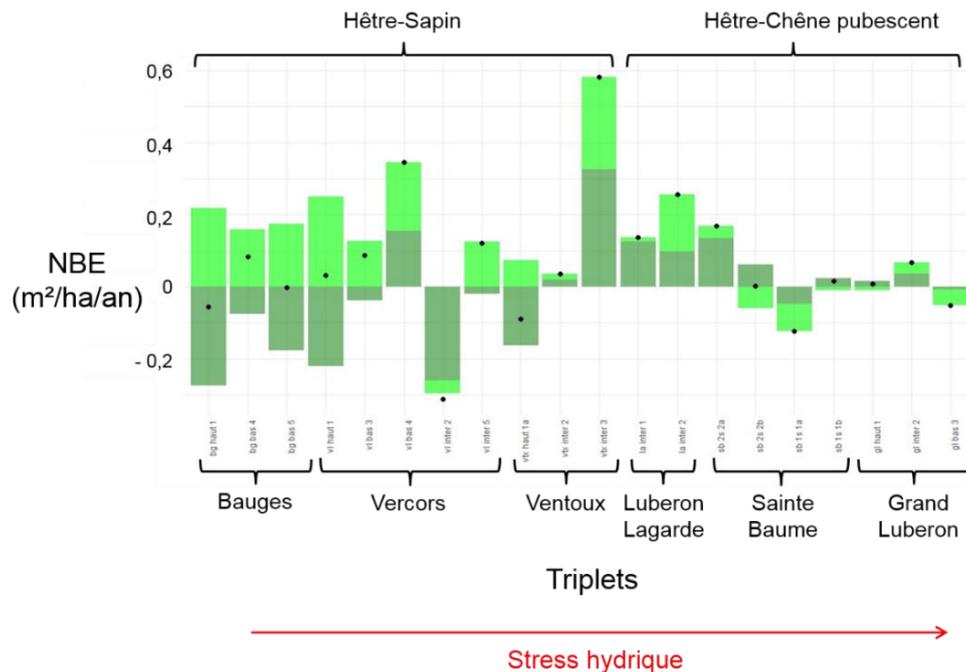
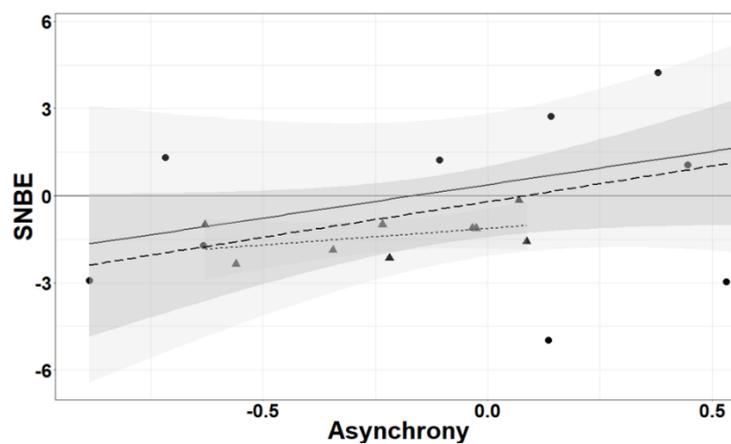


Figure 19: « *Overyielding* » (estimé via le NBE « *Net Biodiversity Effect* ») – voir Morin et al. 2011 [16] calculé pour chacun des triplets complets sur le réseau DISTIMACC. Vert clair : NBE du Hêtre ; vert foncé : NBE de l'autre espèce. Dans le mélange Hêtre-Sapin, il apparaît que le Hêtre bénéficie du mélange beaucoup plus que le Sapin. Ce constat est plus contrasté pour le mélange Hêtre-Chêne pubescent. Cependant les niveaux de NBE mesurés dans les mélanges par rapport aux peuplements purs sont assez faibles en valeur absolue (au mieux + 0.7 m² / ha / an d'accroissement en surface terrière, mais en moyenne + 0.15 m² / ha / an, sur tout le gradient). Les points noirs représentent le NBE total (somme des deux barres vertes claire et foncée) pour chaque triplet. Les triplets ont été classés en fonction du stress hydrique estimé.

Quant aux résultats portant sur la stabilité temporelle, ils montrent peu de différences entre peuplements purs et mélangés à l'échelle de la placette. Cependant, pour comprendre les relations entre diversité et stabilité temporelle du fonctionnement des écosystèmes comme la productivité, Loreau & de Mazancourt (2013) ont proposé deux types de processus principaux : l'*overyielding* ou *underyielding* du niveau moyen de productivité lié à la diversité et l'asynchronie de la réponse des espèces aux conditions environnementales. Il semble ainsi que **les patrons de stabilité temporelle observés sur GMAP soient principalement expliqués par l'asynchronie de réponse** des espèces aux conditions climatiques. En effet, plus les espèces présentes dans le mélange répondent de façon asynchrone aux variations climatiques, plus la stabilité du mélange est forte par rapport à l'attendu théorique (Fig. 20) (Jourdan et al. soumis [71]).

Figure 20 : Effet net de la diversité sur la stabilité temporelle de la productivité (« SNBE » par analogie avec le NBE pour la productivité moyenne) des triplets en fonction de l'asynchronie de réponse aux conditions environnementales des espèces sur l'ensemble du gradient. Les triplets des sites du Nord sont représentés avec des cercles, ceux du Sud avec des triangles. Les lignes sont les droites de régression de chaque modèle (ligne pleine : Nord ; ligne en pointillés courts : Sud ; ligne en pointillés longs : Nord et Sud).



La diversité n'est pas censée impacter uniquement le niveau moyen ou la stabilité temporelle d'un processus écosystémique comme la productivité, mais aussi sa résistance et sa résilience à des événements extrêmes, notamment climatiques (DeClerk et al. 2006). Ainsi, à partir de notre base de données de séries temporelles d'accroissements en surface terrière par placette, nous avons testé si les mélanges d'espèces étaient plus résistants et résilients, à l'échelle individuelle et du peuplement. Si les résultats à l'échelle peuplement sont peu contrastés, il semble cependant que la résistance et la résilience de la productivité dépende fortement de l'identité des espèces, en raison des **exigences physiologiques spécifiques**. Par exemple, pour une même intensité de stress, les espèces anisohydriques (hêtre et chêne, dans notre cas), réagissent plus lentement au stress, et résisteraient plus fortement que les espèces isohydriques (comme le sapin), qui réagissent plus rapidement au stress mais qui peuvent subir des dommages importants si la sécheresse perdure. Ainsi les peuplements mélangés composés de deux espèces ayant le même caractère hydrique montrent des réponses similaires à celles des peuplements monospécifiques lors d'un épisode de sécheresse extrême. Au contraire les peuplements mélangés composés de deux espèces ayant des caractères hydriques différents (par ex. sapin-hêtre) répondraient différemment de leurs peuplements monospécifiques respectifs. En ce qui concerne la résilience, les peuplements de sapins semblent se rétablir plus rapidement que les peuplements de hêtres. En effet les dommages causés par une sécheresse extrême sont plus faibles pour les espèces isohydriques (sapin) [41].

A l'échelle individuelle, l'analyse permet de séparer le rôle des interactions locales dans l'effet mélange et peuvent apporter des éléments-clés pour interpréter les patrons observés à l'échelle placette (Aussenac et al. 2017). Ceci nécessite d'utiliser des modèles statistiques prenant en compte davantage de facteurs que l'approche placette, notamment pour caractériser l'effet du

voisinage de chaque arbre (via des indices de compétition). La résistance et le recouvrement pendant/après la sécheresse (mesurés respectivement par l'ordonnée à l'origine et la pente – voir Fig. 21) varient selon les espèces et le sous gradient considérés. La différence la plus frappante est la très faible résistance à la sécheresse des sapins dans la partie nord du gradient, ce qui est cohérent avec la physiologie de l'espèce, le sapin ayant des valeurs intrinsèques de résistance à la sécheresse légèrement plus faibles que le hêtre (Niinemets & Valladares 2006) (Fig. 21). Dans la partie sud, les arbres sont plus résistants et montrent un recouvrement plus rapide que ceux du nord. La résistance du hêtre et du chêne sont similaires, mais le recouvrement est deux fois plus rapide pour le hêtre [43]. Enfin la proportion d'arbres hétérospécifiques au voisinage d'un individu a un effet significatif sur la résistance à la sécheresse des hêtres et chênes dans le sud, et des sapins dans le nord (Fig. 21). La proportion de voisins hétérospécifiques augmente significativement la résistance des chênes et des sapins, peut-être par une diminution de la compétition intraspécifique pour l'eau causée dans des peuplements mélangés (Grossiord et al. 2014). En revanche, la proportion d'arbres hétérospécifiques diminue la résistance des hêtres. [43]. Ce travail a fait l'objet d'une collaboration avec G. Kunstler (IRSTEA Grenoble).

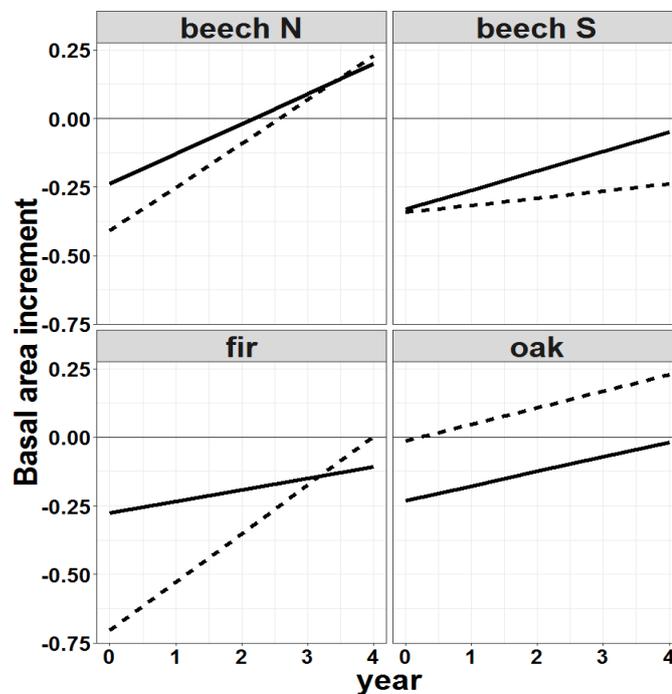


Figure 21 : Réponse des arbres en termes d'accroissement en surface terrière (« Basal Area Increment ») après un épisode de sécheresse extrême (voir Jourdan et al. [43]). Les lignes rouge, verte, bleue et violette représentent respectivement le hêtre dans la partie nord du gradient et dans la partie sud, le sapin et le chêne. Les lignes pointillées et pleines représentent respectivement les réponses des individus entourés seulement d'arbres conspécifiques et celles des individus au voisinage d'arbres hétérospécifiques.

- Autres tests empiriques

J'ai également utilisé d'autres approches que le dispositif GMAP pour aborder cette thématique du point de vue empirique. J'ai participé à une méta-analyse qui a apporté les premiers éléments sur le rôle du climat sur l'effet diversité sur la productivité. Nous avons notamment montré que l'effet augmentait avec les précipitations à l'échelle globale [38].

J'ai aussi utilisé des données d'expérimentation, comme le dispositif ORPHEE mis en place par l'INRA Pierroton depuis 2009, comme lors du stage de Master 2 de Mélanie Hongsavanh en 2015.

Gestion et diversité productivité

Grâce aux projets DISTIMACC et REFORM, et la thèse de Marion Jourdan et le post doctorat de Maude Toigo, j'ai initié des travaux sur l'effet de la gestion sur la relation diversité-productivité, et sur les possibles solutions apportées par la gestion pour maintenir un certain niveau de productivité. Pour le moment, ces travaux ont essentiellement relevé de la modélisation (avec ForCEEPS).

En effet, un module de gestion a été implémenté dans ForCEEPS entre l'été 2017 et janvier 2018. Ce module permet de programmer des coupes selon divers critères, aussi bien en fonction de l'état existant (coupe d'un certain pourcentage de surface terrière, déclinés ou non différemment selon les essences présentes – par exemple la coupe préférentielle du Hêtre dans un mélange Hêtre-Sapin-Epicéa), que de l'état final visé (pourcentage relatif des différentes essences, surface terrière cible). Le type de coupe peut aussi être paramétré (éclaircie par le bas, par le haut, intermédiaire, ou encore selon une distribution de diamètre), ainsi que la durée de rotation. Dans le cadre de la thèse de Marion Jourdan et le post doc de Maude Toigo, nous avons effectué des premières études avec ce module, qui nous a permis de tester si la gestion pouvait permettre de maintenir des peuplements mélangés productifs d'ici 2100, en considérant le changement des conditions climatiques, sur GMAP (Jourdan et al. en prép. [73]) et sur un gradient de sites européens (Toigo et al. en prép. [75]).

Valorisation de ces travaux (numérotés selon la liste de publications) : 13 publications (13, 16, 19, 27, 28, 35, 36, 37, 38, 39, 41, 43, 48).

Bilan et réflexions sur plus de 15 ans de recherche

Rayonnement des travaux

Mes travaux de recherche ont eu des impacts aussi bien à l'échelle internationale que nationale. Depuis mes travaux de thèse et de post-doctorat à Montréal, je suis reconnu comme un des premiers à avoir développé des modèles mécanistes de répartition d'espèces à large échelle, et à avoir quantifié les différences de prédictions de ces modèles avec ceux relevant de l'approche corrélative. Par exemple, les études Morin & Thuiller (2009) [7] et Dormann et al. (2012) [19], qui traitent de ce sujet, sont mes deux articles les plus cités, voir Annexe 1). C'est également sur ce thème que j'ai obtenu ma bourse Marie-Curie (2007-2009) et mon premier projet ANR comme coordinateur (2011-2015). Depuis bientôt 10 ans et mon recrutement au CNRS, je suis aussi reconnu comme expert de la thématique « biodiversité et fonctionnement des écosystèmes », notamment pour les forêts. En effet, mes travaux de modélisation ont été particulièrement novateurs puisqu'ils proposaient d'utiliser un outil (c.-à.-d. les modèles de dynamique forestière) totalement nouveau pour appréhender ce type de questions. Cet aspect novateur a été renforcé par la possibilité de décortiquer finement les processus impliqués. Sur le plan conceptuel, mes travaux sur l'effet du climat sur les relations diversité-productivité ont été parmi les premiers à réellement lier les thématiques d'impact du changement climatique sur les écosystèmes forestiers et effet de la biodiversité sur le fonctionnement. Quant à la portée de mes travaux de terrain sur ce thème, permis par mon recrutement au CNRS, elle est illustrée par le fait que j'ai été invité à participer à trois projets de recherche à plus de 400k€ depuis 5 ans et à deux COST-Actions de l'Union Européenne (voir Annexe 3). J'ai aussi été invité à 12 reprises à donner des conférences dans des manifestations internationales ou des séminaires invités à l'international sur ces deux thèmes, et à 12 workshops à l'étranger sur l'un ou l'autre de ces thèmes (Annexe 2). J'ai de plus présenté 21 communications orales dans des conférences internationales, et rédigé et/ou coordonné 5 articles de revue ou d'opinion sur chacun de ces sujets (Morin & Lechowicz 2008 ; Dormann et al. 2012 ; Morin 2015 ; Cordonnier et al. 2018 ; Bykova et al. 2019).

A l'échelle nationale, j'ai eu un rôle moteur et structurant pour les recherches sur le devenir des forêts en réponse au changement climatique, et en particulier sur le rôle des forêts mélangées. Outre les divers financements que j'ai obtenus depuis 8 ans (notamment 3 projets ANR - 1 en tant que coordinateur, 1 en tant que co-coordinateur, 1 en tant que leader de workpackage), j'ai été invité à 16 reprises dans des colloques ou séminaires nationaux (Annexe 2), et je participe à plusieurs groupes scientifiques (GDR TheoMoDive *Théorie et Modélisation de la Biodiversité* depuis sa création en 2014, et SOERE Tempo où je dirige le groupe de travail sur les systèmes d'observations innovants). Je suis ainsi reconnu comme un expert pour les recherches forestières impliquant changement climatique et biodiversité. Cette reconnaissance m'a notamment permis d'intégrer le Conseil Scientifique du programme BGF (Biodiversité, Gestion Forestière et Politiques Publiques, Ministère en charge de l'écologie et du Groupement d'intérêt public ECOFOR, et ministère en charge de l'agriculture), qui étudie les relations entre biodiversité et gestion forestière, et finance des projets de recherche. Je participe aussi à plusieurs groupes de travail et observatoires nationaux (Groupe de travail sur le changement climatique (IUCN), Plateforme pour la biodiversité Forestière (Ministère de l'Agriculture et de l'Alimentation, Observatoire des Forêts Sentinelles (Réserves Naturelles de France) (voir Annexe 6). J'ai aussi été

invité en tant qu'expert à d'intervenir auprès de l'Assemblée Nationale (Oct. 2019) et de l'Union Européenne (Fév. 2020) au sujet de l'adaptation des forêts au changement climatique, aussi bien en termes d'écosystèmes cibles que de leviers d'action pour développer des mesures d'atténuation. Enfin, l'orientation récente de mes travaux vers une plus grande implication dans l'opérationnel en concertation avec certains acteurs de terrain et de politiques publiques (développement d'une version « user-friendly » de ForCEEPS pour l'Office National des Forêts ; développement de projets co-dirigés avec l'ONF - comme le projet DISTIMACC ; et mes travaux de vulgarisation sur ce sujet [par ex. 53, 73]) devraient pouvoir influencer la gestion des forêts françaises.

Quant à mon implication à l'échelle locale et notamment dans mon unité, j'ai récemment pris la direction de l'équipe FORECAST (*FOREts, Changement globaux et Adaptation : Simulations et expérimentations*) (8 chercheurs et 3 ITA et 5 personnels temporaires en 2020). Je suis aussi responsable depuis début 2015 de la plateforme Système d'Information en Ecologie du CEFE (2 ITA) dont les missions sont organisées autour des outils d'analyses spatiales et SIG, les bases de données et la modélisation. Cette plateforme développe notamment des bases de données en écologie interfacées sur internet, des outils de diffusion de ces bases de données sur internet, et des outils de collecte de données collaboratives ; donne des formations ; et joue un rôle pilote et moteur dans ce domaine au sein de l'OSU OREME, sur la place de Montpellier et au sein de l'INEE. Je participe aussi à la formation des étudiants à Montpellier (voir annexe 10), et j'ai fait partie de l'équipe organisant les séminaires scientifiques en Ecologie et Evolution sur Montpellier entre 2011 et 2018 (entre 3 et 5 personnes). Depuis 2015, je coordonne un module d'enseignement en Master 2 intitulé « Impacts des changements climatiques sur les organismes, écosystèmes et la société », et j'ai fait passer la participation à ce module d'environ 20 étudiants en 2015 à plus de 45 en moyenne ces dernières années.

Retour critique sur mes travaux

Mes travaux ont ainsi un impact certain, mais cela n'empêche pas d'en faire une analyse critique, du moins sur les points fondamentaux et sur certains points méthodologiques.

Faut-il comprendre pour prédire ?

Si je devais définir un fil rouge à mes travaux, je pense que cette question serait un bon candidat. Outre le fait que cet aphorisme synthétise le pont entre recherche fondamentale et plus appliquée qui caractérise mes travaux, il résume le dilemme auquel doivent faire face les chercheurs et chercheuses en écologie face aux changements globaux. En effet, comme je l'écrivais en introduction, l'urgence sociétale et politique de disposer de prédictions fiables impose une contrainte nouvelle pour la recherche, puisque les prédictions demandées concernent des systèmes et phénomènes dont le fonctionnement n'est pas encore pleinement compris (Mouquet et al. 2015 ; Maris et al. 2018).

Ainsi, si cette urgence a le mérite de stimuler l'étude des questions fondamentales sur l'étude de la répartition des espèces et la coexistence au sein des communautés, il n'en reste pas moins que dans de nombreux domaines liés à ces questions, les connaissances ne sont pas encore assez complètes pour pouvoir fournir des prédictions fiables. C'est pourquoi les prédictions proposées sont souvent réalisées avec des approches simplificatrices, comme l'approche corrélative

des modèles de répartition d'espèces. Face à des phénomènes complexes, les solutions phénoménologiques sont souvent employées. Après tout, les lois de Kepler datant du XVII^{ème} siècle ne permettent-elles pas de prédire avec une forte exactitude le mouvement des planètes, sans pour autant requérir une compréhension complète de l'attraction gravitationnelle ? Ou, plus proche thématiquement, le nombre d'espèces dans une zone donnée n'est-elle pas bien prédite en considérant (presqu')uniquement la taille de l'aire géographique considérée (Rosenzweig 1995) ?

Sans rentrer davantage dans ce débat épistémologique de fond (Cartwright 1983), je pense cependant que baisser les bras devant l'ampleur du défi de la prédiction est une erreur, car devant la nécessité de prendre des décisions, le décideur trouvera toujours quelqu'un pour proposer des prédictions et trouver que « c'est mieux que rien ». Or je suis intimement convaincu que vis-à-vis des impacts du changement climatique, l'utilisation d'approches phénoménologiques peut s'avérer très risquée voir dangereuse, d'une part parce que la nature corrélative des modèles ne garantit rien quant à leur robustesse de prédiction [comme nous l'avons démontré (Journé et al. 2019)], mais surtout parce que le changement climatique va mener à des conditions originales, comme des climats locaux sans équivalent (Ohlemüller et al. 2006). Ainsi, les prédictions doivent être faites dans des conditions différentes de celles où sont établies les relations statistiques. Je pense donc que le caractère corrélatif de la plupart des modèles employés et la faible robustesse de cette approche (Journé et al. 2019 [44]) – corroborant d'autres études (Fourcade et al. 2018) – doit être plus clairement exposé, et ce notamment pour éviter des décisions hâtives (en conservation par exemple) qui pourraient être prises suite aux résultats obtenus via cette approche. La même critique pourrait être faite au sujet du fonctionnement des écosystèmes, où l'utilisation de « *proxys* » basés sur les traits fonctionnels. Cette approche est en effet de plus en plus utilisée puisqu'elle bénéficie de l'essor des bases de données à large échelle, comme la base TRY (Kattge et al. 2011), mais elle est aussi corrélatif et limitée [comme le montre cette étude récente (van der Plas et al. 2019)].

Selon moi, même si nous ne disposerons sûrement jamais de modèles « parfaitement mécanistes » étant données la force des processus stochastiques et chaotiques en écologie et la diversité des échelles à considérer, le nombre grandissant d'études prenant en compte des normes de réaction validées pour certains processus-clés (comme la photosynthèse, la croissance, la phénologie, la mortalité...) et pour un grand nombre d'espèces (par ex. Choat et al. 2012) constitue un fort encouragement au développement d'alternatives aux approches phénoménologiques. Les alternatives davantage basées sur les mécanismes sont ainsi en plein essor (Ehrlén & Morris 2015 ; Briscoe et al. 2019), et mes propres travaux essaient d'appuyer en ce sens, notamment avec mes études de modélisation avec les modèles PHENOFIT et ForCEEPS.

De l'apport de la modélisation en écologie

A l'autre bout du gradient « corrélations-mécanismes » en écologie, se trouvent des chercheurs qui proposent de modéliser la biosphère dans son ensemble (Purves et al. 2013). Il s'agit d'un autre sujet épineux, et la pertinence d'un tel but dépend essentiellement du niveau de détail que l'on souhaite obtenir. De plus, l'amélioration de la puissance de calcul ne résout pas tous les problèmes, car **nous sommes avant tout limités par nos connaissances fondamentales sur les écosystèmes**. En ce sens, je pense qu'il faut être prudent avec les espoirs placés dans le *Deep Learning*, même si je reconnais que pour certains processus, cet ensemble de technique peut s'avérer très intéressant. De même, je suis assez réservé sur l'utilisation de l'*inverse modelling* pour calibrer certains paramètres de modèles, car on prend alors le risque de l'équifinalité et donc de perdre la signification biologique

des paramètres, qui est - selon moi - justement l'intérêt principal de la modélisation orientée vers les processus. Cependant de tels affichages d'intentions ont le mérite de mettre les modèles sur le devant de la scène en écologie - et de montrer leur intérêt, un peu comme les modèles climatiques globaux utilisés pour les prédictions du GIEC. En effet, la modélisation constitue un outil nécessaire dès lors que l'on cherche à établir des prédictions dans le futur (et donc par nature invérifiables à court terme), comme cela est le cas dans le contexte des changements climatiques.

Cependant, je n'adhère pas totalement à cette approche globalisante en écologie. S'il faut toujours garder à l'esprit que les modèles ne peuvent représenter exactement la réalité, ils sont néanmoins utiles pour illustrer de manière pédagogique des abstractions (Gotelli 2001 ; Chave 2005). Mon approche est avant tout déterminée par la recherche de la plus grande parcimonie, c'est-à-dire « expliquer le plus avec le moins ». Un modèle doit donc s'établir dans un sens croissant de complexité¹, pour finalement obtenir un modèle où seuls les facteurs pertinents sont pris en compte (Schaeffer 1981). Bien entendu les modèles doivent, tant que faire se peut, s'appuyer sur des résultats expérimentaux, afin de gagner en pertinence, réalisme ou précision (selon le triangle de Levins 1966). Cependant, outre l'élégance qu'elle peut revêtir, cette approche parcimonieuse peut aussi en retour permettre de fournir de nouvelles hypothèses pour la recherche expérimentale (Woodward 1987 ; Morin 2015 [28]; Morin et al. soumis [67]). Je crois en effet qu'**un des intérêts majeurs de la modélisation est de générer des hypothèses** à tester.

Je n'élude cependant pas que les approches que je développe sont perfectibles, et que nombre d'améliorations sont notamment nécessaires pour aller plus loin, comme je le développe dans la partie *Projet*. Je pense notamment que mes travaux de modélisation se situent essentiellement sur le gradient généralité-réalisme du triangle de Levins (voir Fig. 12), au détriment parfois de la précision. Cependant, mes dernières avancées avec le modèle ForCEEPS (Morin et al. soumis [67]) tendent à améliorer ce point, essentiel pour étendre le champ d'application du modèle, notamment dans le domaine de la gestion adaptative des forêts (voir *Projet*).

La diversité des espèces d'arbres dans les forêts européennes

Une critique qui peut être faite à mes travaux sur la diversité d'arbres est le faible nombre d'espèces d'arbres en Europe, c'est-à-dire dans les écosystèmes sur lesquels se focalisent la plupart de mes travaux. En effet, la diversité ligneuse en Europe est relativement faible par rapport à d'autres régions du globe. Mais je pense au contraire qu'il s'agit d'une chance puisque cela i) permet de mieux décortiquer les interactions entre espèces et ii) rend possible le développement d'une approche intégrée permettant de lier climat, répartition, interactions entre espèces et fonctionnement (voir partie *Projet*).

De plus, la forte variabilité des conditions dans lesquelles se trouvent les écosystèmes forestiers européens, de la zone boréale à la zone Méditerranéenne, avec également beaucoup de zones de montagne, confère à cette région un statut de laboratoire à ciel ouvert particulièrement intéressant, que j'essaie d'exploiter dans mes travaux de modélisation (Toigo et al. en prép. [75] mais aussi empiriques (Bernard et al. soumis [64] ; et dispositif GMAP).

¹ Dans le sens où des composantes sont ajoutées au modèle, mais seulement si celles-ci permettent d'augmenter la pertinence du modèle.

En ce qui concerne le type de diversité considéré, mes travaux se focalisent principalement sur la diversité taxonomique (diversité en essences ou interspécifique), du fait du fort effet d'identité des espèces dans les communautés avec un nombre d'espèces relativement faible. Cependant j'essaie d'interpréter comment les caractéristiques ou traits des espèces permettent d'expliquer leurs interactions et/ou leurs effets sur le fonctionnement de l'écosystème [par ex. 16, 27, 41, 43], en particulier *via* les différences fonctionnelles entre communautés. Pour ce faire, j'utilise souvent une approche « trait par trait », et rarement des « indices fonctionnels » composites, basés sur les moyennes ou variances d'ensemble de traits (par ex. Laliberté & Legendre 2010). En effet ces approches sont trop souvent dépendantes du nombre et type de traits considérés, et ne sauraient être exhaustives dans leur représentation de la diversité des communautés. Quant à la diversité phylogénétique, qui considère les distances phylogénétiques entre espèces, elle fait selon moi très peu de sens pour les communautés d'arbres européens. En effet, la distinction angiospermes/gymnospermes explique le plus souvent l'essentiel des différences, et il n'est donc point besoin de quantifier des distances phylogénétiques pour obtenir davantage de pouvoir explicatif, ce dernier étant souvent faible même avec beaucoup d'espèces (Cadotte 2011). Enfin, j'ai commencé à m'intéresser au niveau infra-espèce dans mes travaux les plus récents [47], qui ouvrent des perspectives nouvelles, en particulier pour l'étude de la coexistence (voir *Projet*).

Réflexion sur l'utilisation de la substitution « espace – temps » en écologie

Mes études de terrain sur les liens climat-diversité-fonctionnement, et en particulier celles utilisant le dispositif GMAP, utilisent la variabilité environnementale (en particulier climatique) dans l'espace pour faire des inférences sur la réponse possible des espèces et des écosystèmes au changement climatique. Cette approche, classique dans l'étude de l'impact du changement climatique *in-situ*, est nommée « *space for time substitution* » (substitution espace-temps), et suppose que l'effet de la substitution spatiale à un moment donné est équivalent à l'effet des variations temporelles dans un endroit donné (Dunne et al. 2004). La pertinence de cette approche est actuellement débattue, car de nombreux facteurs confondants (sol, variabilité génétique) nuisent à l'extrapolation de tels résultats dans le contexte temporel du changement climatique (Vallet & Perot 2018). Cependant, cette approche reste une des plus pertinentes pour explorer l'effet du climat et de la composition sur le fonctionnement forestier, car l'expérimentation en conditions contrôlées est particulièrement difficile pour les arbres. De plus, le dispositif GMAP a été pensé pour minimiser l'effet de ces facteurs confondants (même roche mère, même exposition).

Diversité, fonctionnement des écosystèmes et processus

Concernant mes travaux sur le fonctionnement forestier, je me suis principalement focalisé sur la productivité primaire. Ce processus est central puisqu'il représente l'entrée de matière et d'énergie dans l'écosystème. S'il reste encore beaucoup à comprendre sur le lien diversité-productivité (voir ci-après), et si j'ai aussi participé à des expérimentations sur d'autres processus, comme la décomposition (sur le dispositif GMAP, dans le cadre de la thèse de Marion Jourdan), une meilleure prise en compte d'autres processus sera nécessaire pour aller plus loin, en particulier dans la prédiction globale des impacts du changement climatique avec le modèle ForCEEPS (voir partie *Projet*).

Dans sa version actuelle, ForCEEPS simule les interactions entre arbres essentiellement *via* la compétition pour la lumière. Cette ressource est primordiale, et structure la plupart des communautés d'arbres, une fois le pool local d'espèce défini. Cependant, il semble nécessaire de considérer la compétition pour d'autres ressources, et notamment l'eau, pour augmenter la précision des prédictions (voir *Projet*). L'implémentation d'un module de micro-climat, dont le rôle en forêt est actuellement en pleine redécouverte (Lembrechts & Lenoir 2020), est aussi une piste intéressante pour tester de nouvelles hypothèses sur les effets de facilitation en forêt, effets qui ne sont actuellement pas considérés dans mes travaux.

Mais au sujet de la compétition pour la lumière, et de la complémentarité fonctionnelle entre espèces qui émergerait à ce sujet vis-à-vis de la productivité, mes travaux ont suggéré que la stratification verticale au sein d'un peuplement peut constituer un axe de différenciation temporelle des niches des espèces et aboutir à une meilleure complémentarité d'utilisation de la ressource lumière (Kohyama and Takada 2012). Cependant, cette hétérogénéité de tailles augmenterait également l'importance relative de la compétition asymétrique avec un effet potentiellement négatif sur la croissance moyenne du peuplement (Cordonnier et al. 2018). Un modèle comme ForCEEPS peut justement être le bon outil pour parvenir à faire des prédictions en prenant en compte la résultante de ces deux effets, avec de plus un intérêt appliqué fort en foresterie. Plus généralement, un tel outil paraît intéressant pour explorer les hypothèses et les liens mécanistes entre coexistence, complémentarité entre espèces, contraintes climatiques et fonctionnement [39 et voir *Projet*].

Réflexions sur la production scientifique en général, et sur la recherche forestière au CEFÉ et au CNRS en particulier

Malgré le rayonnement certains de mes travaux, que j'ai essayé d'illustrer ci-avant, ce n'est pas à moi de juger la qualité de ma production scientifique. Par contre, je souhaiterai ici discuter de quelques éléments au sujet de la production scientifique en général.

Il est évident que la pression croissante oblige les chercheurs à sélectionner les thématiques et les sujets « rentables » à court terme (en terme de publications, voire de brevets). Ce faisant, une dérive se met en place, les chercheurs se concentrant sur des thématiques « qui rapportent » et qui présentent moins de risques. Il semble pourtant inévitable que cette évolution ne nous mène pas dans la bonne direction. De plus, le retour en arrière est très difficile car plus de publications signifie plus de financements, ce qui alimente ce cercle vicieux et empêche d'en dévier. Les effets délétères de ce « système » sont même bien documentés (par ex. « *The natural selection of bad science* » Smaldino & McElreath 2016).

Cet encouragement d'une science à court terme, notamment *via* la recherche par projets, n'incite donc pas investir dans des travaux à long terme qui pourtant sont essentiels pour mieux comprendre les conséquences des changements globaux, par exemple. Un autre effet pervers est la rentabilité exigée des thèses, qui oblige donc les directeurs de thèse « responsables » à choisir des sujets de thèse « peu risqués » (comprendre : qui permettront d'avoir une ou des publications facilement, donc au détriment de la créativité). Pourtant, apprendre à définir un sujet de recherche fait partie intégrante de la formation d'un futur chercheur. Je me souviens par exemple de ma première année de thèse, qui fut à la fois frustrante car je pouvais orienter ma thèse dans différentes directions, et avec le recul, excitante pour la même raison.

Cependant, je ne souhaite pas non plus me hisser en parangon de vertu scientifique. En effet, j'ai aussi profité d'effets d'aubaines en me greffant à certaines études, sans que cela me coûte trop de temps. Plus généralement, j'ai aussi eu la chance d'utiliser des approches de modélisation pour beaucoup de mes travaux. Ces approches, bien qu'elles demandent parfois un travail énorme de développement et/ou d'analyses (contrairement à l'idée reçue du « pousse-bouton »), peuvent cependant présenter, en moyenne, un aspect moins « risqué » que certaines études expérimentales par exemple. Pourtant, j'ai aussi bien conscience que focaliser encore davantage mes travaux sur la modélisation m'aurait certainement permis de davantage produire de publications scientifiques, sésame pour les financements, et encadrer davantage de doctorants et post-doctorants (en imaginant que j'eusse pu le faire dans de bonnes conditions). Mais une fois recruté au CNRS, j'ai choisi d'investir une partie de mon temps de recherche (et de recherche les financements adhoc) pour initier le dispositif de terrain GMAP. Ce choix fut dicté par des raisons scientifiques bien sûr - et le succès que connaît le dispositif (en termes de collaborations, si ce n'est, pour le moment, en termes de papiers) ne fait bien évidemment pas regretter pas ce choix - mais aussi par le sentiment que si un chercheur fraîchement recruté, pouvant donc se permettre d'avoir une vision à plus long terme que pendant ses années de postdoc, ne se lançait pas dans un tel investissement, alors qui le ferait ?

Je voudrais ainsi souligner la part importante de mon temps de travail qui a été dédiée à la mise en place de ce dispositif depuis 2013 (je n'ai pas gardé de traces exactes mais cela doit faire à peu près 25 jours par an en moyenne). En particulier, les phases de prospection sont peu visibles et très coûteuse en temps et énergie, mais elles sont néanmoins essentielles. Cela me permet également de souligner une autre difficulté, qui est lié au très faible soutien technique dont j'ai bénéficié. Plus de 95% de l'aide technique sur le dispositif fut réalisée par des personnes en situation précaire (stagiaires, techniciens sur CDD, doctorants, post-doctorants). En effet, les deux équipes auxquelles j'ai appartenu depuis mon entrée au CNRS n'avait chacune qu'un technicien ou ingénieur en leur sein, pour au moins 7 chercheurs. Dans ces conditions, j'ai développé et je maintiens encore GMAP principalement avec ma propre activité de terrain, mais je reconnais ne pas être très confiant dans l'avenir à moyen terme sur la pérennité du dispositif. Sauf si la politique sur les recrutements de personnels techniques change dans les prochaines années (...).

Retour sur mon expérience d'encadrement

Jusqu'à mon recrutement au CNRS en 2011, j'avais seulement encadré des étudiants en Licence. Les différent.e.s étudiant.e.s en master et en thèse, ainsi que les plusieurs postdocs que j'ai encadré depuis 2012, m'ont donc permis de pleinement découvrir cette facette du métier de chercheur. J'ai ainsi encadré directement 3 doctorants, 6 post-doctorants et 4 Master 2 (voir Annexe 4), ainsi que plusieurs étudiants de licence et M1. J'ai également été et suis toujours investi dans le suivi de la thèse de plusieurs étudiants et de plusieurs post-docs. La fonction d'encadrant est fascinante en ce sens qu'il faut s'adapter à chaque étudiant. Pour ma part je préfère ne pas encadrer trop d'étudiants de façon simultanée, car mon niveau d'encadrement est assez élevé (du moins lorsque je me compare à mes collègues). Cette forte implication est nécessairement chronophage, mais permet d'aller plus loin avec l'étudiant, et généralement de bien approfondir les résultats. Pour moi, le défi est donc de mettre l'étudiant dans les meilleures conditions, sans brider sa créativité et sa curiosité, et les étudiants que j'ai encadrés m'ont tous dit qu'ils avaient apprécié ce mode d'encadrement. Je sais cependant qu'il existe d'autres façons de faire, et qu'il est évident que ceci m'empêche de

superviser un grand nombre d'étudiants et de postdocs en même temps, mais ce type d'encadrement « proche » est pour moi la plus respectueuse pour les étudiants, sauf bien sur si l'étudiant désire fonctionner autrement. J'ai également conscience que la croissance de mes activités d'administration et de vulgarisation de la recherche vont mener à dégager moins de temps à l'encadrement d'étudiants.

3. Projet de recherche

Mes travaux, qui ont jusqu'ici essentiellement porté sur l'aspect « cible » des écosystèmes forestiers vis-à-vis des changements globaux, ont permis, il me semble, de grandes avancées pour mieux comprendre et prédire comment la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes forestiers sera modifiée par les changements globaux de l'échelle continentale à l'échelle locale, en se focalisant particulièrement sur les processus biologiques et écologiques et donc *via* des outils se voulant les plus mécanistes possibles (voir *Synthèse des travaux effectués*). Cependant il reste des points d'achoppement pour parvenir à améliorer la robustesse de ces prédictions. Le premier d'entre eux étant l'implémentation d'une **approche intégrative** pertinente permettant d'étudier les impacts des changements globaux sur la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes forestiers. Pour ce faire, il faudra notamment améliorer la considération des **mécanismes de coexistence** dans les assemblages d'espèces et l'explicitation des **mécanismes de complémentarité** entre espèces vis-à-vis du fonctionnement (Fig. 22).

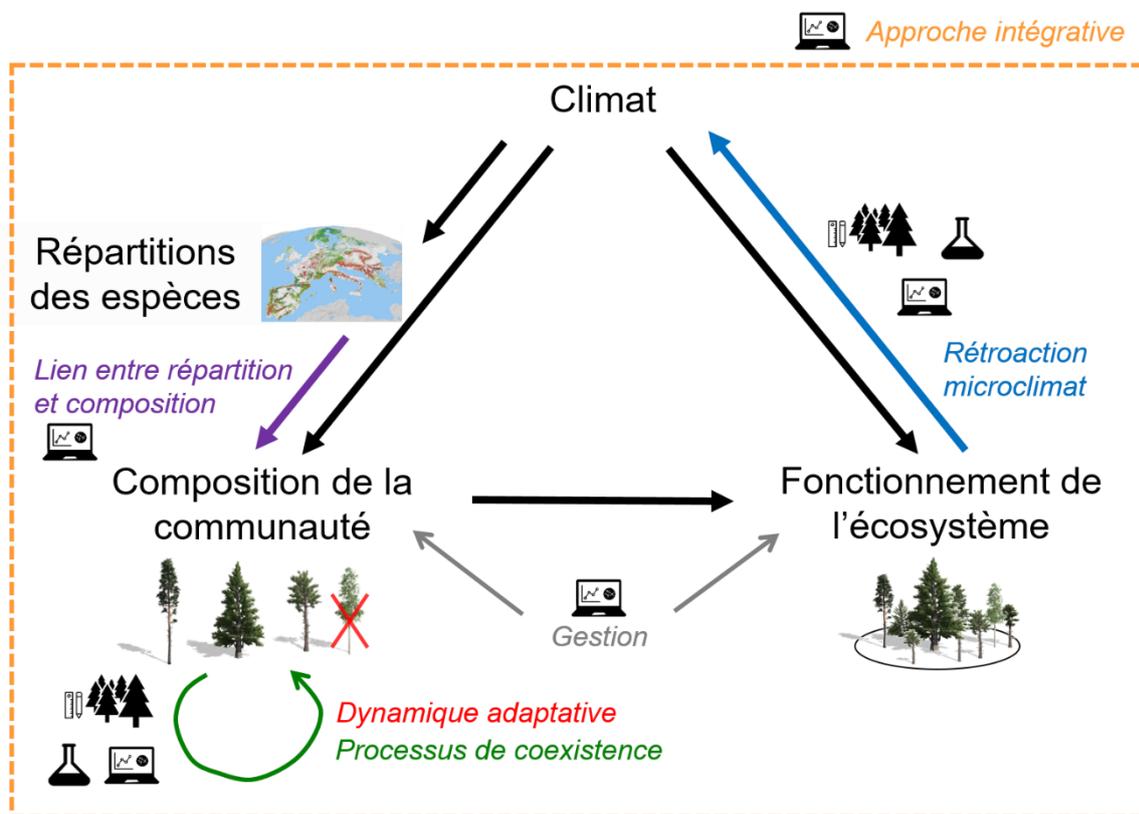


Figure 22: Diagramme conceptuel de mes projets et perspectives de recherche. Les principales évolutions sont identifiées en couleur.

-  Analyse de bases de données
-  Expérimentations
-  Modélisation
-  Etudes empiriques de terrain

Une grande partie de mes travaux au cours des cinq prochaines années chercheront donc à lever ces verrous qu'ils soient fondamentaux ou plus appliqués. De plus, en cohérence avec mon

implication grandissante depuis deux ans sur les réflexions autour du rôle des d'atténuation des forêts, je souhaite orienter une partie de mes recherches sur **le rôle des forêts comme levier d'action**, et notamment sur la question du stockage du carbone.

1. Vers une approche intégrative permettant étudier les impacts des changements globaux sur la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes forestiers

Etat de l'art

La vaste majorité des études visant à prédire les changements de répartition d'espèces et d'assemblages des communautés en réponse aux changements globaux ont utilisé des approches phénoménologiques, à savoir ses modèles macroécologiques et les modèles empilés de répartition d'espèces. Les modèles macroécologiques (par ex. Jetz & Rahbek 2002) reposent sur l'existence de contrôles macroécologiques sur l'assemblage des communautés, en établissant un lien statistique entre le nombre d'espèces au sein d'une unité géographique et les valeurs des variables environnementales qui caractérisent la même unité (Dubuis et al. 2011). Les modèles empilés de répartition (ou S-SDM pour « *Stacked - Species Distribution Models* ») s'appuient sur une simple superposition de modèles corrélatifs de répartition des espèces (voir Guisan & Rahbek (2011) pour des explications plus détaillées). De telles approches phénoménologiques peuvent s'avérer très risquées voir dangereuses, d'une part parce que la nature corrélative des modèles ne garantit rien quant à leur robustesse de prédiction comme nous l'avons démontré (Journé et al. 2020 [44]), mais surtout parce que le changement climatique va mener à des conditions originales, comme des climats locaux sans équivalent dans le passé (Ohlemüller et al. 2006). Ainsi, les prédictions doivent être faites dans des conditions différentes de celles où sont établies les relations statistiques sous-tendant les prédictions. Quant au fonctionnement des écosystèmes, de plus en plus de projections sont réalisés en utilisant les traits fonctionnels comme fonction de transfert, en bénéficiant de l'essor des bases de données à large échelle, comme la base TRY (Kattge et al. 2011). L'utilisation de tels « *proxys* » basés sur les traits fonctionnels se généralise donc, mais souffre aussi d'une dérive corrélative forcément limitante comme cela a été récemment illustré (van der Plas 2019). La combinaison des deux approches a ainsi par exemple déjà mené à des cartes futures de diversité fonctionnelle (par ex. Thuiller et al. 2006).

Bien entendu ces différentes approches ont des vertus, notamment leur applicabilité à un très grand nombre d'espèces su fait de la grande disponibilité de données de répartition (par ex. la base de données GBIF) et de traits (par ex. TRY). **Mais une alternative est pourtant absolument nécessaire** (Briscoe et al. 2019). En effet, que ce soit pour étudier la répartition de la biodiversité à différentes échelles spatiales ou la relation entre biodiversité et productivité forestière, une approche de modélisation plus mécaniste est plus pertinente et donc souhaitable. En effet, je pense que seule la compréhension des phénomènes permet d'établir des prédictions, surtout lorsque ces prédictions doivent se faire sous de nouvelles conditions, comme dans le cas des changements globaux.

Pour ce faire, une option serait d'utiliser des DGVMs les modèles dynamiques de végétation [« *Dynamic global vegetation models* » ou DGVMs (Sitch et al. 2003)], qui s'appuient sur des principes physiologiques de base pour représenter la diversité des formes de végétation et leur fonctionnement en un ensemble relativement restreint de types fonctionnels semi-empiriques de plantes (PFT). Des développements sont en cours pour raffiner ces modèles jusqu'à l'espèce, mais

il n'y a encore rien de probant à l'heure actuelle. En effet, les PFT ne représenteraient pas de façon adéquate les variations observées dans les caractéristiques fonctionnelles des plantes et leurs effets sur le fonctionnement des écosystèmes (Pavlick et al. 2013). Ainsi, si cette approche est intéressante à l'échelle globale, elle n'est pas assez précise à l'échelle locale pour considérer la finesse de l'effet des interactions entre espèces.

Fort de mes travaux passés, **je pense qu'il est primordial et désormais possible de développer une approche davantage basée sur les mécanismes**, liant modèles de répartition mécanistes et modèles prédisant l'assemblage des communautés et le fonctionnement associé.

Projet de travaux

Pour développer une telle approche intégrée, le défi principal réside dans la façon de lier des modèles orientés vers les mécanistes travaillant à des échelles différentes : modèles simulant l'aire de répartition des espèces d'arbres à l'échelle européenne/régionale et modèles d'assemblages d'espèces au sein des communautés simulant aussi le fonctionnement de l'écosystème forestier à l'échelle locale. Cette tâche est rendue possible par la calibration du modèle de répartition PHENOFIT pour la plupart des espèces dominantes en Europe, et par le développement du modèle ForCEEPS.

A l'échelle locale, le développement du modèle ForCEEPS depuis mon recrutement au CNRS a permis de développer un outil-clé pour lier composition des communautés et fonctionnement [36, 48, 67]. Cependant il n'en reste pas moins qu'un tel modèle de dynamique forestière reste peu performant quant à la prise en compte du filtre biogéographique déterminant la composition potentielle d'une communauté (Fig. 2). Ce point pourrait être résolu en forçant les entrées de ForCEEPS par un modèle de répartition d'espèces prenant en compte les contraintes environnementales pour définir un *pool* local d'espèces (Fig. 23), comme le modèle PHENOFIT. Celui-ci (Chuine and Beaubien 2001, Morin et al. 2007 [4]) est un modèle simulant la répartition des espèces à l'échelle continentale et régionale, en fonction des variables abiotiques du milieu et de paramètres spécifiques à l'espèce mais biologiquement explicites (comme par exemple la réponse de la phénologie à la température, la résistance au gel et au stress hydrique). Depuis 10 ans, le modèle a été calibré et validé pour beaucoup d'espèces européennes, ce qui renforce la faisabilité de cette partie du projet. Un tel modèle intégratif permettrait par ce couplage de prendre en compte les facteurs et processus (biotiques et abiotiques) jouant à des échelles spatiales différentes, permettant d'établir des scénarios de changements pour les forêts européennes, à l'instar des scénarios climatiques de l'IPCC. Il est important de noter qu'avec un tel couplage, l'écueil reproché aux approches séquentielles des modèles de communautés basés sur les traits (Bernard-Verdier 2012) au sujet du manque de prise en compte des contraintes environnementales dans les interactions entre espèces (autrement dit le filtre biotiques comporte aussi des contraintes abiotiques, voir HilleLambers et al. 2012), est écarté puisque ForCEEPS considère ce phénomène.

Un tel outil améliorera donc notre connaissance des processus écologiques fondamentaux qui déterminent la composition des communautés forestières, et cherchera à démontrer qu'il est possible de tendre vers une « approche mécaniste de la biodiversité et du fonctionnement des écosystèmes ».

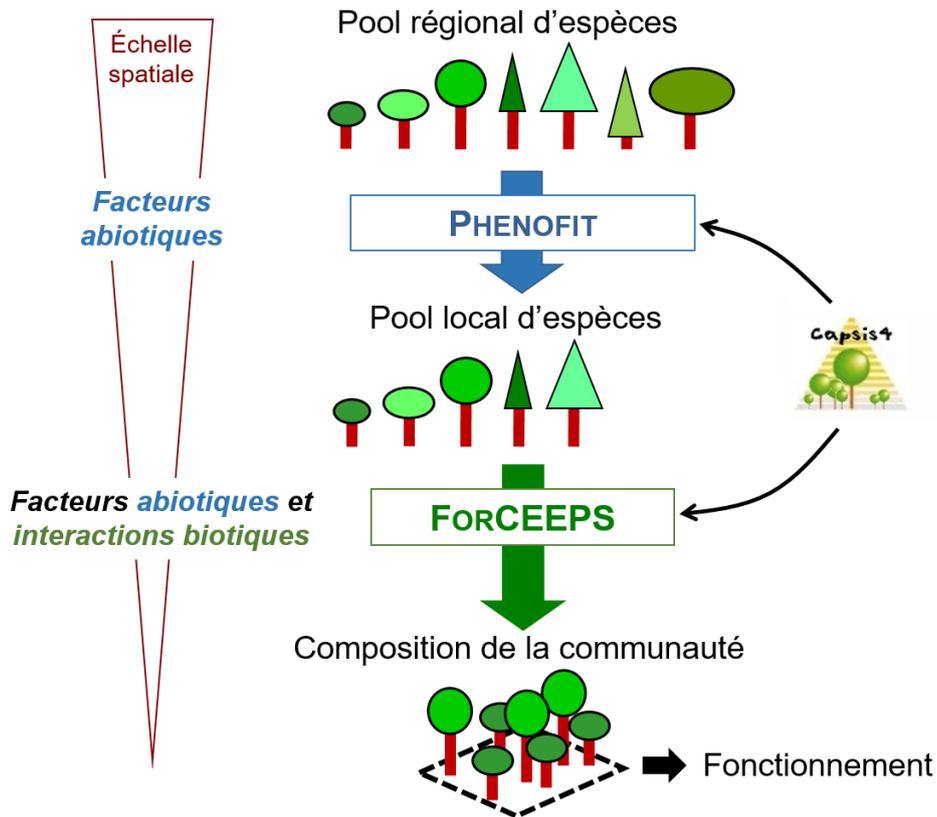


Figure 23 : Schéma conceptuel de l'approche intégrative proposée.

Au sujet de la faisabilité de ce travail, il est primordial de noter qu'il sera réalisé en collaboration avec Isabelle Chuine (équipe FORECAST, CEFÉ), et sera d'autant plus favorisé par le fait que PHENOFIT a été porté sur la plateforme CAPSIS, c'est-à-dire celle où a été développé ForCEEPS, ce qui lève de nombreux verrous techniques relativement au couplage.

Quant à la pertinence de l'approche, outre la robustesse des deux modèles utilisés (pour PHENOFIT voir Chuine & Beaubien 2001 ; Morin et al. 2007 [4] ; Cheaib et al. 2012 ; et pour ForCEEPS voir Chauvet et al. 2017 [33], Morin et al. 2020 [48] ; Morin et al. soumis [67]), elle sera consolidée par des améliorations futures. Ces améliorations concerneront principalement le modèle ForCEEPS, et notamment l'implémentation d'un module plus réaliste de la compétition pour l'eau entre arbres, et de la survie aux événements de sécheresse. Sur ce dernier point, des premiers travaux ont été engagés avec N. Martin-StPaul de l'URFM (INRA Avignon) qui travaille sur le modèle écophysiological SurEAU, qui prédit la cavitation dans les vaisseaux liée au stress hydrique. SurEAU a été porté sur CAPSIS récemment (depuis décembre 2019), ce qui facilitera aussi les avancées dans cette direction. Au niveau du lien entre PHENOFIT et ForCEEPS, il pourra être intéressant de pousser le couplage en implémentant un module de reproduction dans ForCEEPS, nourri par PHENOFIT.

2. Importance des mécanismes de coexistence et de complémentarité dans le fonctionnement des écosystèmes

Etat de l'art

Diverses études ont pointé la nécessité de mieux prendre en compte les mécanismes de coexistence dans les études liant diversité et fonctionnement (Loreau 2010 ; Turnbull et al. 2013). En effet, appréhender la coexistence possible des espèces apparaît comme un pré-requis essentiel avant de chercher à estimer l'effet des interactions entre ces espèces sur le fonctionnement de l'écosystème. Ceci est spécialement pertinent pour les écosystèmes forestiers, où le temps long impose de savoir si les compositions des communautés sont transitoires ou non (Cordonnier et al. 2018 [39]). Par exemple, des études récentes ont montré que si la diversité en espèces favorise bien la productivité de l'écosystème, elle ne garantit pas nécessairement la coexistence des espèces sur le long terme (Turnbull et al. 2013 ; Cordonnier et al. 2018b).

La théorie moderne de la coexistence (Chesson 2000) repose sur l'importance relative des différences relatives de fitness entre espèces (qui tendent à l'exclusion compétitive des espèces les moins performantes) et des différences de niche dites « stabilisantes ». Les mécanismes de stabilisation sont notamment le partage des ressources et l'effet de stockage (*storage effect*, selon lequel la variabilité spatio-temporelle des contraintes environnementales favorise des espèces différentes dans l'espace et/ou le temps). Quant aux mécanismes supposés pour expliquer l'effet de la diversité en arbres sur le fonctionnement des écosystèmes forestiers, ils sont généralement décomposés en effets de sélection ou de complémentarité de niche entre espèces (Loreau & Hector 2001). Les effets de complémentarité concernent notamment la partition de niche entre espèces (Barry et al. 2019). Cependant, les effets de complémentarité et de sélection couramment mesurés dans les expériences de biodiversité ne quantifient pas précisément les processus de coexistence, et surtout les différences de niche qui régissent la coexistence des espèces (Turnbull et al. 2013). Ainsi, alors que les mécanismes de coexistence et de complémentarité des espèces vis-à-vis du fonctionnement (que j'appellerai « *complémentarité fonctionnelle* » par la suite) apparaissent nécessairement liés, voire identiques (Loreau & Hector 2019), puisqu'ils dépendent en grande partie des mêmes *drivers* (compétition et contraintes environnementales), le lien entre ces mécanismes est rarement fait. Ce constat a notamment fait l'objet d'un article d'opinion que j'ai coordonné - avec un élargissement aux mesures de gestion (Cordonnier et al. 2018 [39]).

Sans aller jusqu'à évoquer le poids de la distinction historique entre écologie des communautés et écologie fonctionnelle, la principale explication au fait que coexistence et complémentarité fonctionnelle soient si rarement étudiées conjointement est que leurs cadres théoriques respectifs ont développés indépendamment. De plus, chaque cadre a ses propres écueils : bien que prometteuse, l'application de la théorie moderne de la coexistence a été rare, peut-être en raison de sa complexité mathématique (Ellner et al. 2016, Cordonnier et al. 2018) ; alors que la complémentarité fonctionnelle est le plus souvent estimée par la décomposition statistique proposée par Loreau & Hector (2001), qui ne renseigne pas précisément sur les mécanismes en jeu.

Pourtant, ces deux cadres théoriques reposent sur l'effet de la compétition et des contraintes environnementales sur la performance des individus, et cherchent à parvenir à montrer les deux mêmes « *graâl* ». Le premier consiste à identifier comment et dans quelles circonstances la compétition intraspécifique devient plus forte que la compétition interspécifique (du fait de la différenciation de niche entre espèces). Le second à montrer comment des fluctuations environnementales favorisent de façon différentielle les espèces quand les conditions

environnementales changent [processus nommé ‘effet de stockage’ pour la coexistence (« *storage effect* », Chesson 2000) et ‘dynamiques compensatoires’ pour le fonctionnement (Gonzalez & Loreau 2009)].

Projet de travaux

Je souhaite donc pleinement incorporer la thématique de la coexistence des espèces dans mes travaux sur le lien entre composition des communautés et fonctionnement (Fig. 2). Pour ce faire, je propose dans un premier temps d’explorer une piste récemment proposée, consistant à utiliser des patrons de traits fonctionnels comme indicateurs des mécanismes de coexistence dans les communautés et permettant de faire le lien avec la complémentarité fonctionnelle entre espèces (Adler et al. 2013). Cette approche est relativement facile à appliquer sur des sorties de modèles ou des mesures empiriques, tout en permettant de dépasser l’étude des interactions par paires d’espèces dans l’étude de la coexistence, qui limite les perspectives d’application.

Puis, dans un deuxième temps, il s’agira de tester plus spécifiquement des mécanismes de complémentarité fonctionnelle en forêt dépendant des processus de coexistence, à savoir l’hypothèse de ‘compacité de canopée’ (« *canopy packing* », Jucker et al. 2015), ou une nouvelle hypothèse que je cherche à tester l’hypothèse de ‘compacité d’arbres’ (« *tree packing* »). Selon l’hypothèse de compacité de canopée, les peuplements plus riches en espèces, ou avec une diversité fonctionnelle plus forte, tendraient à mieux occuper l’espace dans la canopée, et ainsi à optimiser le captage de la lumière à l’échelle de l’écosystème, et donc à maximiser la productivité. Quelques études ont démontré ce phénomène pour des peuplements spécifiques (Jucker et al. 2015). Il est notable que le même type d’hypothèse au niveau racinaire (« *root segregation* ») n’a pas été validé à ce jour (Barry et al. 2019). L’hypothèse de compacité d’arbres quant à elle renvoie à la possibilité que les forêts mélangées hébergeraient en moyenne davantage d’arbres que les forêts moins riches en espèces, selon la partition de niche entre espèces. Si une telle hypothèse n’a jamais été réellement formulée (mais voir Pretzsch & Biber 2016), des travaux préliminaires que je suis en train de réaliser *via* des simulations avec ForCEEPS, suggèreraient que ce patron pourrait expliquer une part significative de l’effet diversité sur la productivité forestière. Cette hypothèse constituerait en fait un premier exemple simple de l’apport des processus de coexistence sur la complémentarité fonctionnelle entre espèces.

Là encore, je compte m’appuyer sur à la fois sur des travaux de modélisation et de terrain pour réaliser les travaux de cette perspective.

- Travaux de modélisation

Comme suggéré par Ellner (2016), les approches par simulations peuvent être particulièrement pertinentes pour réconcilier les deux cadres théoriques (coexistence et complémentarité fonctionnelle). En effet, la complexité et la quantité des facteurs et contraintes à considérer impose un besoin de simplification permis par la modélisation. Pour ma part, je projette d’utiliser ForCEEPS pour atteindre cet objectif. En effet, dans un tel modèle de dynamique forestière, les patrons de coexistence et de complémentarité sont simulés selon des principes fondamentaux (*via* des normes de réaction aux contraintes environnementales, compétition pour la lumière), et il est aussi possible de les raccrocher aux cadres théoriques évoqués sans tomber dans la circularité. D’autre part les paramètres des espèces peuvent être utiliser comme « traits » des espèces (Morin et

al. 2011), d'autant plus que la plupart des paramètres définissant les espèces dans ForCEEPS sont dérivés ou sont liés à des caractéristiques physiologiques ou écologiques des espèces (Morin et al. soumis [67]). Il sera ainsi possible de tester si l'hétérogénéité temporelle des conditions environnementales (une des conditions du *storage effect*) (Adler et al. 2013) favorise ou non la coexistence des espèces en faisant varier l'intensité de changement des conditions et les espèces mises en compétition en fonction de leurs « traits ». Une autre approche intéressante peut être de réaliser des simulations « d'invasibilité » (HilleRisLambers et al. 2012) avec le modèle, en testant quelles espèces (et donc quelle combinaison de traits) permet d'envahir des communautés dite 'résidentes'. Ce travail se fera notamment en collaboration notamment avec Cyrille Violle, membre du département Ecologie Fonctionnelle du CEFÉ, spécialiste de l'analyse des patrons fonctionnels dans la composition des communautés végétales.

Le test des hypothèses de *canopy packing* et de *tree packing* profiteront des derniers développements du modèle. En effet, au sujet du *canopy packing*, ForCEEPS permet désormais de simuler la taille de couronne (houppier) des arbres (Morin et al. soumis [67]). Il s'agira donc de tester quelles composition d'espèces permettent d'optimiser l'espace occupé par les houppiers des arbres, en fonction des traits des espèces et des conditions environnementales. Quant à l'hypothèse de *tree packing*, la caractéristique-clé du modèle est qu'il permet de contrôler (ou non) la densité d'arbres dans les communautés simulées. Il sera donc possible de réaliser des simulations de diversité initiale variée, avec ou sans contrôle de densité en arbres, et de tester si le nombre d'arbre augmente avec le nombre d'espèce et si cet effet peut expliquer une part importante de l'effet positif de la diversité sur la productivité généralement mis en évidence (Morin et al. 2011 [16]).

Ces types d'expérimentations virtuelles pourront être réalisées sur une large gamme de conditions, profitant de la robustesse de ForCEEPS, validé pour des communautés forestières alpines, tempérées, et méditerranéennes (Morin et al. soumis [67]). De plus, j'ai récemment obtenu l'accès aux données ICP (<http://icp-forests.net/>, qui contiennent des données sur plus de 400 placettes avec suivi dendrométriques distribuées sur toute l'Europe) afin de valider ForCEEPS sur l'ensemble du continent, et de conduire ce genre de simulations sur une gamme élargie de conditions. A court terme, j'espère pouvoir encadrer une thèse sur ces questions et avec ces outils et données.

- Travaux de terrain

Les résultats de modélisation pourront être validés *via* des études de terrain. Par exemple, le *canopy packing* pourra être testé sur le dispositif GMAP, qui est parfaitement adapté pour ce test en comparant des triplets de placettes le long de gradients de conditions environnementales. Il sera donc question d'estimer les volumes de houppiers sur les placettes, et de tester si les volumes sont plus grands dans les placettes plus diversifiées, et si cela explique les différences de productivité mesurées.

Concernant le *tree packing*, le dispositif GMAP n'est pas idéal pour ce faire puisque la variation de la densité des placettes a été contrôlée lors de la mise en place. Pour cette question, je compte donc m'appuyer sur les données d'inventaires européens pour tester ce patron sur une grande gamme de peuplements et de conditions. Là aussi j'ai récemment obtenu l'accès aux données du consortium FunDIV-EU [collaboration avec S. Ratcliffe (NBN UK) et M. Scherer-Lorezen (Univ. De Friburg)].

3. Autres perspectives de recherche fondamentales

Au-delà des deux pistes principales que je viens de développer, je souhaiterai aussi explorer d'autres questions.

Rôle du microclimat dans la coexistence et la complémentarité fonctionnelle

Les rétroactions du fonctionnement sur le microclimat forestier peuvent influencer les patrons de composition des communautés via la régénération (Lembrechts & Lenoir 2020). Je compte explorer des pistes dans cette direction grâce au dispositif GMAP, *via* la mise en place de capteurs de température et humidité complétant ceux déjà en place et la continuation du suivi de la régénération. Le contraste entre peuplement purs et mélangés permis par le dispositif permettra un test fort de ces possibles effets microclimatiques. Plus généralement, je pense qu'il est important de continuer à investir en temps (et en argent, si possible) dans des études sur l'impact du changement climatique que la régénération des peuplements et sur la mortalité.

Il sera aussi possible de réfléchir à des améliorations de ForCEEPS pour pouvoir implémenter de tels effets.

Adaptation au changement climatique

Afin de mieux anticiper les impacts du changement climatique, je souhaiterai prendre en compte les processus adaptatifs des espèces. En effet, malgré la longévité de la majorité des espèces d'arbres, des exemples d'adaptation rapide existent, même chez les arbres (Lavergne et al. 2010).

Pour ce faire, je compte continuer ma collaboration avec le LECA de Grenoble sur l'étude de l'adaptation locale au climat des espèces du gradient GMAP. De plus, profitant des compétences présentes au CEFE, et plus généralement sur Montpellier, je souhaite faire incorporer dans le modèle ForCEEPS un module d'évolution, en incluant des mécanismes de reproduction et d'hérédité. Ce processus sera facilité par le fait que les deux modèles prennent en compte la variabilité intraspécifique. Quant au couplage PHENOFIT-ForCEEPS, il sera aussi concerné car les processus adaptatifs seront bientôt implémentés dans PHENOFIT (collaboration : I. Chuine).

Extention du dispositif GMAP

Je souhaite continuer à étendre le dispositif, notamment vers d'autres mélanges d'essences. En effet, un tel gradient gagne en intérêt lorsqu'il comprend de plus en plus de types de peuplements et de conditions échantillonnées. La principale réflexion concernera le compromis entre étendre les conditions considérées et/ou les types de peuplements échantillonnés.

Plus généralement, depuis sa mise en place, le dispositif a permis d'initier de nombreuses collaborations (collaborations intra-CEFE, et avec d'autres unités : IRSTEA Grenoble, INRA Nancy, INRA Pierroton, INRA Avignon, LECA Grenoble, WSL Zürich, CSIC Madrid) et son intérêt a été souligné par sa labellisation comme tâche d'observation par l'OSU OREME, validant son ancrage sur le long terme. Je souhaite donc capitaliser sur l'effort qu'a constitué sa mise en place. Je vais aussi m'efforcer de continuer à y encourager d'autres études en collaboration avec d'autres chercheurs, car ce dispositif est actuellement unique pour étudier toute question portant sur les effets conjoints de la diversité et des conditions environnementales sur les écosystèmes forestiers.

Investissement dans la télédétection

De grandes avancées technologiques et méthodologiques sont actuellement réalisées en télédétection, que ce soit pour la détection d'espèces ou quantifier la productivité à l'échelle de placettes. J'ai d'ailleurs récemment participé à un article d'opinion/revue au sujet des futures perspectives rendues possibles par ces nouveaux outils (Randin et al. 2020 [46]). Je pense que ce fort potentiel peut profiter au dispositif GMAP et nourrir des paramètres de ForCEEPS. J'ai ainsi déjà initié des collaborations avec la Maison de la Télédétection à Montpellier et avec l'IRSTEA Grenoble sur cet aspect.

4. Puits carbone des forêts et gestion

Comme je l'ai mentionné auparavant, mes travaux se sont presque exclusivement focalisés sur l'aspect « cible » des forêts face au changement climatique, et notamment leur vulnérabilité. A l'avenir, je voudrais aussi investir l'aspect « levier d'action » que représentent les forêts dans l'atténuation du changement climatique.

Ce souhait a une double origine. Tout d'abord, mes travaux sur les relations entre climat, diversité et fonctionnement trouvent naturellement des ramifications appliquées, comme le montrent mes travaux en étroite collaboration avec l'ONF. De plus, l'implémentation d'un module de gestion relativement sophistiqué dans ForCEEPS va sans doute renforcer ces liens. Ensuite, et c'est la raison qui rend cette perspective de travail urgente à mon sens, il apparaît que les forêts en France soient « à la croisée des chemins ». En effet, les pressions pour renforcer le rôle de puits de carbone des forêts sont en forte augmentation. En France, alors que 15% de nos émissions de CO₂ sont captées par les forêts, les objectifs définis lors de la COP21 fixent un objectif d'augmentation de 50% la séquestration de CO₂ par les forêts d'ici à 2050. Ainsi se pose la question de **savoir s'il est possible d'augmenter ce puits par l'effet de la gestion forestière, sans pour autant altérer les autres services écosystémiques** assurés par les forêts (qui pour la plupart dépendent très fortement de la diversité biologique) (TEEB 2010) ?

L'importance du rôle de stockage de carbone par les forêts et les objectifs de réduction des émissions est ainsi souvent invoqué pour justifier une sylviculture plus « dynamique » pour la forêt française, c'est-à-dire augmenter les taux de prélèvement, diminuer le diamètre d'exploitabilité des arbres et réduire la durée des rotations. De tels changements seraient censés stimuler la séquestration de carbone des forêts, notamment en misant sur les coupes rases et des plantations pour renouveler les peuplements. De plus, de telles pratiques permettraient aussi de proposer une alternative aux énergies fossiles (processus appelé « substitution énergétique ») en développant le « bois-énergie » industriel. En opposition à cette vision ultra-interventionniste, des visions alternatives proposent d'adopter une sylviculture plus proche des cycles naturels de la forêt en mettant en avant le fonctionnement de l'écosystème dans son ensemble et sa capacité d'adaptation. Ces alternatives s'appuient sur le fait que les forêts resteraient des puits de carbone jusqu'à des âges supérieurs à 300 ans en moyenne (Luyssaert et al., 2008), que les vieux arbres auraient une contribution colossale à la séquestration de carbone d'une forêt puisqu'ils continueraient à croître fortement avec l'âge (Stephenson et al., 2014). De plus, une telle sylviculture favoriserait probablement les autres services écosystémiques.

Profitant des développements de ForCEEPS, je propose donc d'explorer ces questions et notamment tester différents scénarios d'adaptation sylvicole. Ceci nécessitera d'implémenter un module plus complet sur le stockage de carbone à l'échelle de l'arbre dans le modèle. Des travaux préliminaires sont déjà en cours, notamment en collaboration avec N. Martin-StPaul (INRA URFM Avignon).

4. Conclusion

Je fais partie de la première cohorte de doctorants dits « des impactés », c'est-à-dire travaillant sur les impacts du changement climatique sur les écosystèmes. En feuilletant la conclusion de la thèse (qui habituellement ne sert essentiellement qu'à surélever mon écran), je me suis souvenu avoir écrit que « le changement climatique constituait un changement de paradigme pour les études en écologie ». Je pense avoir écrit cela en partie en réaction au fait qu'à l'époque on pouvait se faire tancer de travailler sur un « sujet à la mode » (comprendre : ce qui faciliterait l'acceptation de papiers). Pourtant, je pense être toujours d'accord avec le moi de 2006, en ce sens que le changement climatique crée un déséquilibre constant, étant donné que les conditions environnementales changent, qui ne peut être éludé. Ceci est d'autant plus vrai dans ces temps où on demande, pardon on exige, au chercheur en écologie de fournir des « prédictions » fiables vis-à-vis des impacts à venir.

Comme je l'écrivais au début de ce mémoire, les chercheurs en général, et en écologie en particulier, sont soumis à une demande de plus en plus forte pour prédire de quoi le futur sera fait et agir en conséquence. Deux postures sont alors possibles. La première consiste se cantonner à son expertise et domaine de compétences, en tant que « producteur » de connaissances. La seconde se veut plus engagée, en s'investissant davantage dans la vie publique et ainsi influencer certaines prises de décisions, afin que les résultats de recherche alimentent bien ces dernières et ainsi éviter leur dévoiement.

Dans un monde où l'emballement des impacts des changements globaux fait craindre un point de non-retour pour de nombreux écosystèmes (et donc de services écosystémiques), je pense que l'heure n'est plus à la tour d'ivoire. Il nous faut saisir la balle au bond, ce qui signifie s'engager, sortir (parfois) de son strict rôle de scientifique. Car si nous ne le faisons pas, d'autres le feront à notre place. Selon moi le chercheur en écologie du XXI^{ème} siècle doit donc être engagé, au risque que ses recherches soient, dans le meilleur des cas, ignorées sinon dévoyées de façon délibérée ou non par une demande sociétale toujours plus dans l'urgence. J'espère que les étudiants et futurs chercheurs seront nombreux à suivre cette voie.

Références citées

- Ackerly, D. D. 2003, May. Community assembly, niche conservatism, and adaptive evolution in changing environments.
- Adler, P. B., A. Fajardo, A. R. Kleinhesselink, and N. J. B. Kraft. 2013. Trait-based tests of coexistence mechanisms. *Ecology Letters* 16:1294–1306.
- Adler, P. B., J. Leiker, and J. M. Levine. 2009. Direct and indirect effects of climate change on a prairie plant community. *PLoS ONE* 4.
- Allen, C. D., A. K. Macalady, H. Chenchouni, D. Bachelet, N. McDowell, M. Vennetier, T. Kitzberger, A. Rigling, D. D. Breshears, E. H. Hogg, P. Gonzalez, R. Fensham, Z. Zhang, J. Castro, N. Demidova, J. H. Lim, G. Allard, S. W. Running, A. Semerci, and N. Cobb. 2010. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management* 259:660–684.
- Araújo, M. B., R. P. Anderson, A. Márcia Barbosa, C. M. Beale, C. F. Dormann, R. Early, R. A. Garcia, A. Guisan, L. Maiorano, B. Naimi, R. B. O'Hara, N. E. Zimmermann, and C. Rahbek. 2019. Standards for distribution models in biodiversity assessments. *Science Advances* 5:eaat4858.
- Aussenac, R., Y. Bergeron, C. Ghotsa Mekontchou, D. Gravel, K. Pilch, and I. Drobyshev. 2017. Intraspecific variability in growth response to environmental fluctuations modulates the stabilizing effect of species diversity on forest growth. *Journal of Ecology* 105:1010–1020.
- Barry, K. E., L. Mommer, J. van Ruijven, C. Wirth, A. J. Wright, Y. Bai, J. Connolly, G. B. De Deyn, H. de Kroon, F. Isbell, A. Milcu, C. Roscher, M. Scherer-Lorenzen, B. Schmid, and A. Weigelt. 2019. The Future of Complementarity: Disentangling Causes from Consequences. *Trends in Ecology & Evolution* 34:167–180.
- Bernard-Verdier, M., M.-L. Navas, M. Vellend, C. Violle, A. Fayolle, and E. Garnier. 2012. Community assembly along a soil depth gradient: contrasting patterns of plant trait convergence and divergence in a Mediterranean rangeland. *Journal of Ecology* 100:1422–1433.
- Bertness, M. D., and R. M. Callaway. 1994. Positive interactions in communities. *Trends in Ecology and Evolution* 9:191–193.
- Bertrand, R., J. Lenoir, C. Piedallu, G. Riofrio-Dillon, P. de Ruffray, C. Vidal, J. C. Pierrat, and J. C. Gegout. 2011. Changes in plant community composition lag behind climate warming in lowland forests. *Nature* 479:517–520.
- Blonder, B. 2018. Hypervolume concepts in niche- and trait-based ecology. *Ecography* 41:1441–1455.
- Boisvenue, C., and S. W. Running. 2006. Impacts of climate change on natural forest productivity – evidence since the middle of the 20th century. *Global Change Biology* 12:862–882.
- Briand, J. F., C. Lebourlanger, J. F. Humbert, C. Bernard, and P. Dufour. 2004. *Cylindrospermopsis raciborskii* (Cyanobacteria) invasion at mid-latitudes: Selection, wide physiological tolerance, or global warming? *Journal of Phycology* 40:231–238.
- Briscoe, N. J., J. Elith, R. Salguero-Gómez, J. J. Lahoz-Monfort, J. S. Camac, K. M. Giljohann, M. H. Holden, B. A. Hradsky, M. R. Kearney, ..., G. Guillera-Arroita. 2019, November 1. Forecasting species range dynamics with process-explicit models: matching methods to applications. Blackwell Publishing Ltd.
- Brown, J. H. 1995. *Macroecology*. University of Chicago Press, Chicago.
- Buckley, L. B., M. C. Urban, M. J. Angilletta, L. G. Crozier, L. J. Rissler, and M. W. Sears. 2010. Can mechanism inform species' distribution models? *Ecology Letters* 13:1041–1054.
- Bugmann, H. 1996. A simplified forest model to study species composition along climate gradients. *Ecology* 77:2055–2074.
- Bugmann, H. 2001. A review of forest gap models. *Climatic Change* 51:259–305.
- Cadotte, M. W., K. Carscadden, and N. Mirotchnick. 2011. Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology* 48:1079–1087.
- Cardinale, B. J., J. E. Duffy, A. Gonzalez, D. U. Hooper, C. Perrings, P. Venail, A. Narwani, G. M. Mace, D. Tilman, D. A. Wardle, A. P. Kinzig, G. C. Daily, M. Loreau, J. B. Grace, A. Larigauderie, D. S. Srivastava, and S. Naeem. 2012. Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature* 486:59–67.
- Carnicer, J., M. Coll, M. Ninyerola, X. Pons, G. Sánchez, and J. Peñuelas. 2011. Widespread crown condition decline, food web disruption, and amplified tree mortality with increased climate change-type drought. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 108:1474–1478.
- Cartwright, N. 1983. *How the laws of physics lie*, Oxford New York, Clarendon Press Oxford University Press, 1983, 221 p.
- Chapin, F. S., J. T. Randerson, A. D. McGuire, J. A. Foley, and C. B. Field. 2008. Changing feedbacks in the climate-biosphere system. *Frontiers in Ecology and the Environment* 6:313–320.
- Charru, M., I. Seynave, F. Morneau, and J.-D. Bontemps. 2010. Recent changes in forest productivity: An analysis of national forest inventory data for common beech (*Fagus sylvatica* L.) in north-eastern France. *Forest Ecology and Management* 260:864–874.

- Chauvet, M., G. Kunstler, J. Roy, and X. Morin. 2017. Using a forest dynamics model to link community assembly processes and traits structure. *Functional Ecology* in press.
- Chave, J. 2005. *Ecologie des communautés en forêt tropicale*. Université Paul Sabatier, Toulouse III, Toulouse.
- CheaiB, A., V. Badeau, J. Boe, I. Chuine, C. Delire, E. Duffrène, C. François, E. S. Gritti, M. Legay, C. Pagé, W. Thuiller, N. Viovy, and P. Leadley. 2012. Climate change impacts on tree ranges: model intercomparison facilitates understanding and quantification of uncertainty. *Ecology Letters* 15:533–544.
- Chesson, P. 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 31:343–366.
- Choat, B., S. Jansen, T. J. Brodribb, H. Cochard, S. Delzon, R. Bhaskar, S. J. Bucci, T. S. Feild, S. M. Gleason, U. G. Hacke, A. L. Jacobsen, F. Lens, H. Maherali, J. Martinez-Vilalta, S. Mayr, M. Mencuccini, P. J. Mitchell, A. Nardini, J. Pittermann, R. B. Pratt, J. S. Sperry, M. Westoby, I. J. Wright, and A. E. Zanne. 2012. Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature* 491:752+.
- Choler, P. 2002. La distribution des pelouses alpines à *Carex curvula* en Europe: essai de biogéographie fonctionnelle et évolutive. Université J. Fourier - Grenoble I, Grenoble, France.
- Choler, P., and R. Michalet. 2002. Niche differentiation and distribution of *Carex curvula* along a bioclimatic gradient in the southwestern Alps. *Journal of Vegetation Science* 13:851–858.
- Chuine, I., and E. Beaubien. 2001. Phenology is a major determinant of temperate tree range. *Ecology Letters* 4:500–510.
- Cleland, E. E., I. Chuine, A. Menzel, H. A. Mooney, and M. D. Schwartz. 2007. Shifting plant phenology in response to global change. *Trends in Ecology & Evolution* 22:357–365.
- Connolly, S. R., S. A. Keith, R. K. Colwell, and C. Rahbek. 2017, November 1. *Process, Mechanism, and Modeling in Macroecology*. Elsevier Ltd.
- Cordonnier, T., T. Bourdier, G. Kunstler, C. Piedallu, and B. Courbaud. 2018a. Covariation between tree size and shade tolerance modulates mixed-forest productivity. *Annals of Forest Science* 75:101.
- Cordonnier, T., G. Kunstler, B. Courbaud, and X. Morin. 2018b. Managing tree species diversity and ecosystem functioning through coexistence mechanisms. *Annals of Forest Sciences*.
- DeClerk, F. A. J., M. G. Barbour, and J. O. Sawyer. 2006. Species richness and stand stability in conifer forests of the Sierra Nevada. *Ecology* 97:2787–2799.
- Dormann, C. F., S. J. Schymanski, J. Cabral, I. Chuine, C. Graham, F. Hartig, M. Kearney, X. Morin, C. Romermann, B. Schroder, and A. Singer. 2012. Correlation and process in species distribution models: bridging a dichotomy. *Journal of Biogeography* 39:2119–2131.
- Dubuis, A., J. Pottier, V. Rion, L. Pellissier, J.-P. Theurillat, and A. Guisan. 2011. Predicting spatial patterns of plant species richness: a comparison of direct macroecological and species stacking modelling approaches. *Diversity and Distributions* 17:1122–1131.
- Dunne, J. A., S. R. Saleska, M. L. Fischer, and J. Harte. 2004. Integrating experimental and gradient methods in ecological climate change research. *Ecology* 85:904–916.
- Ehrlén, J., and W. F. Morris. 2015. Predicting changes in the distribution and abundance of species under environmental change. *Ecology Letters* 18:303–314.
- Ellner, S. P., R. E. Snyder, and P. B. Adler. 2016. How to quantify the temporal storage effect using simulations instead of math. *Ecology Letters* 19:1333–1342.
- Elton, C. S. 1927. *Animal Ecology*. Sidgwick & Jackson, London.
- Falster, D. S., Å. Brännström, M. Westoby, and U. Dieckmann. 2017. Multitrait successional forest dynamics enable diverse competitive coexistence. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 114:E2719–E2728.
- Fenner, M., and K. Thompson. 2005. *The Ecology of Seeds*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Fourcade, Y., A. G. Besnard, and J. Secondi. 2018. Paintings predict the distribution of species, or the challenge of selecting environmental predictors and evaluation statistics. *Global Ecology and Biogeography* 27:245–256.
- Gaston, K. J. 2003. *The Structure and Dynamics of Geographic Ranges*. Oxford University Press, New York.
- Gause, G. F. 1936. The Principles of Biocoenology. *The Quarterly Review of Biology* 11:320–336.
- Gonzalez, A., and M. Loreau. 2009. The Causes and Consequences of Compensatory Dynamics in Ecological Communities. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 40:393–414.
- Gotelli, N. J. 2001. Research frontiers in null model analysis. *Global Ecology and Biogeography* 10:337–343.
- Grossiord, C., A. Granier, S. Ratcliffé, O. Bouriaud, H. Bruelheide, E. Češko, D. I. Forrester, S. M. Dawud, L. Finér, M. Pollastrini, M. Scherer-Lorenzen, F. Valladares, D. Bonal, and A. Gessler. 2014. Tree diversity does not always improve resistance of forest ecosystems to drought. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 111:14812–5.
- Guisan, A., and C. Rahbek. 2011. SESAM - a new framework integrating macroecological and species distribution models for predicting spatio-temporal patterns of species assemblages. *Journal of Biogeography* 38:1433–1444.

- Guo, Q. 2003. Plant abundance: the measurement and relationship with seed size. *Oikos* 101:639–642.
- Harvey, P. H., A. F. Read, and S. Nee. 1995. Why Ecologists Need to Be Phylogenetically Challenged. *Journal of Ecology* 83:535–536.
- Hector, A., B. Schmid, C. Beierkuhnlein, M. C. Caldeira, M. Diemer, P. G. Dimitrakopoulos, J. A. Finn, H. Freitas, P. S. Giller, J. Good, ..., J. H. Lawton. 1999. Plant Diversity and Productivity Experiments in European Grasslands. *Science* 286:1123–1127.
- HilleRisLambers, J., P. B. Adler, W. S. Harpole, J. M. Levine, and M. M. Mayfield. 2012. Rethinking Community Assembly through the Lens of Coexistence Theory. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 43:227–248.
- Hooper, D. U., E. C. Adair, B. J. Cardinale, J. E. K. Byrnes, B. A. Hungate, K. L. Matulich, A. Gonzalez, J. E. Duffy, L. Gamfeldt, and M. I. O'Connor. 2012. A global synthesis reveals biodiversity loss as a major driver of ecosystem change. *Nature* 486:105–U129.
- Hooper, D. U., F. S. Chapin, J. J. Ewel, A. Hector, P. Inchausti, S. Lavorel, J. H. Lawton, D. M. Lodge, M. Loreau, S. Naeem, B. Schmid, H. Setälä, A. J. Symstad, J. Vandermeer, and D. A. Wardle. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* 75:3–35.
- Howe, G. T., S. N. Aitken, D. B. Neale, K. D. Jernstad, N. C. Wheeler, and T. H. H. Chen. 2003. From genotype to phenotype: unrevealing the complexities of cold adaptation in forest trees. *Canadian Journal of Botany* 81:1247–1266.
- Hutchinson, M. F. 1957. Concluding remarks. Pages 415–427 *Cold Spring Harbour Symposia on Quantitative Biology. Population Studies: Animal Ecology and Demography*, Cold Spring Harbor.
- IGN. 2018. Données brutes de l'Inventaire forestier national. <https://inventaire-forestier.ign.fr/spip.php?rubrique159>.
- IPCC. 2007. *Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.
- IPCC. 2013. *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.
- Ives, A. R., and S. R. Carpenter. 2007. Stability and diversity of ecosystems. *Science* 317:58–62.
- Jacob, M., C. Leuschner, and F. M. Thomas. 2010. Productivity of temperate broad-leaved forest stands differing in tree species diversity. *Annals of Forest Science* 67.
- Jactel, H., J. Koricheva, and B. Castagneyrol. 2019, October 1. Responses of forest insect pests to climate change: not so simple. Elsevier Inc.
- Jetz, W., and C. Rahbek. 2002. Geographic Range Size and Determinants of Avian Species Richness. *Science* 297:1548–1551.
- Journé, V., J. Barnagaud, C. Bernard, P. Crochet, and X. Morin. 2020. Correlative climatic niche models predict real and virtual species distributions equally well. *Ecology* 101.
- Jucker, T., O. Bouriaud, D. Avacaritei, and D. A. Coomes. 2014. Stabilizing effects of diversity on aboveground wood production in forest ecosystems: linking patterns and processes. *Ecology Letters* 17:1560–1569.
- Jucker, T., O. Bouriaud, and D. A. Coomes. 2015. Crown plasticity enables trees to optimize canopy packing in mixed-species forests. *Functional Ecology* 29.
- Kattge, J., S. Diaz, S. Lavorel, C. Prentice, P. Leadley, G. Bonisch, E. Garnier, M. Westoby, P. B. Reich, I. J. Wright, J. H. C. Cornelissen, C. Violle, S. P. Harrison, P. M. van Bodegom, M. Reichstein, B. J. Enquist, N., ..., C. Wirth. 2011. TRY - a global database of plant traits. *Global Change Biology* 17:2905–2935.
- Kearney, M., and W. Porter. 2009. Mechanistic niche modelling: combining physiological and spatial data to predict species' ranges. *Ecology Letters* 12:334–350.
- Keddy, P. A. 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* 3:157–164.
- Keeling, C. D., J. F. S. Chin, and T. P. Whorf. 1996. Increased activity of northern vegetation inferred from atmospheric CO₂ measurements. *Nature* 382:146–149.
- Kelly, A. E., and M. L. Goulden. 2008. Rapid shifts in plant distribution with recent climate change. *Proceedings of the National Academy of Science of the U.S.A* 105:11823–11826.
- Kinzig, P. A., S. W. Pacala, and D. Tilman. 2002. *The functional consequences of biodiversity*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- Kohyama, T. S., and T. Takada. 2012. One-sided competition for light promotes coexistence of forest trees that share the same adult height. *Journal of Ecology* 100:1501–1511.
- Kraft, N. J. B., O. Godoy, and J. M. Levine. 2015. Plant functional traits and the multidimensional nature of species coexistence. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 112:797–802.

- Laliberté, E., and P. Legendre. 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology* 91:299–305.
- Laube, J., T. H. Sparks, N. Estrella, J. Höfler, D. P. Ankerst, and A. Menzel. 2014. Chilling outweighs photoperiod in preventing precocious spring development. *Global Change Biology* 20:170–182.
- Lavergne, S., N. Mouquet, W. Thuiller, and O. Ronce. 2010. Biodiversity and Climate Change: Integrating Evolutionary and Ecological Responses of Species and Communities. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, Vol 41 41:321–350.
- Lavorel, S., and E. Garnier. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits : revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* 16:545–556.
- Lebourgeois, F., N. Gomez, P. Pinto, and P. Merian. 2013. Mixed stands reduce *Abies alba* tree-ring sensitivity to summer drought in the Vosges mountains, western Europe. *Forest Ecology and Management* 303:61–71.
- Leishman, M. R., I. J. Wright, and A. Moles. 2000. The evolutionary ecology of seed size. Pages 31–57 in M. Fenner, editor. *Seeds - the ecology of regeneration in plant communities*. CAB International.
- Lembrechts, J. J., and J. Lenoir. 2020. Microclimatic conditions anywhere at any time! *Global Change Biology*:gcb.14942.
- Lenoir, J., J. C. Gegout, P. A. Marquet, P. de Ruffray, and H. Brisse. 2008. A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century. *Science* 320:1768–1771.
- Lenoir, J., and J. C. Svenning. 2015. Climate-related range shifts - a global multidimensional synthesis and new research directions. *Ecography* 38:15–28.
- Levins, R. 1966. The strategy of model building in population ecology. *American Scientist* 54:421–451.
- Liang, J., T. W. Crowther, N. Picard, S. Wiser, M. Zhou, G. Alberti, E.-D. Schulze, A. D. McGuire, F. Bozzato, H. Pretzsch, S. de-Miguel, A. Paquette, B. Hérault, M. Scherer-Lorenzen, C. B. Barrett, H. B. Glick, G. M. Hengeveld, ..., P. B. Reich. 2016. Positive biodiversity-productivity relationship predominant in global forests. *Science* 354.
- Lomolino, M. V, B. R. Riddle, and J. H. Brown. 2005. *Biogeography*, 3rd Ed. Sinauer Associates, Inc., Sunderland.
- Loreau, M. 2010. Linking biodiversity and ecosystems: towards a unifying ecological theory. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences* 365:49–60.
- Loreau, M., and A. Hector. 2001. Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature* 412:72–76.
- Loreau, M., and A. Hector. 2019. Not even wrong: Comment by Loreau and Hector. *Ecology*.
- Loreau, M., and C. de Mazancourt. 2013. Biodiversity and ecosystem stability: a synthesis of underlying mechanisms. *Ecology Letters* 16:106–115.
- Luyssaert, S., E. D. Schulze, A. Börner, A. Knohl, D. Hessenmöller, B. E. Law, P. Ciais, and J. Grace. 2008. Old-growth forests as global carbon sinks. *Nature* 455:213–215.
- MacArthur, R., and R. Levins. 1967. Limiting Similarity Convergence and Divergence of Coexisting Species. *American Naturalist* 101:377-+.
- Maris, V., P. Huneman, A. Coreau, S. Kéfi, R. Pradel, and V. Devictor. 2018. Prediction in ecology: promises, obstacles and clarifications. *Oikos* 127:171–183.
- Mateo, R. G., K. Mokany, and A. Guisan. 2017, August 1. *Biodiversity Models: What If Unsaturation Is the Rule?* Elsevier Ltd.
- Mayr, E. 1989. *Histoire de la biologie. Diversité, Evolution et Hérité*. Première é. Fayard, Paris.
- Mayfield, M. M., and J. M. Levine. 2010. Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities. *Ecology Letters* 13:1085–1093.
- McGill, B., B. Enquist, E. Weiher, and M. Westoby. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution* 21:178–185.
- Menzel, A., T. H. Sparks, N. Estrella, E. Koch, A. Aasa, R. Aha, K. Alm-Kubler, P. Bissolli, O. Braslavskaja, A. Briede, F. M. Chmielewski, Z. Crepinsek, ..., A. Züst. 2006. European phenological response to climate change matches the warming pattern. *Global Change Biology* 12:1969–1976.
- Morin, X., C. Augspurger, and I. Chuine. 2007. Process-based modeling of tree species' distributions. What limits temperate tree species' range boundaries? *Ecology* 88:2280–2291.
- Morin, X., L. Fahse, H. Jactel, M. Scherer-Lorenzen, R. García-Valdés, and H. Bugmann. 2018. Long-term response of forest productivity to climate change is mostly driven by change in tree species composition. *Scientific Reports* 8:5627.
- Morin, X., and M. Lechowicz. 2008. Contemporary perspectives on the niche that can improve models of species range shifts under climate change. *Biology letters* 4:573–576.
- Mouquet, N., Y. Lagadeuc, V. Devictor, L. Doyen, A. Duputié, D. Eveillard, D. Faure, E. Garnier, O. Gimenez, P. Huneman, F. Jabot, P. Jarne, D. Joly, R. Julliard, S. Kéfi, G. J. Kergoat, S. Lavorel, L. Le Gall, L. Meslin, S. Morand, X. Morin, H. Morlon, G. Pinay, R. Pradel, F. M. Schurr, W. Thuiller, and M. Loreau. 2015. Predictive ecology in a changing world. *Journal of Applied Ecology* 52:1293–1310.

- Nakashizuka, T. 2001. Species coexistence in temperate, mixed deciduous forests. *Trends in Ecology & Evolution* 16:205–210.
- Nessie, M. L. B. & Kiwi, G. G. 2019. Feedback on the Pipolino device. *International Journal of Mignology*. 1:14-28.
- Niinemets, U., and F. Valladares. 2006. Tolerance to shade, drought and waterlogging of temperate, Northern hemisphere trees and shrubs. *Ecological Monographs* 76:521–547.
- Oakwood, M. 1993. Geographic ranges of plant species in relation to dispersal morphology, growth form and diaspore weight. *Journal of Biogeography* 20:563–572.
- Ohlemüller, R., E. S. Gritti, M. T. Sykes, and C. D. Thomas. 2006. Towards European climate risk surfaces: the extent and distribution of analogous and non-analogous climates 1931/2100. *Global Ecology and Biogeography* 15:395–405.
- Paquette, A., and C. Messier. 2011. The effect of biodiversity on tree productivity: from temperate to boreal forests. *Global Ecology and Biogeography* 20:170–180.
- Pavlick, R., D. T. Drewry, K. Bohn, B. Reu, and A. Kleidon. 2013. The Jena Diversity-Dynamic Global Vegetation Model (JeDi-DGVM): a diverse approach to representing terrestrial biogeography and biogeochemistry based on plant functional trade-offs. *Biogeosciences* 10:4137–4177.
- Perot, T., P. Vallet, and F. Archaux. 2013. Growth compensation in an oak-pine mixed forest following an outbreak of pine sawfly (*Diprion pini*). *Forest Ecology and Management* 295:155–161.
- Plas, F. van der, T. Schröder-Georgi, A. Weigelt, K. Barry, S. Meyer, A. Alzate, R. L. Barnard, N. Buchmann, H. de Kroon, ..., C. Wirth. 2019. Plant traits are poor predictors of long-term ecosystem functioning. [bioRxiv:859314](https://doi.org/10.1101/859314).
- Poschenrieder, W., R. Grote, and H. Pretzsch. 2013. Extending a physiological forest growth model by an observation-based tree competition module improves spatial representation of diameter growth. *European Journal of Forest Research* 132:943–958.
- Pretzsch, H. 2005. Diversity and Productivity in Forests: Evidence from Long-Term Experimental Plots. Pages 41–64 in M. Scherer-Lorenzen, C. Korner, and E.-D. Schulze, editors. *Forest Diversity and Function: Temperate and Boreal Systems*. Springer, Berlin.
- Pretzsch, H., and P. Biber. 2016. Tree species mixing can increase maximum stand density. *Canadian Journal of Forest Research* 46:1179–1193.
- Pretzsch, H., M. del Río, C. Ammer, A. Avdagic, I. Barbeito, K. Bielak, G. Brazaitis, L. Coll, G. Dirnberger, L. Drössler, M. Fabrika, D. I. Forrester, ..., A. Bravo-Oviedo. 2015. Growth and yield of mixed versus pure stands of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) analysed along a productivity gradient through Europe. *European Journal of Forest Research* 134:927–947.
- Prinzing, A., W. Durka, S. Klotz, and R. Brandl. 2001. The niche of higher plants: evidence for phylogenetic conservatism. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 268:2383–2389.
- Pulliam, H. R. 2000. On the relationship between niche and distribution. *Ecology Letters* 3:349–361.
- Purves, D., J. P. W. Scharlemann, M. Harfoot, T. Newbold, D. P. Tittensor, J. Hutton, and S. Emmott. 2013, January 17. Ecosystems: Time to model all life on Earth.
- Rathcke, B., and E. P. Lacey. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual Review of Ecological Systems* 16:179–214.
- Rees, M., R. Condit, M. Crawley, S. Pacala, and D. Tilman. 2001. Long-term studies of vegetation dynamics. *Science* 293:650–655.
- del Río, M., H. Pretzsch, R. Ruíz-Peinado, E. Ampoorter, P. Annighöfer, I. Barbeito, K. Bielak, G. Brazaitis, L. Coll, L. Drössler, M. Fabrika, D. I. Forrester, M. Heym, V. Hurt, ..., A. Bravo-Oviedo. 2017. Species interactions increase the temporal stability of community productivity in *Pinus sylvestris*-*Fagus sylvatica* mixtures across Europe. *Journal of Ecology* 105:1032–1043.
- Rockström, J., W. Steffen, N. Noone, A. Persson, F. S. Chapin, E. F. Lambin, T. M. Lenton, M. Scheffer, C. Folke, H. J. Schellnhuber, B. Nykvist, C. A. de Wit, T. Hughes, ..., J. A. Foley. 2009. A safe operating space for humanity. *Nature* 461:472–474.
- Rosenzweig, M. L. 1987. Habitat selection as a resource of biological diversity. *Evolutionary Ecology* 1:315–330.
- Rosenzweig, M. L. 1995. *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Scheller, R. M., and D. J. Mladenoff. 2005. A spatially interactive simulation of climate change, harvesting, wind, and tree species migration and projected changes to forest composition and biomass in northern Wisconsin, USA. *Global Change Biology* 11:307–321.
- Scherer-Lorenzen, M., E.-D. Schulze, A. Don, J. Schumacher, and E. Weller. 2007. Exploring the functional significance of forest diversity: A new long-term experiment with temperate tree species (BIOTREE). *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 9:53–70.
- Sitch, S., B. Smith, I. C. Prentice, A. Arneth, A. Bondeau, W. Cramer, J. O. Kaplan, S. Levis, W. Lucht, M. T. Sykes, K. Thonicke, and S. Venevsky. 2003. Evaluation of ecosystem dynamics, plant geography and terrestrial carbon cycling in the LPJ dynamic global vegetation model. *Global Change Biology* 9:161–185.

- Smaldino, P. E., and R. McElreath. 2016. The natural selection of bad science. *Royal Society Open Science* 3.
- Spicer, J., and K. Gaston. 1999. *Physiological Diversity and Its Ecological Implications*. Blackwell Science, Oxford.
- Stein, A., B. Choat, and S. Jansen. 2014. IW Bailey Award 2014 goes to Alexander Scholz. *Iawa Journal* 36:2.
- Stephenson, N. L., A. J. Das, R. Condit, S. E. Russo, P. J. Baker, N. G. Beckman, D. A. Coomes, E. R. Lines, W. K. Morris, N. Rüger, E. Álvarez, C. Blundo, ..., M. A. Zavala. 2014. Rate of tree carbon accumulation increases continuously with tree size. *Nature* 507:90–93.
- Suttle, K. B., M. A. Thomsen, and M. E. Power. 2007. Species interactions reverse grassland responses to changing climate. *Science* 315:640–642.
- Svensson, C. J., S. R. Jenkins, S. J. Hawkins, and P. Aberg. 2005. Population resistance to climate change: modelling the effects of low recruitment in open populations. *Oecologia* 142:117–126.
- Tape, K., M. Sturm, and C. Racine. 2006. The evidence for shrub expansion in Northern Alaska and the Pan-Arctic. *Global Change Biology* 12:686–702.
- TEEB. 2010. *The Economics of Ecosystems and Biodiversity Ecological and Economic Foundations*. Page (P. Kumar, Ed.). Earthscan, London and Washington.
- Thomas, C. D., A. Cameron, R. E. Green, M. Bakkenes, L. J. Beaumont, Y. C. Collingham, B. F. N. Erasmus, M. F. de Siqueira, A. Grainger, L. Hanna, L. Hughes, B. Huntley, A. S. Van Jaarsveld, G. F. Midgley, L. Miles, M. A. Ortega-Huerta, A. T. Peterson, O. L. Phillips, and S. E. Williams. 2004. Extinction risk from climate change. *Nature* 427:145–148.
- Thuiller, W., C. Albert, M. B. Araújo, P. M. Berry, M. Cabeza, G. Guisan, T. Hickler, G. F. Midgley, J. Paterson, F. M. Schurr, M. T. Sykes, and N. E. Zimmermann. 2008. Predicting global change impacts on plant species distributions: future challenges. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 9:137–152.
- Thuiller, W., S. Lavorel, M. T. Sykes, and M. B. Araujo. 2006. Using niche-based modelling to assess the impact of climate change on tree functional diversity in Europe. *Diversity and Distributions* 12:49–60.
- Tilman, D., P. B. Reich, and J. M. H. Knops. 2006. Biodiversity and ecosystem stability in a decade-long grassland experiment. *Nature* 441:629–632.
- Toigo, M., P. Vallet, T. Perot, J. D. Bontemps, C. Piedallu, and B. Courbaud. 2015. Overyielding in mixed forests decreases with site productivity. *Journal of Ecology* 103:502–512.
- Turnbull, L. A., J. M. Levine, M. Loreau, and A. Hector. 2013. Coexistence, niches and biodiversity effects on ecosystem functioning. *Ecology Letters* 16:116–127.
- Valladares, F. 2008. A mechanistic view of the capacity of forest to cope with climate change. Pages 11–35 in F. Bravo, V. Le May, R. Jandl, and K. von Gadow, editors. *Managing Forest Ecosystems: the challenge of climate change*. Springer Verlag, Berlin.
- Vallet, P., and T. Perot. 2018. Coupling transversal and longitudinal models to better predict *Quercus petraea* and *Pinus sylvestris* stand growth under climate change. *Agricultural and Forest Meteorology* 263:258–266.
- Violle, C., B. J. Enquist, B. J. McGill, L. Jiang, C. H. Albert, C. Hulshof, V. Jung, and J. Messier. 2012. The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. *Trends in Ecology & Evolution* 27:244–252.
- Violle, C., M. L. Navas, D. Vile, E. Kazakou, C. Fortunel, I. Hummel, and E. Garnier. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116:882–892.
- Vitasse, Y., L. Schneider, C. Rixen, D. Christen, and M. Rebetez. 2018. Increase in the risk of exposure of forest and fruit trees to spring frosts at higher elevations in Switzerland over the last four decades. *Agricultural and Forest Meteorology* 248:60–69.
- Vitousek, P. M., H. A. Mooney, J. Lubchenco, and J. M. Melillo. 1997. Human domination of Earth's ecosystems. *Science* 277:494–499.
- Walck, J. L., S. N. Hidayati, K. W. Dixon, K. Thompson, and P. Poschlod. 2011. Climate change and plant regeneration from seed. *Global Change Biology* 17:2145–2161.
- Webb, C. O., D. D. Ackerly, M. A. McPeck, and D. M. J. 2002. Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33:475–505.
- Wiens, J. J., D. D. Ackerly, A. P. Allen, B. L. Anacker, L. B. Buckley, H. V. Cornell, E. I. Damschen, T. J. Davies, S. P. Harrison, B. A. Hawkins, R. D. Holt, C. M. McCain, and P. R. Stephens. 2010. Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. *Ecology Letters* 13:1310–1324.
- Williams, L. J., A. Paquette, J. Cavender-Bares, C. Messier, and P. B. Reich. 2017. Spatial complementarity in tree crowns explains overyielding in species mixtures. *Nature Ecology & Evolution* 1:0063.
- Wolkovich, E. M., B. I. Cook, J. M. Allen, T. M. Crimmins, J. L. Betancourt, S. E. Travers, ..., E. E. Cleland. 2012. Warming experiments underpredict plant phenological responses to climate change. *Nature* 485:494–497.
- Woodward, F. I. 1987. *Climate and plant distribution*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Wright, I. J., P. B. Reich, M. Westoby, D. D. Ackerly, Z. Baruch, F. Bongers, C.-B. J., F. S. Chapin, J. H. C. Cornelissen, M. Diemer, J. Flexas, E. Garnier, ..., and R. Villar. 2004. The world-wide leaf economics spectrum. *Nature* 428:821–827.

Yachi, S., and M. Loreau. 1999. Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: The insurance hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 96:1463–1468.

5. Annexes

Annexe 1. Liste des publications scientifiques

Annexe 2. Liste des communications

Annexe 3. Liste des projets et contrats de recherche

Annexe 4. Liste des étudiants encadrés

Annexe 5. Tirés à part d'articles choisis