

Projection des impacts du changement climatique sur la régénération des hêtraies et chênaies

Projet ANR REGEMAST

Direction de thèse: CHUINE Isabelle, Directrice de recherche CNRS, [CEFE](http://cefe.cnrs.fr), Montpellier, isabelle.chuine@cefe.cnrs.fr

Co-direction : Nicolas Delpierre, Professeur Université Paris-Saclay, [ESE](http://ese.cnrs.fr), Saclay, nicolas.delpierre@universite-paris-saclay.fr

Collaboration : Nicolas Martin, Chargé de recherches INRAE, URFM, Avignon, nicolas.martin@inrae.fr

Lieu : CEFE, UMR CNRS 5175, Montpellier

Mots-clés : Tree ecophysiology models ; forest trees ; oak ; beech ; fecundity ; masting ; phenology ; nutrient allocation ; climate change.

Environnement de travail

Vous serez basé(e) au laboratoire du CEFE à Montpellier. Le CEFE est l'un des principaux laboratoires français de recherche en écologie et en évolution. Ses activités sont axées sur des préoccupations sociétales majeures : la biodiversité, le changement global et le développement durable. L'objectif est d'établir des scénarios d'évolution des systèmes écologiques et des stratégies pour leur conservation, leur restauration ou leur réhabilitation.

Vous travaillerez dans l'équipe FORECAST, qui se concentre sur les forêts tempérées et méditerranéennes et qui est composée d'écophysiologistes et de modélisateurs. En particulier, l'équipe FORECAST développe différents modèles permettant de projeter la distribution géographique, la croissance, la survie et la régénération des principales espèces forestières européennes dans les conditions climatiques futures, ainsi que leur capacité d'adaptation.

Vous serez encadré(e) par Isabelle Chuine (DR CNRS, CEFE) et Nicolas Delpierre (Pr Paris Saclay). Vous travaillerez pour le projet ANR REGEMAST et interagirez avec les

scientifiques des laboratoires de l'URFM (Avignon), du LBBE (Lyon) et de BIOGECO (Bordeaux).

Aperçu du projet

Les forêts tempérées jouent un rôle essentiel dans les cycles biogéochimiques mondiaux et offrent une multitude d'avantages écologiques et économiques. Pourtant, leur capacité à résister et à s'adapter au rythme et à l'ampleur sans précédent du changement climatique est une préoccupation majeure. Pour assurer la durabilité à long terme des écosystèmes forestiers, il est urgent de prendre des décisions stratégiques en matière de gestion. Ces décisions nécessitent une compréhension approfondie des facteurs fondamentaux de la croissance et de la régénération des forêts naturelles. Pourtant, nos progrès dans les pratiques de gestion forestière sont entravés par des lacunes importantes dans notre compréhension des schémas de reproduction des arbres, en particulier pour les espèces qui connaissent des variations interannuelles importantes dans l'intensité de la fructification et la synchronisation à l'échelle de la population, un phénomène connu sous le nom de "masting". Ce projet de thèse vise à fournir des projections de la fécondité, de la régénération, de la croissance et de la survie des forêts de hêtres et de chênes en France et en Europe en utilisant trois modèles écophysologiques. Il sera structuré autour de 3 questions principales : (i) L'investissement dans la reproduction chaque année est-il lié à la dynamique source/puits de nutriments au moment de l'initiation florale ? (ii) Comment la disponibilité en eau affecte-t-elle la séquestration du carbone et l'allocation à la reproduction par rapport à la croissance ? (iii) L'effet du changement climatique est-il plus fort sur la fécondité que sur le recrutement des semis ? Ce projet fera partie du projet ANR REGEMAST.

Objectifs

L'objectif général du projet de doctorat est de produire une nouvelle version du modèle PHENOFIT5 qui sera capable de prédire la croissance, la fécondité, la régénération et la survie des forêts de hêtres et de chênes dans des conditions climatiques futures. Pour atteindre cet objectif général, le doctorant devra incorporer au modèle (i) un schéma d'allocation journalière du carbone, de l'azote et du phosphore basé sur les sources et puits actifs et leur phénologie, (ii) un modèle d'initiation florale ainsi qu'un modèle de phénologie de début et de fin de croissance et (iii) des composantes additionnelles de résistance à la sécheresse. Le modèle sera ensuite utilisé pour générer des projections de la croissance, de la fécondité, de la régénération et de la survie des forêts de hêtres et de chênes en France et en Europe selon les scénarios climatiques SSP2 (RCP4.5) et SSP5 (RCP8.5) afin de répondre aux questions susmentionnées.

Contexte

Les approches actuellement utilisées pour informer les gestionnaires forestiers sur le sort des forêts au cours des prochaines décennies sont des modèles statistiques de niche. Ces modèles présentent plusieurs inconvénients ^{1,2}, dont une transférabilité moindre dans des conditions qui n'ont pas été utilisées pour les former ³. Les conditions climatiques futures ne seront probablement pas analogues aux conditions récentes, ce qui soulève des questions sur la fiabilité des simulations réalisées dans le cadre de scénarios climatiques avec de tels modèles⁴. D'autres

modèles écophysologiques plus réalistes existent, et peuvent fournir beaucoup plus d'informations qu'une simple probabilité de présence de l'espèce. En effet, ces modèles peuvent simuler de nombreux processus écophysologiques qui sont régulés par les conditions environnementales (température, lumière, photopériode, disponibilité en eau) : photosynthèse, respiration, transpiration, allocation des nutriments, croissance, phénologie. Ils peuvent donc fournir des prévisions sur la productivité primaire, la croissance des arbres et la séquestration du carbone. Certains processus sont toutefois sous-représentés dans ces modèles, notamment ceux liés à la reproduction, de l'initiation florale au recrutement des semis et à leur survie. Le changement climatique a un fort impact sur la croissance des arbres, mais aussi sur leur fécondité et leur survie, mais aucun modèle n'est à ce jour capable de fournir des projections de ces trois composantes majeures de la condition physique dans les conditions climatiques futures. Nous proposons dans ce projet de doctorat de nous appuyer sur trois modèles écophysologiques existants, chacun ayant une représentation détaillée de l'une des trois composantes de la condition physique pour construire un modèle qui les intègre tous.

Methode

Modèles

Le modèle sera développé à partir du modèle PHENOFIT5 (non publié), dérivé du modèle PHENOFIT4⁵⁻⁷, du modèle CASTANEA⁸⁻¹⁰ et du modèle SurEau¹¹. PHENOFIT et SurEau sont développés en Java sur la plateforme de modélisation CAPSIS. Le modèle PHENOFIT5 simule le développement précis dans le temps des différents organes végétatifs et reproducteurs de l'arbre au fil des saisons, la capacité de résistance au gel et au stress hydrique, la photosynthèse, la respiration et la transpiration, et répartit la productivité nette entre les compartiments feuilles, fleurs-fruits et bois. Il tient également compte de la concurrence intra- et interspécifique. Tous les processus sont simulés sur un pas de temps quotidien, à l'exception de l'allocation du carbone. Le modèle CASTANEA est un modèle écophysologique qui simule les cycles du carbone, de l'eau et des nutriments dans les forêts monospécifiques, en mettant l'accent sur la saisonnalité des processus. CASTANEA s'est avéré capable de simuler des séries temporelles réalistes d'acquisition de ressources et d'affectation à la croissance dans des forêts de chênes et de hêtres, dans des conditions environnementales et sylvicoles contrastées⁸⁻¹⁰. Le modèle SurEau est un modèle hydraulique qui représente explicitement les flux d'eau entre le sol, l'arbre et l'atmosphère, ainsi que le processus de cavitation qui conduit à la dessiccation et à la mort de l'arbre¹¹.

PHENOFIT5 sera le modèle focal dans ce travail car il intègre déjà de nombreux processus impliqués dans la reproduction. Nous commencerons par intégrer trois nouveaux modèles phénologiques dans PHENOFIT5 : un modèle phénologique de l'induction florale, un modèle phénologique de la période de floraison pour le hêtre qui tient compte de l'interaction entre la température et la photopériode, et le modèle phénologique du bois de CASTANEA. Les nouveaux modèles phénologiques seront calibrés et validés pour le hêtre et le chêne en utilisant les données phénologiques existantes du réseau TEMPO et les données d'activité du cambium collectées par d'autres groupes de recherche qui seront associés au travail. Deuxièmement, nous utiliserons les simulations du modèle CASTANEA de la dynamique des réserves internes de carbone et d'azote pour élucider laquelle de ces deux ressources est la plus rare au moment de l'induction florale, et susceptible de servir de déclencheur pour déterminer l'investissement dans la production florale. Les simulations de CASTANEA seront validées en comparant (1) la dynamique saisonnière et interannuelle de la croissance des arbres (à savoir l'augmentation de

la circonférence) avec les mesures des dendromètres, et (2) la dynamique saisonnière et interannuelle du carbone non structural, de l'azote et du phosphore. Des mesures de la concentration en azote et en phosphore seront réalisées pour compléter les rares données disponibles dans la littérature. Troisièmement, l'effet de la conductance cuticulaire sur la transpiration des arbres sera incorporé dans PHENOFIT5 en s'appuyant sur le modèle SurEau. Quatrièmement, une allocation quotidienne dynamique de carbone et/ou d'azote sera ajoutée à PHENOFIT5 en fonction de l'état de développement des sources et des puits de carbone (feuilles, fleurs/fruits et bois), ainsi que de leur état hydrique et carboné. Il s'agit de l'état de l'eau et du carbone des différents compartiments, ainsi que de leur état d'activité, qui dépendent tous des conditions quotidiennes de température, de lumière et de disponibilité de l'eau, qui détermineront le schéma d'allocation quotidienne des nutriments. Le schéma d'allocation s'appuiera sur les règles d'allocation quotidienne déjà existantes dans CASTANEA, ainsi que sur les résultats d'études antérieures qui ont manipulé les sources de carbone (feuilles) et les puits (fruits) chez le chêne ¹³. Ce schéma dynamique d'allocation des ressources basé sur les états quotidiens des différentes sources et puits permettra de tester si un compromis dans l'allocation quotidienne des ressources entre les organes végétatifs et reproducteurs peut générer des schémas de masting.

Calibration and validation

Les versions actuelles de PHENOFIT5, CASTANEA et SurEau sont déjà paramétrées pour les principales essences forestières. La calibration de la nouvelle version de PHENOFIT5 pourrait utiliser deux méthodologies distinctes, en fonction des données disponibles. Certains paramètres peuvent être mesurés directement sur le terrain ou en laboratoire, ou calculés en utilisant des données déjà disponibles dans d'autres projets en cours (DroughtForC, FAGRESCUE, REGEMAST, TAWTREE) et dans le réseau de surveillance des forêts ONF-RENECOFOR. D'autres paramètres peuvent être déduits statistiquement en utilisant des données sur des variables intégratives telles que des données de présence/absence d'espèces et/ou des séries temporelles de biomasse ou de croissance secondaire en utilisant diverses méthodes d'inférence. Une méthode pourrait consister à utiliser l'algorithme d'optimisation CMA-ES ¹², une autre pourrait consister à utiliser une approche bayésienne qui 1) permettrait une gestion propre des incertitudes, 2) intégrerait de manière flexible les influences de tous les types de covariables d'intérêt et 3) prendrait en compte, par l'élicitation de priors, notre connaissance de ces paramètres. Enfin, la version actualisée de PHENOFIT5 sera validée en comparant les prédictions de la biomasse des fruits aux observations de la biomasse des fruits du projet REGEMAST et du jeu de données MASTREE, ainsi que de la biomasse des feuilles, du bois et des fruits du réseau RENECOFOR.

Résultats

Le modèle développé, une fois validé, sera utilisé pour répondre aux trois questions présentées dans l'objectif général du projet doctoral, mais il pourrait être utilisé pour répondre à d'autres questions, théoriques ou appliquées, qui seront sélectionnées avec le candidat au doctorat. Par exemple, une analyse de sensibilité du modèle pourrait permettre d'identifier quels traits physiologiques et quelles valeurs de traits sont les plus importants pour maintenir la capacité de stockage de carbone des arbres dans les conditions climatiques futures ; et quels autres sont les plus importants pour maintenir une fécondité et une survie élevées.

Collaborations

Le projet de thèse implique une collaboration entre trois chercheurs, Isabelle Chuine, Nicolas Delpierre et Nicolas Martin (INRAE, URFM, Avignon). Isabelle Chuine (DR CNRS CEFE) développe depuis une vingtaine d'années le modèle PHENOFIT au cœur du projet de thèse. Nicolas Delpierre (Pr UPS ESE) est écophysiologiste et modélisateur du fonctionnement des arbres, spécialisé dans la saisonnalité des processus d'acquisition du carbone et l'influence des cycles des nutriments et de l'eau sur ces processus. Il développe le modèle CASTANEA. Nicolas Martin-St Paul (CR INRAE URFM Avignon) est écophysiologiste et modélisateur, spécialisé dans le fonctionnement hydrique des arbres forestiers, et développe le modèle SurEau. Le projet s'inscrit dans le cadre du projet ANR REGEMAST supervisé par Marie-Claude Venner (Université de Lyon) qui vise à élucider les déterminants environnementaux et génétiques de la maturation chez le hêtre et le chêne. Le doctorant interagira donc également avec les chercheurs impliqués dans ce projet.

Portée internationale

Le projet de doctorat n'implique pas de collaboration internationale. Cependant, le modèle développé dans le cadre du projet présente un intérêt pour différentes équipes qui modélisent l'impact du changement climatique sur les forêts dans le monde entier. Il y aura plusieurs occasions de discuter avec des scientifiques étrangers qui collaborent avec les superviseurs. Il est également prévu que le candidat au doctorat présente les résultats du projet lors de conférences internationales telles que la réunion conjointe SFE-BES, l'EGU et la réunion annuelle de l'ESA.

Valorisation

Le modèle sera disponible sur la plateforme de modélisation CAPSIS. Le travail sera valorisé dans des publications soumises à des revues à fort impact qui respectent les principes de l'Open Science. Au moins trois publications dans des revues à comité de lecture sont attendues. Une première publication décrira le nouveau modèle obtenu, et en particulier l'allocation dynamique journalière des nutriments dans les différents compartiments, et sa validation pour le hêtre et le chêne dans différents contextes pédoclimatiques. Une deuxième publication présentera l'influence spécifique de l'état hydrique de l'arbre sur le stockage du carbone dans les différents compartiments. La troisième publication présentera les projections du modèle selon différents scénarios climatiques à l'échelle nationale, et établira l'évolution de 1970 à 2100 des flux et des stocks de carbone dans les écosystèmes forestiers et de la fécondité des arbres, selon différents scénarios climatiques et différents scénarios sylvicoles. Un quatrième projet d'article pourrait porter sur la capacité d'adaptation des forêts de hêtres et de chênes au changement climatique. Il sera également promu par des présentations lors de conférences internationales (par exemple BES, ESA, EGU).

Encadrement et formation

Le travail de thèse sera suivi lors de réunions hebdomadaires en présentiel (1 à 2 heures) avec le directeur, et de réunions mensuelles (1 à 2 heures) avec les trois co-directeurs dans un mode mixte présentiel et distanciel. Les réunions en présentiel avec tous les superviseurs seront programmées en fonction de l'avancement du travail et du calendrier prédéfini.

Profil

Étudiant diplômé d'un master en écologie avec de solides connaissances en écophysiologie végétale et en écologie forestière. Compétences en R, en rédaction et en présentation orale requises. Expérience et intérêt marqué pour la programmation et la modélisation. Capacité à travailler en équipe. Niveau d'anglais B2 requis.

Candidature

Candidater sur le portail Emploi du CNRS sur l'offre <https://emploi.cnrs.fr/Offres/Doctorant/UMR5175-ISACHU-003/Default.aspx>

References

- 1 Kaitlin C. Maguire, et al. Controlled comparison of species- and community-level models across novel climates and communities. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283(1826):20152817, March 2016. <https://doi.org/0.1098/rspb.2015.2817>
- 2 Matthew C. Fitzpatrick, et al. How will climate novelty influence ecological forecasts? Using the Quaternary to assess future reliability. *Global Change Biology*, 24(8):3575–3586, 2018. ISSN 1365-2486. <https://doi.org/10.1111/gcb.14138>
- 3 Van der Meersch V., E. Armstrong, F. Mouillot, A. Duputié, H. Davi, F. Saltré & I. Chuine (2025) Paleorecords reveal biological mechanisms crucial for reliable species range shift projections amid rapid climate change. *Ecology Letters* 28(2) e70080. <https://doi.org/10.1111/ele.70080>
- 4 Medlyn, B.E., Duursma, R.A. and Zeppel, M.J.B. (2011) Forest Productivity under Climate Change: A Checklist for Evaluating Model Studies. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Climate Change*, 2, 332-355. <https://doi.org/10.1002/wcc.108>
- 5 Chuine, I., & Beaubien, E. G. (2001). Phenology is a major determinant of tree species range. *Ecology Letters*, 4(5), 500-510.
- 6 Saltré F, Duputié A, Gaucherel C, Chuine I (2015) How climate, migration ability and habitat fragmentation affect the projected future distribution of European beech. *Global Change Biology*, 21 (2), 897-910. <https://doi.org/10.1111/gcb.12771>
- 7 Gauzere J, Teuf B., Davi H., Chevin LM., Caignard T., Leys B., Delzon S., Ronce O., Chuine I. (2020) Where is the optimum? Predicting the variation of selection along climatic gradients and the adaptive value of plasticity. *Evolution Letters* 4(2): 109-123. [10.1002/evl3.160](https://doi.org/10.1002/evl3.160)
- 8 Guillemot, J. *et al.* The dynamic of the annual carbon allocation to wood in European tree species is consistent with a combined source–sink limitation of growth: implications for modelling. *Biogeosciences* 12, 2773–2790 (2015).
- 9 Guillemot, J. *et al.* Environmental control of carbon allocation matters for modelling forest growth. *New Phytol.* 214, 180–193 (2017).
- 10 Delpierre, N. *et al.* Temperate and boreal forest tree phenology: from organ-scale processes to terrestrial ecosystem models. *Ann. For. Sci.* 73, 5–25 (2016).
- 11 Martin-StPaul, N., Delzon, S. & Cochard, H. Plant resistance to drought depends on timely stomatal closure. *Ecology Letter.* 20, 1437–1447 (2017).
- 12 Van der Mersch & Chuine (2023) Estimating process-based model parameters from species distribution data. *Method Ecol Evol* 14(7): 1808-1820 [10.1111/2041-210X.14119](https://doi.org/10.1111/2041-210X.14119)

13 Le Roncé I., Dardevet E, Venner S., Schönbeck L., Gessler A., I. Chuine, JM. Limousin (2023) Reproduction alternation in trees: testing the resource depletion hypothesis using experimental fruit removal in *Quercus ilex*. *Tree Physiology*, 43(6), 952–964. [10.1093/treephys/tpad025](https://doi.org/10.1093/treephys/tpad025)