



Déterminisme des limites climatiques des aires de distribution des essences forestières méditerranéennes. Une approche expérimentale sur quatre espèces au Liban

Yaacoub Nassif

► To cite this version:

Yaacoub Nassif. Déterminisme des limites climatiques des aires de distribution des essences forestières méditerranéennes. Une approche expérimentale sur quatre espèces au Liban. Sciences agricoles. AgroParis-Tech, 2025. Français. <NNT : 2025AGPT0001>. <tel-05245397>

HAL Id: tel-05245397

<https://pastel.hal.science/tel-05245397v1>

Submitted on 8 Sep 2025

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



HAL Authorization

THESE DE DOCTORAT

pour obtenir le grade de

Docteur d'AgroParisTech

Spécialité : Biologie et écologie des forêts et des agrosystèmes

École doctorale n° 607

SCIENCE ET INGENIERIE DES RESSOURCES NATURELLES (SIReNa)

par

Yaacoub NASSIF

**Déterminisme des limites climatiques des aires de
distribution des essences forestières méditerranéennes**

« Une approche expérimentale sur quatre espèces au Liban »

Directeur de thèse : **Jean-Claude GÉGOUT**

Thèse présentée et soutenue à Nancy, le 23 janvier 2025

Membres du jury avec voix délibérative

Meriem FOURNIER, IGPEF (Equiv. Professeure), AgroParisTech

Lluis COLL MIR, Professeur, Universitat de Lleida (Espagne)

Bernard PRÉVOSTO, ICPEF (HDR), INRAE Aix-en Provence

Frédéric MEDAIL, Professeur, Aix-Marseille Université

Catherine COLLET, Chargée de recherche, INRAE Nancy

Présidente

Rapporteur & Examineur

Rapporteur & Examineur

Examineur

Examinatrice

Laboratoire Silva (UMR 1434 UL, AgroParisTech, INRAE)

AgroParisTech 14 rue Girardet, 54000 Nancy

Cette thèse, financée sur une période de quatre ans par la société Cedrus Espaces Verts (Saint-Gratien, 95210 - France), a été réalisée au sein de l'UMR Silva (INRAE, AgroParisTech-Nancy, Université de Lorraine). Elle a également bénéficié du soutien financier et technique de l'équipe Ecosilva et du Labex Arbre. Le document est structuré sous la forme d'une thèse par publications, alternant des sections en anglais et en français. Les principaux résultats sont présentés sous forme d'articles scientifiques rédigés en anglais (Chapitre 4), tandis que l'introduction (chapitre 1), les matériels et méthodes (chapitre 2), les articles (Chapitres 3 et 5), ainsi que la discussion sont rédigés en français. Pour faciliter la compréhension, chaque article scientifique est précédé d'un résumé en français en début de chapitre.

Remerciements

À l'heure où j'écris ces remerciements, six années se sont écoulées depuis le début de ce projet. Qui remercier, pourquoi, et comment ? Ces questions résonnent en moi avec une intensité particulière. Méditerranéen d'esprit, Arabe de sang (ou Phénicien, selon mon fils Sami), et Français de cœur, cette diversité culturelle qui m'habite a façonné ma manière de penser et d'agir. Elle a également influencé la façon dont j'ai mené ce travail. Je tiens d'abord à exprimer ma gratitude envers la mer Méditerranée, ce lien vivant qui m'a uni à la France, un pays qui a symbolisé pour moi un pont entre mes racines libanaises et mes aspirations académiques. Je suis profondément reconnaissant à la France, qui m'a ouvert les portes des études forestières dans ses écoles publiques, pour mon Mastère, mon DEA, et aujourd'hui mon doctorat. Ces opportunités ont enrichi ma vie et m'ont permis de m'épanouir dans un domaine qui me passionne profondément. Cependant, il me faut admettre que le gris du ciel de France a souvent pesé sur mon moral. Mon corps, habitué à la lumière du ciel bleu du Liban, a parfois peiné à s'adapter malgré tous mes efforts.

À présent, je souhaite remercier les personnes qui ont contribué à la réalisation de cette thèse.

À Jean-Claude Gégout, mon directeur de thèse, va ma reconnaissance la plus profonde. Son soutien constant, sa patience inébranlable et son professionnalisme exemplaire ont été essentiels tout au long de ce parcours. Les mots ne suffiront jamais à exprimer ma gratitude pour sa présence et son accompagnement indéfectible. Je remercie chaleureusement Paulina Pinto, qui m'a encouragé dès le début à entreprendre cette thèse en écologie forestière. Sa présence bienveillante, ses conseils avisés, et son soutien sans faille m'ont accompagné dans chaque étape de ce projet. Même dans les moments de doute, elle a su m'aider avec persévérance et patience. Un grand merci également à Philippe Ballandier et Juan Fernandez-Manjarres, pour leur encadrement scientifique rigoureux et leurs précieux conseils. Leur expertise et leurs remarques éclairées ont enrichi cette recherche et guidé mes réflexions avec pertinence.

Je tiens à exprimer ma gratitude aux membres du jury, Lluís Coll, Bernard Prévosto, Frédéric Médail, Catherine Collet et Meriem Fournier, pour le temps et l'énergie qu'ils ont consacrés à l'évaluation de ce travail. Leurs remarques constructives et leur bienveillance ont contribué à améliorer la qualité de cette thèse.

Je suis également profondément reconnaissant envers Dr Youssef Tawak, le reboiseur de cèdres, Georges Tawk et Kozhaya Hanna, dont le soutien technique et logistique a été crucial pour la réalisation des aspects pratiques du projet. Leur dévouement a permis de surmonter de nombreux obstacles sur le terrain. Je remercie aussi Maël Lhopital, Nicolas Fadel, Mourice Chalhoub, Michel Jehy, Fouad Horkos, Jihad Aoun, Roy Zokra et Claude Veillon pour leur aide précieuse à la mise en place des sites expérimentaux. Leur engagement et leur implication ont été déterminants pour le succès de ce projet.

Je tiens également à adresser un grand merci à Michèle Besançon et Corinne Fiers pour leur aide précieuse dans les démarches administratives, ainsi qu'à Célia Bresson pour les données CHELSA V.2.1, essentielles à l'analyse climatique. Merci à Corinne Martin pour son aide logistique et sa présence rassurante lors de la soutenance.

À mon épouse, Stéphanie Veillon Nassif, je dois une reconnaissance infinie. Sa gestion de la logistique familiale et son soutien constant ont été les piliers de ce parcours. Ce projet n'aurait pas vu le jour sans elle. Merci, ya phanette.

Mes enfants, Sami et Toni, méritent une mention particulière. Ils ont grandi au rythme des cèdres plantés dans le cadre de cette thèse, m'accompagnant dès l'installation des placettes jusqu'à la plantation, et participant même aux mesures et à l'évaluation des niches écologiques des espèces. Leur enthousiasme était palpable, motivé autant par l'amour de la nature que par l'idée d'échapper à leurs devoirs scolaires pour déguster des man'ouchés accompagnés d'un Pepsi. J'espère qu'un jour, ils planteront eux aussi des cèdres, porteurs d'un espoir renouvelé pour les générations futures. Je ne peux oublier, l'âme de ma vie, ma fille Maryam, qui, avec une tendre malice, n'a cessé de me demander : 'Alors papa, c'est pour quand la fin ?' Ses questions, pleines de curiosité et d'amour, m'ont motivé bien plus qu'elle ne l'imagine.

Je remercie mon frère Assaad pour son soutien indéfectible, en particulier sa compréhension durant mes absences liées à cette thèse. Ma chère belle-sœur Rachelle et mon cher Pierre Chatelain, méritent également toute ma reconnaissance. Leur écoute, leur patience, et leurs conseils lors de la phase finale de cette thèse ont été d'une grande aide.

Enfin, mes parents occupent une place centrale dans ces remerciements. Ils m'ont offert la vie, le soutien, et les valeurs qui m'ont guidé tout au long de ce parcours. Mon père repose désormais parmi les cèdres du Liban, tandis que ma mère, fidèle à ses racines, incarne l'amour de cette terre. Leur héritage continue d'inspirer mon travail et d'éclairer mes pas. À tous, je vous suis profondément reconnaissant.

Avant-propos

Remerciements

Table des matières

Table des articles

I	Chapitre 1 : Introduction	1
I.1	Contexte écologique de la forêt méditerranéenne.....	1
I.2	Principales essences caractéristiques en forêts méditerranéennes.....	3
I.2.1	Une diversité singulière des structures arborées.	3
I.2.2	Un héritage forestier issu des glaciations puis modelé par les humains	6
I.3	Stratégies d'adaptation des essences forestières méditerranéennes face au changement climatique	7
I.3.1	L'adaptation : survivre sous de nouvelles conditions environnementales	8
I.3.2	Remontée des espèces et des étages montagnards	9
I.4	Les espèces méditerranéennes face au changement climatique	10
I.4.1	Une végétation fragilisée par les changements environnementaux en cours	10
I.4.2	Nouveau contexte écologique engendrant un double défi	11
I.5	Aire de distribution des espèces	11
I.5.1	La structure de l'aire de répartition	12
I.5.2	Facteurs limitant l'aire de répartition des espèces végétales.....	13
I.5.3	Les facteurs limitant l'aire de répartition des espèces encore méconnus.....	14
I.5.4	Déterminisme des marges froides et chaudes des aires de répartition des espèces	15
I.6	Objectifs de la thèse	19
I.6.1	Objectif principal	19
I.7	Dispositif expérimental	22
I.8	Espèce modèle.....	23
II	Chapitre 2 : Matériels et méthodes	24
II.1	Description de la région d'étude et contexte historique	25

II.1.1	Localisation et géographie	25
II.1.2	Climat et géologie de la zone d'étude	26
II.1.3	Impact anthropique	29
II.2	Essences forestières étudiées	29
II.2.1	<i>Quercus calliprinos</i> Webb (Chêne de Palestine). Famille : Fagacées	30
II.2.2	<i>Quercus infectoria</i> Oliv. (Chêne infectoria). Famille : Fagacées	31
II.2.3	<i>Pinus brutia</i> Ten. (Pin brutia, Turkish red pine). Famille : Pinacées	31
II.2.4	<i>Cedrus libani</i> (A. Rich), cèdre du Liban. Famille : Pinacées	32
II.3	Evaluation des limites altitudinales basse et haute des essences dans les conditions naturelles.	33
II.3.1	Evaluation des niches climatiques et des facteurs contrôlant les limites altitudinales basse et haute des essences étudiées.....	35
II.4	Dispositif expérimental	35
II.4.1	Le choix des sites de plantation	35
II.4.2	Phase préparatoire des sites expérimentaux avant plantation	37
II.4.3	Collecte des graines et culture en pépinière forestière.....	38
II.4.4	Protocole de la plantation sur le terrain	40
II.4.5	Modalités d'arrosage	40
II.4.6	Type de peuplements et densité de plantation	40
II.4.7	Protection des plants contre la compétition herbacée : toilage, gravillonnage et arrachage des mauvaises herbes	43
II.4.8	Protocoles d'arrosage des plants	44
II.4.9	Travaux exceptionnels et réparations.....	44
II.4.10	Conséquences des interventions exceptionnelles	45
II.4.11	Mesures réalisées sur les plants	45
II.4.12	Évaluation des températures et précipitations pendant la durée de l'expérimentation...	47
III	Chapitre 3 : la sécheresse et le froid limitent conjointement la limite altitudinale des essences forestières Méditerranéennes	50
III.1	Introduction.....	50
III.2	Matériels et méthodes	52
III.2.1	Région et essences étudiées	52

III.2.2	Evaluation de la limite altitudinale des essences dans les conditions naturelles	52
III.2.3	Evaluation des facteurs contrôlant la limite altitudinale des essences étudiées.....	53
III.3	Résultats	55
III.3.1	Limite altitudinale froide des espèces dans les conditions naturelles.....	55
III.3.2	Evolution de la survie des espèces au-delà de leur limite haute altitudinale	56
III.3.3	Effet du stress hydrique sur la survie des essences au-delà de leur limite altitudinale froide	58
III.3.4	Importance respective du froid et du stress hydrique dans la survie des espèces au-delà de la limite altitudinale froide	59
III.4	Discussion	60
III.4.1	Cohérence des limites trouvées dans le dispositif expérimental avec celles mesurées dans les conditions naturelles et celles de la littérature	60
III.4.2	Déclin de la survie au-delà de la limite altitudinale haute dans les conditions naturelles	61
III.4.3	Impacts respectifs du froid et de la sécheresse estivale sur la limite altitudinale haute de distribution des essences méditerranéennes	62

IV Chapitre 4: Surprisingly wide climatic niche breadth of a relict mountain species raises hope for survival under climate change

IV.1	Introduction.....	70
IV.2	Methods	72
IV.3	Results	76
IV.3.1	Elevation and climatic ranges of Cedar	76
IV.3.2	Cedar survival and height growth along the elevational gradient	78
IV.3.3	Effects of water stress and temperature on Cedar survival and height growth along the elevational gradient	78
IV.3.4	Effect of interspecific competition on Cedar along the elevational gradient	79
IV.4	Discussion	82
IV.4.1	Is the upper elevational range limit of Cedar limited by cold temperature or water stress under natural conditions?.....	82
IV.4.2	Lower elevational range limit of Cedar: water stress, competition, or history?.....	82

IV.4.3	Discrepancy between the narrow elevation range of Cedar and its large temperature niche breadth	84
IV.5	Long-term conservation and management of Cedar	84
IV.6	Conclusion	85
V	Chapitre 5 : quelles sont les limites climatiques de survie et de croissance du Cèdre du Liban au stade juvénile en région méditerranéenne ?	91
V.1	Introduction	91
V.2	Matériel et méthodes	93
V.3	Résultats	97
V.3.1	Gamme d'altitudes dans les conditions naturelles	97
V.3.2	Effet de l'altitude et de la sécheresse sur la survie du cèdre	98
V.3.3	Croissance du cèdre le long du gradient altitudinal	98
V.3.4	Effet des interactions entre arbres	99
V.3.5	Gamme climatique favorable à la survie et à la croissance du cèdre du Liban au stade juvénile	100
V.4	Discussion	101
V.4.1	La limite altitudinale supérieure froide de distribution du cèdre du Liban	101
V.4.2	La limite altitudinale inférieure chaude du cèdre	102
V.4.3	Gamme altitudinale et climatique de survie et de croissance du cèdre	103
V.5	Conclusion	104
V.6	Résumé	104
VI	Chapitre 6 : Discussion	109
VI.1	Problématique de recherche et originalité du travail présenté	109
VI.2	Limites des approches méthodologiques actuelles utilisées pour expliquer la distribution des espèces	109
VI.3	Dispositif expérimental exceptionnel	111
VI.3.1	Actions expérimentales sur le terrain : Clé pour une compréhension approfondie de la niche des espèces et des limites géographiques de leur distribution	111
VI.3.2	Vue d'ensemble de l'état actuel des expériences de transplantation	112
VI.4	Limites du dispositif expérimental	118

VI.4.1	L'étude du premier stade de développement est nécessaire mais insuffisant pour l'étude de la niche écologique	118
VI.4.2	Manque de sites expérimentaux	120
VI.4.3	Plantation en pleine lumière, sans simulation des trouées en forêts.....	120
VI.4.4	Évaluation des réponses espèces-conditions environnementales : L'essentiel des mesures à l'échelle du plant.....	121
VI.5	Apports fondamentaux sur les limites froides et chaudes	122
VI.5.1	Position des limites altitudinales basse et haute des essences étudiées	122
VI.5.2	Évaluation de la limite froide des espèces méditerranéennes	127
VI.5.3	Évaluation de la limite chaude des espèces méditerranéennes	135
VI.6	Limites écologiques et limites de l'aire de répartition, deux questions distinctes en contexte méditerranéen.....	139
VI.7	Avancées pour la réalisation de reboisements méditerranéens face au réchauffement climatique	141
VI.7.1	Techniques sylvicoles pour maximiser la résilience des plantations face au stress hydrique en milieu méditerranéen	142
VI.7.2	Gestion de la compétition	143
VI.7.3	Migration assistée des espèces méditerranéennes à haute altitude	144
VI.7.4	Plantations des espèces méditerranéennes en zones marginales chaudes	144
VII	Conclusions et perspectives	146
VII.1	Apports méthodologiques et résultats obtenus.....	146
VII.2	Résultats sur les limites climatiques du cèdre du Liban.....	146
VII.3	Perspectives de recherche.....	147
VII.3.1	Perspective 1 – Limite froide : explorer l'effet des événements climatiques extrêmes sur la survie des espèces	147
VII.3.2	Perspective 2 – Limite chaude : tester le rôle de la compétition sur le cèdre et le chêne infectoria	147

Bibliographie

Annexes

Résumé / abstract

III	Chapitre 3 : la sécheresse limite également la limite altitudinale froide de l'aire de répartition des espèces d'arbres méditerranéens.....	50
IV	Chapitre 4 : Surprisingly wide climatic niche breadth of a relict mountain species raises hope for survival under climate change.....	69
V	Chapitre 5 : quelles sont les limites climatiques de survie et de croissance du Cèdre du Liban au stade juvénile en région méditerranéenne ?.....	90

Liste des figures

Figure 1 : Aires potentielles de distribution des espèces ligneuses majeures à l'horizon 2070-2100, sous un scénario de réchauffement modéré

Figure 2 : Les échelles de temps de l'adaptation en forêt.

Figure 3 : Schéma de la zonation de l'aire de distribution

Figure 4 : Les paysages végétaux du bassin méditerranéen.

Figure 5 : Répartition spatiale des chênes sclérophylles dans le bassin méditerranéen

Figure 6 : Cartographie des sous-étages bioclimatiques méditerranéens du Proche-Orient

Figure 7 : (a) localisation de la région d'étude (Liban Nord) sur la carte de l'Est du bassin méditerranéen, (b) Carte topographique du Liban Nord. (c) Photographie de la vallée de la Qadisha.

Figure 8 : Niveaux de végétation de la région d'étude

Figure 9 : Les températures annuelles moyennes, fournies par le modèle CHELSA

Figure 10 : Les précipitations annuelles, fournies par le modèle CHELSA

Figure 11 : Carte géologique simplifiée du Liban Nord

Figure 12 : *Quercus calliprinos* : (a) Arbre complet, (b) Feuilles, (c) Gland.

Figure 13 : *Quercus infectoria* : (a) Arbre complet, (b) Feuilles, (c) Glands.

Figure 14 : *Pinus brutia* : (a) Arbre complet, (b) fleurs femelles, (c) Cône.

Figure 15 : *Cedrus libani* : (a) Arbre complet, (b) fleurs femelles, (c) Cône.

Figure 16 : Les routes suivies au Liban Nord pour établir la gamme altitudinale des 4 essences forestières étudiées : *Quercus calliprinos*, *Quercus infectoria*, *Pinus brutia* et *Cedrus libani*.

Figure 17 : Distribution des 8 sites du dispositif expérimental répartis entre 110 et 2330 m d'altitude principalement le long de la vallée de la Qadisha (Liban-nord).

Figure 18 : Illustration du dispositif expérimental mis en place pour étudier la gamme climatique de survie et de croissance des principales essences forestières du Liban en lien avec le réchauffement climatique en cours.

Figure 19 : Exemples de sites sélectionnés et de travaux réalisés sur les sites : de gauche à droite : Kafaraakka (320m), Arz1 (1980m), Arz2 (2330m) et Becharré (1570m)

Figure 20 : Culture de plants forestiers à la pépinière forestière de Cèdres à Becharré

Figure 21 : Illustration de 2021 du dispositif expérimental établi en 2019 pour étudier la gamme climatique de survie et de croissance des quatre essences forestières méditerranéennes dans le contexte du réchauffement climatique.

Figure 22 : Composition et disposition des plants dans un site expérimental : 4 espèces forestières étudiées, modalités d'arrosage et densités de plantation

Figure 23 : Plan expérimental réalisé pour étudier l'aire de répartition climatique des 4 espèces étudiées.
(a) Localisation des sites en fonction des limites supérieures de l'aire de répartition des espèces :

Figure 24 : Distribution altitudinale : médiane et marge froide : centiles 95 et 99 des occurrences des espèces pour *Quercus infectoria* (*Querc. i.*), *Quercus calliprinos* (*Querc. c.*), *Pinus brutia* (*Pin. b.*) et *Cedrus libani* (*Ced.l.*).

Figure 25 : Evolution dans le temps du taux de survie des quatre espèces étudiées en fonction de l'altitude.

Figure 26 : Evolution du taux de survie des espèces étudiées en fonction de l'altitude et de l'absence ou de la présence d'arrosage.

Figure 27: Localization of the 73 sites harboring the Cedar of Lebanon sampled in the field in north Lebanon

Figure 28: Distribution of the eight sites of the experimental setup between 110 and 2330 m elevation, mainly along Qadisha Valley in northern Lebanon (a), and photograph of the non-watered batch in Thoum site in 2019 (b). Top left inset, position of the study area in the Middle East

Figure 29: Distribution of Cedar of Lebanon vegetation surveys across the study area in northern Lebanon

Figure 30: Distribution of the Cedar of Lebanon plots across the study area in northern Lebanon

Figure 31: Effect of watering on the survival rate (a) and growth rate (b) of 3-year-old Cedars of Lebanon along a 110 to 2330 m elevation gradient in Lebanon.

Figure 32: Predicted probability of survival of 3-year-old Cedar of Lebanon along the elevation gradient in northern Lebanon for watered (1, blue line) and non-watered (0, red line) treatments. Effect of interspecific competition on Cedar along the elevational gradient

Figure 33: Effect of interspecific competition on Cedars of Lebanon along an elevational gradient in non-watered conditions

Figure 34: Effect of interspecific competition on Cedars of Lebanon along an elevational gradient in watered conditions.

Figure 35 : Transport de cèdre du Liban par bateau. Bas-relief du palais de Sargon II (roi d'Assyrie) à Dur-Sharrukin, Khorsabad datant d'entre 713–716 av. J.-C. Musée du Louvre, Paris).

Figure 36 : Distribution des 8 sites du dispositif expérimental répartis entre 110 et 2320 m d'altitude principalement le long de la vallée de la Qadisha (Liban-nord). En encart, position de la région d'étude au Moyen-Orient.

Figure 37 : Illustration du dispositif expérimental mis en place pour étudier la gamme climatique de survie et de croissance du Cèdre du Liban en lien avec le réchauffement climatique en cours.

Figure 38 : Effet de l'arrosage et de la densité de plantation sur la survie à 3 ans du Cèdre du Liban le long du gradient d'altitude s'étendant de 110 à 2320m au Liban.

Figure 39 : Hauteur du Cèdre du Liban à 2,5 ans le long d'un gradient d'altitude s'étendant de 100 à 2200m au Liban. (a) - Gammes de hauteurs observées sur les placettes non arrosées à faible densité. (b) Variations altitudinales de hauteur dans les nanoforêts en fonction du niveau d'arrosage.

Figure 40 : Comparaison des hauteurs des plants de cèdre du Liban en croissance libre (faible densité), en peuplement pur à forte densité et en peuplement mélangé à forte densité le long du gradient altitudinal en situation non arrosée.

Figure 41 : Types d'expériences de transplantation :

Figure 42 : Comparaison de la survie des plants dans le dispositif expérimental et en milieu naturel.

Figure 43 : Evolution du taux de survie du cèdre du Liban (*Cedrus libani*) sur une période de trois ans après la plantation, en fonction de l'altitude des sites expérimentaux.

Figure 44 : (a) répartition altitudinale de *Quercus infectoria* au Liban et en Israël. (b) Aire de distribution naturelle de *Quercus infectoria* Oliv.

Figure 45 : (a) répartition altitudinale de *Pinus brutia* au Liban et en Israël. (b) Aire de distribution naturelle de *Pinus brutia*.

Figure 46 : Aire de distribution naturelle du *Quercus calliprinos* établie à partir de 3165 sites extrait de la base de données GBIF.

Figure 47 : Evolution des nanoforêts (placettes à haute densité) à haute altitude (1980m) au cours du temps.

Figure 48 : (a) faible densité de végétation à 2330 m d'altitude dans la zone d'étude. Paysage montagnard caractérisé par une couverture végétale clairsemée.

Figure 49 : Pin brutia endommagé par des températures hivernales extrêmes

Figure 50 : Effet du froid et de la neige sur *Quercus calliprinos* :

Figure 51 : Représentation du lien entre niche fondamentale, réalisée et la distribution géographique d'une espèce dans les conditions naturelles

Figure 52 : Décompactage du sol par labour à l'aide d'une charrue tractée par un tracteur sur le site d'Arz 1 (1980 m) et par une minipelle sur le site de Becharré (1570 m), en préparation à la plantation.

Figure 53 : La création de micro-cuvettes sur les terrains en pente a favorisé l'infiltration de l'eau à haute altitude d'Arz 2 (2330m)

Figure 54 : La compétition herbacée sur le site de Thoum (110 m), lors de la première année après plantation.

Liste des tableaux

Tableau 1 : Principales essences caractéristiques en forêts méditerranéennes et en forêts européennes, selon les divers niveaux bioclimatiques (Quezel et Médail, 2003)

Tableau 2 : Principales essences caractéristiques en forêts méditerranéennes et en forêts européennes, en fonction des divers (Quezel et Médail, 2003)

Tableau 3 : Localisation, altitude et principaux paramètres climatiques des 8 sites expérimentaux installés dans le nord du Liban le long de la vallée de la Qadisha en 2018.

Tableau 4 : Localisation des trois provenances pour les quatre espèces étudiées, correspondant aux marges basse, médiane et haute de leur distribution altitudinale actuelle dans le Liban Nord

Tableau 5 : Cycles de mesures des variables liées à la survie, à la croissance

Tableau 6 : Liste des variables mesurées au cours de l'expérimentation

Tableau 7 : Principales caractéristiques climatiques des sites issues des données mesurées sur la période s'étalant de 2019-2021.

Tableau 8 : Principales caractéristiques des sites expérimentaux : emplacement, altitude et nombre d'arbres plantés dans les parcelles arrosées (w) et non arrosées (nw).

Tableau 9 : Impact relatif du froid et du stress hydrique sur la mortalité des espèces étudiées au-dessus de la limite de leur distribution altitudinale. Dans la colonne « Effet sur la mortalité », sont identifiés les facteurs T (température) et/ou W (stress hydrique) ayant un effet sur la mortalité

Tableau 10: Localization, elevation, and mean climate conditions of the 8 experimental sites installed in northern Lebanon along Qadisha Valley over the 1980-2010 period.

Tableau 11 : nombre de plants de cèdre étudiés par modalité sur chaque site expérimental. Sur les 8 sites expérimentaux, 1360 plants de cèdre du Liban ont été étudiés.

Tableau 12 : Gammes de températures et de précipitations de présence du cèdre dans les conditions naturelles du Liban-nord et de survie dans le dispositif expérimental.

Tableau 13 : Articles publiés en région méditerranéenne qui ont impliqué des expériences de plantation de type : transplantation, transplantation réciproque et translocation.

Tableau 14 : Répartition altitudinale en centiles des quatre essences forestières étudiées (*Cedrus libani*, *Pinus brutia*, *Quercus calliprinos*, *Quercus infectoria*) basée sur leur présence/absence dans 1023 parcelles de végétation étudiées en conditions naturelles dans le nord du Liban. Relevés effectués en mai 2020.

Tableau 15 : Taux de survie comparés de deux résineux et deux chênes méditerranéens après trois ans de plantation au-delà de leur limite froide naturelle

Tableau 16 : Comparaison des taux de survie et des hauteurs des plants entre les modalités à faible (50cm entre les plants) et forte (10cm entre les plants) densité de plants. Les mesures ont été réalisées à l'automne 2021 dans la modalité non arrosée.

Tableau 17 : Comparaison des taux de survie des plants plantés à faible densité (50 cm entre les plants). Mesures effectuées à l'automne 2021 dans deux modalités d'arrosage.

Tableau 18 : Comparaison des taux de survie et de croissance des plants plantés à faible densité (50 cm entre les plants). Mesures effectuées à l'automne 2021 dans deux modalités d'arrosage. Les sites les plus proches de la limite altitudinale inférieure de chaque espèce sont colorés en orangé (le dispositif n'inclut pas la limite « chaude de distribution de *Quercus calliprinos*).

Tableau 19 : Comparaison synthétique de la survie et de la croissance entre le cèdre du Liban et le pin brutia, à basse altitude, au niveau et sous leur limite altitudinale basse au nord Liban

Tableau 20 : Synthèse de l'impact des conditions xériques sous et au niveau de la limite altitudinale basse du cèdre du pin brutia et de *Quercus infectoria* issu du dispositif expérimental mis en place au nord Liban.

Tableau 21 : nombre de jours avec des données climatiques

Tableau 22 : Températures moyennes mensuelle des températures moyennes journalières

Tableau 23 : Températures moyennes mensuelles des températures minimales journalières

Tableau 24 : Températures minimales absolues

Tableau 25 : Températures moyennes mensuelles des températures maximales journalières

Tableau 26 : Températures maximales absolues

Tableau 27 : Relation entre la température mesurée sur les sites du dispositif expérimental et leur altitude (a) et températures moyennes annuelles des sites (b).

*« As-tu comme moi fait de la forêt ta demeure et déserté les palais,
Suivi les rivières et escaladé les rochers,
T'es-tu purifié de parfum et imprégné de lumière,
As-tu bu le nectar de l'aube dans des coupes sans corps ».*

Gibran Khalil Gibran



*À mes grands-parents, Abou et Im Jamil,
A mon père Jamil,
Trois cèdres du Liban profondément enracinés dans cette terre qu'ils ont tant aimée.*

I Chapitre 1 : Introduction

I.1 Contexte écologique de la forêt méditerranéenne

Selon une définition bioclimatique, la région Méditerranéenne comprend plus de 25 millions d'ha de forêts et environ 50 millions d'ha d'autres terres boisées. Ces surfaces contribuent fortement au développement rural, à la réduction de la pauvreté, à la sécurité alimentaire ainsi qu'aux secteurs de l'agriculture, de l'eau, du tourisme et de l'énergie mais aussi au bien-être humain de manière générale (FAO, 2018). Cette région est connue pour sa richesse floristique exceptionnelle et son niveau très élevé d'endémisme (Médail & Diadema, 2009). Sur le pourtour méditerranéen, les multiples événements paléogéographiques et les cycles climatiques contrastés ont permis l'émergence d'une biodiversité élevée (Quézel, 1985 ; Médail & Quézel, 1997). Il est estimé qu'environ 25000 espèces de plantes sont présentes dans la région (Myers et al. 2000), et qu'environ 60 % sont endémiques (Thompson et al. 2005). Le taux rapide et élevé de spéciation a favorisé l'émergence de taxons rares et à aires de distribution restreintes (Wisheu et al., 2000 ; Cowling et al., 2005). La région méditerranéenne a été également une importante et complexe zone de refuges pendant les périodes froides du Pléistocène et, par conséquent, la diversité génétique des arbres y est également exceptionnellement élevée (Hampe & Petit, 2005 ; Fady, 2005 ; Fady & Conord, 2010).

Le climat méditerranéen caractérisant les espaces terrestres bordant le bassin Méditerranéen se caractérise par une saisonnalité marquée avec des étés secs et des hivers humides, une forte évaporation, de faibles précipitations annuelles et une forte variabilité interannuelle (Lionello et al., 2006 ; Lionello, 2012). Le bioclimat méditerranéen est essentiellement caractérisé par une phase de sécheresse correspondant à la période chaude, c'est le seul climat dont la saison la plus chaude est aussi celle qui reçoit le moins de précipitations. Or, le climat du bassin méditerranéen se réchauffe et les modèles climatiques prédisent des sécheresses et des canicules de plus en plus fréquentes et intenses (Jacob et al., 2014 ; Cherif et al., 2021). En région méditerranéenne, les températures annuelles moyennes sont aujourd'hui environ 1,5°C au-dessus des moyennes de la période préindustrielle (1880-1899) et à l'avenir, le réchauffement moyen régional dépassera le réchauffement attendu à l'échelle mondiale de 20% et pourrait atteindre 5,6°C à la fin du 21ème siècle dans le scénario d'émissions élevées RCP8.5 (IPCC, 2021). Les vagues de chaleur et les températures chaudes extrêmes seront probablement plus fréquentes et plus intenses (Kulitsch et al, 2010 ; Jacob et al, 2014). Les niveaux de précipitation observés en Méditerranée sont caractérisés par une forte hétérogénéité géographique et temporelle mais les modèles climatiques indiquent clairement une tendance vers une réduction des précipitations dans les décennies à venir (Cherif et al., 2021). Une augmentation de la température de 2 à 4°C dans le sud de l'Europe en 2080 pourrait être associée à une baisse importante et généralisée des précipitations pouvant atteindre jusqu'à 30 % (Forzieri et al, 2014 ; Lionello et al, 2018). A l'horizon 2050, les changements climatiques devraient induire une réduction significative des ressources en eau du bassin méditerranéen qui pourrait atteindre 30 à 50%, en particulier dans les régions arides à semi-aride où elles pourraient diminuer de plus de moitié (Milano et al., 2012).

Les forêts méditerranéennes sont particulièrement menacées par le changement climatique (IPCC, 2021) qui entraînera potentiellement leur dépérissement et leur mortalité (Lindner & Calama 2013), une baisse

de la productivité forestière (Nadal-Sala et al., 2013) et une réduction de la production de produits non ligneux de valeur (Mutke et al., 2005). Les espèces forestières sont les espèces clés structurant les écosystèmes méditerranéens. Un changement dans leur composition et/ou abondance affectera l'ensemble de l'écosystème forestier, sa biodiversité ainsi que ses facteurs climatiques et édaphiques. De plus, les arbres sont des espèces longévives et sont donc soumis à plus de changements environnementaux et notamment des événements climatiques extrêmes au cours de leur vie que les espèces possédant une plus courte durée de vie (Gutschick & BassiriRad, 2003 ; Petit & Hampe, 2006). La question quant à leur capacité d'adaptation face à des changements globaux rapides se pose particulièrement du fait de leur long temps de génération (Aitken et al., 2008 ; Lindner et al., 2010). De nombreux événements de mortalité de populations d'arbres causés par une augmentation des températures et une diminution des précipitations ont, d'ores et déjà, été recensés à travers le bassin méditerranéen (Allen et al., 2010). Dans les régions arides et semi-arides, les sécheresses ont provoqué une hausse de la mortalité des essences forestières et entraîné une dégradation et une réduction de la distribution spatiale de nombreux écosystèmes forestiers méditerranéens, notamment les cédraies de l'Atlas au Maroc (Linares et al., 2011) ou en Algérie (Slimani et al., 2014). Liu D et al., 2015 ont constatés chez le chêne vert, l'espèce la plus répandue actuellement en zone Méditerranéenne, une baisse de productivité et une hausse du taux de mortalité et de défoliation. De même Gentilesca et al., 2017 ont noté que les chênes de Hongrie situés au sud de l'Italie présentent des signes de déclin depuis près de trois décennies. Certaines extinctions de populations récemment observées semblent avoir été provoquées par le réchauffement climatique actuel (Penuelas & Boada, 2003 ; Lavergne et al., 2005 ; Lavergne et al., 2006). Récemment, Koutsodendrakis et al., 2023 ont mis en évidence la fragilité des forêts méditerranéennes à travers les changements abrupts de biomes forestiers méditerranéens vers des biomes steppiques lorsqu'un seuil de précipitations est franchi au cours des quatre derniers cycles glaciaires-interglaciaires : une baisse des précipitations de 40 à 45% a ainsi entraîné une disparition des forêts au profit de zones semi-désertiques à l'image des steppes. Ainsi, le bassin méditerranéen est susceptible de subir les effets les plus néfastes du changement climatique, tout en étant peu préparé à faire face à de tels impacts drastiques (Lindner & Calama, 2013).

Ces changements de conditions environnementales affectent l'aire de répartition des espèces via des événements de mortalité mais ont également pour conséquence leur déplacement au sein de gradients latitudinaux ou altitudinaux (colonisation de nouveaux habitats). Ainsi, on estime qu'un réchauffement d'1°C pousse de nombreuses espèces à migrer de l'ordre de 180 km vers les pôles ou à 150 m en altitude pour retrouver leur niche thermique (Jump et al., 2009). Les évolutions des aires potentielles de répartition des espèces et les risques associés peuvent menacer de disparition à la fois des espèces et des écosystèmes entiers. Les prévisions réalisées par Hanewinkel et al., 2013 montrent en Europe des déplacements et des disparitions des aires de répartition favorables aux espèces ligneuses forestières montagnardes et septentrionales exigeantes en humidité (exemple l'épicéa et le hêtre) au profit d'une expansion des aires de répartition favorables aux espèces méditerranéennes, plus adaptées à des conditions plus chaudes et sèches (exemple des chênes et pins méditerranéens) (Figure 1).

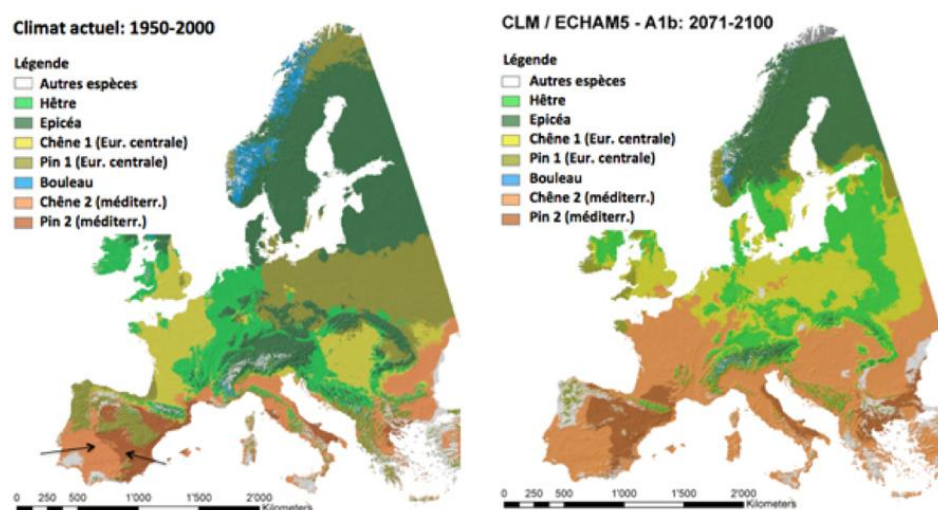


Figure 1 : Aires potentielles de distribution des principales espèces ligneuses en Europe à l'horizon 2070-2100, selon un scénario de réchauffement modéré (Hanewinkel et al., 2013). Les termes "chêne2" et "pin2" désignent respectivement les chênes et pins méditerranéens.

Dans un contexte de changement climatique annoncé, une attention particulière doit être alors portée à la forêt méditerranéenne d'autant plus que cette forêt en évolution constante est fortement modelée par l'homme qui en a fait un usage variable au fil des décennies. Si la plupart des chercheurs s'accordent pour prédire un déplacement des aires de répartition potentielle des espèces vers des zones aujourd'hui plus humides et froides, les modalités de ces déplacements sont encore très mal connues. Comment s'opéreront la disparition et les déplacements des végétaux sur les marges, zone de transition, où les conditions de compétition seront modifiées ? Compte tenu des risques de désertification dans la région méditerranéenne et du manque d'études précises sur la vulnérabilité des essences méditerranéennes aux changements globaux en cours, il est crucial d'accroître notre connaissance des limites climatiques de ces essences forestières afin de mieux connaître leur comportement, comprendre leur vulnérabilité au réchauffement actuel et explorer des stratégies sylvicoles de gestion adaptées au contexte actuel des forêts méditerranéennes.

I.2 Principales essences caractéristiques en forêts méditerranéennes

Les forêts méditerranéennes se trouvent principalement autour de la mer Méditerranée, mais des écosystèmes de type méditerranéen se retrouvent également en différents points du globe : en Californie, au Chili, en Afrique du Sud, ainsi qu'en Australie (Olson et al., 2001). Au total, 29 pays sont concernés par ce type de végétation, dont 25 sont situés autour du bassin méditerranéen (Quézel & Médail, 2003). Pour la suite, nous nous focaliserons sur les forêts des pays circumméditerranéens.

I.2.1 Une diversité singulière des structures arborées.

Quézel & Médail, 2003 ont détaillé les principales essences caractéristiques des forêts méditerranéennes selon une approche purement physiologique, schématisée en fonction des niveaux bioclimatiques (Tableau

1) et des étages altitudinaux de végétation (Tableau 2). Chaque étage est caractérisé par des essences forestières qui y trouvent leur optimum écologique. Alors que les 3 premiers étages Infra-méditerranéen (Arganier, Gommier), Thermo-méditerranéen (olivier, caroubier, lentisque, pin d'Alep, pin brutia, genévrier rouge) et Mésoméditerranéen (Chênes sclérophylles, pin d'Alep, pin brutia, cyprès, oxycèdre, chênes caducs, etc.) sont typiques des basses altitudes de la région méditerranéenne et que les étages Montagnard-méditerranéen (cèdres, capins méditerranéens et pin noir) et Oroméditerranéen (Genévrier thurifère, Genévrier élevé) sont typiques des hautes altitudes de cette région, l'étage Supra-méditerranéen constitue une zone de transition avec les types de végétation des régions tempérées plus froides et plus humides : la zone des Chênes caducs et sclérophylles constitue un espace de transition avec les étages Thermo-Collinéen et Collinéen, et la zone du Pin sylvestre avec les étages Collinéen et Montagnard Européen (Quézel & Médail, 2003).

Ainsi, la région méditerranéenne comprend des espèces :

- ❖ Strictement méditerranéennes qui sont pratiquement absentes de la région européenne :
 - i. **Principales espèces méditerranéennes thermophiles** : *Quercus faginea* incl. *Q. canariensis*, *Quercus afares*, *Quercus coccifera* ssp *calliprinos*, *Quercus infectoria*, *Q. aegilops*, *Q. macrolepis*, *Q. ithaburensis*, *Cupressus sempervirens*, *Cupressus atlantica*, *Tetraclinis articulata*, *Juniperus turbinata*, *Pinus halepensis*, *Pinus brutia* ;
 - ii. **Principales espèces méditerranéennes montagnardes** : *Cedrus atlantica*, *Cedrus libani*, *Cedrus brevifolia*, *Abies pinsapo*, *A. maroccana*, *A. cephalonica*, *Pinus nigra*; *Juniperus excelsa* et *Juniperus thurifera*.
- ❖ Tempérées dont le cœur de distribution est situé respectivement aux étages altitudinaux Collinéen et Montagnard européens (région tempérée européenne), mais qui sont en marge chaude de leur aire de distribution respectivement aux étages thermo-méditerranéen et mésoméditerranéen (comme les chênes caducs, se retrouvant aux étages Thermo-Collinéen, Collinéen : *Quercus pubescens*, *Q. cerris*, *Q. frainetto*, *Q. trojana*, *Q. sessiliflora* ; *Ostrya carpinifolia*, *Carpinus orientalis* et *Fraxinus ornus*) et Supra-méditerranéen (comme le pin Sylvestre).

Tableau 1 : Principales essences caractéristiques en forêts méditerranéennes et en forêts européennes, selon les divers niveaux bioclimatiques (Quezel et Médail, 2003)

Bioclimats	Forêts méditerranéennes	Précipitations annuelles moyennes (en mm)	Forêts européennes
Perhumide	- Forêts de Chênes caducs et autres caducifoliés - Sapins méditerranéens	1200	- Forêts caducifoliées (Chênes, Hêtre, Charme) - Sapin pectiné, Epicéa, Mélèze
Humide	Cèdres, Pins noirs, Sapins méditerranéens, Chênes caducifoliés, Chênes sclérophylles		Forêts caducifoliées (Chênes, Hêtre, Charme, Châtaignier), Pin sylvestre
Subhumide	Forêts à Chênes sclérophylles Pin d'Alep, Pin brutia, Olivier, Caroubier.	800	Forêts caducifoliées (Chêne pubescent, Chêne sessile)
Semiaride	Pin d'Alep, Pin brutia, Cyprès, Thuya, Genévrier rouge, Pistachier de l'Atlas, Olivier	600	
Aride	Arganier, Gommier	400	
		100	

Tableau 2 : Principales essences caractéristiques en forêts méditerranéennes et en forêts européennes, en fonction des étages de végétation (Quezel et Médail, 2003)

Etages altitudinaux méditerranéens	Forêts méditerranéennes	Moyenne des minima du mois le plus froid (m)	Forêts européennes	Etages altitudinaux européens
Oro-méditerranéen	Genévrier thurifère, Genévrier élevé	- 7°C	Mélèze, Epicéa, Conifères d'altitude	Subalpin
Montagnard-méditerranéen	Cèdres, Sapins méditerranéens, Pin noir		Hêtre, Sapin pectiné, Pin sylvestre, Chênes caducs	Montagnard
Supra-méditerranéen	Chênes caducs, Chênes sclérophylles, Pin noir, Pin sylvestre	- 3°C	Chênes caducs, autres caducs, Pin sylvestre	Collinéen
Méso-méditerranéen	Chênes sclérophylles, Pin d'Alep, Pin brutia, Cyprès, Oxyèdre etc (Ch. caducs)	0°C	Chênes caducs, autres caducifoliés (Ch. sclérophylles)	Thermo-collinéen
Thermo-méditerranéen	Olivier, Caroubier, Lentisque, Pin d'Alep, Pin brutia, Genévrier rouge	+ 3°C		
Infra-méditerranéen	Arganier, Gommier			

I.2.2 Un héritage forestier issu des glaciations puis modelé par les humains

I.2.2.1 L’empreinte naturelle historique

L’organisation des forêts actuelles résulte en premier lieu des instabilités climatiques survenues durant le Pliocène et le Pléistocène (Suc, 1984 ; Beaulieu et al., 2005). La réponse la plus étudiée des espèces forestières méditerranéennes aux changements climatiques passés est la migration que ce soit vers des zones dites « refuges » pendant les phases de glaciation ou pendant les phases post glaciaires de recolonisation des espaces libérés de la contrainte du froid. Cette dynamique de végétation a été reconstruite à partir des données polliniques :

- Pendant le Dryas le plus ancien (16 500 à 14 600 BP), le genre *Pinus* est enregistré dans la péninsule ibérique (Combourieu Nebout et al., 2009) et dans les Balkans (Sadori et al., 2016).
- Pendant la Bølling–Allerød (14 600-12 900 cal BP), une expansion des arbres à feuilles caduques tels que *Quercus* et *Betula* est enregistrée dans la péninsule ibérique (Combourieu Nebout et al., 2009) et en Italie (Sadori, 2018).
- Pendant le Dryas récent (12 900-11 700 cal BP), la péninsule ibérique connaît un déclin des taxons arborés à feuilles caduques (Combourieu Nebout et al., 2009). Dans les Balkans, la proportion du *Pinus* diminue largement (Masi et al., 2018).
- Pendant l’Holocène (11 700 cal BP à nos jours), les paysages actuels de la Méditerranée commencent à se mettre en place, dès la fin de la dernière glaciation (Huntley & Webb III 2012). Tout au long de cette période, les écosystèmes arides et froids qui dominaient jusqu’alors le pourtour méditerranéen régressent peu à peu tandis que la végétation actuelle s’installe progressivement depuis des aires refuges (e.g. Gliemeroth 1995, Brewer et al. 2002, Magri et al. 2006, Giesecke et al. 2017). Au milieu de l’holocène, les arbres plutôt mésophiles, à feuilles décidues, dominent assez largement les forêts méditerranéennes. Cependant, à partir d’environ 5000 ans BP, les forêts caducifoliées commencent à reculer à basse et moyenne altitude au profit de la végétation sclérophylle qui domine aujourd’hui cette région (e.g. Reille & Pons 1992, Jalut et al. 2000, Carrion et al. 2003, Sadori et al. 2011). Enfin, Roberts et al., 2011 ont mis en évidence que les changements climatiques entre le début et la fin de l’Holocène ont contribué à transformer les écologies paysagères et les cultures humaines de la Méditerranée orientale, mais de manière complexe et non déterministe. De tels changements peuvent être considérés comme faisant partie de la dynamique naturelle des écosystèmes forestiers des montagnes méditerranéennes.

I.2.2.2 Une empreinte écologique humaine certaine

Le changement du climat au cours du temps n’est pas le seul facteur ayant conduit à des modifications de la distribution des espèces méditerranéennes. Le poids et l’ancienneté de l’empreinte écologique humaine millénaire en région méditerranéenne sont indéniables (Blondel et al., 2010, Kaplan et al., 2016). Les forêts méditerranéennes ont été profondément affectées depuis le Néolithique par la pression anthropique (Naveh & Lieberman, 1984). Cette dernière s’est poursuivie jusqu’à la révolution industrielle de la fin du XIXe siècle (Le Houerou, 1980). L’intensification des pressions anthropiques postérieures à l’âge du Bronze a favorisé

l'ouverture du paysage et, consécutivement, le développement de matorral et, en particulier, de communautés dominées par *Pinus halepensis* (Reille, 1992, Badal et al., 1995, Thiébaud, 1997, Puertas, 1998, Andrieu-Ponel et al., 2000, Chabal, 2003). Depuis 5000-4000 BP, le développement des activités agropastorales a induit la régression des forêts de chênes caducifoliés et l'expansion des chênes sempervirents (*Quercus ilex* et *Quercus coccifera*) (Chabal, 1997, Pons, 1981, Reille, 1992, Vernet, 1997). La part de l'action humaine intensive sur le milieu au cours du siècle écoulé contribue ainsi à expliquer la forte extension du chêne vert en France au détriment du chêne pubescent (Romane & Bonin, 1996). Cette dynamique s'est produite de manière désynchronisée à l'échelle régionale, liée aux établissements humains (Chabal, 2003, Vernet, 1997). Enfin, la distribution géographique du cèdre du Liban au Liban a été impactée par l'urbanisation, le pâturage et surtout les coupes de bois d'œuvre dès le néolithique jusqu'au siècle dernier Loffet, 2004. La forêt méditerranéenne d'origine fut à ce point modifiée que, selon Pons & Quézel, 1998, « le bilan des impacts humains des derniers millénaires en région méditerranéenne se solde aujourd'hui par une végétation qui n'exprime pas fidèlement le potentiel réel du climat et des substrats ».

I.3 Stratégies d'adaptation des essences forestières méditerranéennes face au changement climatique

Les arbres disposent de trois mécanismes pour faire face à la rapidité du changement climatique actuel : la mise en place de stratégies fonctionnelles physiologiques et/ou de plasticité phénotypique, l'adaptation génétique et la migration vers des conditions climatiques plus favorables. Les échelles de temps de ces adaptations en forêts sont très variées et restent largement méconnues (Figure 2). Si ces trois options sont vouées à l'échec, l'extinction constitue l'ultime réponse des espèces d'arbres face aux changements globaux (Aitken et al., 2008, Maggini et al., 2011).

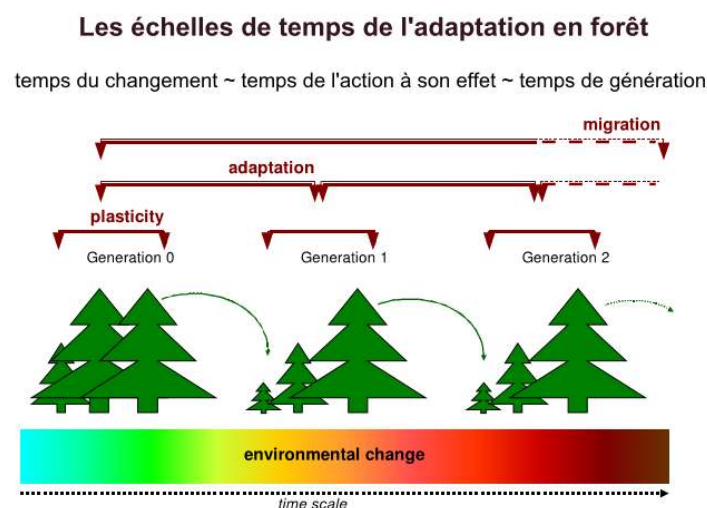


Figure 2 : Les échelles de temps de l'adaptation en forêt. Il faut prendre en compte : le temps du changement environnemental (échelle du bas), et le temps de génération (Lefèvre et al., 2013).

I.3.1 L'adaptation : survivre sous de nouvelles conditions environnementales

L'environnement biotique et abiotique des espèces d'arbres évolue en réponse aux changements globaux. Ainsi, l'habitat d'une espèce peut évoluer au sein d'un même site et cette dernière devra s'adapter à de nouvelles conditions environnementales. Pour survivre et croître dans les conditions climatiques difficiles de l'environnement méditerranéen, les plantes ont développé un large éventail de traits adaptatifs, y compris un « réglage fin » des phases phénologiques pour maximiser le gain de carbone tout en évitant les dommages causés par le gel en hiver (Cleland et al., 2007), et des caractéristiques morpho-physiologiques spécifiques qui permettent la survie pendant la sécheresse estivale (Lo Gullo et Salleo, 1988 ; McDowell et al., 2008 ; De Micco & Aronne, 2012). Les capacités adaptatives des arbres dépendent (i) de leur diversité génétique favorisant l'adaptation locale mais également (ii) de leur plasticité phénotypique. Si la diversité génétique ainsi que la plasticité phénotypique sont suffisamment importantes, alors les populations d'arbres maximiseront leurs chances de se maintenir dans le contexte actuel des changements globaux (Davis & Shaw 2001 ; Hamrick, 2004).

I.3.1.1 La plasticité phénotypique

La plasticité phénotypique repose sur la capacité d'un individu à exprimer différentes parties de son patrimoine génétique en fonction des conditions environnementales (Chevin et al., 2010 ; Hoffmann & Sgro, 2011), avec par exemple un débourrement plus tardif en altitude pour éviter le risque de gel (Körner, 2016). En Europe de l'Ouest, les observations phénologiques effectuées depuis les années 1950 montrent une réponse assez cohérente de la végétation à la hausse des températures. Par exemple, Vitasse et al., 2010 ont montré que *Quercus petraea* et *Fagus sylvatica* présentaient une plasticité phénotypique élevée de la phénologie foliaire en réponse à une augmentation de température le long d'un gradient altitudinal dans les Pyrénées (décalage moyen de -5,7 jours par 1°C d'augmentation). Du point de vue temporel, entre 80 et 96% des 103 espèces végétales purement méditerranéennes, ont avancé leur déploiement foliaire, retardé la chute des feuilles, ou les deux, ce qui a entraîné un allongement moyen de 30 jours de la saison de croissance entre 1952 et 2000 : les feuilles s'ouvrent en moyenne 16 jours plus tôt, les feuilles tombent en moyenne 13 jours plus tard et les plantes fleurissent en moyenne 6 jours plus tôt qu'en 1952. La fructification a lieu en moyenne 9 jours plus tôt (Peñuelas et al. 2002). Les informations actuellement disponibles révèlent le potentiel de certaines espèces végétales méditerranéennes pour une plasticité importante et un changement évolutif rapide, et des réponses épigénétiques ont également été annoncées (Madlung et Comai 2004). Cependant, ces informations restent partielles et suggèrent de grandes différences entre les espèces, certaines d'entre elles étant très vulnérables au taux rapide du changement environnemental (Matesanz et Valladares 2014).

I.3.1.2 L'adaptation génétique

L'adaptation évolutive consiste, dans un cadre de réchauffement climatique, à sélectionner les individus au patrimoine génétique le plus à même de conférer une résistance aux conditions de plus en plus stressantes

(Chevin et al., 2010 ; Hoffmann & Sgro, 2011). Cette adaptation nécessite du temps et une diversité génétique suffisante parmi les populations et au sein des populations d'individus déjà présentes ou réalisable grâce aux flux de gènes (Kremer et al. 2012 Davis et Shaw 2001, Jump et Penuelas 2005, Aitken et al. 2008). Les espèces en zone méditerranéennes sont susceptibles de subir des effets plus négatifs du changement climatique par rapport aux espèces ailleurs en Europe : i) le fort impact humain sur les forêts méditerranéennes a conduit à des niveaux élevés de fragmentation, qui a altéré la diversité génétique des populations et l'écologie des espèces, et affecté la capacité des populations à répondre aux changements environnementaux (Valladares et al. 2014b ; Christmas et al. 2016), ii) la capacité d'adaptation est généralement la plus faible à la limite chaude des aires de répartition des espèces, où les plantes poussent près de leurs limites physiologiques, comme c'est le cas pour de nombreuses espèces tempérées vivant dans les forêts méditerranéennes (Lindner et Calama 2013).

I.3.1.3 Des réponses fonctionnelles contrastées au changement climatique actuel

Certaines études révèlent des réponses fonctionnelles contrastées aux perturbations entre les espèces d'arbres. Par exemple, Gazol et al. (2018) ont montré, en analysant la résilience des forêts méditerranéennes à la sécheresse à l'aide d'un vaste réseau de données sur la largeur des cernes d'arbres et d'images satellites, que les gymnospermes à feuilles persistantes poussant dans des zones sujettes à la sécheresse ont une résistance plus faible mais une récupération plus rapide après des événements de sécheresse que les angiospermes à feuilles caduques dominant les régions tempérées ou humides. Cela suggère des stratégies physiologiques différentes pour faire face à la sécheresse. Ce type de réponse pourrait être d'une grande importance dans un contexte changeant puisque bien que les gymnospermes des forêts méditerranéennes sèches se soient rétablies plus rapidement après quatre années de sécheresses majeures (1986, 1994-1995, 1999 et 2005), leur potentiel de rétablissement pourrait être limité si les sécheresses devenaient plus intenses, plus fréquentes, ou les deux (Gazol et al. 2018).

Des essences forestières méditerranéennes dont l'aire de répartition est vaste semblent également présenter des réponses fonctionnelles contrastées (effets génétiques) sur l'ensemble de leur aire de répartition en raison des différences d'intensité des contraintes environnementales (Benito-Garzón et al., 2011, 2013). Dans ce contexte, les travaux sur des essences forestières méditerranéennes de Ramírez-Valiente et al. (2009) sur *Quercus Suber* et de Benito-Garzón et al. 2011 sur *Pinus sylvestris* et *Pinus pinaster* montrent que toutes les populations ne sont pas également vulnérables face aux changements climatiques. Ils suggèrent que les populations du nord sont moins adaptées aux conditions plus sèches que les populations du sud.

I.3.2 Remontée des espèces et des étages montagnards

La remontée des espèces et des étages montagnards est un phénomène observé dans de nombreuses régions du monde, mais qui prend une dimension particulière dans les zones méditerranéennes en raison de leur climat unique et de leur riche biodiversité. Ce phénomène est souvent lié aux changements climatiques, qui modifient les conditions environnementales et forcent les espèces à migrer vers des altitudes plus élevées pour trouver des conditions climatiques qui leur sont favorables. Il existe déjà des

preuves que certaines espèces forestières méditerranéennes répondent à des conditions de plus en plus chaudes et arides par une migration altitudinale ou latitudinale en suivant le déplacement de leur bioclimat en vue de retrouver les conditions qui sont favorables à leur survie et à leur reproduction. Ces mouvements en altitude et latitude récemment observés ont été interprétés comme des réponses des espèces au réchauffement climatique. Peñuelas et al. (2007) et Peñuelas et Boada (2003) ont montré un déplacement progressif vers le haut de l'espèce tempérée *Fagus sylvatica* dans le nord-est de l'Espagne et son remplacement progressif par l'espèce méditerranéenne *Quercus ilex* dans les moyennes et basses altitudes. De même, Sanz-Elorza et al., 2003 ont signalé une conquête des prairies subalpines par des espèces ligneuses méditerranéennes caractéristiques des altitudes inférieures au cours de la seconde moitié du 20ème siècle dans les montagnes du centre de l'Espagne. Une migration ascendante des espèces forestières a également été signalée dans les Apennins italiens (Palombo et al. 2013), les Pyrénées espagnoles (Améztegui et al. 2010, 2016) ou le sud-est de la France (Bodin et al. 2013). Enfin, le réchauffement climatique va très certainement entraîner une extension des espèces exotiques envahissantes, ces espèces étant généralement adaptées à des environnements chauds (beaucoup de ces espèces sont en effet d'origine tropicale). En outre, des modifications de pratiques agricoles peuvent également concourir au déplacement des essences vers les hautes altitudes. L'abandon du pâturage sur les alpages peut ainsi expliquer l'installation d'essences forestières avec ou sans changement climatique (Labonne et al., 2019). De même, l'abandon progressif au début du XIXe siècle d'une sylviculture qui éliminait systématiquement le hêtre au profit des résineux mieux valorisés, conduit aujourd'hui à une remontée en altitude de cette espèce. Enfin, précisons que les limites physiologiques des espèces se révèlent souvent plus étendues que ne le laisse supposer leur distribution actuelle (Labonne et al., 2019).

I.4 Les espèces méditerranéennes face au changement climatique

I.4.1 Une végétation fragilisée par les changements environnementaux en cours

Les populations d'espèces méditerranéennes à leur limite de répartition méridionale pourraient être plus vulnérables et menacées de disparition avec la fréquence croissante des conditions climatiques extrêmes parce qu'elles poussent déjà dans la partie la plus chaude et la plus sèche de leur niche climatique près de leurs limites physiologiques où leur capacité d'adaptation est généralement la plus faible (Lindner & Calama 2013). L'effet du changement climatique est déjà marqué sur les écosystèmes méditerranéens dont les espèces dominantes sont en marge de leurs aires de distribution comme le hêtre (Jump et al., 2006), le sapin (Linares et Camarero, 2012 ; Cailleret et al., 2013) ou le pin sylvestre notamment à basse altitude (Hereş et al., 2012). C'est pourquoi les aires de répartition méridionales des espèces sont considérées comme des points chauds des changements de végétation. Plusieurs résultats de modélisation statistique des distributions futures basées sur des scénarios climatiques ont déjà montré des réductions potentielles significatives pour plusieurs espèces d'arbres, en limite chaude de leur aire de distribution en Europe (Badeau et al., 2010, Benito Garzon et al., 2008, Berry et al., 2002, Dreyfus, 2015) et dans les montagnes du Moyen-Orient (Hajar et al., 2010).

La végétation sclérophylle méditerranéenne pourrait également être particulièrement menacée car les espèces à feuilles persistantes sont considérées comme lentes à s'adapter aux conditions environnementales changeantes (Reyer et al., 2013), de sorte que ces espèces peuvent réagir au changement climatique par la migration plutôt que par l'évolution. En revanche, Limousin et al., 2009 ont montré que ces changements climatiques ont comparativement moins d'impacts dans les écosystèmes typiquement méditerranéens (Chêne vert et Pin d'Alep) dont le fonctionnement est déjà adapté à la contrainte hydrique. Le rapport IUCN France (2018) mentionne également que les Pinèdes à Pin d'Alep ne présentent actuellement pas de risques sérieux de dégradation. Au rythme actuel d'aridification du climat méditerranéen, ces dernières pourraient même devenir les dernières forêts composées de grands arbres de cette région, à moins de 600 mètres d'altitude.

Finalement, cet héritage biologique méditerranéen s'avère cependant fragilisé par la rapidité et l'ampleur des changements environnementaux prévus sur le pourtour méditerranéen (Sala et al., 2000 ; Mazzoleni et al., 2004), et les espèces les plus vulnérables à la disparition sont les espèces tempérées présentes en forêt méditerranéenne qui sont situées à leur marge sud de leur aire de distribution et les espèces montagnardes méditerranéennes (cèdres, sapins méditerranéens et pin noir) du fait de l'impact très fort du changement climatique actuel sur ces montagnes (Regate et Salman, 2008).

I.4.2 Nouveau contexte écologique engendrant un double défi

Dans ce nouveau contexte écologique menaçant les forêts méditerranéennes, la réponse de ces dernières aux changements climatiques en cours constitue un enjeu majeur de la recherche et de la gestion forestière méditerranéenne. Cet enjeu engendre un double défi :

- ❖ A l'échelle biogéographique, il s'agit d'identifier les hauts lieux de changement de végétation forestière méditerranéenne et de caractériser le fonctionnement des écosystèmes forestiers dans ces zones.
- ❖ A l'échelle de la population et de l'essence forestière, il devient essentiel de développer les connaissances concernant l'autécologie des essences, l'identification des facteurs limitant les aires de distribution des espèces (abiotiques, biotiques, anthropiques) et les causes réelles des dépérissements forestiers (distinguer celles liées au réchauffement climatique des autres).

Le chapitre suivant propose une synthèse sur la distribution géographique des espèces et sur les différents facteurs qui limitent leurs déplacements. La compréhension fine de ces facteurs limitants est essentielle dans les prédictions des changements de distribution des espèces en réponse aux changements climatiques et elle est au cœur des questions abordées en écologie et biogéographie (Latimer et al., 2006 ; Guisan et Thuiller, 2005 ; Blackburn et Gaston, 2003a).

I.5 Aire de distribution des espèces

L'aire de répartition d'une espèce est souvent considérée comme l'expression géographique de sa niche écologique (Holt, 2009), c'est-à-dire de l'ensemble des conditions biotiques et abiotiques qui permettent

la survie des individus et leur reproduction (Hutchinson, 1957), et qui assurent donc le maintien démographique des populations. Selon Soberon et Peterson, 2005, la distribution spatiale d'une espèce va correspondre à l'intersection entre les projections dans l'espace géographique de la niche écologique fondamentale, des interactions favorables entre les espèces, et de l'espace géographique accessible pour l'espèce considérée. Quant à Seabrook et al. (2014), il la définit comme « la partie occupée de l'aire géographique dans laquelle les conditions conviennent à l'espèce pour survivre et se reproduire ». Enfin, Bertrand, 2012 définit l'aire de répartition d'une espèce correspondant à l'espace géographique occupé par l'ensemble des populations de cette espèce.

I.5.1 La structure de l'aire de répartition

L'aire de répartition est formée d'une zone de distribution continue bornée par des zones périphériques souvent marginales du fait de conditions environnementales stressantes, spatialement diverses, temporellement instables, et dans tous les cas différents de celles existant au cœur de l'aire de répartition (Gaston 2003, Hardie et Hutchings, 2010). Ces zones constituant les limites de l'aire de répartition de l'espèce peuvent être fortement mobiles, se déplaçant vers le nord ou le sud, les hautes ou les basses altitudes (Brown et al. 1996, Davis et Shaw 2001, Gaston 2003, Sexton et al. 2009). Enfin, à partir de la définition de Gaston (2009), Walcott (2018) propose de délimiter quatre compartiments caractérisant l'aire de distribution d'une espèce (Figure 3) :

1) **Le cœur de l'aire de distribution** : correspond à la partie principale, non fragmentée ou relativement peu fragmentée de l'aire de distribution, dans laquelle les populations sont relativement continues et se maintiennent sans difficulté, pouvant atteindre une taille, un recouvrement et une dominance importante dans l'espace géographique.

2) **La marge de l'aire de distribution** : constitue la limite géographique du cœur de l'aire de distribution de l'espèce. On distingue une marge interne, bande d'épaisseur variable où les populations font partie intégrante du cœur de l'aire, mais jouxtent la limite, et une marge externe, bande d'épaisseur variable où les populations sont très fragmentées et externes au cœur de l'aire de distribution.

3) **La périphérie de l'aire de distribution** : correspond à une zone dans laquelle l'espèce est rare au sein de populations extrêmement fragmentées. On considère ici que la périphérie de l'aire de distribution peut héberger des petites populations qui sont alors très isolées et fortement menacées d'extinction. La périphérie est délimitée par la marge externe d'un côté et par la limite absolue, de l'autre côté qui constitue la limite géographique à partir de laquelle nous ne retrouvons plus aucune population de l'espèce dans l'espace géographique.

4) **Extérieur de l'aire de distribution** : zone où il n'y a plus la possibilité de trouver l'espèce.

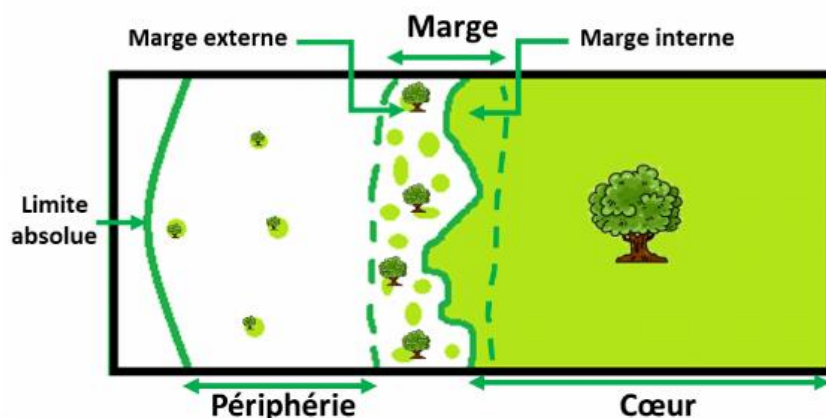


Figure 3 : Schéma de la zonation de l'aire de distribution (Walbott, 2018, à partir de Gaston (2009))

I.5.2 Facteurs limitant l'aire de répartition des espèces végétales

Le concept de facteurs limitants de l'aire de répartition des espèces végétales renvoie à l'idée que la distribution géographique des plantes est déterminée par un ensemble de contraintes environnementales, biologiques et anthropiques qui restreignent leur capacité à s'étendre au-delà de certaines frontières écologiques. La distribution observée des espèces végétales dans un lieu donné est souvent présentée comme conditionnée par une série de facteurs organisés en trois filtres agissant à des échelles variées : le filtre biogéographique (ou historique), le filtre abiotique et le filtre biotique (Urli, 2013).

I.5.2.1 Filtre Biogéographique ou historique

Ce filtre s'applique à l'échelle de la planète et pose la question de l'arrivée de l'espèce considérée dans un site donné (Lambers *et al.* 2000). Les barrières physiques comme les montagnes, océans, lacs, rivières, déserts, etc. ou les événements géologiques (glaciations, éruptions volcaniques) représentent autant d'obstacles naturels à la dispersion des diaspores (Gaston 2003). Ces barrières limitent la migration des espèces vers des conditions écologiques a priori favorables à leur survie. Depuis la dernière période glaciaire, la capacité de dispersion des espèces végétales (e.g. Cain *et al.*, 1998), a ainsi été réduite en Europe par la présence de barrières géographiques impossibles à franchir pour certaines espèces (e.g. Svenning & Skov, 2004 ; Svenning *et al.*, 2010). Cette composante est de plus en plus prise en compte dans les prédictions de la répartition des espèces (Zurell *et al.*, 2016).

I.5.2.2 Filtre abiotique (physiologique)

L'habitat des espèces est caractérisé par une combinaison de différents facteurs abiotiques (climatiques, topographiques, pédologiques, ...) qui lui est propre. A l'échelle de la planète, les facteurs climatiques dont la température, les précipitations sont, sans nul doute, les premiers impliqués dans le contrôle de la distribution des espèces végétales (Woodward 1987, Stephenson 1990, Walther *et al.* 2005). Leur rôle dans la limitation des aires de répartition est depuis longtemps étudié (e.g. Grinnell 1917, Hutchinson

1918) et de nombreuses corrélations entre les limites de distributions d'espèces et des combinaisons de facteurs climatiques ont été mises en évidence (Iversen 1944, Gaston 2003, Walther *et al.* 2005). S'il est bien connu que la croissance radiale (Douglass, 1936) et en hauteur (Gamache & Payette, 2004) des espèces ligneuses est dépendante du climat, il est moins évident de prouver que les limites de leur présence correspondent à des contraintes climatiques (Tardif *et al.*, 2006). L'importance du rôle du climat sur la mortalité en limite d'aire a posé et pose encore question (Loehle et Leblanc, 1996).

A une échelle plus locale et au sein d'un type de climat, les propriétés du sol et le régime de perturbations sont deux des principaux facteurs qui déterminent la présence des espèces végétales (Chapin *et al.*, 2011). De nombreux facteurs édaphiques influencent la végétation. Il peut s'agir de facteurs physiques (texture, densité, structure, température, etc.), de facteurs chimiques (quantité de matière organique, potentiel redox, capacité d'échange anionique et cationique), ou de la disponibilité en ressources (eau, éléments minéraux). A l'instar d'un tamis, les propriétés du sol, agissent comme des « filtres » qui éliminent certaines espèces au profit d'autres selon leur capacité à tolérer des conditions plus ou moins défavorables pour leur croissance et leur survie (Coudun *et al.*, 2006). Seules les espèces présentant des caractéristiques qui leur confèrent une adaptation à des conditions édaphiques données sont « filtrées » et donc présentes localement.

Ainsi, le filtre physiologique élimine les espèces présentes sur le site ne possédant pas les traits physiologiques nécessaires à leur survie, leur croissance ou à leur reproduction dans cet environnement abiotique (Lambers *et al.* 2000). Ce filtre est à la base de la définition de la niche fondamentale d'une espèce correspondant à l'ensemble des conditions environnementales abiotiques permettant à l'espèce d'exister indéfiniment.

I.5.2.3 Filtre biotique

La distribution des plantes est également limitée par les interactions positives et négatives entre organismes vivants comprenant notamment la prédation, la présence de pathogènes, le parasitisme, la mycorhization ou encore la compétition pour des ressources ou de l'espace. Ces facteurs forment le filtre biotique. La compétition par exemple se met en place lorsque plusieurs plantes exploitent, en même temps, un pool commun de ressources (lumière, eau et/ou minéraux) dont la quantité est insuffisante pour satisfaire les besoins de toutes les plantes (Zimdahl, 2004).

I.5.3 Les facteurs limitant l'aire de répartition des espèces encore méconnus

Finalement, la définition de l'aire de distribution par les filtres biogéographiques, abiotiques et biotiques demeure encore imprécise face aux enjeux soulevés par la compréhension des changements de distribution liés aux changements climatiques. Il en résulte que les recherches sur les limites de l'aire de répartition des espèces sont de plus en plus d'actualité pour la conservation des espèces menacées d'extinction, la prédiction de l'expansion géographique des espèces envahissantes (Alexander et Edwards 2010) et celle des changements d'aire de répartition qui devraient résulter du réchauffement en cours (Parmesan *et al.* 2005 ; Sekercioglu *et al.* 2008 ; Doak et William 2010). Malgré un intérêt théorique soutenu (Darwin 1859 ; MacArthur 1972 ; Antonovics 1976 ; Holt 2003) et une avalanche de recherches empiriques au cours des

deux dernières décennies, les facteurs écologiques qui imposent des limites d'aire de répartition à court et moyen terme restent mal compris (Gaston 2009).

I.5.4 Déterminisme des marges froides et chaudes des aires de répartition des espèces

Bien que les rôles des facteurs locaux dans la distribution et la persistance des espèces en marge d'aire de répartition soient importants (Walbott 2018), une hypothèse durable, remontant à Darwin (1859), postule que les limites supérieures altitudinales ou latitudinales sont formées par des environnements abiotiques stressants (par exemple, les climats froids), tandis que les limites inférieures sont fixées par le filtre des interactions biotiques (par exemple, la compétition ou la prédation). Cette hypothèse, constituant un principe majeur de la biogéographie, a connu un retour récent dans la recherche scientifique en raison de son potentiel explicatif pour mieux comprendre les impacts du changement global sur la répartition des espèces (Xiao et al., 2022. Anderegg & HilleRisLambers, 2019 ; Dvorský et al., 2017).

I.5.4.1 Déterminisme des marges froides de distribution

I.5.4.1.1 Facteurs déterminants les marges froides des espèces végétales

I.5.4.1.1.1 Facteurs climatiques

Le climat est souvent considéré comme un facteur clé influençant la limite latitudinale ou altitudinale haute des espèces végétales (Richard, 1993 ; Carcaillet et al., 2001). Les limites nord de répartition des espèces sont fréquemment associées aux températures froides (Shreve, 1914 ; Good, 1931 ; Iversen, 1944 ; Woodward, 1987b). Par exemple, l'isotherme de température minimale de -40°C constitue une barrière pour les arbres tempérés nord-américains (Gusta et al., 1983 ; Arris & Eagleson, 1989), tandis qu'une température de -7°C limite les espèces de cactus en Arizona (Hastings & Turner, 1965). Le houx (*Ilex aquifolium*) ne semble présent que dans des zones où la température hivernale moyenne est supérieure à -1°C près de sa limite nord (Iversen, 1944). Des études ont montré que certaines espèces, comme *Abies balsamea* ou *Thuja occidentalis*, ont des limites de répartition latitudinale plus au nord dans des climats plus chauds, suggérant ainsi une influence climatique directe sur leur répartition (Richard, 1993 ; Ali et al., 2008). Pour certaines essences, le froid pourrait limiter la croissance à la limite nord de leur aire de répartition, comme pour *Ilex aquifolium* à l'isocline 0°C en janvier (Walther et al., 2005) ou après un gel printanier pour *Pinus contorta* (Montwé et al., 2018). À ces marges nordiques, certaines espèces montrent des populations de petite taille, une faible croissance et un taux de reproduction réduit, caractéristiques souvent attribuées au climat (Pigott & Huntley, 1981 ; Payette & Delwaide, 1994 ; Kullman, 2007).

Plusieurs études traitent de l'effet du climat à la limite nord de la distribution sur le processus reproductif des arbres en comparant la régénération à différentes latitudes (Pigott et Huntley, 1981 ; Tremblay et al., 2002 ; Messaoud et al., 2007a). La basse température à la limite froide impacte le potentiel reproductif des espèces et serait un filtre de distribution en empêchant le plus souvent la réalisation du cycle de vie complet de l'espèce et plus particulièrement lors de la reproduction (Gaston 2003). Divers effets des basses

températures ont été observés : i) en tant qu'inhibiteur de la formation du tube pollinique pour permettre la réalisation de la fertilisation de *Tilia cordata* en limite Nord de son aire de répartition (Pigott and Huntley 1981) ; ii) en diminuant le nombre de fleurs et de graines fertilisées chez les peuplements d'érable rouge (*Acer rubrum* L.) situés au nord de leur aire en raison des épisodes de gel printanier (Tremblay et al., 2002) ; iii) par l'incapacité de l'espèce de mûrir pleinement les fruits et/ou de fleurir chez les arbres tempérés (Morin et al., 2007) ; par la difficulté de germer en deçà d'une certaine température comme c'est le cas chez les Pins rouge (*Pinus resinosa* Ait.), qui requiert des températures de plus de 10°C pour germer (Flannigan & Woodward, 1993). La limitation du cycle reproductif peut conduire certaines espèces comme l'épinette noire (*Picea mariana* Mill.) et l'érable rouge à se propager majoritairement par reproduction asexuée à la limite nord de leur répartition pour contrer le climat rigoureux (Payette, 1979 ; Tremblay et al., 2002 ; Lloyd, 2005). Les peuplements d'épinette noire peuvent ainsi être composés de plus de 50% de clones à leur limite nord de distribution, possiblement en raison du climat rigoureux qui empêche la germination des graines (Payette, 1979 ; Lloyd, 2005).

Finalement, la plupart des études traitant de l'effet du climat sur la limite « froide » de distribution des espèces abordent le processus reproductif et peu d'informations sont apportées sur les limites de distribution liées aux contraintes de croissance ou de la survie de l'appareil végétatif.

1.5.4.1.1.2 Facteurs édaphiques et topographiques

La répartition d'une espèce peut être influencée par les conditions édaphiques aux limites de son aire. Par exemple, Meilleur et al. (1997) ont démontré le manque de sites propices au pin rigide (*Pinus rigida* Mill.) à sa limite nordique dans le sud du Québec, ce qui l'empêcherait d'agrandir sa répartition plus au nord. Messaoud et al. (2007b) ont montré que la répartition des peuplements de sapin baumier était limitée par une diminution de sites potentiels favorables dans la pessière à mousse. Toutefois, le sapin baumier (*Abies balsamea* Mill.) y était incapable de coloniser tous les sites favorables. Ces résultats suggèrent donc que la diminution de l'abondance des sites ne peut expliquer complètement la répartition du sapin.

1.5.4.1.1.3 Facteurs liés aux perturbations naturelles

Les feux de la forêt boréale sont une perturbation majeure qui influence la composition et possiblement la répartition des espèces (Rowe, 1973 ; Suffling, 1995 ; Bergeron, 2000). Payette et Gagnon (1985) ont constaté que les régimes de feu en combinaison avec le climat contrôlaient la limite de distribution des essences. Despons et Payette (1992) ont montré que le pin gris (*Pinus banksiana* Lamb.) dépend d'un cycle de feu à courts intervalles pour maintenir ses populations à sa limite nordique puisqu'une chaleur intense est essentielle pour ouvrir les cônes et relâcher les graines. Pour sa part, la répartition du pin rouge semble limitée par les feux de grande intensité, que l'on trouve majoritairement au nord de sa répartition, et qui semblent restreindre la limite nord de cette espèce (Bergeron et Gagnon, 1987; Flannigan , 1993 ; Flannigan et Bergeron, 1998). D'autres études démontrent également l'influence négative du feu dans l'aire de répartition de certaines espèces. Elles ont montré qu'alors que les feux étaient moins fréquents pendant certaines périodes de l'Holocène, certaines espèces sensibles aux feux en ont profité pour agrandir leur répartition plus au nord (Carcaillet et al. , 2001 ; Messaoud et a l. , 2007b; Ali et al. , 2008).

1.5.4.1.1.4 Facteurs liés à la capacité migratoire des espèces

Saltré et al., 2013 ont pu identifier que l'expansion postglaciaire du hêtre européen était limitée par le climat à sa limite nord-est, tandis qu'elle était limitée par ses capacités migratoires à sa limite nord-ouest. Svenning & Skov, 2008 ont également identifié les contraintes historiques de dispersion comme facteurs principaux limitant la migration vers le nord des espèces de plantes forestières à travers l'Europe après les glaciations.

1.5.4.1.1.5 Facteurs liés aux interactions biotiques

Callaway et al., 2002 ont montré que les interactions biotiques entre plantes pouvaient jouer un rôle déterminant dans la distribution des espèces par facilitation entre voisins à haute altitude. Armitage & Jones, 2020 ont montré chez deux espèces de plantes aquatiques écologiquement similaires réparties à l'échelle mondiale que le modèle mécaniste de la compétition prédit avec précision les limites septentrionales de leurs aires de répartition. D'autre part, Brown & Vellend, 2014, ont démontré par une combinaison d'observations et d'expériences que la prédation des graines contrôle fortement la régénération des plants au-delà de la limite altitudinale supérieure de l'érable à sucre et par la suite limite l'aire de distribution le long d'un gradient climatique.

1.5.4.1.2 Limite froide des aires de distribution des essences forestières méditerranéennes

Les conditions climatiques hivernales des très hautes altitudes des montagnes méditerranéennes semblent défavorables à la survie des espèces montagnardes (comme les cèdres, les sapins méditerranéens et le pin noir) au dessus de leur aire de distribution naturelle. À ces altitudes, la compétition interspécifique est faible, comme le suggèrent Callaway et al. (2002) et le froid est la cause avancée de la limite haute de distribution des espèces. En plaine, la compétition pourrait jouer un rôle dans la limite géographique nord de certaines espèces méditerranéennes telles que les chênes sclérophylles. Ces espèces voient leur marge nord de distribution limitée aux plaines de la zone tempérée, correspondant à l'étage altitudinal européen du Thermo-collinéen, où les conditions climatiques sont généralement favorables à la survie et à la croissance des espèces forestières tempérées. Cette explication par la compétition est particulièrement pertinente car les chênes sclérophylles, typiques de l'étage Supra-méditerranéen, n'atteignent pas leur optimum écologique au Thermo-collinéen.

1.5.4.1.3 Synthèse sur les drivers de la limite froide de distribution des espèces

Finalement, il semble que la limite nord ou altitudinale haute de la répartition des espèces ne soit pas uniquement contrôlée par le climat. Des facteurs non climatiques, liés au sol, à la topographie, aux perturbations naturelles, à la capacité migratoire des espèces et aux interactions biotiques peuvent aussi jouer un rôle important à une échelle plus régionale ou locale. Les limites imputables à la survie et à la croissance de la partie végétative ont été peu étudiés pour en tirer des conclusions générales. De plus, la majorité des études ont été réalisés en contextes tempéré et boréal, et trop peu de données ont été obtenues sur les essences forestières méditerranéennes malgré le fort impact attendu du changement climatique dans cet écosystème. D'où l'intérêt d'approfondir nos recherches sur la limite froide des aires

de distribution des essences forestières méditerranéennes, dans une région où la végétation est fortement perturbée par l'homme et soumise à des contraintes climatiques élevées.

I.5.4.2 Déterminisme des marges chaudes

Les déterminants climatiques des limites sud de répartition sont beaucoup moins évidents que ceux des limites « froides » (Sax, 2001). Il est urgent de les comprendre, étant donné que les causes qui limitent la distribution des espèces à leurs marges chaudes pourraient également conduire à leur extinction dans les zones chaudes de leur aire de répartition que le climat mondial change. Plusieurs études récentes se sont penchées sur les causes des limites de l'aire de répartition de l'espèce (e.g. Parmesan et al., 2005 ; Gaston, 2009 ; Sexton et al., 2009), mais aucun ne s'est concentré spécifiquement sur le bord chaud (Cahill et al., 2014). Gaston (2009) s'est concentré sur les causes démographiques des limites de l'aire de répartition (p. ex., l'évolution des taux de natalité et de mortalité à la limite de l'aire de répartition), mais pas sur les facteurs limitatifs ou les limites chaudes. Sexton et al. (2009) ont examiné systématiquement 146 études sur les causes des limites de l'aire de répartition, mais n'ont pas mis l'accent sur les limites chaudes.

Il est proposé depuis longtemps que les interactions biotiques antagonistes, telles que la compétition, le parasitisme ou l'herbivorie, soient particulièrement importantes pour définir les limites de l'aire de répartition dans les parties relativement riches en espèces de l'aire de répartition (Normand et al. 2009), c'est-à-dire les limites inférieures en altitude et en latitude (Darwin 1859 ; Dobzhansky 1950 ; MacArthur 1972 ; Brown et al. 1996), bien que peu de preuves confirment cette hypothèse.

A l'échelle de la répartition des espèces d'arbres, le climat et plus particulièrement la disponibilité en eau pourraient également être impliqués dans la position de la limite Sud (Castro et al. 2004, Hampe & Petit 2005, Jump & Penuelas 2005, Morin et al. 2007, Xiao et al., 2022), tandis que les interactions biotiques joueraient un rôle non négligeable mais à une échelle régionale ou locale (Morin et al. 2007). La contrainte hydrique ne serait ainsi qu'un facteur parmi d'autres mais pas le seul pour certains auteurs (Normand et al., 2009). Pourtant l'effet de la sécheresse sur les phénomènes de mortalité semble bien démontré, notamment chez les arbres (Breshears et al., 2005 ; Anderegg et al., 2013). Castro et al. (2004) ont mis en évidence également que la mortalité des semis de populations marginales de Pin sylvestre (*Pinus sylvestris*) situées au Sud de l'Espagne était très élevée, se situant autour de 90 % au cours de la première saison de croissance et atteignant jusqu'à 100 % dans certains micro-habitats après la cinquième saison de croissance. Dans l'ensemble, les processus contrôlant l'établissement des semis dans ces forêts de pins sylvestres du sud diffèrent fortement de ceux opérant dans la partie principale de son aire de répartition : les zones centrales et septentrionales de l'aire de répartition du Pin sylvestre représenteraient des environnements mésiques favorables à la survie des semis. Au contraire, la frontière sud de la Méditerranée est marquée par une forte sécheresse estivale et constitue donc un environnement stressant pour la survie des semis. Les résultats d'une autre étude menée le long d'un gradient transcontinental d'aridité, entre le nord de l'Espagne et le Maroc, a mis en évidence, sur *Quercus suber*, une diminution de la proportion de jeunes par rapport aux vieux arbres avec le rapprochement à la marge sud (Matias et al. 2019). Enfin, dans le Sud-Ouest de la France, l'abondance de *Quercus robur* décroît le long d'un gradient d'aridité, tandis que celle de *Quercus ilex*, espèce adaptée à des conditions beaucoup plus xériques que celles de la zone étudiée, reste stable (Urli et al. 2015).

Concernant la limite méridionale des espèces forestières méditerranéennes, il est probable que la sécheresse du Sahara constitue le principal facteur limitant cette marge. En effet, la majorité de ces espèces, telles que les chênes sclérophylles (*Quercus ilex*, *Q. suber*, *Q. coccifera*), les pins (*Pinus halepensis*, *P. brutia*), les cédres (*Cedrus atlantica* et *C. libani*), et les sapins méditerranéens (*Abies pinsapo*), sont présents des deux côtés de la Méditerranée (Figures 4 et 5). De plus, tout comme la compétition interspécifique pourrait expliquer la régression des chênes méditerranéens en limite nord face aux essences feuillues tempérées, elle pourrait également justifier la disparition des résineux montagnards méditerranéens à basse altitude, face à la concurrence des chênes méditerranéens caducifoliés et sempervirents.

I.5.4.3 Conclusions sur les connaissances acquises sur les limites chaudes et froides de distribution des espèces

Après plus d'un siècle de recherches théoriques et empiriques, les contraintes écologiques qui déterminent les limites froides et chaudes de l'aire de répartition des espèces restent mal comprises, et il existe encore peu de consensus sur les facteurs déterminant ces limites. Bien que de nombreuses études montrent que les limites supérieures en haute altitude sont souvent régies par des facteurs abiotiques, les facteurs biotiques comme la facilitation peuvent atténuer le stress abiotique le long de ces limites. Cependant, la revue bibliographique met en avant des arguments limités sur le rôle des interactions biotiques comme drivers des limites chaudes de l'aire de distribution. Les explications possibles incluent le fait que les interactions biotiques agissent à l'échelle locale ou que le manque de données biotiques à grande échelle (comme la distribution des concurrents) limite la généralisation. Les corrélations entre les facteurs abiotiques et biotiques qui brouillent les interprétations constituent une autre difficulté pour évaluer le rôle effectif des facteurs biotiques le long des limites de répartition. Par exemple, il peut sembler que les facteurs abiotiques limitent les populations le long des limites inférieures alors que celles-ci sont limitées par une contrainte biotique sous-jacente, ou inversement pour les limites supérieures. La levée de cette corrélation, bien que rarement testée, pourrait fournir des informations précieuses sur le rôle individuel des facteurs qui déterminent les limites de répartition et permettre des prévisions plus précises pour la conservation des espèces face au changement climatique global.

I.6 Objectifs de la thèse

I.6.1 Objectif principal

Dans un contexte de réchauffement climatique, qui devrait avoir des impacts significatifs sur les forêts méditerranéennes au 21^e siècle, il est crucial de déterminer si les limites altitudinales de la répartition naturelle des espèces correspondent aux limites de leur niche climatique. L'objectif principal de cette thèse est d'étudier la gamme climatique de plusieurs essences méditerranéennes et de mieux comprendre le rôle des facteurs abiotiques, biotiques et historiques dans la distribution et la persistance de ces essences forestières aux marges chaudes et froides de leur répartition.

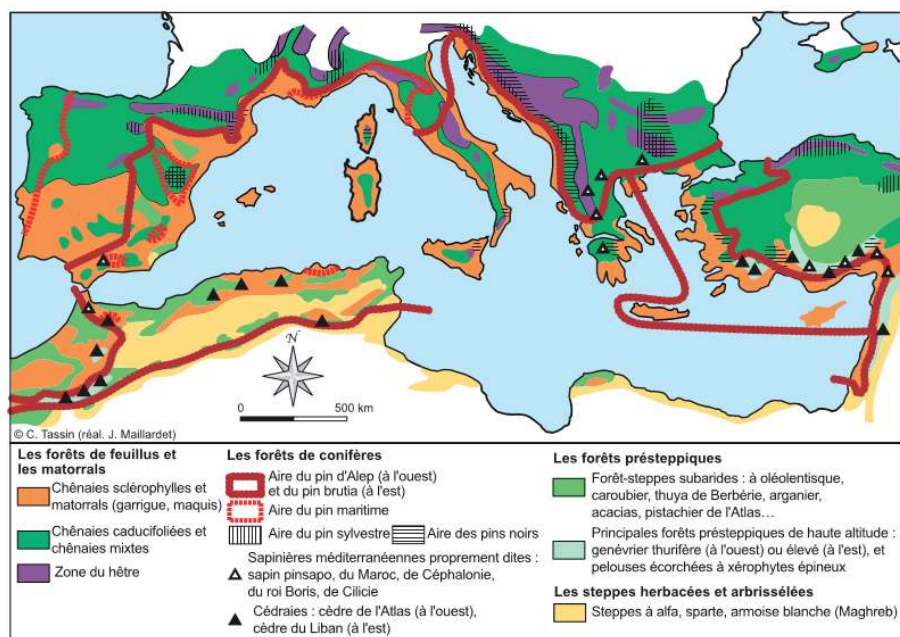


Figure 4 : les paysages végétaux du bassin méditerranéen. D'après les données de P. Birot, A. Huetz de Lempis et P. Quézel (Tassin, 2012).

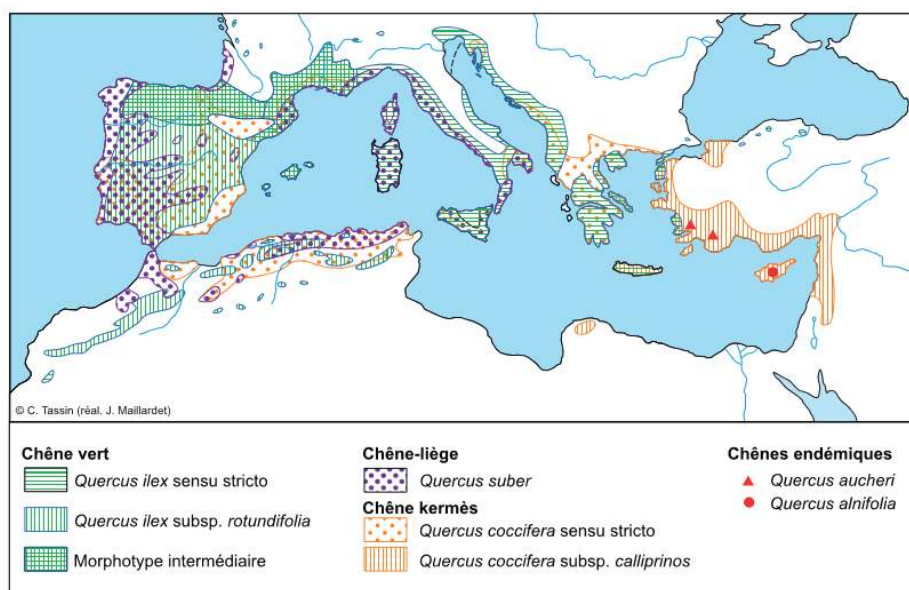


Figure 5 : Répartition spatiale des chênes sclérophylles dans le bassin méditerranéen. D'après P. Quézel et F. Médail (Tassin, 2012).

Plus précisément, il s'agit de :

- i) Déterminer les processus liés à la croissance et à la survie par lesquels les limites de distribution des essences forestières méditerranéennes se manifestent aux marges froide et chaude de leur répartition en identifiant les principales contraintes hydriques, thermiques, biotiques auxquelles les espèces sont confrontées dans ces zones.
- ii) Évaluer si des effets anthropiques peuvent expliquer la rareté des espèces en dehors de leurs limites naturelles.

En lien avec ces objectifs, nous souhaitons répondre aux questions suivantes :

- La limite « froide » de distribution des espèces est-elle uniquement déterminée par les températures froides à haute altitude ?
- La limite « chaude » de distribution des espèces est-elle influencée par les températures élevées, le déficit hydrique ou la compétition ?
- Dans quelle mesure la niche climatique fondamentale des essences, déterminée expérimentalement sans interactions biotiques, est-elle plus étendue que leur niche réalisée observée dans les conditions naturelles ?
- Comment ces éléments peuvent-ils fournir des indications sur la vulnérabilité et la gestion à long terme des essences forestières dans un contexte de réchauffement climatique ?

L'objectif principal de la thèse et les questions associées ont été analysés à travers trois objectifs spécifiques. Ces derniers ont été atteints à partir i) d'une approche expérimentale sur un large gradient climatique couvrant et dépassant la gamme climatique de vie des espèces, ii) des mesures de paramètres vitaux liés à la survie et la croissance de l'appareil végétatif, iii) d'une sélection des essences typiques du biome forestier méditerranéen, iv) de la comparaison des résultats obtenus expérimentalement avec la distribution observée dans les conditions naturelles.

I.6.1.1 Objectif spécifique 1 –déterminisme de la limite froide des essences méditerranéennes

Cet objectif spécifique vise à tester les facteurs responsables de la limite froide de l'aire de répartition des espèces méditerranéennes en utilisant un réseau de placettes d'observation dans les conditions naturelles. En étudiant une série d'espèces d'arbres dominantes en zone méditerranéenne, nous avons cherché à déterminer si les températures froides et la sécheresse estivale sont des facteurs limitants majeurs pour la distribution des espèces au niveau de leur marge froide en région méditerranéenne. Étant donné que la distribution des essences à leur marge froide dans les conditions naturelles est limitée chez les espèces tempérées par plusieurs facteurs (abiotiques, biotiques, historiques), principalement les températures froides (voir chapitre sur le froid), nous nous attendons à des facteurs similaires pour les essences forestières en climat méditerranéen. En conséquence, le facteur hydrique devrait jouer un rôle secondaire, voire négligeable, étant donné que le froid est le principal déterminant des marges de distribution.

I.6.1.2 Objectif spécifique 2 – déterminisme de la limite chaude des essences méditerranéennes

Cet objectif spécifique vise à tester les facteurs responsables de la limite chaude des espèces forestières méditerranéennes en étudiant les rôles respectifs des températures, du déficit hydrique et de la compétition sur la marge chaude de l'espèce la plus emblématique des forêts du Moyen-Orient et l'une des plus importantes pour les civilisations de cette région au cours des derniers millénaires : le cèdre du Liban. Dans cette partie, nous chercherons à répondre aux questions suivantes :

- Quelles sont les limites basses de distribution du cèdre du Liban observées dans les conditions naturelles ?
- Quels sont les rôles respectifs des températures chaudes et du stress hydrique dans le déterminisme de la marge altitudinale basse de la distribution du cèdre ?
- Quelles sont les preuves d'une éventuelle compétition interspécifique au stade juvénile, observées chez les espèces témoins plantées dans les mêmes conditions que les cèdres dans les parcelles expérimentales, et dans quelle mesure cette compétition limite-t-elle l'extension altitudinale basse du cèdre ?

I.6.1.3 Objectif spécifique 3 – Comparaison des gammes de vie climatiques dans les conditions naturelles et déterminées expérimentalement et implications pour la gestion du cèdre à long terme.

Cet objectif spécifique vise à comparer la gamme climatique de survie et de croissance du cèdre obtenue à partir du dispositif expérimental à sa distribution altitudinale dans les conditions naturelles du Liban en vue d'en tirer des éléments de gestion de long terme du cèdre en contexte de réchauffement climatique. Nous souhaitons plus particulièrement répondre aux questions suivantes :

- Quelle est la gamme climatique favorable à la survie du cèdre au stade juvénile indépendamment des effets historiques de son exploitation par l'homme et des interactions biotiques ?
- Quelle est la gamme climatique de croissance optimale du cèdre au stade juvénile et correspond-elle à son optimum altitudinal de distribution dans les conditions naturelles ?
- Est-il possible d'étendre l'aire de culture du cèdre en tenant compte des effets de la compétition interspécifique et du changement climatique ?

I.7 Dispositif expérimental

Cette thèse se concentre sur l'étude de la niche climatique des espèces forestières méditerranéennes à travers des approches combinant expérimentations et observations en conditions naturelles. Pour atteindre nos objectifs, nous avons mis en place un dispositif expérimental de transplantation d'essences juvéniles, composé de huit sites répartis régulièrement le long d'un gradient altitudinal allant de 110 à 2330 m dans le nord du Liban. Deux modalités, arrosée et non arrosée, ont été établies sur chaque site afin de distinguer

les rôles des contraintes thermiques et hydriques dans l'établissement des limites de distribution. Nous avons planté 680 plants de quatre essences – le cèdre du Liban (*Cedrus libani*), le pin brutia (*Pinus brutia*), le chêne d'Alep (*Quercus infectoria*) et le chêne calliprinos (*Quercus calliprinos*) – âgés d'un an dans chaque site, en croisant des modalités d'arrosage, de densité de plantation et de mélange. L'étude se concentre sur la niche climatique des espèces au stade juvénile, ce stade étant considéré comme particulièrement limitant et crucial pour la colonisation des plantes (Donohue et al., 2010 ; Niinemets, 2010 ; Schupp et Fuentes, 1995). Pour estimer le rôle potentiel de la compétition, les niveaux de croissance et de survie du cèdre du Liban ont été comparés à ceux des trois autres espèces d'arbres potentiellement compétitives, plantées et mesurées simultanément sur les sites expérimentaux selon le même plan expérimental. Des mesures régulières de croissance et de survie des plants ont été réalisées pendant trois ans afin d'analyser la croissance et la survie des essences le long du gradient altitudinal et selon les modalités testées. Ces données ont servi à déterminer la niche climatique des essences étudiées ainsi que les facteurs responsables des marges climatiques des espèces.

I.8 Espèce modèle

Parmi les espèces forestières arborescentes méditerranéennes, le cèdre du Liban (*Cedrus libani* A. Rich.) est une espèce structurante des forêts montagnardes du Moyen-Orient, située au sud de son aire de répartition, à la lisière des formations désertiques (Talhouk et al., 2001). Sa localisation en zone montagnarde le rend particulièrement vulnérable aux impacts du réchauffement climatique, qui entraîne une régression importante des habitats favorables à cette espèce dans les montagnes méditerranéennes (Regate et Salman, 2008). Des simulations de sa répartition géographique future au Liban, basées sur sa répartition actuelle, prévoient la quasi-disparition de l'espèce d'ici 2070-2100, avec seulement trois zones au Mont-Liban susceptibles de permettre sa survie (Hajar et al., 2010 ; Xiao et al., 2022). Les connaissances écologiques sur les plages de température et de précipitations limitant la distribution du cèdre du Liban sont encore insuffisantes. Les modèles de distribution, fondés sur les données d'occurrence du Système mondial d'information sur la biodiversité (GBIF), soulignent le rôle clé des précipitations et des températures hivernales dans la répartition naturelle des *Cedrus* spp. Ils mettent également en évidence l'importance des précipitations estivales pour la distribution des espèces de *Cedrus* dans la région méditerranéenne (Xiao et al., 2022). Toutefois, les données écologiques et écophysiologiques disponibles sur le cèdre du Liban restent limitées pour déterminer avec précision les facteurs contrôlant les limites de sa distribution naturelle. Le cèdre du Liban se distingue parmi les essences étudiées en ayant ses deux marges (chaude et froide) situées à l'intérieur de la gamme altitudinale de notre dispositif expérimental, qui s'étend au-delà des limites climatiques froide et chaude de son aire de répartition. De plus, sa bonne performance en croissance radiale, pouvant atteindre 5 mm par an en climat tempéré, associée à une forte résistance au froid et à une sécheresse estivale prolongée, en fait une candidate prometteuse pour les reboisements en Europe en prévision du réchauffement climatique important attendu dans les décennies à venir (Messinger et al., 2015).

II Chapitre 2 : Matériels et méthodes

Cette partie décrit la région d'étude, les essences étudiées, les méthodes et données utilisées dans le cadre de cette thèse. Elle s'attache en particulier à décrire le dispositif expérimental mis en place.

Les données d'observation acquises sur le terrain ainsi que les mesures réalisées dans le dispositif expérimental ont été mises à disposition de la communauté scientifique grâce à leur dépôt sur le site de dépôt Dryad à l'adresse :

<https://doi.org/doi:10.5061/dryad.kOp2ngfdf>

La base de données mise à disposition a été appelée Cedrus. Elle contient 4 fichiers :

Un fichier correspondant aux relevés de présence/absence du cèdre du Liban dans 1023 sites inventoriés au nord Liban. Outre la présence/absence du cèdre, ce fichier contient les coordonnées géographiques précises des sites ainsi que diverses informations climatiques (nom du fichier A1_CedrusPA).

Un fichier de 2304 lignes et 7 colonnes qui contient les mesures réalisées sur les plants. Chaque ligne correspond à un plant et les différentes colonnes indiquent les caractéristiques de survie et de croissance mesurées en 2021 sur les 4 espèces étudiées. Le fichier contient en outre pour chaque plant son site de plantation, son altitude et la modalité d'arrosage et de densité auxquelles il appartient (nom du fichier : B1_Cedrus_2mod).

Un fichier de 8 lignes et 8 colonnes décrivant la position, l'altitude et les principales caractéristiques des sites expérimentaux (nom du fichier : B2_ExpSites_Clim).

Un fichier ReadMe qui décrit les données mises à disposition.

Un data paper présentant la base de données constituée accompagne la mise à disposition des données. Il est disponible à la même adresse que celle fournie pour les données. Ce data paper décrit succinctement les objectifs de l'étude ayant conduit à l'acquisition des données. Il décrit précisément les méthodes mises en œuvre pour acquérir les données mises à disposition.

Ce data paper est présenté en annexe de la thèse (Annexe 1). Il a pour référence :

Pinto P.E., Gegout J.C., **Nassif Y.** (2024) Cedrus : *Cedrus libani* survival and growth data from a transplant experiment and natural forests in northern Lebanon. <https://doi.org/10.5061/dryad.kOp2ngfdf>

II.1 Description de la région d'étude et contexte historique

II.1.1 Localisation et géographie

L'étude a été menée dans la vallée de la Qadisha, sur le versant ouest du Mont-Liban Nord, en zone méditerranéenne, à proximité de régions plus arides au sud et à l'est, offrant un cadre idéal pour étudier les variations climatiques et écologiques (Figures 6 et 7). Le massif du Mont-Liban s'étend entre 33°28'30" et 34°30'30" de latitude Nord et 35°36'00" et 36°21'00" de longitude Est. Il mesure environ 160 km de long, avec une largeur variant de 25 km dans la partie centrale à 40 km vers le nord du pays. L'altitude du massif augmente progressivement du sud au nord, débutant à 500 m dans le sud, atteignant 2588 m au centre, et culminant à 3088 m au nord à Kornet es Saouda, le point le plus élevé du Mont-Liban et du Proche-Orient. Ce sommet abrite les célèbres forêts de cèdres, vestige précieux de la végétation forestière (Figure 7). Le versant ouest, marqué par des vallées profondes et sinueuses, favorise la conservation de certaines espèces en raison de son difficile accès. La végétation arborescente s'étend entre 50 et 2000 m d'altitude sur les piémonts, découpés par des gorges et des torrents, tandis que la haute montagne, au-delà de 2000 m, présente un relief aride avec des collines arrondies. La diversité topographique du Liban Nord génère une biodiversité remarquable, caractérisée par une diversité d'habitats allant des maquis méditerranéens des zones côtières aux forêts d'altitude. Les forêts de cèdres du Liban (*Cedrus libani*), emblématiques de la région, se trouvent principalement entre 1000 et 2000 mètres d'altitude et coexistent parfois avec des forêts de pins (*Pinus brutia*), de chênes (*Quercus calliprinos* et *Q. infectoria*), et de genévriers (*Juniperus excelsa*) (Abi-Saleh & Safi, 1988) (Figure 8).

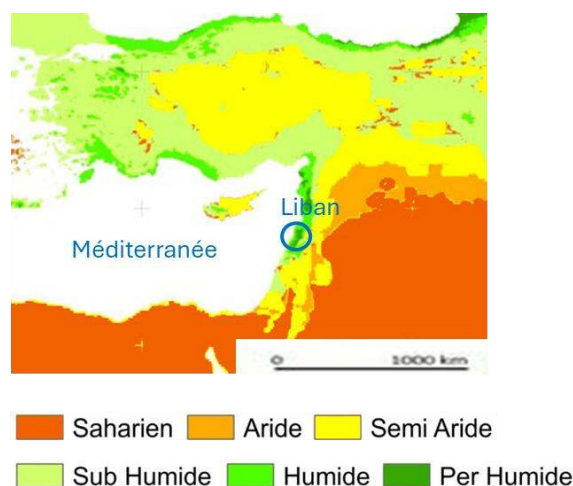


Figure 6 : Cartographie des sous-étages bioclimatiques méditerranéens du Proche-Orient (Saharien, Aride, Semi-Aride, Sub-Humide, Humide, Per-Humide) et localisation de la région d'étude (Roumieux et al., 2011).

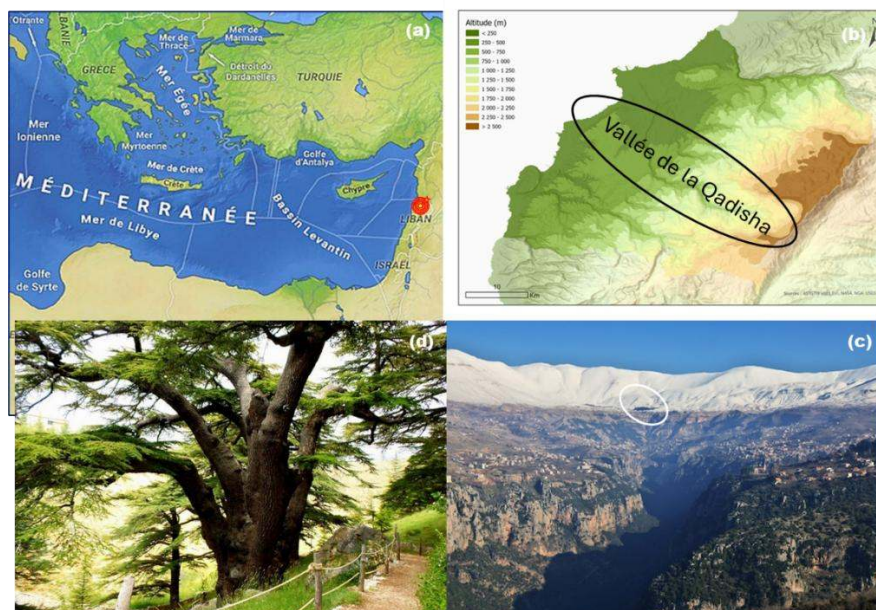


Figure 7 : (a) Localisation de la région d'étude (Liban Nord) sur la carte de l'Est du bassin méditerranéen (fond de carte : OH237, 2015, Licence CC BY-SA). (b) Carte topographique du Liban Nord (Sources : ASTGTM v003, Esri, NASA, NGA, USGS). (c) Photographie de la vallée de la Qadisha prise depuis Qnayouir à 1440 m d'altitude, en direction du cirque naturel de Becharré dans la montagne des cèdres. Dans le cercle blanc à l'arrière-plan de la photo, on aperçoit la forêt millénaire des cèdres du Liban. (d) Photographie d'un cèdre millénaire, majestueux et imposant, témoignant de siècles d'histoire.

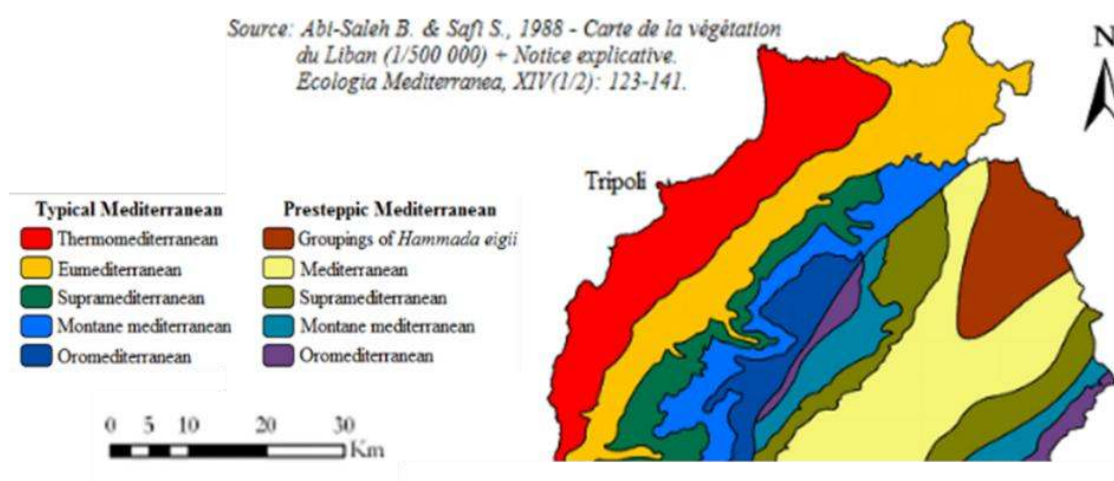


Figure 8 : Niveaux de végétation de la région d'étude selon Abi-Saleh & Safi (1988) : Thermoméditerranéen, Euméditerranéen, Supraméditerranéen, Montagnard méditerranéen et Oroméditerranéen.

II.1.2 Climat et géologie de la zone d'étude

La région du Liban Nord se caractérise par un climat méditerranéen marqué par des étés chauds et secs ainsi que des hivers frais à froids, avec une variabilité notable liée à l'altitude et à la distance de la mer. Les

températures moyennes annuelles varient de 18 à 20°C dans les zones côtières, tandis que dans les régions montagneuses, elles oscillent entre 10 et 15°C (Figure 9). Les étés sont chauds, avec des températures maximales atteignant 35°C sur la côte, mais restant plus modérées, entre 25 et 30°C, dans les montagnes. En hiver, les températures descendent souvent en dessous de zéro dans les régions d'altitude, entraînant des chutes fréquentes de neige. Le nord du Liban présente peu de variabilité des précipitations : les précipitations moyennes pour la période 1981-2010 varient de 800 à 1400 mm le long du gradient altitudinal (Source, CHELSA). En haute montagne, elles dépassent souvent 1 400 mm, pouvant atteindre jusqu'à 1700 mm, avec une contribution importante de la neige en hiver (Figure 10). La majorité des précipitations se concentre en automne et en hiver, représentant 70 à 80 % du total annuel, souvent sous forme de neige dans les zones montagneuses. Les mois d'été, en revanche, sont presque totalement dépourvus de précipitations, ce qui caractérise la sécheresse estivale typique du climat méditerranéen. L'humidité relative est élevée tout au long de l'année, particulièrement dans les zones côtières où elle oscille entre 60 et 80 %.

D'un point de vue géologique, la région est principalement composée de formations crétacées composées de roches sédimentaires comme des marnes, argiles, grès et surtout calcaires (Figure 11).

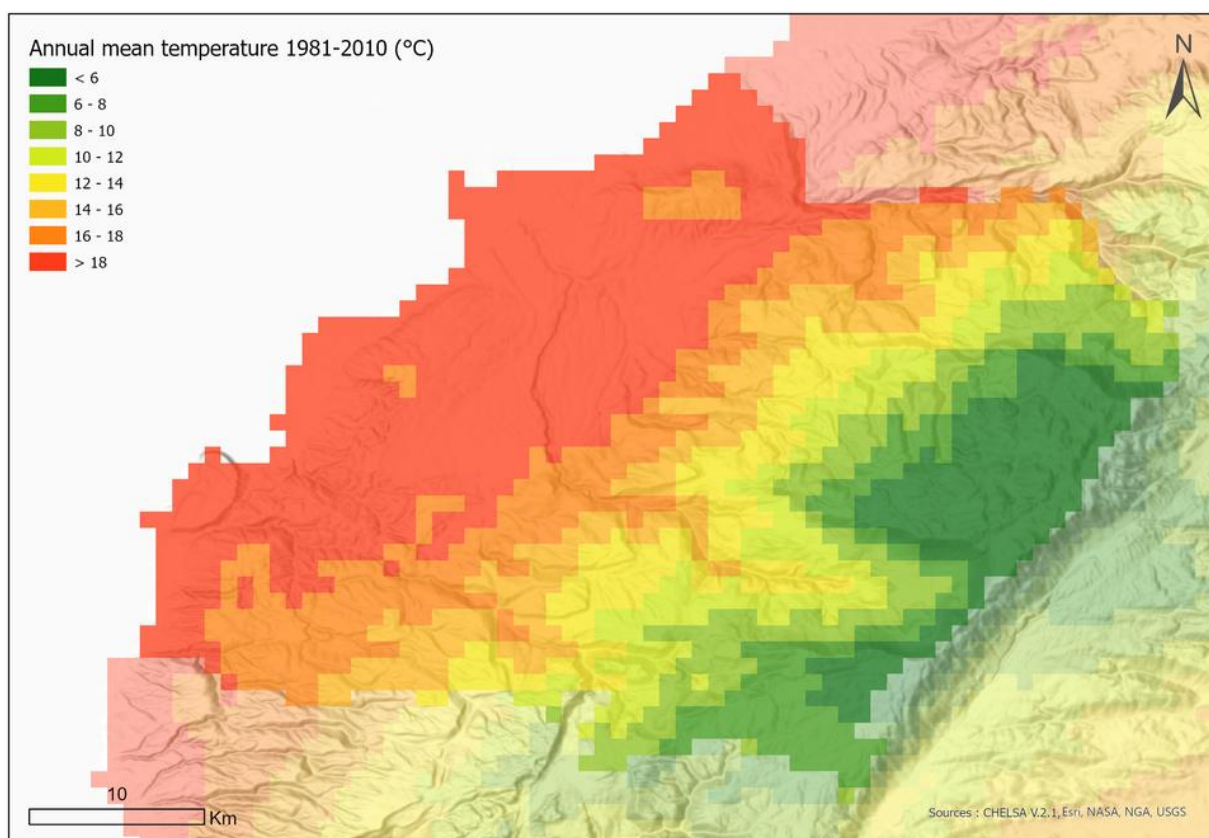


Figure 9 : Températures moyennes annuelles, calculées à partir des données du modèle CHELSA pour la période 1981-2010. Sources : CHELSA V.2.1, Esri, NASA, NGA, USGS.

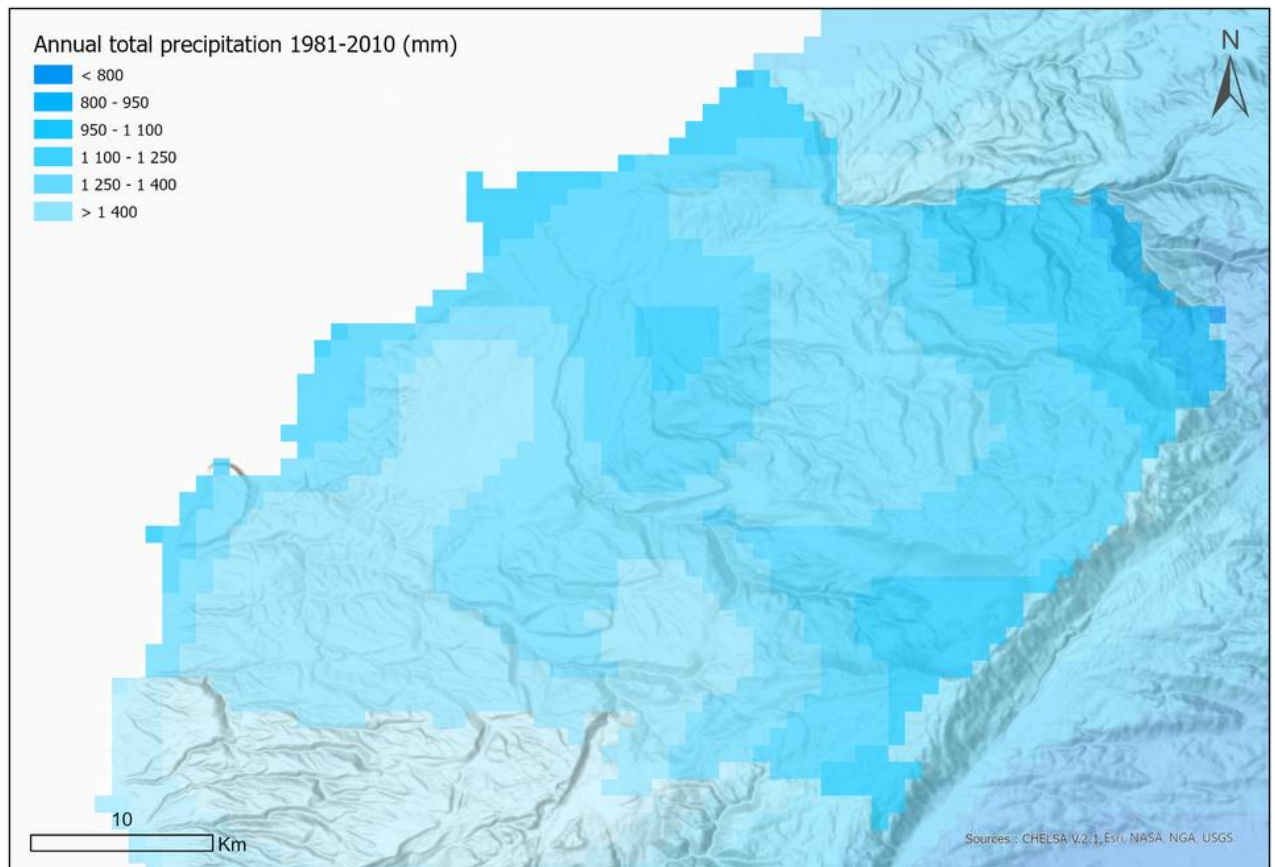


Figure 10 : les précipitations annuelles au Liban Nord, fournies par le modèle CHELSA pour la période 1981-2010.
Sources : CHELSA V.2.1, Esri, NASA, NGA, USGS.

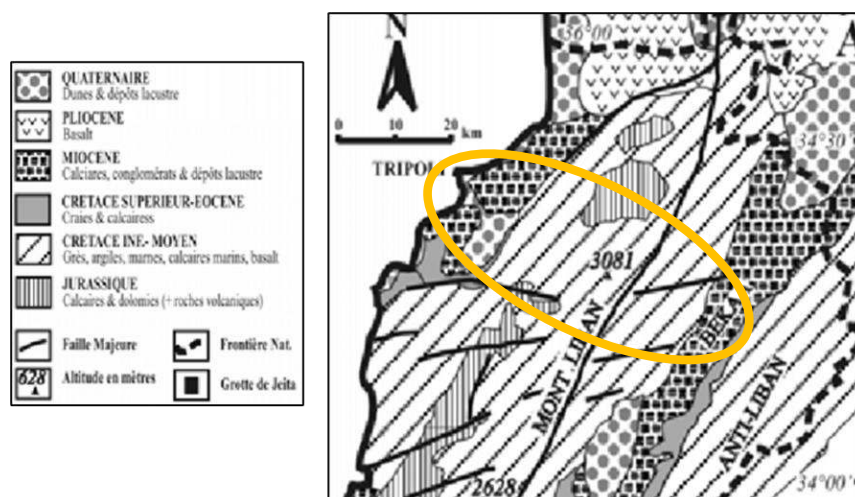


Figure 11 : Carte géologique simplifiée du Liban Nord (d'après DUBERTRET, 1955). La région d'étude, délimitée par le cercle jaune, est principalement composée de formations crétacées, incluant des roches sédimentaires telles que des marnes, argiles, grès et, plus particulièrement, des calcaires.

II.1.3 Impact anthropique

L'évolution historique des forêts de la région révèle des transformations profondes dues à l'activité humaine, façonnant ces écosystèmes depuis des millénaires. Depuis l'Antiquité, la déforestation pour l'exploitation du bois a été un facteur majeur. Les grandes civilisations Égyptiennes, Phéniciennes, Romaines et Ottomanes ont largement utilisé le bois de cèdre, de chêne et de pin pour les constructions navales, les temples et les habitations, conduisant à une raréfaction des espèces précieuses comme le cèdre du Liban. L'expansion agricole et le pâturage intensif ont également contribué à la réduction des forêts, les terres boisées étant converties en champs cultivables et les pratiques de pâturage empêchant la régénération naturelle des arbres tout en dégradant les sols. L'urbanisation rapide au cours du dernier siècle a engendré la destruction de vastes étendues forestières pour aménager des villes, des routes et des infrastructures. Les incendies, souvent d'origine humaine, ont également joué un rôle crucial dans la destruction des forêts ; bien que certaines espèces soient adaptées aux incendies périodiques, la fréquence et l'intensité accrues des feux, exacerbées par les pratiques agricoles et le changement climatique, ont conduit à une perte significative de couverture forestière.

II.2 Essences forestières étudiées

Les essences forestières étudiées ont été choisies pour leur fréquence importante au nord Liban, pour être représentative des différents étages altitudinaux étudiés et pour leur diversité de traits fonctionnels (conifères/feuillus, caduques/persistants), afin d'intégrer les différentes stratégies écologiques des espèces présentes en région méditerranéenne. Cette approche garantit un fort intérêt scientifique et forestier des résultats obtenus.

Les quatre essences sélectionnées représentent les principales espèces forestières du Liban et couvrent une large gamme d'altitudes et de conditions écologiques. *Quercus calliprinos* (chêne de Palestine) est un feuillu sempervirent xérophile qui domine les peuplements forestiers à basse altitude. Il est représentatif des régions sèches et chaudes, typiques des zones thermoméditerranéennes. *Pinus brutia* est un résineux méditerranéen originaire du Proche-Orient qui est présent à basse et moyenne altitude, tandis que *Quercus infectoria*, est un feuillu caducifolié qui se développe principalement à moyenne altitude. Enfin, *Cedrus libani*, le cèdre du Liban, est un résineux montagnard emblématique qui subsiste dans quelques peuplements relictuels à haute altitude, en limite supérieure de la végétation forestière.

Le choix du nombre d'essences étudiées résulte d'un compromis entre l'étendue des résultats visés et les contraintes expérimentales. Un plus grand nombre d'espèces aurait renforcé les résultats obtenus et permis de mieux les généraliser. Ils auraient en outre fourni des données précieuses pour la gestion et la plantation des espèces dans un contexte de changements climatiques. Outre les 4 essences choisies, nous avons également tenté d'étudier *Juniperus excelsa* (Genévrier arborescent) finalement exclu de l'étude. Cette espèce, complémentaire pour son comportement climatique des espèces étudiées, est typique des zones oro-méditerranéennes, principalement situées au-dessus de 2000 mètres d'altitude. Bien qu'elle soit représentative de cet étage végétal, elle reste relativement rare au Liban. En outre, la disponibilité de cette essence en pépinière s'est révélée problématique, en grande partie à cause de son faible taux de

germination. Malgré des efforts pour collecter des graines et les faire germer, la quantité obtenue n'était pas suffisante pour intégrer cette espèce dans l'expérience. L'exclusion de cette espèce s'est donc imposée afin de garantir la faisabilité pratique de l'étude dans le cadre des conditions des sites expérimentaux sélectionnés.

Les quatre espèces sélectionnées sont non seulement représentatives des conditions régionales, mais leurs traits fonctionnels se retrouvent dans les écosystèmes méditerranéens répartis à travers le monde. Leurs caractéristiques s'inscrivent ainsi dans un cadre écologique plus large, englobant des régions comme la Californie, l'Australie, l'Afrique du Sud et le Chili. Ces traits communs permettent d'élargir la portée de l'étude au-delà du Liban, tout en tenant compte des spécificités locales.

II.2.1 *Quercus calliprinos* Webb (Chêne de Palestine). Famille : Fagacées

Le *Quercus calliprinos* (Figure 12), également connu sous le nom de chêne de Palestine, est une espèce de chêne caractéristique de la région méditerranéenne orientale. C'est un arbre ou arbuste au port buissonnant, parfois érigé, atteignant généralement entre 5 et 15 mètres de hauteur. Bien qu'il soit souvent un arbre de taillis, il peut devenir un grand arbre dépassant les 20 mètres lorsqu'il est isolé et se trouve dans une station favorable. Ses feuilles sont petites, coriaces, ovales à oblongues, avec des bords dentés ou épineux, mesurant généralement entre 2 et 7 cm de long. *Quercus calliprinos* pousse principalement dans les forêts méditerranéennes et les maquis, souvent sur des sols calcaires, et est bien adapté aux climats chauds et secs, supportant une aridité prolongée. On le trouve de la côte jusqu'à 1500 mètres d'altitude. Son aire de répartition s'étend à la Méditerranée orientale, ainsi qu'en Italie méridionale et en Grèce, et au Liban, il couvre plus de la moitié de la superficie forestière actuelle. En reboisement, il se régénère par rejet de souches ou par glands pour les arbres en futaie (Dereix et al., 1999, Pabot, 1959, Chouchani, 1972).

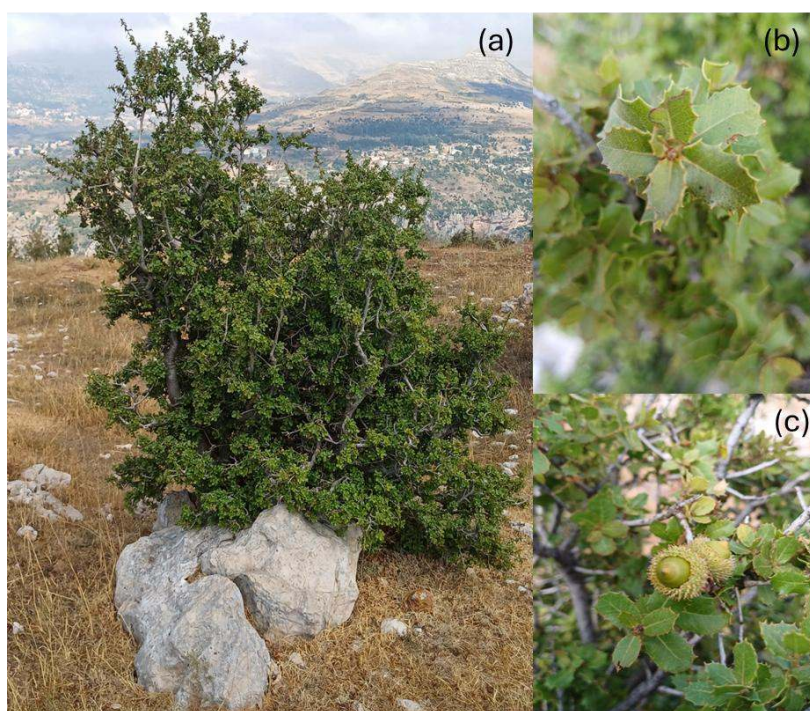


Figure 12 : *Quercus calliprinos* : (a) Arbre complet, (b) Feuilles, (c) Gland. Photos prises à Qnayour, Liban Nord (1390 m).

II.2.2 *Quercus infectoria* Oliv. (Chêne infectoria). Famille : Fagacées

Quercus infectoria (Figure 13) est un élément clé des écosystèmes méditerranéens, offrant des services écologiques essentiels, contribuant à la biodiversité, et jouant un rôle important dans la régénération des forêts et la stabilisation des sols. Généralement, il se présente comme un petit arbre ou un arbuste atteignant entre 5 et 10 mètres de hauteur, avec un port irrégulier et souvent multi-troncs, pouvant atteindre de grandes dimensions lorsqu'il est isolé, avec un houppier clair. Ses feuilles, caduques ou semi-persistantes, sont ovales à oblongues, mesurant entre 4 et 10 cm de long. *Quercus infectoria* pousse principalement dans des régions montagneuses sur des sols bien drainés, souvent assez profonds et calcaires, et est bien adapté aux climats méditerranéens avec des étés secs et chauds. On le trouve à partir de 500 mètres dans la zone euméditerranéenne, devenant plus présent à partir de 800 mètres jusqu'à 1500 mètres. Il se développe dans un climat méditerranéen humide et sub-humide à variante fraîche et tempérée. Sa répartition inclut la Méditerranée orientale, où il est rarement en peuplement pur, se mélangeant souvent avec le chêne calliprinos ou le cèdre du Liban. Sa régénération se fait par rejets à partir des souches ou par glands pour former des arbres de futaie (Dereix et al., 1999, Pabot, 1959, Chouchani, 1972).

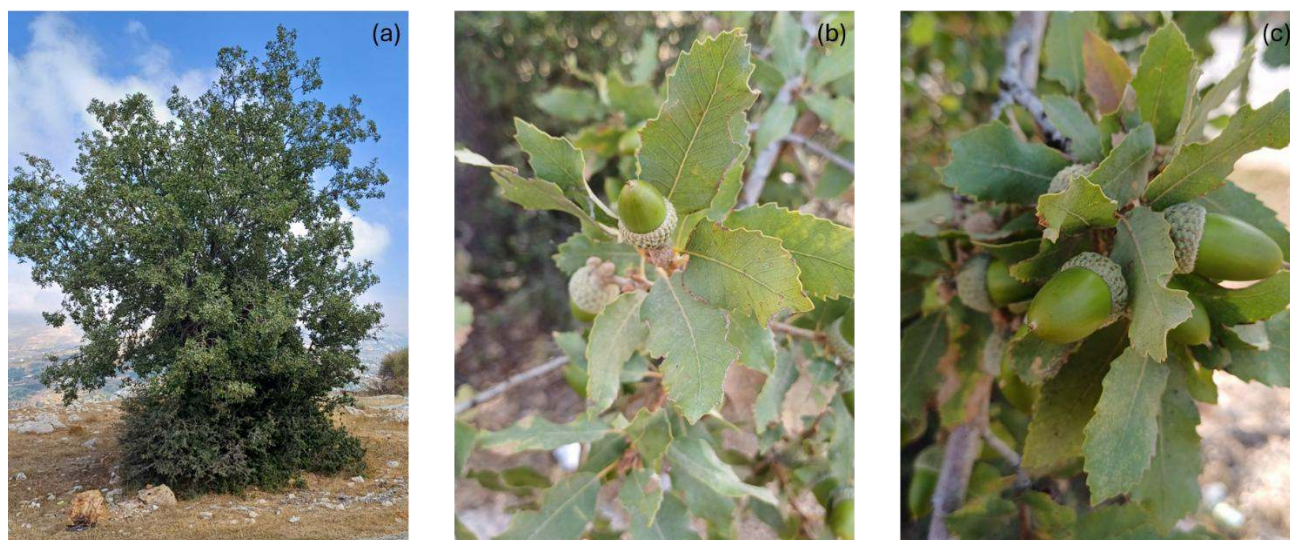


Figure 13 : *Quercus infectoria* : (a) Arbre complet, (b) Feuilles, (c) Glands. Photos prises à Qnayouir , Liban Nord (1390m).

II.2.3 *Pinus brutia* Ten. (Pin brutia, Turkish red pine). Famille : Pinacées

Pinus brutia (Figure 14) joue un rôle essentiel dans les écosystèmes méditerranéens en facilitant la régénération après les incendies, en offrant un habitat crucial pour la faune et en contribuant à la stabilisation des sols. En raison de sa résilience face aux conditions arides, cette espèce est particulièrement précieuse pour la reforestation et la restauration des zones dégradées au sein de son aire de répartition. Le pin brutia présente un port charpenté mais non aplati en parasol, tendant plutôt vers une forme conique, avec un tronc plus droit que celui du pin d'Alep. Ses aiguilles, généralement en paires, sont minces, de couleur vert foncé, et mesurent entre 10 et 15 cm de long, plus épaisses (1-1,5 mm) que celles du pin d'Alep. Il s'épanouit dans les étages Thermo-méditerranéen, Euméditerranéen et Supra-méditerranéen,

pouvant atteindre jusqu'à 1700 mètres d'altitude. Son aire de répartition couvre une pluviométrie, variant entre 350 et 1300 mm/an. Plus exigeant en eau que le pin d'Alep, il supporte mieux le froid et prospère dans les climats méditerranéens avec des étés chauds et secs et des hivers doux et humides. Le pin brutia est indifférent au substrat, préférant les sols bien drainés, souvent calcaires, et peut croître sur des sols pauvres et rocheux, ce qui le rend adapté aux environnements arides ou semi-arides. Il se trouve principalement en Turquie, mais aussi en Grèce, en Syrie et au Liban, couvrant au moins 4 millions d'hectares. Sa régénération est naturelle, abondante et dynamique, ce qui lui permet de coloniser efficacement les espaces vides (Dereix et al., 1999, Pabot, 1959, Chouchani, 1972).



Figure 14 : Pinus brutia : (a) Arbre complet, (b) fleurs femelles, (c) Cône. Photos prises à Kafarhazir , Liban Nord (315m).

II.2.4 *Cedrus libani* (A. Rich), cèdre du Liban. Famille : Pinacées

Cedrus libani (Figure 15) est une espèce de conifère importante dans son écosystème montagnard, offrant des services écologiques tels que la stabilisation des sols et l'habitat pour la faune. Sa longévité et son bois précieux en font également un arbre d'importance culturelle et économique. Le cèdre du Liban atteint jusqu'à 40 mètres de hauteur, avec un port cylindrique ou conique lorsqu'il est jeune, devenant tabulaire en vieillissant ou lorsqu'il est isolé dans des conditions édaphiques pauvres. Ses aiguilles, subtétragones, mesurent entre 20 et 30 mm de long. Il se développe dans l'étage montagnard méditerranéen, à des altitudes de 1200 à 2000 mètres, et peut atteindre jusqu'à 2400 mètres en Turquie. Le cèdre du Liban est une essence de lumière qui supporte des conditions climatiques rigoureuses, avec des hivers longs et froids suivis de printemps courts et de longs étés chauds et secs. Il se trouve de préférence sur le versant ouest du Mont-Liban, bénéficiant des brouillards maritimes qui atténuent les conditions extrêmes. Peu sensible à la nature chimique des sols, il préfère les sols meubles et profonds, réussissant particulièrement

bien sur les éboulis calcaires, mais évite les terrains hydromorphes, mal drainés, et les sols lourds et argileux. Son aire de répartition est fragmentée en massifs d'importance inégale, couvrant la zone de montagne côtière allant du Taurus à l'ouest de la Turquie, l'Amanus, les montagnes des Alaouites en Syrie, et jusqu'au sud de la forêt du Mont Barouk au Liban, sa limite sud. La régénération est capricieuse en raison de la production irrégulière de graines tous les 3 à 5 ans sur les arbres de plus de 30 ans ; le froid et l'humidité sont nécessaires pour la désarticulation des cônes et la germination des graines, et les semis d'un an sont très sensibles à la sécheresse (Dereix et al., 1999, Pabot, 1959, Chouchani, 1972).

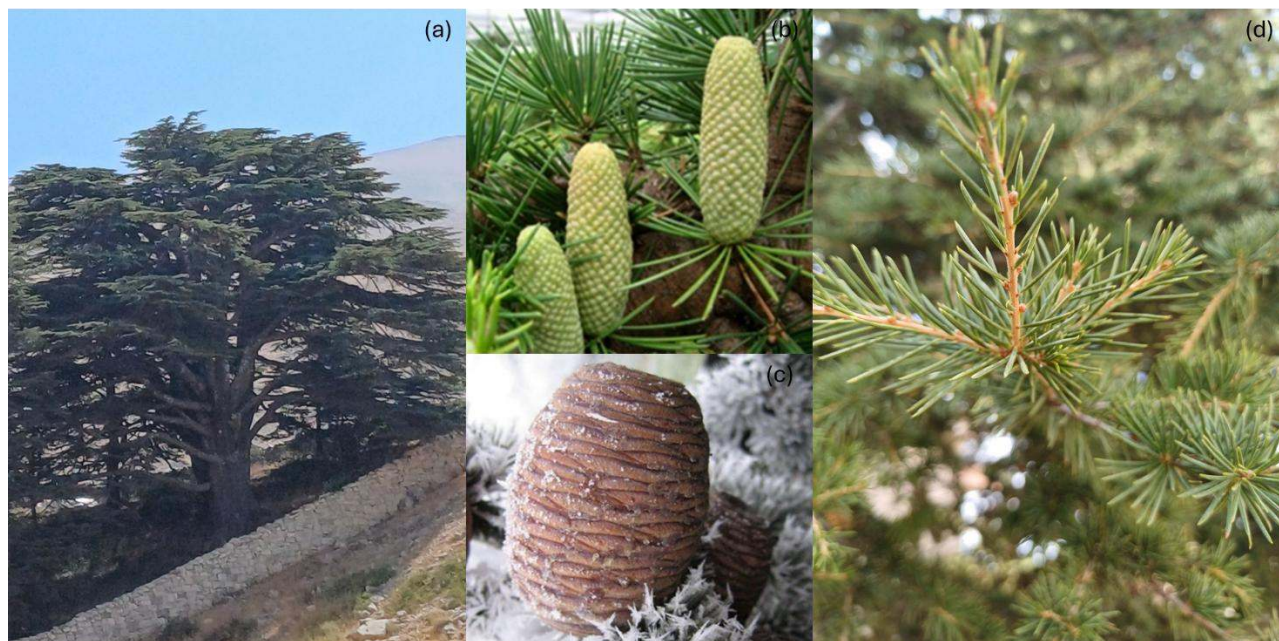


Figure 15 : *Cedrus libani*: (a) Arbre complet, (b) fleurs femelles, (c) Cône, (d) Aiguilles et bourgeons. Photos prises à Arz, Liban Nord (1890m).

II.3 Evaluation des limites altitudinales basse et haute des essences dans les conditions naturelles

Pour étudier les limites climatiques des essences et leurs déterminants, nous avons adopté deux approches complémentaires : d'une part, nous avons mené des observations dans les forêts naturelles pour identifier les différentes gammes altitudinale des espèces dans les conditions naturelles du nord Liban ; d'autre part, nous avons mis en place un dispositif avec des sites expérimentaux afin de préciser leurs niches climatiques et de déterminer les facteurs influençant les limites basses et haute de leur distribution altitudinale.

Aucune étude n'a précisément examiné les limites altitudinales de la répartition des espèces arborées au Liban. La plupart des travaux existants se concentrent plutôt sur le cœur de leur aire de répartition altitudinale, basés sur des observations simples dans les conditions naturelles ou sur l'interprétation de photographies aériennes (Pabot, 1959 ; Chouchani, 1972). Étant donné que ces données sont anciennes, précédant les premiers impacts du changement climatique, et qu'elles manquent de précision, nous avons

voulu fournir des informations plus récentes et spécifiques aux essences étudiées, en tenant compte du contexte particulier du nord du Liban.

La limite altitudinale des essences étudiées a été déterminée dans les conditions naturelles par un inventaire réalisé en mai 2020, consistant à relever la présence ou l'absence des quatre essences forestières étudiées sur 1023 sites. Cet inventaire comprend 750 placettes de 200 m², situées sur le terrain, excluant les plantations et jardins d'ornement et 273 sites de très haute altitude photointerprétés. L'étude a porté sur la région nord du Liban, notamment la vallée de Qadisha, où les sites expérimentaux ont été implantés. Les routes et pistes de la région ont été explorées depuis la côte jusqu'au-delà de la limite altitudinale de la végétation ligneuse, avec une placette établie tous les 10 mètres de dénivelé ou tous les 500 mètres de distance hors agglomération et plantations (Figure 16). Les premières routes échantillonnées partent de la côte pour rejoindre la ville d'Arz, en passant par Hadath El-Jebbeh. Deux autres routes ont également été échantillonnées depuis la côte, en passant par Edhen et Tannourine pour rejoindre Arz. Pour affiner la caractérisation des limites altitudinales des espèces, le réseau de placettes a été complété par une photo-interprétation à partir d'images satellitaires. Cette méthode a permis d'analyser la présence des essences sur 278 sites situés en haute altitude, où le faible couvert végétal facilite l'identification des espèces.

Les occurrences de notre espèce modèle, le cèdre du Liban (*Cedrus libani*), ont également été extraites de la base de données GBIF pour obtenir une estimation complète de sa niche climatique et vérifier que le plan expérimental couvrait les limites climatiques froides et chaudes de son aire de répartition. Pour garantir la précision de cette extraction, avons concentré notre sélection sur les occurrences situées dans les pays faisant partie de son aire de répartition naturelle : Liban, Turquie, Syrie et Chypre et nous avons exclu les occurrences situées dans les parcs, jardins et plantations en photointerprétant chaque site présentant du cèdre localisé dans l'aire naturelle de l'espèce.



Figure 16 : Routes suivies au Liban Nord (colorées en bleu) pour établir la gamme altitudinale des 4 essences forestières étudiées, de la mer jusqu'à 2750 m : *Quercus calliprinos*, *Quercus infectoria*, *Pinus brutia* et *Cedrus libani*.

Parmi les 244 sites extraits de GBIF, 89 ont été retenus après vérification, tandis que 155 ont été éliminés après photo-interprétation sur Google Earth. Les exclusions ont été motivées par les raisons suivantes : 92

sites ne présentaient pas de végétation arborescente, 22 étaient des plantations de cèdres, et 41 étaient spatialement redondants avec les sites sélectionnés (présents à moins de 0,001° de latitude et de longitude d'un site sélectionné).

A partir des données relevées, les limites inférieure et supérieure de la distribution altitudinale des espèces étudiées en conditions naturelles ont été déterminées en utilisant les 5e et 95e quantiles de la distribution altitudinale des occurrences des espèces (Stahl et al., 2014). Cette méthode permet de se concentrer sur les plages d'altitude les plus représentatives et d'éviter les influences des quelques occurrences marginales situées dans des conditions écologiques atypiques.

II.3.1 Evaluation des niches climatiques et des facteurs contrôlant les limites altitudinales basse et haute des essences étudiées

II.4 Dispositif expérimental

II.4.1 Le choix des sites de plantation

Le dispositif expérimental est composé de huit sites situés entre 110 et 2330 mètres d'altitude, avec des intervalles altitudinaux aussi réguliers que possible (Figures 17 et 18, Tableau 3). Ces sites ont été sélectionnés pour couvrir le cœur de la distribution, la marge froide et les conditions climatiques au-delà de la limite froide des quatre espèces étudiées, ainsi que les conditions situées sous la marge chaude du cèdre du Liban. Les sites ont été répartis environ chaque 300 mètres de dénivelée le long du gradient altitudinal étudié. Pour garantir que seules les conditions climatiques soient comparées le long du gradient altitudinal, les autres conditions environnementales ont été autant que possible uniformisées entre les sites. La sélection des sites a d'abord pris en compte les besoins logistiques et administratifs, en privilégiant les terrains agricoles appartenant à des propriétaires privés, des municipalités ou des ONG, facilement accessibles pour le travail du sol, l'apport des végétaux et des fournitures, ainsi que pour l'installation d'un réservoir d'eau nécessaire à l'arrosage des plants. Cela a limité la possibilité d'installer des stations au-delà de 2330 mètres d'altitude.

Les sites expérimentaux sont localisés dans la région du "Liban Nord", répartis dans trois districts : Batroun (1 site), Koura (2 sites) et Becharré (5 sites). Une attention particulière a été portée aux conditions édaphiques, avec une sélection de sols fertiles et homogènes pour éviter que des caractéristiques du sol ne limitent la croissance ou la survie des essences en conditions climatiques favorables. Les sites ont été installés en milieu calcaire, sur des sols profonds (>40 cm), labourés, épierrés des grosses pierres et à dominante argileuse. Les effets d'exposition et de pente ont été minimisés en choisissant des sites avec une pente inférieure à 3 % (à l'exception de deux sites en haute altitude). Étant donné que les espèces sont héliophiles, les sites ont été aménagés en pleine lumière.

Cependant, en raison des difficultés à trouver des terrains libres pour l'expérimentation, le site de Aabdine (970 m d'altitude) présente une texture et une fertilité du sol différentes des autres : limon moyen contre argile-limoneuse avec un substrat majoritairement siliceux et une moindre exposition au soleil due à la

présence de forêts de Pin brutia environnantes. De plus, les 300 mètres d'altitude entre les placettes sont approximatifs en raison de ces contraintes, avec des stations séparées par des intervalles de 200 à 400 mètres d'altitude.

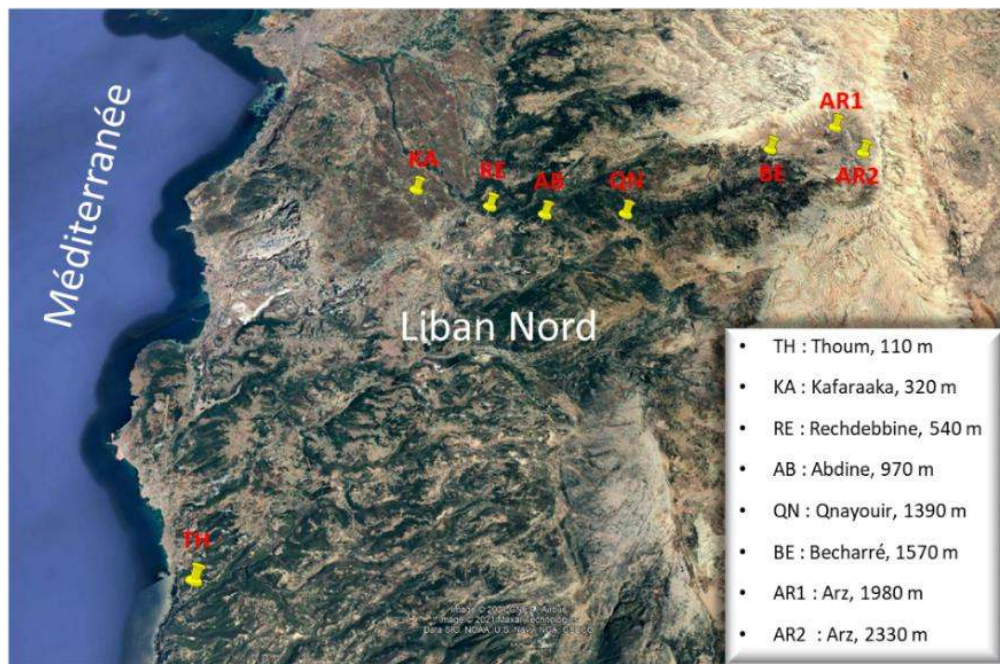


Figure 17 - Distribution des 8 sites du dispositif expérimental répartis entre 110 et 2330 m d'altitude, principalement le long de la vallée de la Qadisha (Liban-Nord) : Thoum (110 m), Kafaraaka (320 m), Rechdebbine (540 m), Abdine (970 m), Qnayouir (1390 m), Becharré (1570 m), Arz1 (1980 m), Arz2 (2330 m).

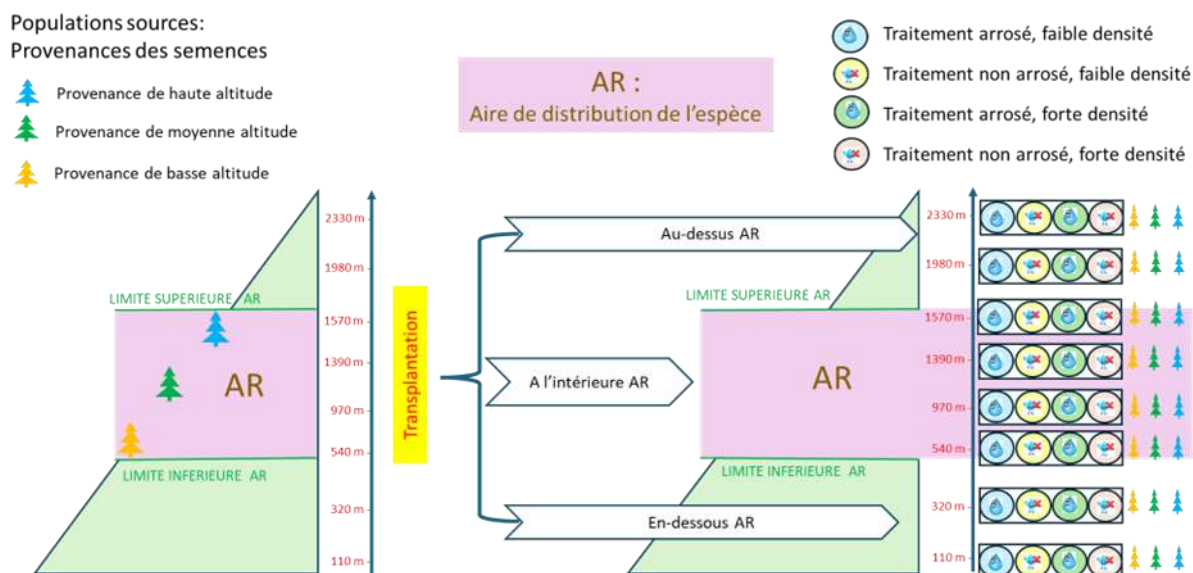


Figure 18 : Illustration du dispositif expérimental mis en place pour étudier la gamme climatique de survie et de croissance des principales essences forestières du Liban en lien avec le réchauffement climatique en cours (AR : aire de répartition).

Tableau 3 : Localisation, altitude et principaux paramètres climatiques des 8 sites expérimentaux installés dans le nord du Liban le long de la vallée de la Qadisha en 2018. MAT, température annuelle moyenne (en °C) ; MIT, température moyenne en janvier (en °C) ; Min1T, température minimale moyenne en janvier (en °C) ; MAP, précipitations annuelles moyennes (en mm) ; M456P, précipitations totales moyennes en avril, mai et juin (en mm) ; M789P, précipitations totales moyennes en juillet, août et septembre (en mm). Les moyennes climatiques sont les moyennes pour la période 1980-2010. Source : CHELSA v2.

<i>Site</i>	<i>LON</i>	<i>LAT</i>	<i>ELV</i>	<i>MAT</i>	<i>MIT</i>	<i>Min1T</i>	<i>MAP</i>	<i>M456P</i>	<i>M789P</i>
THOUM	35.657	34.211	110	19.7	13.3	11.1	1321	98	12
KAFARAANKA	35.839	34.319	320	18.4	11.0	7.9	1391	113	13
RECHDEBBINE	35.867	34.294	540	17.6	9.7	6.2	1276	108	12
ABDINE	35.889	34.277	970	15.0	6.7	3.0	1333	115	13
QNAYOUIR	35.926	34.258	1390	12.6	3.8	-0.2	1357	122	15
BECHARRE	36.019	34.253	1570	10.5	1.1	-3.2	1082	105	13
ARZ1	36.061	34.247	1980	8.1	-1.5	-6.0	1059	106	14
ARZ2	36.061	34.227	2330	5.8	-3.9	-8.3	1035	104	14

II.4.2 Phase préparatoire des sites expérimentaux avant plantation

La phase préparatoire des sites expérimentaux avant la plantation est une étape cruciale pour assurer le bon déroulement de l'expérimentation. Cette phase comprend plusieurs étapes clés visant à optimiser les conditions de croissance des plants et à minimiser les facteurs de stress extérieurs qui pourraient influencer les résultats de l'étude. Pour l'ensemble des sites sélectionnés selon les critères définis précédemment, un travail du sol a été effectué afin de garantir des conditions uniformes pour les plantations et d'assurer une bonne reprise des plants (Figure 19). Les étapes de préparation du sol ont inclus :

Suppression de la totalité des végétaux présents : Enlever toute la végétation existante pour éviter la compétition avec les nouveaux plants.

Labour du sol jusqu'à 40 cm de profondeur : Assouplir le sol pour faciliter l'enracinement des plants.

Évacuation des pierres : Enlever les pierres de taille moyenne à grande pour éviter les obstacles à la croissance des racines.

Ratissage : Préparer le sol en le rendant meuble et exempt de racines pour assurer une préparation adéquate avant la plantation.



Figure 19 : Exemples de sites sélectionnés et de travaux réalisés sur les sites : de gauche à droite : Kafaraaka (320 m), Arz1 (1980 m), Arz2 (2330 m) et Becharré (1570 m). Phase préparatoire des sites expérimentaux : suppression de la totalité des végétaux présents, décompactage du sol, labour du sol jusqu'à 40 cm de profondeur, évacuation des pierres, ratissage.

Étant donné que certains sites sont situés dans des zones où le pâturage est autorisé pour les bergers par les autorités locales, des enclos ont été installés pour protéger les jeunes plants des animaux domestiques (principalement les chèvres) ainsi que des animaux sauvages (principalement les sangliers). Les stations situées dans le secteur de Becharré, classé "zone protégée" en raison de l'interdiction de pâturage et de la surveillance fréquente, ne nécessitent pas de clôture. Ces mesures assurent la protection des plantations et garantissent un niveau de consommation des plants nul et uniforme sur tous les sites.

II.4.3 Collecte des graines et culture en pépinière forestière

Les individus utilisés dans cette étude proviennent de graines collectées directement dans la nature et ayant germé en pépinière. Une campagne de collecte a été réalisée au moment de la maturité des fruits : en novembre/décembre 2017 pour les deux espèces de chênes (*Quercus calliprinos* et *Quercus infectoria*) et en avril/mai 2018 pour les deux espèces de conifères (*Pinus brutia* et *Cedrus libani*). Les glands et les graines récoltés ont été immédiatement plantés en pot dans du terreau et cultivés en pépinière. Afin de garantir des résultats représentatifs et d'évaluer la performance des plants en fonction de leur provenance, les graines ont été prélevées à partir de différentes provenances altitudinales. Trois provenances ont été sélectionnées pour chaque espèce, couvrant la marge basse, la partie médiane et la marge haute de leur distribution altitudinale actuelle dans le nord du Liban (Tableau 4). Les glands et cônes ont été récoltés directement sur les arbres afin de prévenir les infections, puis transportés à la "Pépinière forestière des cèdres" située à Becharré, à 1400 mètres d'altitude, où ils ont été germés avant plantation (Figure 20).

Environ 90 % des plants utilisés dans l'étude proviennent de ces récoltes de 2017/2018. Cependant, en raison de la quantité insuffisante de plants issus de ces récoltes, nous avons dû compléter avec des plants provenant d'une autre pépinière forestière située dans la région du Chouf, à environ 75 km de Becharré. Bien que ces plants, du même âge que ceux récoltés, aient reçu le même entretien, l'origine précise des semences utilisées pour ces plants supplémentaires n'est pas connue. Ils ont été plantés sur les sites de Kafaraaka et Rechdibbine.

Tableau 4 : Localisation des sites des trois provenances pour les quatre espèces étudiées, correspondant aux marges basse, médiane et haute de leur distribution altitudinale actuelle dans le Liban Nord

Espèces	Provenances	Altitudes	Longitude	Latitude
Quercus calliprinos	Basse altitude	150	35.68028	34.29222
	Moyenne altitude	739	35.88806	34.28361
	Haute altitude	1237	35.89361	34.26222
Quercus infectoria	Basse altitude	268	35.80611	34.31139
	Moyenne altitude	817	35.89861	34.27639
	Haute altitude	1348	35.92583	34.26222
Pinus brutia	Basse altitude	218	35.69833	34.28639
	Moyenne altitude	859	35.89444	34.28083
	Haute altitude	1500	36.02083	34.24972
Cedrus libani	Basse altitude	1232	35.90416667	34.2475
	Moyenne altitude	1431	35.92806	34.24972
	Haute altitude	2011	36.05083	34.23639



Figure 20 : Les individus utilisés dans cette étude proviennent de graines collectées directement dans la nature au Liban Nord et ayant germé en pépinière. Culture de plants forestiers à la pépinière forestière de cèdres à Becharré (1570m).

II.4.4 Protocole de la plantation sur le terrain

Tous les plants ont été repiqués dans les sites expérimentaux à l'automne 2018 (Figure 21). Chaque essence étudiée a été implantée sur l'ensemble des huit sites du dispositif expérimental. Pour chaque essence, au moins deux sites se trouvent à l'intérieur de sa gamme altitudinale définie dans les conditions naturelles, et au moins un site est situé dans sa zone climatique optimale. Afin d'éviter des biais liés aux provenances, les trois populations issues des parties basse, médiane et supérieure de la distribution altitudinale ont été réparties équitablement sur tous les sites. Les traitements appliqués sont identiques sur chaque site et combinent différents niveaux d'arrosage, densités de plantation et compositions en essences pour étudier les effets de la compétition.

II.4.5 Modalités d'arrosage

Chaque site expérimental est constitué de deux lots : un lot arrosé pendant l'été pour étudier la survie et la croissance des plants en l'absence de stress hydrique, et un lot non arrosé, représentant les conditions naturelles. Pour assurer la reprise des plants après transplantation, tous les plants ont été arrosés en 2019 durant la première saison de végétation. L'arrosage a été interrompu pour la moitié du dispositif lors des premières pluies de l'automne 2019. Les lots ont ensuite été subdivisés en deux types de peuplements pour examiner l'impact des interactions entre essences sur la survie et la croissance des plants.

II.4.6 Type de peuplements et densité de plantation

Chaque lot se compose de deux types de peuplements :

- ❖ Peuplements à faible densité de plantation : Distance de 50 cm entre les plants pour permettre une croissance libre jusqu'à la fin de l'expérimentation. Cependant, cette distance s'est avérée insuffisante sur les sites à forte croissance, entraînant des frôlements entre plants dès la deuxième année.
- ❖ Peuplements à forte densité de plantation : Les plants ont été installés sur des parcelles appelées « nanoforêts », mesurant 1,5 m de côté, avec un espacement de 10 cm entre les plants. Chaque nanoforêt regroupe 196 plants des quatre essences étudiées (*Cedrus libani*, *Pinus brutia*, *Quercus calliprinos*, *Quercus infectoria*), avec 49 plants par essence, répartis en peuplements purs ou en mélange. Cette densité et disposition permettent d'étudier les interactions intraspécifiques et interspécifiques.

Interactions possibles étudiées dans les nanoforêts :

- ❖ **Conifères entre eux** : *Cedrus libani* avec *Pinus brutia*.
- ❖ **Feuillus entre eux** : *Quercus calliprinos* avec *Quercus infectoria*.
- ❖ **Conifères et feuillus du même étage altitudinal** : *Cedrus libani* avec *Quercus infectoria*, et *Pinus brutia* avec *Quercus calliprinos*.

En outre, les nanoforêts ont été également constituées avec des mélanges de plus de deux essences pour tester des interactions variées entre 3 ou 4 espèces.

Au total, 5440 plants ont été plantés dans le dispositif, soit 170 plants par espèce répartis sur chacun des huit sites (Figures 22). Le temps disponible n'a pas permis d'analyser en profondeur la diversité des interactions testées. Dans cette thèse, nous nous sommes principalement concentrés sur les indicateurs de croissance juvénile et de survie comme mesures de la compétition inter-espèces (Gaudet et Keddy, 1988 ; Westoby et al., 2002 ; Tanner et al., 2005).

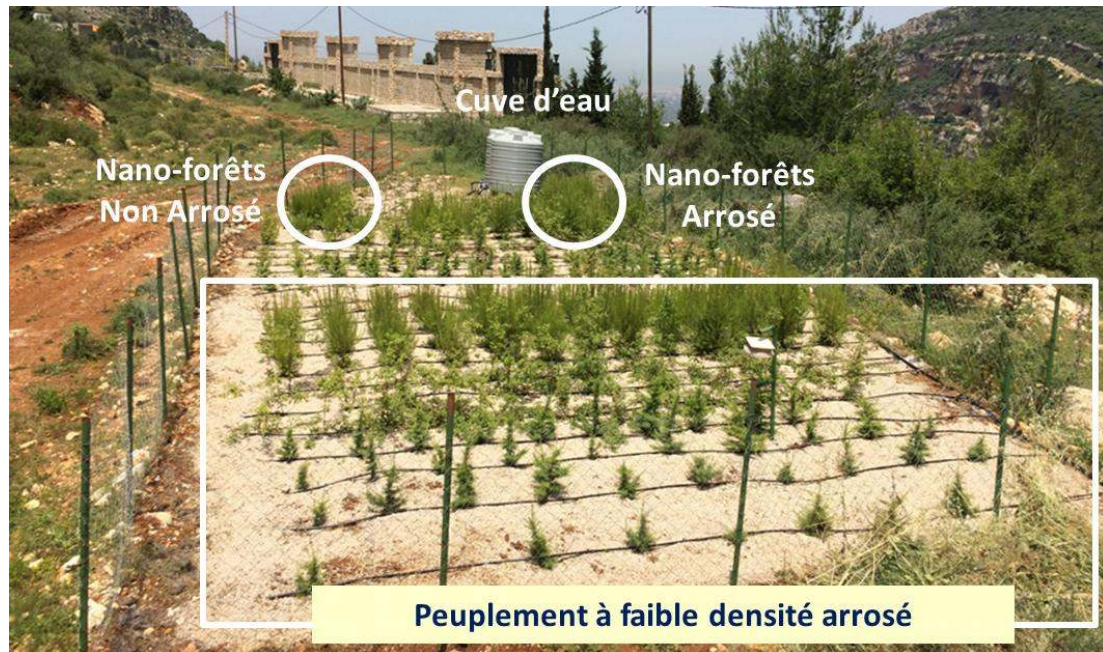
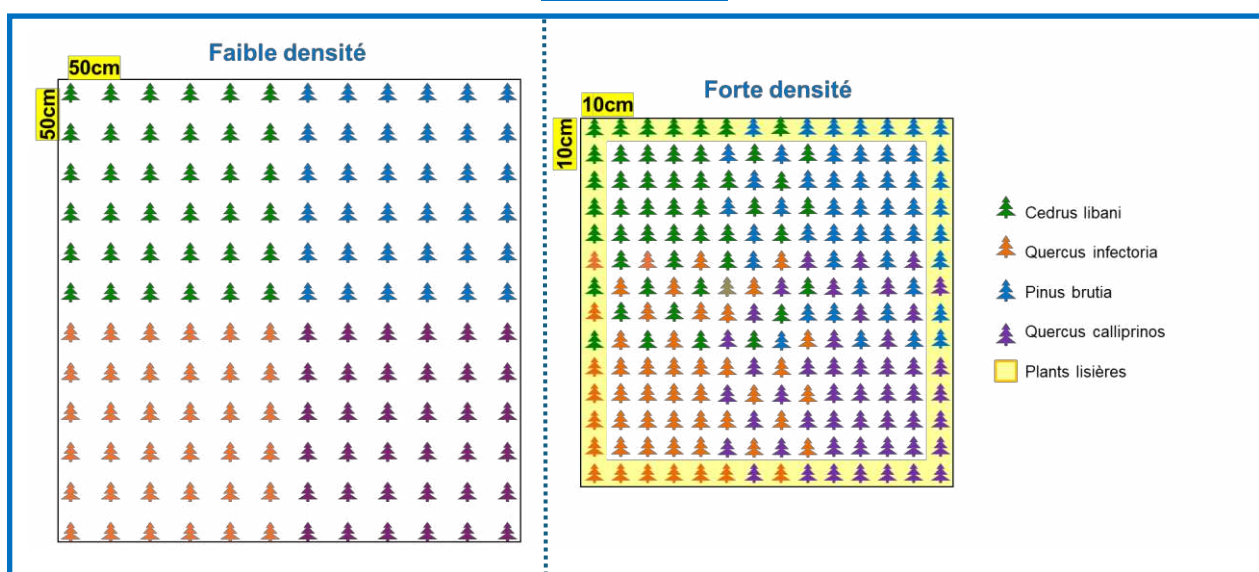
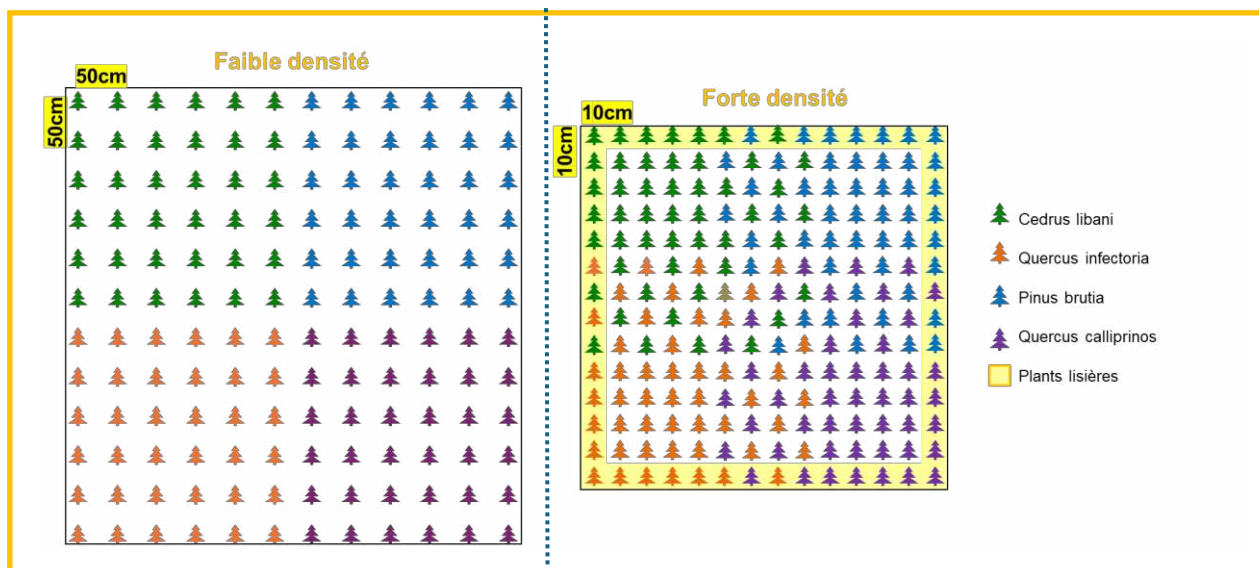


Figure 21 : Illustration de 2021 d'un site du dispositif expérimental établi en 2019 pour étudier la gamme climatique de survie et de croissance des quatre essences forestières méditerranéennes. Au premier plan, un lot non arrosé à faible densité, avec les cèdres en première ligne, suivis des chênes (*Q. calliprinos* et *Q. infectoria*), puis des pins de brutia. Le lot arrosé est visible en arrière-plan. Les deux nanoforêts, arrosées et non arrosées, apparaissent au fond à gauche et à droite du dispositif. La cuve d'arrosage et le réseau de tuyaux sont également visibles en arrière-plan et couvrent l'ensemble du site. La placette illustrée se situe à Rechdebbine, à 540 m d'altitude.

Lot arrosé



Lot non arrosé



Lot 1 : Arrosé

Plantation à faible densité	
Cedrus libani	36
Quercus calliprinos	36
Quercus infectoria	36
Pinus brutia	36
Plantation pure à forte densité	
Cedrus libani	25
Quercus calliprinos	25
Quercus infectoria	25
Pinus brutia	25
Plantation mélangée à forte densité	
Cedrus libani	24
Quercus calliprinos	24
Quercus infectoria	24
Pinus brutia	24

Lot 2 : Non arrosé

Plantation à faible densité	
Cedrus libani	36
Quercus calliprinos	36
Quercus infectoria	36
Pinus brutia	36
Plantation pure à forte densité	
Cedrus libani	25
Quercus calliprinos	25
Quercus infectoria	25
Pinus brutia	25
Peuplement mélangée à forte densité	
Cedrus libani	24
Quercus calliprinos	24
Quercus infectoria	24
Pinus brutia	24

Figure 22 : Disposition des plants dans un site expérimental : 4 espèces forestières étudiées, combinées à différentes modalités d'arrosage (lot arrosé et lot non arrosé) et à deux densités de plantation (faible densité et forte densité). Composition d'un site expérimental : 680 plants par site, pour un total de 5440 plants répartis sur l'ensemble du dispositif.

II.4.7 Protection des plants contre la compétition herbacée : toilage, gravillonnage et arrachage des mauvaises herbes

Bien que les sols aient été couverts de toile et de gravillons, la végétation herbacée a continué à pousser, ce qui nous a obligé à désherber régulièrement manuellement les sites pour éviter toute compétition d'origine herbacée.

II.4.7.1 Toilage

Le toilage a pour objectif de prévenir la croissance des mauvaises herbes en recouvrant le sol avec une toile géotextile, tout en facilitant la gestion de la végétation. Nous avons utilisé une toile géotextile spécialement conçue pour résister aux UV, suffisamment large pour couvrir l'ensemble des zones à traiter. Avant l'installation, le sol a été préparé minutieusement afin d'éliminer tout débris et végétation. Une fois le sol prêt, nous avons déroulé la toile sur la surface à couvrir, en veillant à ce qu'elle couvre bien toute la zone et dépasse légèrement les bords pour prévenir les infiltrations de mauvaises herbes. Enfin, pour maintenir la toile en place et éviter qu'elle ne se déplace ou ne se soulève, nous avons fixé les bords à l'aide de piquets ou d'agrafes.

II.4.7.2 Gravillonnage

Le gravillonnage complète le toilage en ajoutant une couche de gravier pour empêcher la croissance des mauvaises herbes et stabiliser le sol. Pour cette opération, nous avons choisi des gravillons de taille uniforme, de 5 mm, afin de garantir une couverture efficace. Avant d'appliquer les gravillons, nous avons veillé à ce que la surface soit plane et que la toile soit correctement en place. Ensuite, nous avons réparti uniformément une couche de gravillons d'environ 5 à 10 cm d'épaisseur sur la toile pour assurer une efficacité maximale. Pour finir, nous avons compacté légèrement les gravillons afin qu'ils adhèrent bien à la toile et pour éviter leur déplacement.

II.4.7.3 Arrachage des mauvaises Herbes

Pour éliminer les mauvaises herbes qui ont poussé malgré les mesures de toilage et de gravillonnage, nous avons utilisé des outils manuels tels que des binettes et des gants de jardinage. Nous avons régulièrement examiné les sites afin de détecter la présence de mauvaises herbes. Celles-ci ont été enlevées manuellement, en veillant à retirer les racines pour éviter leur repousse. Enfin, nous avons collecté et éliminé les mauvaises herbes arrachées pour prévenir leur dispersion, en nous conformant aux réglementations locales.

II.4.7.4 Fréquence et ampleur du travail Réalisé

La gestion des sites expérimentaux comprend la pose de la toile et l'apport de graviers effectués une fois au début de l'installation du dispositif, suivis d'un désherbage régulier tout au long de l'année pour maintenir des conditions optimales pour les plants. La toile est posée une fois lors de l'installation initiale, et le gravier est apporté une fois après la pose de la toile. Le désherbage est effectué en plusieurs sessions : en mars pour éliminer les mauvaises herbes émergentes au printemps, en avril pour maintenir la zone propre avant la saison de croissance, en mai pour continuer à gérer la croissance des mauvaises herbes, en juin pour prévenir la compétition des jeunes plants avant l'été, en septembre pour retirer les mauvaises herbes ayant poussé pendant l'été, en octobre pour préparer le site pour l'hiver avant les premières pluies d'automne, et en novembre pour un dernier nettoyage avant l'hiver. Pour les sites de haute altitude, le désherbage est effectué une fois entre juin et novembre en raison des conditions climatiques plus difficiles et du moindre développement de la végétation.

II.4.8 Protocoles d'arrosage des plants

Pour les sites situés entre 110 et 1980 mètres d'altitude, deux réservoirs d'eau de 2000 litres chacun, reliés entre eux et surélevés à au moins 1 m du sol sur des parpaings, ont été installés. L'eau est acheminée vers les zones de plantation par des tuyaux posés en surface. Pour faciliter l'écoulement, l'eau est dirigée au plus près de la zone à irriguer à l'aide de tuyaux de 25 mm de diamètre, puis distribuée via un réseau secondaire de 16 mm contenant des goutteurs réglables. Ces goutteurs émettent de l'eau lentement et régulièrement, permettant une application uniforme directement sur la zone racinaire de chaque plante en quantité suffisante (environ 13,8 litres par arrosage). L'arrosage est effectué au bon moment (à la tombée de la nuit) pour garantir un apport régulier en période sèche. Le débit moyen par goutteur est d'environ 2 L/h sans pression d'eau (par gravité), avec un espacement régulier de 0,50 m entre les goutteurs. Avant le début de chaque saison d'arrosage annuelle (début avril) et tout au long de la période d'arrosage, le système est régulièrement vérifié pour garantir son bon fonctionnement, avec nettoyage des cuves et des goutteurs pour éliminer les particules ou dépôts de calcaire pouvant les obstruer. Pour le site à 2330 m, nous utilisons un tuyau d'arrosage relié à un bassin de rétention d'eau situé à 2450 m, dédié aux projets de reboisement dans la région de Becharré. Le protocole d'arrosage est structuré de la manière suivante : l'arrosage débute le 15 avril pour les sites situés entre 110 et 1570 m d'altitude, tandis qu'il commence le 15 juin pour ceux situés entre 1980 et 2330 m d'altitude. L'arrosage est effectué tous les 15 jours et est arrêté après les premières pluies d'automne (fin octobre) pour tous les sites, avec une interruption mise en place pour la moitié du dispositif (les sites de la modalité « non arrosée ») dès les premières pluies d'automne 2019.

II.4.9 Travaux exceptionnels et réparations

Des interventions exceptionnelles ont été nécessaires pour maintenir les conditions expérimentales et assurer la validité des résultats malgré les défis imprévus rencontrés pendant l'étude. En hiver 2019/2020, des tuyaux d'arrosage endommagés par des rongeurs ont été remplacés pour garantir un arrosage efficace

et éviter des impacts négatifs sur les plants et les résultats de l'étude, avec une intervention ponctuelle au moment de la détection du problème. Pour assurer le bon fonctionnement du protocole expérimental, des visites de vérification ont été réalisées régulièrement tout au long de l'année, permettant de détecter et résoudre tout problème potentiel. À Kfaraakka, des taupes ont endommagé l'appareil racinaire de certains plants, ce qui a conduit à la mise en place de mesures préventives contre les animaux fouisseurs. À Thoum, une bâche déplacée par le vent a recouvert certains plants ; elle a été réajustée pour dégager les plants affectés et des mesures ont été prises pour renforcer l'ancrage des bâches et utiliser des matériaux de fixation supplémentaires pour éviter de futurs problèmes.

II.4.10 Conséquences des interventions exceptionnelles

Ces interventions ont eu un impact direct sur la gestion des sites expérimentaux et la collecte de données, soulignant la nécessité de solutions rapides et efficaces pour minimiser les perturbations et garantir la validité des résultats. Le remplacement des tuyaux d'arrosage a assuré la continuité de l'arrosage, permettant aux plants de recevoir l'eau nécessaire à leur croissance et prévenant des lacunes dans les données expérimentales, bien que cela ait engendré des coûts additionnels et une interruption temporaire de l'arrosage nécessitant une gestion rapide pour minimiser l'impact sur les plants. Les visites de vérification régulières ont permis de détecter rapidement les problèmes et de mettre en œuvre des solutions avant qu'ils n'affectent significativement les résultats de l'étude, contribuant ainsi à la qualité et à la fiabilité des données collectées, bien que cela ait impliqué un investissement en temps et en ressources humaines, augmentant la charge de travail et les coûts associés. Au site de Kafaraaka, les réparations ont limité les pertes de plants et maintenu l'intégrité du protocole expérimental, malgré une perte de données sur 21 plants d'une nano-forêt causée par les dégâts des taupes, nécessitant l'abandon de certaines analyses impliquant cette modalité. À Thoum, le réajustement des bâches a restauré les conditions expérimentales et protégé les plants affectés, bien que les plants recouverts aient pu subir un retard de développement ou des dommages temporaires, influençant potentiellement les mesures de croissance et la collecte des données pour cette station.

II.4.11 Mesures réalisées sur les plants

Les mesures de survie et de croissance des plants ont été effectuées de l'automne 2018, lors de la plantation initiale, jusqu'à l'automne 2021, période à laquelle les dernières mesures ont été prises. Au printemps, après la transplantation, une évaluation a été réalisée pour déterminer la mortalité hivernale, et en automne, pour mesurer la mortalité estivale, un plant étant considéré comme mort s'il ne possédait plus de feuilles vertes. Concernant les mesures de croissance, la hauteur et le diamètre à la base de la tige des plants ont été enregistrés chaque octobre, à la fin de la saison de croissance (Tableaux 5 et 6). Ces données ont permis de calculer le taux de survie au printemps et en automne de chaque année ainsi que la croissance moyenne annuelle en diamètre et en hauteur pour chaque site, espèce et mode d'arrosage.

Tableau 5 : cycles de mesures des variables liées à la survie, à la croissance. La période de récolte des graines étant novembre/décembre 2017 pour les deux espèces de chênes (*Quercus calliprinos* et *Quercus infectoria*) et en avril/mai 2018 pour les deux espèces de conifères (*Pinus brutia* et *Cedrus libani*). Tous les plants ont été repiqués dans les sites expérimentaux au mois de novembre 2018.

Cycles de mesures		Thoum	Kafaraaka	Rechdebbine	Abdine	Qnayouir	Becharré	Arz1	Arz2
Automne 2018	Année 0	nov-18	nov-18	nov-18	nov-18	nov-18	nov-18	nov-18	nov-18
Printemps 2019	Année+1	avr-19	avr-19	avr-19	avr-19	mai-19	mai-19	juin-19	juin-19
Automne 2019		nov-19	nov-19	nov-19	nov-19	nov-19	nov-19	nov-19	nov-19
Printemps 2020	Année+2	avr-20	avr-20	avr-20	avr-20	mai-20	mai-20	juin-20	juin-20
Automne 2020		nov-20	nov-20	nov-20	nov-20	nov-20	nov-20	nov-20	nov-20
Printemps 2021	Année+3	avr-21	avr-21	avr-21	avr-21	mai-21	mai-21	juin-21	juin-21
Automne 2021		nov-21	nov-21	nov-21	nov-21	nov-21	nov-21	nov-21	nov-21

Tableau 6 : Liste des données fixes et des variables mesurées au cours de l'expérimentation

Données fixes		Signification		
Numéro plant		Numéro de 1 à 5440		
Espèce		<i>Cedrus libani</i> ; <i>Pinus brutia</i> ; <i>Quercus calliprinos</i> ; <i>Quercus infectoria</i>		
Provenance		B : basse atitude ; M : moyenne altitude ; H : haute altitude ; I : indéterminée ; C : Chouf		
Site		Nom du site : Thoum ; Kafaraaka ; Rechdebbine ; Abdine ; Qnayouir ; Becharré ; Arz1 ; Arz2		
Altitude (m)		Altitude du site : 110 ; 520 ; 540 ; 970 ; 1390 ; 1570 ; 1980 ; 2330		
Arrosé / Non arrosé		A : arrosé ; NA non arrosé		
Faible densité / dense		1 : faible densité ; 2 : forte densité		
Variables	Unité de mesure	Méthodes de mesures appliquées et notations	Printemps	Automne
Mortalité	0/1	100% de feuilles mortes et pas de bourgeon vivant visible ou tige séparé du sol 1: mort; 0: vivant	✓	✓
Dépérissement	%	% feuilles mortes dans un arbre	✓	✓
Bris (cassé)	mm	non cassé [nc] ou hauteur de la cassure pour le semestre écoulé	✓	✓
Hauteur	mm	distance verticale au bourgeon vivant le plus haut	0	✓
Longueur	mm	distance entre le sol et le bourgeon terminal de la ramification la plus longue	0	✓
Diamètre 1	mm	diamètre à un centimètre du sol	0	✓
Diamètre 2	mm	diamètre à un centimètre du sol perpendiculaire au diamètre 1	0	✓
Remarques			✓	✓
Date	d/m/y	Day / Month / Year	✓	✓

II.4.12 Évaluation des températures et précipitations pendant la durée de l'expérimentation

Deux sources de données ont été utilisées pour obtenir des données thermiques et pluviométriques sur les sites d'expérimentation : les données spatialisées du modèle CHELSA et des données mesurées sur les sites à partir de postes météorologiques. Les températures et précipitations moyennes annuelles des sites pour la période 1981-2010 ont été évaluées à partir de la base de données spatialisées CHELSA v2, avec une résolution kilométrique, disponible gratuitement sur le site CHELSA (Karger et al., 2017 ; Karger et al., 2021). Pour obtenir des données météorologiques précises pour chaque station, huit abris météo ont été fabriqués à partir de soucoupes de pots de fleurs peintes en blanc afin de réfléchir au maximum le rayonnement solaire, et maintenues entre elles par des tiges filetées. Seule la soucoupe supérieure est entière, tandis que les autres sont percées d'un trou central permettant le passage du capteur thermomètre-hygromètre (1 capteur par abri). Les capteurs utilisés sont des EL-USB-2, conçus pour enregistrer la température et le taux d'humidité. Ils ont été relevés manuellement une à deux fois par an (généralement au printemps et en automne) et sont réglés pour effectuer des mesures toutes les 30 minutes. Leur fonctionnement a duré six mois en haute montagne avant d'être endommagé par la neige. À basse et moyenne altitude, leur durée de fonctionnement n'a pas excédé deux ans, avec des intervalles de mesure irréguliers. Les variables mesurées incluent la température, l'humidité relative (HR) et le point de rosée. Ces capteurs ont été utilisés pour évaluer la précision des données CHELSA et pour fournir des valeurs extrêmes de température mesurées sur les sites. En dépit des séries incomplètes et des périodes de mesure variées le long du gradient altitudinal, en partie dues au recouvrement par la neige, il a été décidé d'exploiter les données (Annexe2). Les principales caractéristiques climatiques des sites issues des données mesurées sont indiquées dans le tableau 7.

Tableau 7 : Principales caractéristiques climatiques des sites, issues des données mesurées sur la période 2019-2021 : température moyenne annuelle (2019), température moyenne du mois de janvier (2020), température moyenne minimale du mois de janvier (2020), température minimale absolue, température moyenne du mois d'août (2019), température moyenne maximale du mois d'août (2019) et température maximale absolue du mois d'août (2019).

Altitudes des sites expérimentaux	T°C Moyenne Annuelle - 2019	T°C Moyenne Janvier2020	T°C Moyenne Minimale Janvier2020	T°C Minimale Absolue	T°C Moyenne Août2019	T°C Moyenne Maximale Août2019	T°C Maximale Absolue Août2019
110	21.3	12.5	9.4	4.7	28.7	35.2	38.4
320	18.9	9.3	4.5	-1.7	27.1	36.5	40.1
540					27.1	36.7	44.7
970	15.4	5.5	3.2	-3.3	23.8	34.5	37.6
1390	13.9	3.3	0.6	-5.8	22.9	32.3	35.3
1570		2.7	0.5	-9.1	21.9	30.0	40.2
1980					19.6	28.1	31.4
2330					17.7	25.3	28.4

La comparaison des températures moyennes annuelles entre les données de CHELSA v2 pour la période 1980-2010 et nos mesures récentes sur le terrain (période 2019-2021) met en évidence un réchauffement climatique notable sur les sites étudiés. Selon CHELSA v2., les moyennes annuelles sur la période de référence étaient de 19,7 °C à Thoum (110 m), 18,4 °C à Kafaraka (320 m), 15 °C à Abdine (970 m) et 12,6 °C à Qnayouir (1390 m). En comparaison, les relevés de terrain montrent des températures plus élevées, avec 21,3 °C à Thoum, 18,9 °C à Kafaraka, 15,4 °C à Abdine et 13,9 °C à Qnayouir. Ces différences, avec une hausse marquée de 1,6 °C à Thoum, 0,5 °C à Kafaraka, 0,4 °C à Abdine, et 1,3 °C à Qnayouir, confirment un réchauffement global sur l'ensemble des sites, plus prononcé à basse altitude. Ces résultats sont cohérents avec les tendances observées à l'échelle mondiale, suggérant que les régions méditerranéennes, y compris les zones de haute altitude, sont également affectées par le réchauffement climatique.

En complément, nous avons calculé un gradient adiabatique moyen de 0,56 °C de variation de température pour 100 m d'altitude, qui s'est révélé très prédictif. Le coefficient de détermination (R^2) du modèle linéaire liant la température moyenne à l'altitude est de 0,95, ce qui indique une forte corrélation entre ces deux variables. Ces résultats confirment non seulement l'influence importante de l'altitude sur les températures, mais aussi la tendance globale au réchauffement sur tous les sites étudiés.

Chapitre 3 : la sécheresse et le froid limitent conjointement la limite altitudinale des essences forestières Méditerranéennes

Ce chapitre fait l'objet d'un article scientifique rédigé, en cours de publication.

L'objectif de cette étude est d'identifier les facteurs responsables de la limite froide de l'aire de répartition des espèces méditerranéennes à travers des expériences de transplantation au sein de l'aire et au-delà de la limite altitudinale froide de répartition des espèces. En utilisant une série d'espèces d'arbres dominantes en zone méditerranéenne, nous avons cherché à évaluer l'effet de la distance à la limite froide et l'importance des ressources hydriques pour répondre aux questions suivantes : (a) les espèces dominantes d'arbres situées le long du gradient altitudinal ont-elles une limite froide en équilibre avec le climat actuel ? (b) Quelles sont les preuves suggérant que le froid est le principal facteur déterminant la limite altitudinale haute des espèces ? (c) La sécheresse estivale limite-t-elle également la marge altitudinale froide des espèces en région méditerranéenne ?

Les résultats indiquent que la limite altitudinale froide de *Cedrus libani* atteint 1850 m et dépasse celle des autres essences méditerranéennes étudiées de 200 à 400 m au-delà des limites observées pour *Quercus calliprinos*, *Quercus infectoria* et *Pinus brutia*. Les taux de survie restent élevés (80 à 100 %) pour les quatre espèces à des altitudes inférieures ou proches de leur limite altitudinale haute naturelle. Cependant, au-delà de cette limite, seul *Cedrus libani* maintient un taux de survie supérieur à 75 % à des altitudes allant jusqu'à 500 m au-dessus de sa limite naturelle. L'analyse montre que le froid est le facteur prédominant de mortalité, responsable d'environ 2/3 de la mortalité, tandis que le stress hydrique estival est responsable d'environ 1/3 de la mortalité au-delà des limites de distribution altitudinale des espèces.

L'effet conjoint du froid hivernal et du stress hydrique estival, particulièrement marqué chez *Cedrus libani* et *Quercus infectoria*, met en lumière la double contrainte climatique subie par les populations d'altitude, freinant leur expansion au-delà de leurs limites naturelles malgré un taux de survie élevé en conditions expérimentales.

III Chapitre 3 : la sécheresse et le froid limitent conjointement la limite altitudinale des essences forestières Méditerranéennes

III.1 Introduction

Le changement climatique modifie le déterminisme environnemental des espèces en impactant leur cycle de vie, leur physiologie, leur phénologie, et leur répartition géographique (Hughes 2000, Parmesan 2006). Face à l'intensification prévue du réchauffement climatique au XXI^e siècle, telle que rapportée dans le dernier rapport du GIEC (IPCC, 2021), les espèces végétales, en particulier les arbres, devront réagir rapidement pour éviter l'extinction en s'adaptant aux nouvelles conditions climatiques ou en migrant vers les pôles ou en altitude, afin de retrouver les conditions thermiques et hydriques nécessaires à leur survie à long terme (Aitken et al. 2008, Davis et al. 2001). Dès les années 2000, des migrations d'espèces vers le pôle froid de leur aire ont déjà été observées, avec un déplacement en altitude (Walther et al. 2005a, Lenoir et al. 2008) et en latitude vers le nord (Delzon et al. 2013). Cependant, les observations montrent un fort retard dans la migration des espèces d'arbres, lié d'une part à la vitesse, sans précédent depuis les derniers millénaires, du réchauffement climatique actuel (Loarie et al. 2009, Lenoir et al. 2020), et d'autre part, à la faible capacité de dispersion des espèces végétales (Hermy et al. 1999, Honnay et al. 2002). Les vitesses de déplacement du bioclimat des végétaux, déterminées à l'aide de modèles bioclimatiques, excèdent celles de la recolonisation postglaciaire, ce qui laisse présager un décalage temporel persistant, voire croissant, entre le déplacement du bioclimat des espèces et celui de leurs aires de répartition. Ce décalage entraînera probablement de nouveaux assemblages d'espèces, ainsi que des extirpations, voire des extinctions d'espèces à l'échelle mondiale (Bertrand et al. 2011, Thomas et al., 2004). Pour les essences ligneuses, il est prévu une possible perte de biodiversité (Aitken et al. 2008), une réduction de la production de bois (Helman et al. 2017) et une baisse du rendement des produits forestiers non ligneux (PFNL), tels que le liège (Oliveira et al. 2016) ou les pignons de pin (Calama et al. 2020), ce qui aura un impact considérable sur l'économie du secteur forêt-bois.

Cette inadéquation entre les dynamiques spatiales de l'enveloppe climatique des espèces et de leur aire de répartition soulève la question d'une meilleure compréhension du déterminisme climatique des limites froides de la distribution des espèces. Il s'agit à la fois de comprendre les freins à leur migration vers le nord et d'évaluer les possibilités de migration assistée. Ces limites sont principalement déterminées par trois types de facteurs : historiques, biotiques et surtout abiotiques (Svenning et Skov, 2004, Svenning et al 2008, Sexton et al., 2009). Les filtres historiques sont liés à l'évolution passée des conditions environnementales et climatiques ainsi qu'aux activités anthropiques. Ainsi, la migration des essences forestières européennes après la dernière glaciation semble incomplète, de nombreuses essences n'occupant toujours pas l'enveloppe climatique favorable au nord de leur distribution actuelle (Svenning et al, 2008). Les limites de dispersion sont souvent invoquées pour expliquer l'absence d'une espèce au nord de sa limite de distribution actuelle, alors même que son aptitude à y survivre y est tout aussi élevée qu'au sein de sa répartition (Cross et Eckert, 2021). Les principales interactions biotiques entre plantes mises en avant au niveau de la limite froide des espèces sont celles qui jouent un rôle positif en facilitant la survie à

haute altitude sous des conditions environnementales extrêmes (Bertness et Callaway, 1994, Bruno et Bertness, 2000, Callaway et al., 2002). En ce qui concerne les contraintes abiotiques, les limites froides de répartition des espèces ont souvent été attribuées aux basses températures (Shreve 1914, Iversen 1944, Sakai et Weisser 1973, Pigott, 1975, Körner et al., 2016). Par exemple, l'isotherme de température minimale de -40°C semble constituer une barrière pour les arbres tempérés nord-américains (Gusta et al. 1983, Arris et Eagleson 1989), tandis que celui de -7°C est observé pour certaines espèces de cactus en Arizona (Hastings & Turner, 1965). Le houx (*Ilex aquifolium*) semble ne se retrouver que dans les zones où la température hivernale moyenne dépasse -1°C, près de sa limite nord (Iversen, 1944, Walther et al., 2005b). La limite froide agirait comme un filtre en affectant le succès reproductif des espèces, en empêchant l'achèvement du cycle de vie via un déficit en degrés jours nécessaires à la floraison ou à la maturation des fruits (Morin et al., 2007). Il a ainsi été montré que le froid pouvait limiter le développement du tube pollinique chez *Tilia cordata*, entraînant ainsi la stérilité des graines (Pigott et Huntley 1981). Le rôle des températures froides dans la survie de l'appareil végétatif pour expliquer la limite froide de distribution est plus débattu. Ce rôle semble nul pour 17 essences nord-américaines (Morin et al., 2007), tandis que le gel printanier cause des dommages à la croissance secondaire de *Pinus contorta* (Montwé et al, 2018). L'influence du froid est cependant bien établie pour expliquer les limites froides de nombreuses espèces alpines (Taschler et Neuner, 2004, von Buren et Hiltbrunner 2022) et tropicales (Gatti et al. 2008, Offord 2011).

Bien que de nombreux auteurs indiquent que les marges froides de distribution des espèces végétales semblent être causées par des limites de croissance ou de reproduction dues aux températures froides (Morin et al., 2007, von Buren et Hiltbrunner, 2022), peu d'exemples démontrent un lien direct entre la survie ou certains traits physiologiques ou reproductifs des espèces et leurs limites de distribution au pôle froid de leur aire (Morin et al, 2007). Les tests les plus solides pour déterminer les causes écologiques immédiates des limites de l'aire de répartition proviennent d'expériences de transplantation qui comparent les traits et la survie des espèces à l'intérieur et à l'extérieur de leur aire de répartition (Gaston 2003). Malgré leur potentiel, peu d'expériences de ce type, visant à tester les théories historiques, abiotiques et biotiques des limites de répartition, ont été réalisées (Hargreaves et al., 2014).

L'objectif de cette étude est de tester l'importance des facteurs responsables des limites froides de l'aire de répartition des espèces méditerranéennes à travers des expériences de transplantation à l'intérieur et au-delà de leur limite altitudinale froide. En utilisant une série d'espèces d'arbres dominantes en zone méditerranéenne, nous avons cherché à évaluer l'effet de la distance à la limite froide et l'importance des ressources hydriques pour répondre aux questions suivantes : (a) les espèces dominantes d'arbres situées le long du gradient altitudinal ont-elles une limite froide en équilibre avec le climat actuel ? (b) Quelles sont les preuves suggérant que le froid est le principal facteur déterminant la limite altitudinale haute des espèces ? (c) La sécheresse estivale, élément caractéristique du climat méditerranéen, limite-t-elle également la marge altitudinale froide des espèces en région méditerranéenne ?

La démarche mise en œuvre pour répondre à ces objectifs a consisté à comparer la distribution altitudinale de quatre essences méditerranéennes naturellement présentes le long du gradient altitudinal avec leur taux de survie mesuré dans cinq sites expérimentaux répartis sur 1300 mètres de dénivelé, à l'intérieur et au-delà de leur limite altitudinale froide. Pour tester les effets respectifs du froid et de la sécheresse, ces

essences ont été plantées en deux situations : une modalité arrosée en période de sécheresse (printemps et été) et une modalité non arrosée.

Les parts respectives du froid et du stress hydrique pour expliquer la mortalité au-delà de la limite altitudinale froide ont été déterminées en se basant sur deux hypothèses : i) le froid et potentiellement le stress hydrique sont les principaux facteurs contrôlant la mortalité des espèces au-delà de leur limite froide, et ii) la mortalité hivernale est attribuable au froid, tandis que la mortalité estivale est due au stress hydrique. Ces hypothèses ont permis de différencier les effets des températures froides, chaudes et du stress hydrique sur la mortalité des plants. Les premières années de vie étant les plus sensibles à la mortalité (Moustakas et Evans, 2015, Hulsman et al., 2018), nous avons étudié la survie au cours des trois premières années de vie des espèces étudiées.

III.2 Matériels et méthodes

III.2.1 Région et essences étudiées

L'étude a été menée dans le nord du Liban, localisé en région méditerranéenne à proximité des régions désertiques plus continentales ou situées plus au sud. La région présente l'intérêt pour l'étude de la distribution altitudinale des espèces, de posséder des sommets à altitude proche de 3000m localisés à quelques dizaines de kms de la mer méditerranéenne, permettant d'étudier un gradient altitudinal important sur une distance inférieure à 50 km. Les températures moyennes annuelles de la région varient de 20°C de moyenne annuelle en bord de mer à 6°C à 2300 m en limite de végétation. Le nord du Liban présente peu de variabilité des précipitations : les précipitations moyennes pour la période 1981-2010 varient de 800 à 1400 mm le long du gradient altitudinal (Source, CHELSA). En haute montagne, elles dépassent souvent 1 400 mm, pouvant atteindre jusqu'à 1700 m, avec une contribution importante de la neige en hiver. Les quatre essences étudiées sont des essences fréquentes de la région qui se distribuent le long du gradient altitudinal et constituent, à côté de 3 autres espèces, les principales essences forestières du Liban (Bouvarel, 1950). Il s'agit de *Quercus calliprinos*, un feuillu sempervirent xérophile qui forme la majorité des peuplements de basse altitude, de *Pinus brutia*, un résineux méditerranéen proche-oriental présent à basse et moyenne altitude, de *Quercus infectoria*, un feuillu caducifolié qui se développe à moyenne altitude et du cèdre du Liban, *Cedrus libani*, un résineux montagnard qui forme des peuplements relictuels en limite haute de la végétation forestière.

III.2.2 Evaluation de la limite altitudinale des essences dans les conditions naturelles

La limite altitudinale des essences dans des conditions naturelles a été déterminée grâce à un inventaire réalisé en mai 2020, portant sur la présence ou l'absence des quatre essences forestières étudiées dans 1023 sites. Cet inventaire comprend : (i) 750 placettes de 200 m² relevées sur le terrain (0-2500m) et (ii) 273 sites de haute altitude inventoriés par photo-interprétation à partir d'images satellitaires (2000-

2700m). La région étudiée par ces deux approches concerne la partie nord du Liban et englobe la vallée de la Qadisha, où les cinq sites expérimentaux de cette étude ont été implantés.

Pour la réalisation des 750 placettes de terrain, les routes et pistes de la région ont été parcourues depuis la mer jusqu'au-delà de la limite des arbres, avec une placette réalisée à l'intérieur de la formation végétale présente tous les 10 mètres de dénivelé ou tous les 500 mètres de distance, en dehors des agglomérations et des plantations. Ce réseau de placettes de terrain a été complété par 273 sites situés à haute altitude, où le faible couvert végétal permet l'identification des espèces par photo-interprétation sur des images satellitaires.

À partir de ces données couvrant 1023 sites, la zone correspondant à la limite altitudinale froide de chaque espèce a été définie comme la tranche d'altitude comprise entre les 95^e et 99^e percentiles de la distribution altitudinale des occurrences des espèces (Stahl et al., 2014). Cette méthode permet d'exclure les occurrences marginales des espèces situées dans des conditions écologiques très spécifiques.

III.2.3 Evaluation des facteurs contrôlant la limite altitudinale des essences étudiées

Nous avons déterminé la limite altitudinale de survie des espèces au stade juvénile ainsi que les facteurs responsables de cette limite à l'aide d'un dispositif expérimental visant à : (i) répartir les placettes au sein de la gamme climatique correspondant à l'aire actuelle de distribution des essences, mais également au-delà, afin d'identifier clairement leur limite, (ii) distinguer l'effet du froid de celui de la sécheresse sur la survie, (iii) équilibrer les quantités et la provenance des individus étudiés entre les placettes et examiner des individus du même âge sur l'ensemble du dispositif, afin de ne pas biaiser l'étude de l'effet du climat sur les essences, et (iv) contrôler les facteurs de sol, de luminosité, et d'interactions biotiques le long du gradient climatique étudié pour éliminer l'influence de ces facteurs non pris en compte (Figure 23, Tableau 8).

Cinq sites expérimentaux ont été choisis à des altitudes comprises entre 970 et 2330 mètres, avec des intervalles altitudinaux aussi réguliers que possible. Ces altitudes ont été sélectionnées de manière à couvrir le cœur de la distribution des espèces, leur marge froide, ainsi que les conditions climatiques situées au-delà de cette marge. Les températures moyennes annuelles des sites, calculées à partir de la base de données spatialisées CHELSA v2 (Karger et al., 2017 ; Karger et al., 2021), varient de 15,0 à 5,8°C. Les sites ont été installés dans des conditions de sol optimales afin que le climat soit le principal facteur limitant la croissance ou la survie, sans contrainte due au sol.

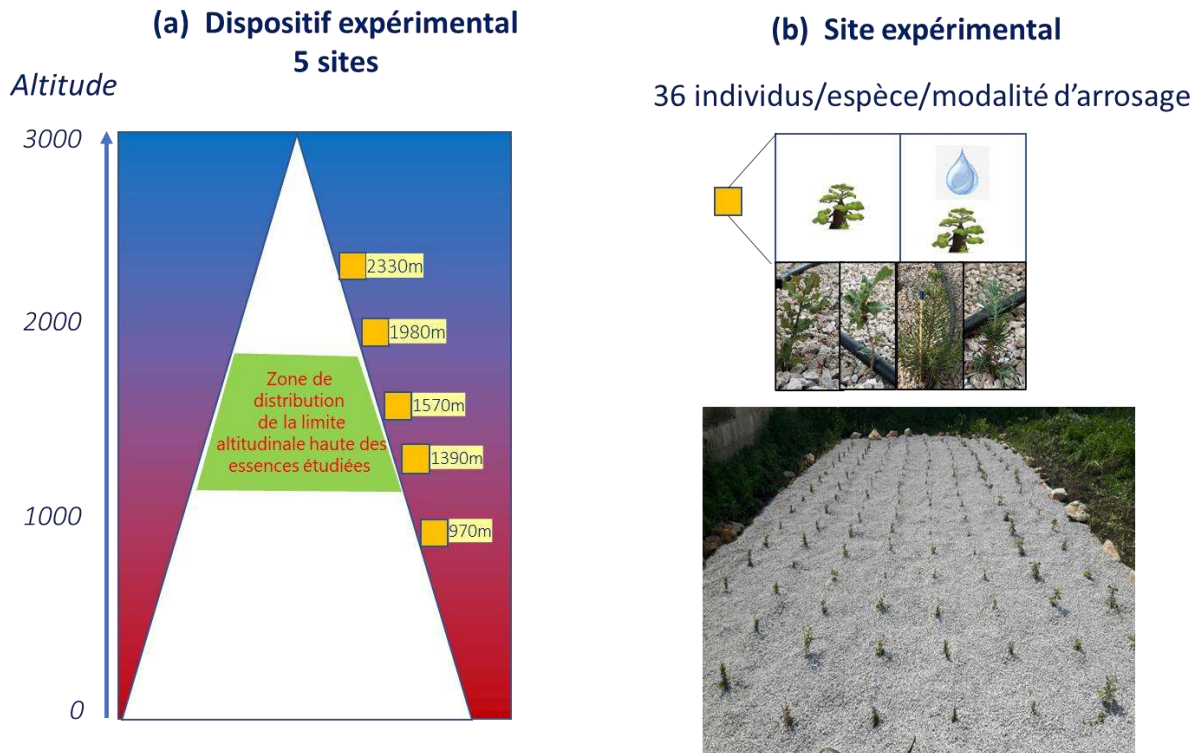


Figure 23 : Plan expérimental réalisé pour étudier l'aire de répartition climatique des 4 espèces étudiées. (a) Localisation des sites en fonction de la zone de distribution de la limite altitudinale haute des essences, (b) Description d'un site montrant les modalités arrosées et non arrosées et les photographies des espèces et du site.

Étant donné que les quatre espèces étudiées se développent principalement sur des substrats calcaires ou calcaro-dolomitiques (Quézel et Barbero, 1985 ; Boydak, 2003), les sites ont été installés sur des sols calcaires, profonds (>40 cm), labourés et débarrassés des grosses pierres, à dominante argileuse. Les effets d'exposition et de pente ont été neutralisés en choisissant des emplacements à pente inférieure à 3 %, sauf pour les deux sites en haute altitude. Étant héliophiles (Boydak, 2003), les espèces ont été plantées en pleine lumière, et les sites ont été régulièrement désherbés manuellement pour éviter toute compétition d'origine herbacée. Un réservoir d'eau a été installé sur chaque site afin de permettre l'arrosage des plants. Enfin, tous les dispositifs ont été protégés du pâturage par un enclos, sauf les deux sites de haute altitude, situés dans des zones non pâturées et surveillées.

Les graines de cèdre et de pins ont été collectées en mars 2017, tandis que les glands de *Quercus calliprinos* et de *Quercus infectoria* ont été collectés entre novembre et décembre 2017 dans des peuplements naturels localisés en limite basse, au cœur, et en limite altitudinale haute de leur distribution au nord du Liban. Les graines et glands récoltés ont été immédiatement plantés en pot dans un terreau et cultivés en pépinière. Tous les plants ont ensuite été repiqués sur les sites expérimentaux à l'automne 2018 avec un espacement entre plants de 50 cm.

Chaque site expérimental comprend deux lots identiques : un lot arrosé pendant la période estivale, permettant d'étudier la survie et la croissance des plants sans stress hydrique, et un lot non arrosé, représentatif des conditions naturelles. Pour assurer la reprise des plants après leur transplantation, tous

les plants ont été arrosés durant la première saison de végétation en 2019. L'arrosage a été arrêté définitivement pour la moitié du dispositif (la modalité « non arrosée ») dès les premières pluies de l'automne 2019. Afin d'éviter que les provenances n'influencent les résultats, les trois populations issues des parties basse, médiane et supérieure de la distribution ont été réparties équitablement à toutes les altitudes et dans toutes les modalités du dispositif. Au total, 360 plants de chaque espèce ont été plantés, soit 72 plants par espèce pour chacun des cinq sites (tableau 8).

Les mesures de survie ont été effectuées chaque printemps pour évaluer la mortalité liée au froid hivernal, et chaque automne pour évaluer celle liée à la sécheresse estivale. Un plant était considéré comme mort s'il ne possédait plus de feuilles vertes en période de végétation. Nos hypothèses ont permis de différencier les effets de la température et du stress hydrique sur la mortalité en comparant les nombres de plants morts dans les lots arrosés et non arrosés, et en distinguant les mortalités hivernale et estivale.

Tableau 8 - Principales caractéristiques des sites expérimentaux : nom, coordonnées géographiques (X ; Y), altitude, et nombre d'arbres plantés par espèce dans les parcelles arrosées (w) et non arrosées (nw).

Site	x °	y °	Altitude (m)	<i>Cedrus libani</i>		<i>Pinus brutia</i>		<i>Quercus calliprinos</i>		<i>Quercus infectoria</i>		Total
				w	nw	w	nw	w	nw	w	nw	
Abdine	34.277	35.889	970	36	36	36	36	36	36	36	36	288
Qnayouir	34.258	35.926	1390	36	36	36	36	36	36	36	36	288
Becharré	34.253	36.019	1570	36	36	36	36	36	36	36	36	288
Arz1	34.247	36.061	1980	36	36	36	36	36	36	36	36	288
Arz2	34.227	36.061	2330	36	36	36	36	36	36	36	36	288
Total				180	180	180	180	180	180	180	180	1440

III.3 Résultats

III.3.1 Limite altitudinale froide des espèces dans les conditions naturelles

La limite froide des populations de cèdre du Liban dépasse celle des autres essences méditerranéennes étudiées le long du gradient altitudinal. Cette limite est située 200 à 400 m plus haut que celles observées chez les deux chênes méditerranéens, *Quercus calliprinos* et *Quercus infectoria*, ainsi que chez le *Pinus brutia*. Les cédraies forment la limite supérieure des peuplements à couvert forestier fermé, atteignant environ 1850 m d'altitude, tandis que les pinèdes et les forêts de chênes disparaissent entre 1400 et 1600 m d'altitude dans le nord du Liban (Figure 24).

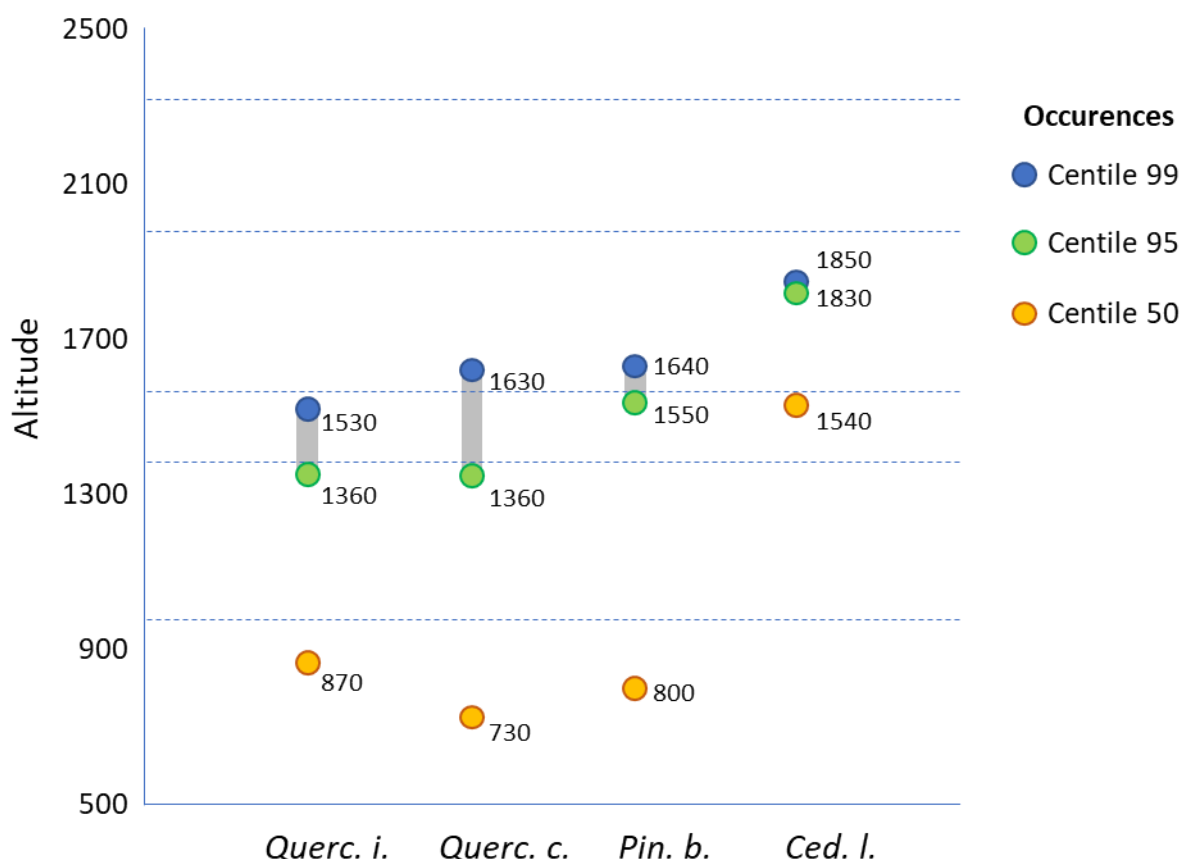


Figure 24 : Médiane altitudinale (centile 50) et marge froide (centiles 95 et 99 de la distribution altitudinale des occurrences) des espèces : *Quercus infectoria* (Querc. i.), *Quercus calliprinos* (Querc. c.), *Pinus brutia* (Pin. b.) et *Cedrus libani* (Ced. l.) au Liban Nord, dans leur habitat naturel.

III.3.2 Evolution de la survie des espèces au-delà de leur limite haute altitudinale

Dans les sites situés en-dessous et au niveau des limites altitudinales hautes des espèces, les taux de survie restent constants et élevés (80 à 100 %) pour les quatre espèces étudiées. Dans les sites expérimentaux situés au-dessus de la limite froide des espèces, la baisse de survie après trois ans est corrélée à l'altitude optimale qu'elles occupent naturellement. *Quercus calliprinos* et *Pinus brutia*, dont l'optimum altitudinal se situe en dessous de 800 m, voient leur taux de survie chuter à zéro au bout de deux ans dans les deux sites les plus élevés, situés à 1980 m et 2330 m (Figure 25). *Quercus infectoria*, qui présente un optimum altitudinal intermédiaire (870 m dans les conditions naturelles), maintient un taux de survie élevé à 1980 m, avec une survie de 40 % après trois ans à cette altitude. *Cedrus libani*, espèce de haute altitude avec un optimum altitudinal de 1540 m dans les conditions naturelles, conserve un taux de survie de 75 % à la fin de l'expérimentation dans le site le plus élevé à 2330 m.

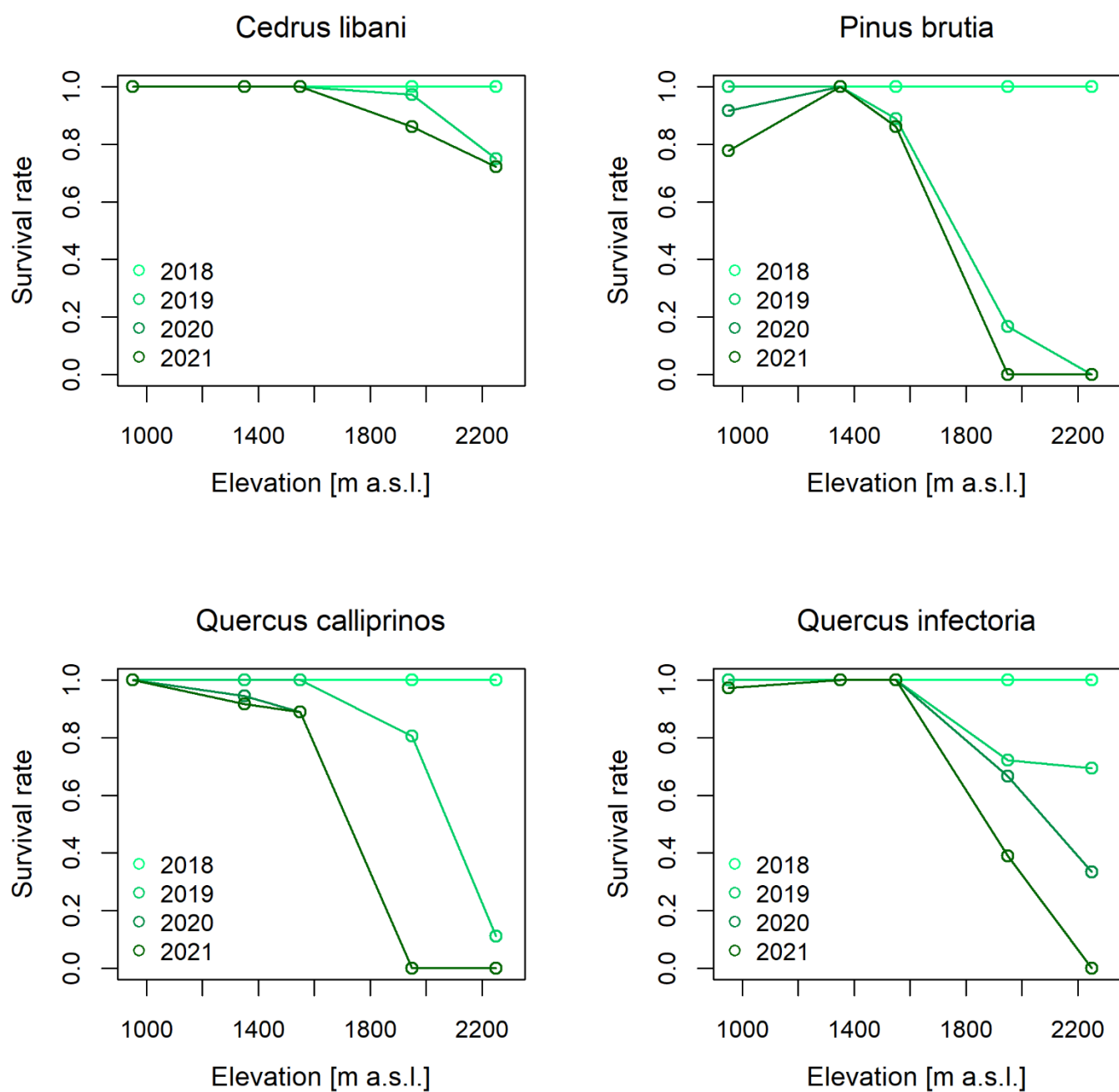
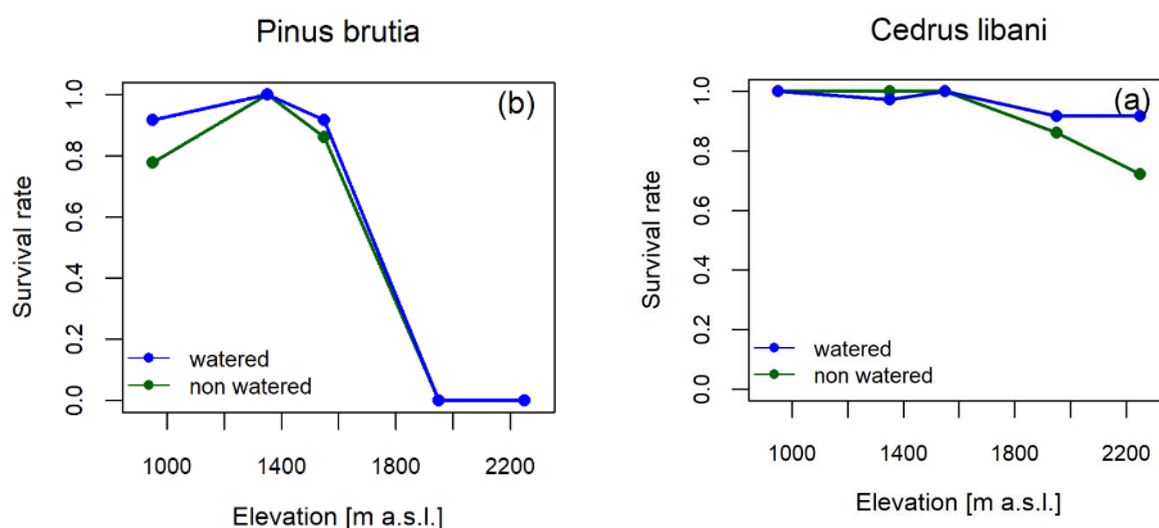


Figure 25 - Évolution temporelle du taux de survie des quatre espèces étudiées (*Cedrus libani*, *Pinus brutia*, *Quercus calliprinos* et *Quercus infectoria*) selon l'altitude, pour des plants cultivés dans des conditions naturelles sans concurrence interspécifique.

III.3.3 Effet du stress hydrique sur la survie des essences au-delà de leur limite altitudinale froide

En dessous de la limite altitudinale haute, où les conditions écologiques sont optimales, l'arrosage n'a aucun effet sur la survie des espèces : leurs taux de survie restent élevés en conditions arrosées et non arrosées (80 à 100 %) tout au long de l'expérimentation (Figure 26), et ce pour les quatre espèces étudiées.

Au-delà de leur limite altitudinale haute, les espèces forestières ont montré deux types de réponses face au stress hydrique. *Quercus calliprinos* et *Pinus brutia*, les deux espèces les plus sensibles au froid, réagissent de manière identique quel que soit le niveau de stress hydrique : le taux de survie, initialement élevé à altitude moyenne, chute à 0 % à 1980 m, aussi bien en conditions naturelles de stress hydrique qu'en situation arrosée (Figure 26b, Figure 26c). En revanche, chez *Cedrus libani* et *Quercus infectoria*, le taux de survie des plants arrosés est supérieur à celui des plants non arrosés, malgré le faible stress hydrique attendu à haute altitude en raison de la faible évapotranspiration induite par les basses températures. Pour ces espèces, l'effet de l'arrosage est maximal dans les conditions de froid extrêmes (à 2330 m d'altitude), comme en témoigne l'écart croissant de la mortalité entre les plants arrosés et non arrosés à mesure que l'altitude augmente (Figure 26a, Figure 26d).



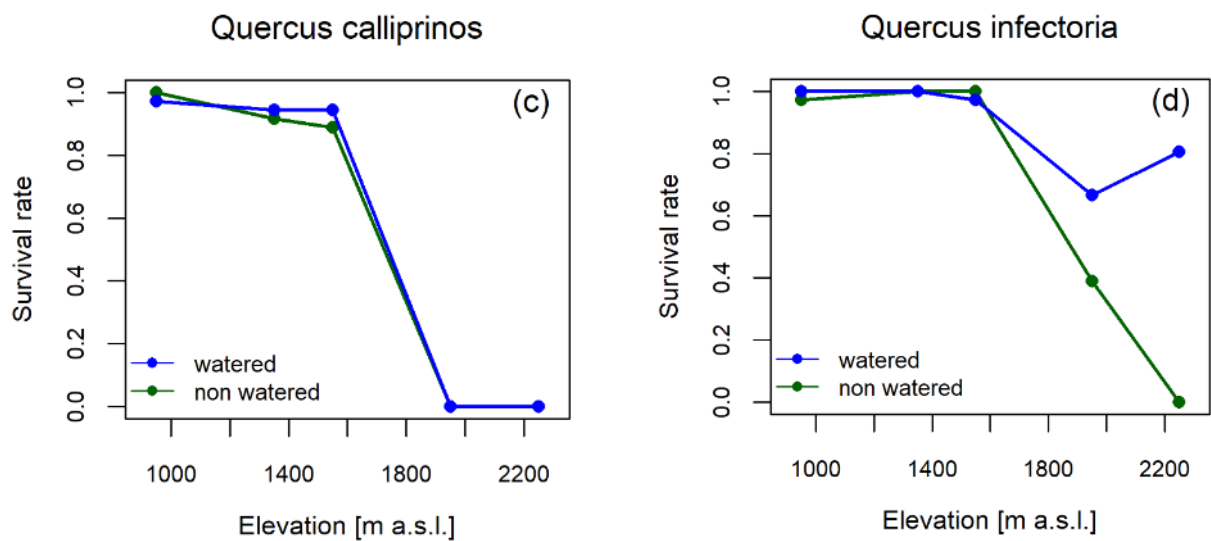


Figure 26 - Évolution du taux de survie des espèces étudiées (*Cedrus libani*, *Pinus brutia*, *Quercus calliprinos* et *Quercus infectoria*) en fonction de l'altitude et des conditions d'arrosage (présence ou absence), dans un contexte sans concurrence interspécifique.

III.3.4 Importance respective du froid et du stress hydrique dans la survie des espèces au-delà de la limite altitudinale froide

Les estimations réalisées, en distinguant les effets de la température et du stress hydrique sur la mortalité grâce à l'approche adoptée (utilisant le nombre de plants morts dans les placettes arrosées et non arrosées, et en différenciant les mortalités hivernale et estivale), mettent en évidence les effets conjoints du froid et du stress hydrique sur la limite altitudinale des espèces (Tableau 9).

L'effet du froid est systématiquement présent, tandis que l'impact du stress hydrique estival affecte de manière significative la moitié des espèces étudiées. En effet, l'effet du stress hydrique est faible pour *Quercus calliprinos* et *Pinus brutia*, les espèces les plus sensibles à l'altitude, qui montrent un taux de survie nul aussi bien dans les placettes arrosées que non arrosées des deux sites situés à haute altitude. Chez les plants de *Cedrus libani* et *Quercus infectoria*, situés au-delà de leur limite altitudinale froide, l'expérimentation montre que la mortalité liée à la sécheresse, représentant environ 60 % de la mortalité totale, est plus importante que celle due aux températures froides, qui ne constitue qu'environ 40 % de la mortalité totale (Tableau 9).

En considérant l'ensemble des essences étudiées, les températures froides apparaissent comme la principale cause de la mortalité, responsable d'environ deux tiers des décès, tandis que les périodes de fort stress hydrique sont responsables d'environ un tiers de la mortalité totale au-delà des limites de distribution altitudinale des espèces.

Tableau 9 : Impact relatif du froid et du stress hydrique sur la mortalité des espèces étudiées (*Cedrus libani*, *Pinus brutia*, *Quercus calliprinos* et *Quercus infectoria*) au-delà de leur limite altitudinale de distribution. La colonne « Effet sur la mortalité » indique les facteurs identifiés, à savoir T (température) et/ou W (stress hydrique), ayant contribué à la mortalité observée.

		Effect on mortality	Parameters & formulas	<i>Cedrus libani</i>	<i>Pinus brutia</i>	<i>Quercus calliprinos</i>	<i>Quercus infectoria</i>	Mean
Number of dead trees	Not watered plots - total	T & W	a	15	77	76	58	
	Watered plots - total	T	b	6	75	74	20	
	Winters 2019/20 and 2020/21, non watered plots	T	c	2	6	33	15	
	Summers 2020 and 2021, non watered plots	W	d	3	1	4	22	
Mortality linked to cold temperature								
Estimation 1: with watered and non watered plots (%)		T/(T+W)	$100 * b/a$	40	97	97	34	67
Estimation 2: with winter and summer deaths (%)			$100 * c/(c+d)$	40	86	89	41	64
Mortality linked to water stress								
Estimation 1: with watered and non watered plots (%)		W/(T+W)	$100 * (a-b)/a$	60	3	3	66	33
Estimation 2: with winter and summer deaths (%)			$100 * d/(c+d)$	60	14	11	59	36

III.4 Discussion

III.4.1 Cohérence des limites trouvées dans le dispositif expérimental avec celles mesurées dans les conditions naturelles et celles de la littérature

L'analyse de la survie des quatre espèces étudiées dans les sites du dispositif expérimental est cohérente avec l'étagement de leurs limites climatiques froides dans les conditions naturelles. Le cèdre du Liban a montré la plus grande résistance au froid en haute altitude, avec un taux de survie supérieur à 85 % après trois ans à 1980 m. L'analyse des présences/absences dans les conditions naturelles indique également que cette espèce présente une limite altitudinale très élevée, située au-delà de 1800 m. Ces résultats confirment ceux de la littérature, qui rapportent que le cèdre du Liban est l'essence la plus montagnarde des espèces étudiées, pouvant atteindre 1900 m (Pabot, 1959) et même 2000 m au Liban (Chouchani, 1972 ; Dereix et al., 1999).

L'évolution altitudinale du taux de survie de *Pinus brutia* dans le dispositif expérimental montre que cette espèce ne survit pas dans les sites situés au-delà de 1550 m. Cette limite froide est en accord avec la limite altitudinale de distribution observée dans les conditions naturelles, comprise entre 1550 et 1640 m. Les résultats confirment les limites hautes trouvées dans la littérature pour cette espèce au Liban, variant de 1500 m (Pabot, 1959) à 1700 m (Dereix et al., 1999), voire 1800 m (Chouchani, 1972). L'expérimentation menée dans cette étude permet de préciser que cette limite est d'origine physiologique, et non biotique, historique ou liée à des facteurs anthropiques.

Selon Pabot (1959), Chouchani (1972), Abi-Saleh et al. (1976), et Dereix et al. (1999), les limites froides des deux chênes, *Quercus calliprinos* et *Quercus infectoria*, se situent autour de 1500 m d'altitude. Dans

notre étude, la distribution des occurrences des deux espèces met en évidence une limite à 1360 m, légèrement inférieure à celle rapportée dans la littérature pour le 95^e centile de la distribution. Cependant, les populations les plus élevées identifiées dans notre travail se trouvent à 1530 m pour *Quercus infectoria* et 1630 m pour *Quercus calliprinos*. La définition des limites froides de ces chênes, déterminée à partir des données de présence/absence dans les conditions naturelles, confirme donc les limites rapportées dans la littérature pour ces essences. Comme pour le pin, l'expérimentation met en évidence que cette limite correspond à une limite physiologique de l'espèce face aux conditions climatiques.

III.4.2 Déclin de la survie au-delà de la limite altitudinale haute dans les conditions naturelles

La performance de survie des espèces étudiées dans cette étude est meilleure à l'intérieur de leur aire de répartition altitudinale qu'au-delà de leur limite altitudinale haute. Les résultats, qui montrent une baisse de performance au-delà de cette limite, complètent, pour les essences méditerranéennes, les observations faites en milieu tempéré, comme le synthétise Hargreaves et al. (2014). Basés sur des données expérimentales de survie des espèces de part et d'autre des limites altitudinales, nos résultats concordent avec la majorité des études menées sur d'autres espèces dans le cadre d'expériences de transplantation. Ils soutiennent la théorie selon laquelle les limites froides de l'aire de répartition coïncident généralement avec les limites de la niche écologique (Hargreaves et al., 2014 ; Lee Yaw et al., 2016). Dans notre étude, les dimensions climatiques de la niche (hydrique et thermique) jouent un rôle majeur dans l'imposition des limites altitudinales hautes des quatre essences forestières méditerranéennes étudiées. Qui plus est, ce contrôle de la niche climatique des espèces est mis en place très rapidement dans la vie de l'arbre : la niche climatique semble atteinte pour 50 % des espèces 3 ans après l'installation des plantules.

Au-delà de la limite altitudinale haute des espèces dans les conditions naturelles, le taux de survie des jeunes plants varie selon les espèces et la distance à la limite froide. Chez *Pinus brutia* et *Quercus calliprinos*, le taux de survie chute rapidement à zéro dans les sites situés au-delà de cette limite. En revanche, chez *Cedrus libani* et *Quercus infectoria*, le taux de survie diminue progressivement avec l'altitude, même au-delà de leur limite altitudinale froide. Pour ces deux espèces, cette baisse de performance ne justifie pas entièrement leur absence dans les conditions naturelles, car le niveau de survie reste relativement élevé : 40 % pour *Quercus infectoria* et 75 % pour le cèdre, à 500 mètres au-delà de leur limite naturelle.

Plusieurs hypothèses peuvent être avancées pour expliquer cette différence entre les conditions naturelles et les expérimentations : la durée faible de l'expérimentation, la prédation des graines, particulièrement importante à haute altitude, la difficulté d'installation des semis dans des sols contraignants à ces altitudes (Brown et Vellend, 2014), ou encore une forte exploitation humaine, avec le pâturage intensif et le prélèvement de bois d'œuvre et de chauffage (Liphshitz et Biger, 1991 ; Owaygen, 1999 ; Hepper, 2001) dans les peuplements de haute altitude, ce qui limite la régénération par rapport aux altitudes plus basses. Les espèces étudiées subissent depuis des millénaires les effets néfastes de l'élevage traditionnel de chèvres et de moutons, toujours pratiqué dans les écosystèmes forestiers peuplés de *Juniperus excelsa* dans les montagnes libanaises (Nahal, 1995 ; Abido, 2000).

III.4.3 Impacts respectifs du froid et de la sécheresse estivale sur la limite altitudinale haute de distribution des essences méditerranéennes

La distinction entre les effets des températures froides et de la sécheresse sur la limite altitudinale haute de la distribution des espèces est très peu documentée. L'effet conjoint de la température et des conditions hydriques sur cette limite a été étudié à partir de l'assimilation du carbone chez une espèce de pin dans le Colorado (Moyes et al., 2015). Cette étude, tout comme celle de Lazzarus et al. (2018) menée sur trois espèces de conifères dans la même région, montre que l'humidité, en plus de la température, est un facteur clé influençant la photosynthèse, la croissance aérienne et racinaire des plantules. Une autre étude menée en zone méditerranéenne, au-delà de la limite des arbres, a montré que la sécheresse estivale peut entraîner la mort de plantules ayant survécu au froid hivernal et à la neige (Bar-on et al., 2022). A travers une approche par transplantation au sein et au-delà de l'aire de distribution des espèces, nous apportons des preuves que les températures hivernales froides et la sécheresse estivale contrôlent conjointement la survie juvénile à la limite froide des espèces.

L'effet marqué du froid observé chez *Pinus brutia* et *Quercus calliprinos* était attendu, car la limite « froide » de répartition des espèces est généralement attribuée aux contraintes thermiques (Körner et al., 2016 ; Körner, 2021). Les températures hivernales extrêmes sont par exemple responsables de la limite nord de l'aire de répartition de *Quercus ilex*, une espèce méditerranéenne proche de *Quercus calliprinos* (Larcher et Mair, 1969). De plus, les températures froides de printemps, provoquant le gel des jeunes pousses, jouent un rôle dans la répartition de *Quercus pannosa* (Yang & Körner, 2020). En Amérique du Nord et centrale, des études sur plusieurs espèces de chênes ont montré un compromis entre le taux de croissance et la tolérance au froid, confirmant le rôle important des températures froides comme responsables de la limite froide de répartition des espèces (Koehler et al., 2012). Chez les résineux, la répartition latitudinale et altitudinale est également corrélée à leur résistance au froid, les espèces boréales étant plus résistantes que celles des zones tempérées (Strimbeck et al., 2007). En particulier, *Pinus nigra* et *Pinus sylvestris*, des espèces européennes continentales, ont une meilleure résistance au froid que les pins méditerranéens comme *Pinus halepensis*, un proche parent de *Pinus brutia* étudié dans notre étude (Bachofen et al., 2016 ; Fernández-Pérez et al., 2018).

L'analyse des différences de survie selon les saisons et les modalités d'arrosage révèle deux comportements distincts des espèces transplantées au-delà de leur limite altitudinale haute : certaines sont sensibles uniquement au froid, tandis que d'autres réagissent aux deux facteurs combinés. Les résultats révèlent l'effet prononcé du stress hydrique estival, combiné aux basses températures hivernales, sur la limite froide de distribution du cèdre du Liban et du chêne infectoria. Cet effet n'était pas attendu, car outre le rôle des conditions thermiques froides, c'est ceux des limites historiques de dispersion (Svenning et Skov, 2007) ou des interactions biotiques (Armitage & Jones, 2020) qui sont mis en avant. Toutefois, ces résultats sont cohérents avec les observations montrant l'effet positif des précipitations sur l'établissement des semis dans des zones subalpines et alpines, que ce soit dans les Andes (Daniels & Veblen, 2004), le Colorado (Moyes et al., 2015 ; Lazarus et al., 2018) ou en Europe du Nord (Tingstad et al., 2015). Nos mesures biannuelles de survie montrent que la mortalité des plants en limite froide a lieu, comme prévu, en hiver,

mais aussi en été. L'absence de mortalité estivale dans les conditions expérimentales arrosées confirme que cette mortalité est due au stress hydrique.

Les populations situées à la limite altitudinale supérieure dans les régions méditerranéennes subissent donc une double contrainte thermique jusqu'à la fin du printemps et hydrique en été, ce qui réduit la durée de la saison de végétation. Ce phénomène a pour conséquence un débourrement printanier retardé en raison des températures froides en altitude, suivi d'une fin de saison de végétation similaire à toutes les altitudes, induite par l'apparition de la sécheresse estivale (Bar-On et al., 2022).

L'impact du stress hydrique révélé par cette étude remet en question les modèles de colonisation naturelle des zones situées au-delà de la limite froide des espèces méditerranéennes, initialement prévus pour les essences tempérées dans le contexte du réchauffement climatique. Alors que la levée progressive des contraintes thermiques avec le réchauffement devrait favoriser les espèces réagissant uniquement aux températures hivernales froides, le maintien d'une contrainte hydrique estivale forte pourrait limiter la colonisation en altitude des espèces dont la limite de distribution est également déterminée par le stress hydrique. En cas de régression marquée à basse altitude pour toutes les espèces, cette contrainte hydrique à haute altitude pourrait induire un différentiel de sensibilité des espèces au réchauffement climatique.

Bibliographie Chapitre III

Abido, M. (2000). Forest Ecology. Damascus, Damas (Syrie) University Press (en arabe)

Abi-Saleh B, Barbéro M, Nahal I, Quézel P (1976). Les séries forestières de végétation au Liban essai d'interprétation schématique. B Soc Bot Fr 123: 541-560.

Aitken, S.N., Yeaman, S., Holliday, J.A., Wang, T. and Curtis-McLane, S. (2008), Adaptation, migration or extirpation: climate change outcomes for tree populations. *Evolutionary Applications*, 1: 95-111.

Aleppo Agricultural Science Series, 23, 29-67.

Armitage, D.W. & Jones, S.E. (2020) Coexistence barriers confine the poleward range of a globally distributed plant. *Ecology Letters*, 23, 1838-1848.

Arris, L.L. & Eagleson, P.S. (1989) Evidence of a Physiological-Basis for the Boreal-Deciduous Forest Ecotone in North-America. *Vegetatio*, 82, 55-58.

Bachofen, C., Wohlgemuth, T., Ghazoul, J. & Moser, B. (2016) Cold temperature extremes during spring do not limit the range shift of Mediterranean pines into regions with intermittent frost. *Functional Ecology*, 30, 856-865.

Bar-On, P., Yaakobi, A., Moran, U., Rozenstein, O., Kopler, I., Klein, T. & Tognetti, R. (2022) A montane species treeline is defined by both temperature and drought effects on growth season length. *Tree Physiology*, 42, 1700-1719.

Bertness MD Callaway R. 1994. Positive interactions in communities. *Trends in Ecology and Evolution* 9:191–193.

Bertrand, R., Lenoir, J., Piedallu, C., Riofrio-Dillon, G., de Ruffray, P., Vidal, C., Pierrat, J.-C. & Gegout, J.-C. (2011) Changes in plant community composition lag behind climate warming in lowland forests. *Nature*, 479, 517-520.

Bouvarel Pierre. Les principales essences forestières du Liban. *Revue forestière française*, 1950, 6, pp.323-332. (10.4267/2042/27685). (hal-03382250)

Boydak M. (2003) Regeneration of Lebanon cedar (*Cedrus libani* A. Rich.) on karstic lands in Turkey. *Forest Ecology and Management*, 178, 231-243.

Brown, C.D. & Vellend, M. (2014) Non-climatic constraints on upper elevational plant range expansion under climate change. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 281

Bruno JF Bertness MD . 2000. Habitat modification and facilitation in Benthic Marine Communities. In Bertness MD Hay ME Gaines SD, eds. *Marine Community Ecology*. Sunderland (MA): Sinauer Associates.

Calama, R., Gordo, J., Mutke, S., Conde, M., Madrigal, G., Garriga, E., Arias, M.J., Pique, M., Gandia, R., Montero, G. & Pardos, M. (2020) Decline in commercial pine nut and kernel yield in Mediterranean stone pine (*Pinus pinea* L.) in Spain. *Forest-Biogeosciences and Forestry*, 13, 251-260.

Callaway, R.M., Brooker, R.W., Choler, P., Kikvidze, Z., Lortie, C.J., Michalet, R., Paolini, L., Pugnaire, F.L., Newingham, B., Aschehoug, E.T., Armas, C., Kikodze, D. & Cook, B.J. (2002) Positive interactions among alpine plants increase with stress. *Nature*, 417, 844-848.

Chouchani B., 1972 – Le Liban, contribution à son étude climatique et phytogéographique. Thèse Université Paul Sabatier, Toulouse III, 141P.

- Cross, R.L. & Eckert, C.G. (2021) Long-term persistence of experimental populations beyond a species' natural range. *Ecology*, 102
- Daniels, L.D. & Veblen, T.T. (2004) Spatiotemporal influences of climate on altitudinal treeline in northern Patagonia. *Ecology*, 85, 1284-1296.
- Davis MB and Shaw RG (2001) Range shifts and adaptive responses to Quaternary climate change. *Science*. 292:673-679.
- Delzon S, Uri M, Samalens J-C, Lamy J-B, Lischke H, Sin F, et al. (2013) Field Evidence of Colonisation by Holm Oak, at the Northern Margin of Its Distribution Range, during the Anthropocene Period. *PLoS ONE* 8(11): e80443.
- Dereix, C, Ohannessian-Charpin, A., Khouzami, M. et al. (1999). Les principaux arbres du Liban: Le fascicule des essences forestieres, du Liban. Projet d'Assistance à la protection de la couverture vegetale au Liban, European Union and the Lebanese Ministry of Agriculture.
- Fernández-Pérez, L., Villar-Salvador, P., Martínez-Vilalta, J., Toca, A. & Zavala, M.A. (2018) Distribution of pines in the Iberian Peninsula agrees with species differences in foliage frost tolerance, not with vulnerability to freezing-induced xylem embolism. *Tree Physiology*, 38, 507-516.
- Gaston KJ (2003) The structure and dynamics of geographic ranges. *Oxford Series in Ecology and Evolution*, New-York, USA. 266 pp.
- Gatti, M. G., Campanello, P. I., Montti, L. F., & Goldstein, G. (2008). Frost resistance in the tropical palm *Euterpe edulis* and its pattern of distribution in the Atlantic Forest of Argentina. *Forest Ecology and Management*, 256(4), 633-640.
- Gusta, L.V., Tyler, N.J., & Chen, T.H.H. (1983) Deep Undercooling in Woody Taxa Growing North of the -40-Degrees-C Isotherm. *Plant Physiology*, 72, 122-128.
- Hargreaves AL., Samis KE., Eckert CG. Are species' range limits simply niche limits writ large? (2014) A review of transplant experiments beyond the range. *American Naturalist*, 183(2), 157-73.
- Hastings, J.M. & Turner, R.M. (1965) *The Changing Mile* University of Arizona Press, Tucson.
- Helman, D., Osem, Y., Yakir, D. & Lensky, I.M. 2017. Relationships between climate, topography, water use and productivity in two key Mediterranean forest types with different water-use strategies. *Agricultural and Forest Meteorology*, 232: 319-330.
- Hepper, F.N. (2001) *The Cedar of Lebanon in History*. *Archaeology & History in Lebanon*, 2-7.
- Hermý, M., Honnay, O., Firbank, L.G., Grashof-Bokdam, C. & Lawesson, J.E. (1999) An ecological comparison between ancient and other forest plant species of Europe, and the implications for forest conservation. *Biological Conservation*, 91, 9-22.
- Honnay, O., Verheyen, K., Butaye, J., Jacquemyn, H., Bossuyt, B. & Hermý, M. (2002) Possible effects of habitat fragmentation and climate change on the range of forest plant species. *Ecology Letters*, 5, 525-530.
- Hughes L (2000) Biological consequences of global warming: is the signal already apparent? *Trends in Ecology and Evolution*. 15:56-61.
- Hulsmann, L., Bugmann, H., Cailleret, M. & Brang, P. (2018) How to kill a tree: empirical mortality models for 18 species and their performance in a dynamic forest model. *Ecological Applications*, 28, 522-540.
- IPCC (2021) *Climate change 2021: the physical science basis*. Contribution of working group I to the sixth assessment report of the intergovernmental panel on climate change [Masson-Delmotte, V., P. Zhai, A. Pirani, S.L. Connors, C. Péan, S. Berger, N. Caud, Y. Chen, L. Goldfarb, M.I. Gomis, M. Huang, K. Leitzell, E.

Lonnoy, J.B.R., Matthews, T.K. Maycock, T. Waterfield, O. Yelekçi, R. Yu, and B. Zhou (eds.)). Cambridge University Press, United Kingdom and New York, NY, USA, 2391 pp. doi:10.1017/9781009157896.

Iversen, J. (1944) *Viscum, Hedera and Ilex as climate indicators: A contribution to the study of the post-glacial temperature climate*. Geologiska Föreningen i Stockholm Förhandlingar, 66, 463-483.

Karger, D.N., Conrad, O., Böhner, J., Kawohl, T., Kreft, H., Soria-Auza, R.W., Zimmermann, N.E., Linder, H.P. & Kessler, M. (2017) Climatologie at high resolution for the earth's land surface areas. Scientific Data, 4, 170122. <https://doi.org/10.1038/sdata.2017.122>.

Karger, D.N., Conrad, O., Böhner, J., Kawohl, T., Kreft, H., Soria-Auza, R.W., Zimmermann, N.E., Linder, H.P. & Kessler, M. (2021) Climatologie at high resolution for the earth's land surface areas. EnviDat, <https://doi.org/10.16904/envodat.228.v2.1>.

Koehler K, Center A, Cavender-Bares J (2012) Evidence for a freezing tolerance-growth rate trade-off in the live oaks (*Quercus* series *Virentes*) across the tropical-temperate divide. New Phytol 193:730–744.

Körner, C. (2021) The cold range limit of trees. Trends in Ecology & Evolution, 36, 979-989

Körner, C., Basler, D., Hoch, G., Kollas, C., Lenz, A., Randin, C.F., Vitasse, Y. & Zimmermann, N.E. (2016) Where, why and how? Explaining the low-temperature range limits of temperate tree species. Journal of Ecology, 104, 1076-1088.

Larcher W, Mair B (1969) Die temperaturresistenz als ökophysiologisches Konstitutionsmerkmal. I: *Quercus ilex* und andere Eichenarten des Mittelmeergebietes. Oecol Plant 4:347–376.

Lazarus, B.E., Castanha, C., Germino, M.J., Kueppers, L.M. & Moyes, A.B. (2018) Growth strategies and threshold responses to water deficit modulate effects of warming on tree seedlings from forest to alpine. Journal of Ecology, 106, 571-585.

Lee-Yaw, J.A., Kharouba, H.M., Bontrager, M., Mahony, C., Csergő, A.M., Noreen, A.M.E., Li, Q., Schuster, R. and Angert, A.L. (2016), A synthesis of transplant experiments and ecological niche models suggests that range limits are often niche limits. Ecol Lett, 19: 710-722. <https://doi.org/10.1111/ele.12604>

Lenoir, J., Bertrand, R., Comte, L., Bourgeaud, L., Hattab, T., Murienné, J. & Grenouillet, G. (2020) Species better track climate warming in the oceans than on land. Nature Ecology & Evolution, 4, 1044-+.

Lenoir, J., Gégout, J.C., Marquet, P.A., de Ruffray, P. & Brisse, H. (2008) A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century. Science, 320, 1768-1771.

Lipshitz, N. & Biger, G. (1991) Cedar of Lebanon (*Cedrus libani*) in Israel during antiquity. Israel Exploration Journal, 41, 167-175.

Loarie, S.R., Duffy, P.B., Hamilton, H., Asner, G.P., Field, C.B. & Ackerly, D.D. (2009) The velocity of climate change. Nature, 462, 1052-U111.

Montwé, David & Isaac-Renton, Miriam & Hamann, Andreas & Spiecker, Heinrich. (2018). Cold adaptation recorded in tree rings highlights risks associated with climate change and assisted migration. Nature Communications. 9. 10.1038/s41467-018-04039-5.

Morin, X., Augspurger, C. & Chuine, I. (2007) Process-based modeling of species' distributions: What limits temperate tree species' range boundaries? Ecology, 88, 2280-2291.

Moustakas, A. & Evans, M.R. (2015) Effects of growth rate, size, and light availability on tree survival across life stages: a demographic analysis accounting for missing values and small sample sizes. BMC Ecology, 15

Moyes, A.B., Germino, M.J. & Kueppers, L.M. (2015) Moisture rivals temperature in limiting photosynthesis by trees establishing beyond their cold-edge range limit under ambient and warmed conditions. New Phytologist, 207, 1005-1014.

Nahal, I. (1995). Study on sustainable forest resources development in Syria. University of Aleppo Agricultural Science Series, 23, 29-67.

Offord CA. Pushed to the limit: consequences of climate change for the Araucariaceae: a relictual rain forest family. *Annals of Botany*. 2011;108:347–357

Oliveira, V., Lauw, A. & Pereira, H. (2016) Sensitivity of cork growth to drought events: insights from a 24-year chronology. *Climatic Change*, 137, 261-274.

Owaygen, M. (1999). Protecting Nature and Rural Agricultural Development: The Integration of Ecotourism in Northern Lebanon. In W. Doppler, ed., *Farming Systems and Resource Economics in the Tropics*. Vol. 34 Wissenschaftsverlag Vauk Kiel KG.

Pabot, 1959

Pabot H., FAO Rome 1959, Rapport au gouvernement du Liban sur la végétation sylvo-pastorale et son écologie.

Parmesan, C. 2006. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 37:637–669.

Pigott, C. (1975) Experimental studies on the influence of climate on the geographical distribution of plants. *Weather*, 30, 82-90.

Pigott, C.D. & Huntley, J.P. (1981) Factors controlling the distribution of *Tilia cordata* at the northern limits of its geographical range. 3 - Nature and causes of seed sterility. *New Phytologist*, 87, 817-839.

Quezel P., Barbero M. (1985) - Carte de la végétation potentielle de la région méditerranéenne, I : Méditerranée Orientale. Edit. CNRS, Paris, 69 p.

Sexton, J.P., McIntyre, P.J., Angert, A.L. & Rice, K.J. (2009) Evolution and Ecology of Species Range Limits. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, pp. 415-436. *Annual Reviews*, Palo Alto.

Shreve, F. (1914) The role of winter temperatures in determining the distribution of plants *American Journal of Botany*, 1, 194-202.

Stahl, U., Reu, B. & Wirth, C. (2014) Predicting species' range limits from functional traits for the tree flora of North America. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 111, 13739-13744.

Strimbeck, G.R., Kjellsen, T.D., Schaberg, P.G. & Murakami, P.F. (2007) Cold in the common garden: comparative low-temperature tolerance of boreal and temperate conifer foliage. *Trees-Structure and Function*, 21, 557-567.

Svenning, J.-C. and Skov, F. (2004), Limited filling of the potential range in European tree species. *Ecology Letters*, 7: 565-573.

Svenning, J.-C. and Skov, F. (2007), Could the tree diversity pattern in Europe be generated by postglacial dispersal limitation?. *Ecology Letters*, 10: 453-460. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01038.x>

Svenning, J.C., Normand, S. & Skov, F. (2008) Postglacial dispersal limitation of widespread forest plant species in nemoral Europe. *Ecography*, 31, 316-326.

Taschler, D., & Neuner, G. (2004). Summer frost resistance and freezing patterns measured in situ in leaves of major alpine plant growth forms in relation to their upper distribution boundary. *Plant, Cell & Environment*, 27(6), 737-746.

Thomas, C.D., Cameron, A., Green, R.E., Bakkenes, M., Beaumont, L.J., Collingham, Y.C., Erasmus, B.F.N., de Siqueira, M.F., Grainger, A., Hannah, L., Hughes, L., Huntley, B., van Jaarsveld, A.S., Midgley, G.F., Miles, L.,

- Ortega-Huerta, M.A., Peterson, A.T., Phillips, O.L. & Williams, S.E. (2004) Extinction risk from climate change. *Nature*, 427, 145-148.
- Tingstad, L., Olsen, S.L., Klanderud, K., Vandvik, V. & Ohlson, M. (2015) Temperature, precipitation and biotic interactions as determinants of tree seedling recruitment across the tree line ecotone. *Oecologia*, 179, 599-608.
- Von Buren, R.S. & Hiltbrunner, E. (2022) Low winter temperatures and divergent freezing resistance set the cold range limit of widespread alpine graminoids. *Journal of Biogeography*, 49, 1562-1575.
- Walther, G.R., Beissner, S. & Burga, C.A. (2005a) Trends in the upward shift of alpine plants. *Journal of Vegetation Science*, 16, 541-548.
- Walther, G.-R., Berger, S. & Sykes, M.T. (2005b) An ecological 'footprint' of climate change. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 272, 1427-1432.
- Yang, Y., Sun, H. & Körner, C. (2020) Explaining the exceptional 4270 m high elevation limit of an evergreen oak in the south-eastern Himalayas. *Tree Physiology*, 40, 1327-1342.

Chapitre 4: Surprisingly wide climatic niche breadth of a relict mountain species raises hope for survival under climate change

Dans ce chapitre, nous avons évalué au Liban la largeur de la niche climatique juvénile du cèdre du Liban, une espèce de montagne relictueuse en comparant des observations sur le terrain et des expériences de transplantation à l'intérieur et au-delà des limites d'altitude de son aire de répartition. Nous avons étudié la survie et la croissance juvénile du cèdre par le biais d'un dispositif expérimental avec et sans supplémentation en eau et avec des espèces potentiellement concurrentes comme témoin. L'expérience a porté sur 8 jardins communs régulièrement répartis le long d'un gradient altitudinal allant de 110 à 2330 m dépassant largement les limites chaudes et froides de la répartition du cèdre observées dans des conditions naturelles.

Nous avons observé des taux de survie et de croissance étonnamment élevés du cèdre à des altitudes bien inférieures à celles de l'aire de répartition naturelle de l'espèce au Liban. En dessous de la limite chaude observée, le stress hydrique à très basse altitude et la compétition à basse et moyenne altitude ont limité la survie des juvéniles. Les températures froides et le stress hydrique ont limité sa survie à des altitudes légèrement supérieures à la limite naturelle supérieure observée dans les conditions naturelles. Le dispositif expérimental a montré que la plage d'altitude propice à la croissance et à la survie du cèdre était deux fois plus large que la plage à l'intérieur de laquelle le cèdre est observé dans des conditions naturelles.

Les taux de survie élevés observés expérimentalement à basse altitude au-delà de la limite chaude de l'aire de répartition naturelle du cèdre du Liban laissent espérer sa résilience face au réchauffement climatique en cours. Si ce schéma était fréquent chez les espèces montagnardes, il remettrait en question les prédictions d'extinction massive avec le changement climatique et ouvrirait la voie à la promotion d'actions adaptatives telles que la gestion de la compétition pour améliorer leur survie.

Ce chapitre correspond à un article publié dans la revue *Diversity and Distribution* :

DOI: <https://doi.org/10.1111/ddi.13897>

Nassif, Y., Pinto, P. E., Fernandez-Manjarres, J., & Gegout, J.-C. (2024). Surprisingly wide climatic niche breadth of a relict mountain species raises hope for survival under climate change. *Diversity and Distributions*, 00, e13897. <https://doi.org/10.1111/ddi.13897>

IV Chapitre 4: Surprisingly wide climatic niche breadth of a relict mountain species raises hope for survival under climate change

IV.1 Introduction

Understanding the range-limiting drivers of species is essential for predicting the distributional changes expected to result from climate change (Parmesan *et al.*, 2005; Doak & Morris, 2010; Rumpf *et al.*, 2019; Xiao *et al.*, 2022). Despite sustained theoretical interest (MacArthur, 1972; Godsoe *et al.*, 2017) and a flurry of research on species distribution over the past decades, the ecological constraints that drive short-term range limits remain poorly understood (Gaston, 2009; Sexton *et al.*, 2009; Lyu & Alexander, 2022). The cold range limits of plant species appear to be caused by restrictions on plant growth or reproduction as a result of cold temperature (MacArthur, 1972; Morin *et al.*, 2007; Von Buren & Hiltbrunner, 2022). However, observations carried out in the Mediterranean zone also highlight the role of the summer period on oak species upper elevational limit (Bar-on *et al.*, 2022). Likewise, ecophysiological approaches have shown an important role of hydric conditions combined with temperature on the survival of seedlings at the cold limit of the distribution range of a Pine species (Moyes *et al.*, 2015).

On the other hand, biotic interactions are often considered to be the main drivers of the occurrence of many species within their warm limits (MacArthur, 1972; Brown *et al.*, 1996; Pellissier *et al.*, 2013) or at the niche scale (Schellenberger Costa *et al.*, 2018). At the scale of tree species distribution, several authors have suggested that climate – especially water availability – may be involved in the localization of the warm limit, in addition to biotic factors (Castro *et al.*, 2005; Hampe & Petit, 2005; Cahill *et al.*, 2014).

Climate projections show a rapid continuation of warming for the coming century. This makes it unlikely that the current correlation between species distribution and the climate they evolved in will be maintained (Richard *et al.*, 2021). This mismatch is expected to entail poor adaptation of trees to their new environments and a possible loss of forest productivity (Aitken *et al.*, 2008). It also raises the question of how to better understand the ultimate causes of species distribution limits. The challenge is two-fold: i) to determine whether it is now possible to implement assisted migration of species beyond their current cold limit to sites that will be climatically favorable to them at the end of the century; and ii) to assess whether future conditions across their current distribution range, which will probably be warmer and drier than presently, will still be favorable to their survival.

Given the risks of desertification in the Mediterranean region and the paucity of studies, it is essential to increase our knowledge about the climatic limits of Mediterranean species in order to better assess their vulnerability to climate change. Observations and simulations show that climate change in the Mediterranean area is going to be more intense and rapid than in the temperate zone (IPCC, 2021). The bulk of the experimental work done to date to test species distribution limits has primarily focused on temperate species and their cold limits, making it possible to explore the expansion of their ranges within certain limits (Hargreaves *et al.*, 2014). In contrast, the results about the very few Mediterranean species studied to date suggest that warming is likely to lead to forest regression in favor of desert vegetation,

particularly in the eastern Mediterranean regions (Vennetier and Ripert, 2010; Guiot and Cramer, 2016, Jiménez-Alfaro *et al.*, 2016).

Among the Mediterranean tree forest species, the Cedar of Lebanon (*Cedrus libani* A. Rich.) is a structuring species of the Middle Eastern montane forests, located in the south of its distribution range (Talhouk *et al.*, 2001), at the margin of desert formations. Its presence mainly in the montane zone makes it particularly vulnerable to the strong impact of current climate change on Mediterranean mountains (Regate and Salman, 2008). Simulations of its future geographical distribution in Lebanon based on its current distribution have been carried out for the 2070-2100 period. They predict the near disappearance of this species, with only three areas in Mount Lebanon where it could survive (Hajar *et al.*, 2010). More recently, Xiao *et al.* (2022) also predicted the potential disappearance of stands of *C. libani* in high-elevation habitats with future climate warming by the end of the century.

In Lebanon today, Cedar populations barely cover 2200 ha and are located mainly on the western slopes of Mount Lebanon, at elevations between 1100 and 1950 m (Khuri *et al.*, 2000). There are also a few thousand widely scattered trees above 1000 m in Syria, and above all more than 300,000 hectares in the Taurus Mountains in Turkey, generally between elevations of 1500 and 2000 m (Quezel, 1998; Boydak, 2003). Ecological knowledge of the temperature and precipitation ranges that limit the distribution of the Cedar of Lebanon is limited. Distribution models based on occurrence data from the Global Biodiversity Information Facility (GBIF) database show a key role of winter precipitation and temperature on the natural distribution of *Cedrus* species. These models also highlight the importance of summer precipitation on the distribution of *Cedrus spp.* in the Mediterranean region (Xiao *et al.*, 2022). However, ecological and ecophysiological information available for the Cedar of Lebanon is still insufficient to precisely specify the key factors of the limits of its natural distribution range.

We sought to determine whether the limits of the natural elevational range of the Cedar of Lebanon coincided with the limits of its climatic niche breadth. We followed the definition of a niche of Schellenberger Costa *et al.* (2018, and references therein) as “a multidimensional volume in environmental space in which species maintain self-sustaining populations in the presence of biotic interactions”, and niche breadth as “the occurrence range of a species along an environmental gradient”. Our approach included comparing key fitness parameters of the species within and outside its natural elevational range and investigating the ecological causes of its disappearance outside its limits. We sought to answer the following four questions:

- 1 - What are the lower and upper elevational range limits of the Cedar of Lebanon observed under natural conditions?
- 2 - How do survival and growth at the seedling stage shape the upper and lower elevational range limits of Cedar?
- 3 - What is the role of temperature and water stress in determining the limits of the elevational range of Cedar?
- 4 - What evidence of potential inter-species competition at the juvenile stage can be deduced from control tree species planted under the same conditions as Cedars?

To answer these questions, we conducted a common garden transplanting experiment consisting of eight experimental sites evenly distributed along an elevational gradient ranging from 110 to 2330 m in northern Lebanon. Two treatments – watered / non-watered – were performed at each site to examine the effects of thermal and water constraints on the elevational range limits of Cedar. To estimate the potential role of competition, the growth and survival rates of Cedar were compared with those of the three most competitive tree species in the region, which were planted and measured simultaneously on the experimental sites using the same experimental design as that of Cedar.

IV.2 Methods

We used two complementary approaches to achieve the expected objectives: (a) observations in natural Cedar forests, and (b) an experimental setup including 8 common gardens at elevations ranging from 110 m to 2330 m. In order to accurately determine the elevational range of the Cedar of Lebanon under natural conditions in northern Lebanon, we recorded the presence/absence of Cedar in 1023 sites located outside urban areas and plantations. The design included 750 field vegetation surveys and 273 sites with a low tree-cover and located at high elevation, that were visually checked for the presence/absence of *C. libani* using satellite imagery (Figure 27a). The sites harboring Cedar were used to define the elevational range of the species in northern Lebanon. The warm and cold limits of Cedar distribution under natural conditions were defined by the 5th and 95th quantiles of the elevational distribution of Cedar occurrences (Stahl *et al.*, 2014).

Cedar occurrences across its geographical range in Lebanon, Turkey, Syria and Cyprus were also extracted from the GBIF database to provide a comprehensive estimate of the climatic niche of the species and to verify that the experimental design extended beyond the cold and warm limits of its temperature range. Out of 265 selected sites with geographical coordinates, 89 were kept (Figure 27b), and 176 were excluded after photointerpretation of each site on Google Earth because they did not include Cedar in natural conditions, or were located in cities, farmlands, Cedar plantations, or landscape parks or were spatially redundant with the selected sites (present within 0.001° latitude and longitude of a selected site).

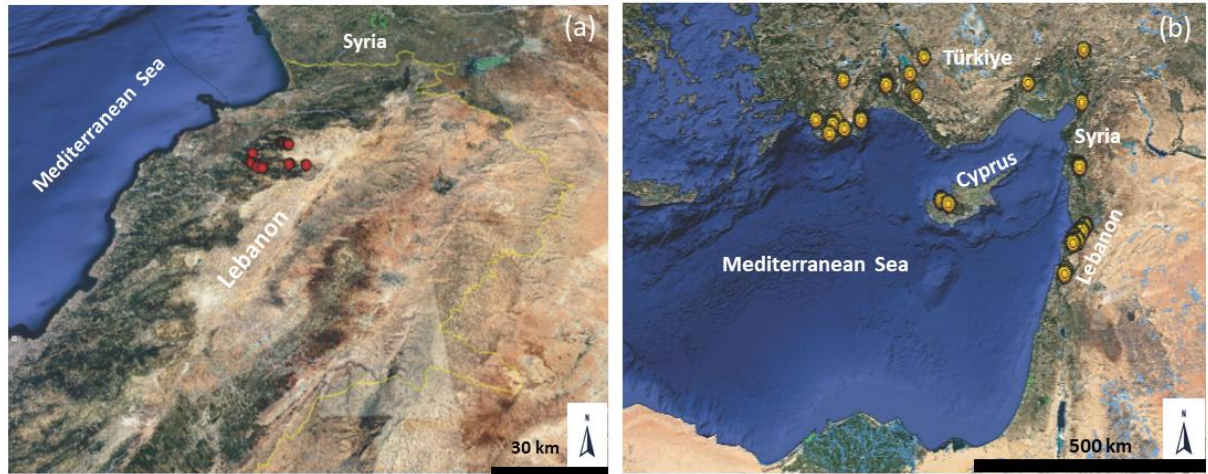


Figure 27: Localization of the 73 sites harboring the Cedar of Lebanon sampled in the field in north Lebanon (a) and of the 89 sites harboring the Cedar of Lebanon collected from the GBIF database (b). The 73 sites are the subset of sites including Cedar of the 1023 sites sampled in the field and using satellite imagery in northern Lebanon to record the presence/absence of Cedar in northern Lebanon. The 89 sites of the GBIF database are a subset of the 265 sites with geographical coordinates with the theoretical presence of Cedar extracted from GBIF for Turkey, Syria, Cyprus and Lebanon (<https://doi.org/10.15468/dl.f3evh8>). Out of these 265 sites, 89 were kept, and 176 were excluded after photointerpretation of each site on Google Earth because they did not include Cedar in natural conditions, were located in cities, farmlands, Cedar plantations, or landscape parks or were spatially redundant with the selected sites (present within 0.001° latitude and longitude of a selected site).

In parallel to Cedar observations in natural conditions, an experiment was set up in northern Lebanon along Qadisha Valley (Figure 28a). This region is at the heart of the distribution range of Lebanese Cedar populations, so that an elevational gradient ranging from 0 to 3000 m can be covered within a few tens of km. Given that the elevational range of Cedar provided by the literature extends between elevations of approximately 1100 and 1950 m (Khuri *et al.*, 2000), eight experimental sites were established at regular intervals between 110 and 2330 m in order to include the medium, cold and warm limits of the distribution range and far beyond (Figure 28a). Table 10 shows the key climatic parameters of each experimental site.



Figure 28: Distribution of the eight sites of the experimental setup between 110 and 2330 m elevation, mainly along Qadisha Valley in northern Lebanon (a), and photograph of the non-watered batch in Thoum site in 2019 (b). Top left inset, position of the study area in the Middle East. Image source: Google Earth.

Table 10: Localization, elevation, and mean climate conditions of the 8 experimental sites installed in northern Lebanon along Qadisha Valley over the 1980-2010 period. LON, longitude (decimal degrees); LAT, latitude (decimal degrees); ELV, elevation (m a.s.l.); MAT, mean annual temperature (°C); M1T, mean temperature in January (°C); Min1T, mean minimum temperature in January (°C); MAP, mean annual precipitation (mm); M456P, mean total precipitation in April, May, and June (mm); M789P, mean total precipitation in July, August and September (mm). Source : CHELSA v2.

Site	LON	LAT	ELV	MAT	M1T	Min1T	MAP	M456P	M789P
1	35.657	34.211	110	19.7	13.3	11.1	1321	98	12
2	35.839	34.319	320	18.4	11.0	7.9	1391	113	13
3	35.867	34.294	540	17.6	9.7	6.2	1276	108	12
4	35.889	34.277	970	15.0	6.7	3.0	1333	115	13
5	35.926	34.258	1390	12.6	3.8	-0.2	1357	122	15
6	36.019	34.253	1570	10.5	1.1	-3.2	1082	105	13
7	36.061	34.247	1980	8.1	-1.5	-6.0	1059	106	14
8	36.061	34.227	2330	5.8	-3.9	-8.3	1035	104	14

Sites with optimal soil conditions have been selected to highlight the effects of climate in the absence of edaphic constraints. Since the Cedar of Lebanon grows essentially on calcareous or calcareo-dolomitic

substrates (Quezel & Barbero, 1985; Boydak, 2003), the experimental sites were set up in a calcareous environment (except for the site located at 970 m elevation) on deep (> 40 cm) plowed soils, cleared of large stones and with a predominantly clayey texture. The effects of exposure and slope were minimized by installing the sites in topographic situations with a slope of less than 3% (except the two sites located at high elevations). As the Cedar of Lebanon is heliophilic (Boydak, 2003), the sites were installed in full light. They were also covered with canvas and gravel and regularly weeded manually to avoid any competition from herbaceous species (Figure 28b). Finally, all the sites were protected from grazing by an enclosure, except the two high-elevation sites located in ungrazed, supervised areas.

Cedar seeds were collected in April-May 2018 from three natural stands at the lower (1232 m) and upper (2011 m) limits of its elevational range in northern Lebanon, and at 1431 m in the center of its elevational range. Seeds of the three competitors of Cedar under natural conditions – *Pinus brutia* Ten., *Quercus calliprinos* Webb. and *Quercus infectoria* Oliv. – were also collected at the low, medium and high limits of each species' elevational range in natural forests in northern Lebanon, at the same period for pine, and in November-December 2017 for the two oak species. Cedar seeds and seeds of the other species were planted in pots immediately after harvesting. All seedlings were transplanted to experimental sites in fall 2018. Seedlings from low, medium, and high elevation were distributed evenly between the sites and treatments, at each site and for each tree species.

Seedlings were planted in the batches at a constant 50-cm spacing to allow them to grow freely during their juvenile stage. A total of 576 Cedars were planted (72 *per site*). The seedlings of the three competitive species – *Q. calliprinos*, *Q. infectoria* and *P. brutia* – were planted on the same sites and exactly in the same conditions as those selected for Cedar.

At each site, half of the individuals of each species were exposed to watering (as a control) and the other half to non-watered conditions (representing natural conditions) to study seedling survival and growth in the absence/presence of the summer water stress. Finally, 36 individuals of each species including 12 individuals from low elevation, 12 from medium elevation and 12 from high elevation were planted in each watered/non watered batch in each site. To ensure recovery after transplanting, both the watered and non-watered batches were watered in 2019 during the first growing season after transplanting. Watering was discontinued for the non-watered batch after the first rains in the fall of 2019. To water the plants, 2000-liter water tanks were installed on the sites located between 110 and 1980 m above sea level. Water was supplied by a pipe system allowing drip irrigation of each plant. Watering was done by emptying the tanks by gravity every two weeks, so that each plant of each 'watered' batch was supplied with approx. 13.9 liters of water twice a month. At the site located at an elevation of 2330 m, we watered the plants manually using a garden hose connected to a water retention basin located at 2450 m elevation. The start of the watering season varied according to elevation: watering was carried out from April 15 at the sites between 110 and 1570 m above sea level, and started from June 15 at the sites located at 1980 and 2330 m above sea level. Watering ended each year with the first fall rains.

The experiment lasted 3 years – from fall 2018 (planting) to fall 2021 (last measurements). Tree height, diameter at the base of the stem and survival were measured in October of each year, after the growing season. These measurements were used to calculate survival rates and average growth in diameter and height for each site, species, and watering treatment.

Survival rates of Cedar were first graphically analysed along the elevation gradient for the watering and non-watering treatment. A logistic regression model was then calibrated between the binary variable alive/death, corresponding to observed survival after 3 years, as the dependent variable, and elevation, watering/non-watering variables as predictors. The statistical significance of the predictors was set up at $\alpha = 0.05$. Growth differences after 3 years between watered and non-watered treatments were analyzed by performing a *t*-test for each experimental site. The level of statistical significance was set at $\alpha = 0.05$.

Measuring all dimensions of competition was not feasible, so we focused on early growth indicators as proxies of inter-species competition. Height growth is a well-known strong indicator of competitiveness (Gaudet et Keddy, 1988; Westoby *et al.*, 2002; Tanner *et al.*, 2005). During forest stand development, access to light is a key determinant of tree competitiveness, which is directly linked to the growth capacity. The competitiveness of Cedar along the elevational gradient was analyzed by comparing its radial and height growth in each site with those of its competitor species planted at the same elevation and in the same conditions. A one-way ANOVA test ($\alpha = 0.05$) was performed to examine the statistical significance of growth differences observed between Cedar and its competitors species. All figures and analyses were conducted using R v.4.2.1 (R Code Team, 2022).

To characterize the climatic distribution of the Cedar of Lebanon and position our experimental setup, we extracted temperature and precipitation data from the CHELSA v2.1 database (Karger *et al.*, 2017, 2021) for each of the 1023 vegetation surveys recorded with the presence/absence of Cedar, the 89 GBIF vegetation surveys and the eight experimental sites.

IV.3 Results

IV.3.1 Elevation and climatic ranges of Cedar

The analysis of the presence/absence of Cedar in the 1023 vegetation plots surveyed under natural conditions in northern Lebanon showed that Cedar populations can be spotted from 1300 m elevation (5th percentile of occurrence) and are mainly located between 1340 and 1710 m (25th-75th percentiles), with an elevational optimum at 1540 m. They strongly regress at around 1830 m elevation (95th percentile of occurrence), where they constitute the forest limit of the closed canopy stands of the region. In the forests of northern Lebanon, the mean annual temperatures corresponding to the 5th and 95th percentiles of the elevational range of Cedar are 12.3 and 9.1°C, respectively (Fig. 29a, CHELSA v2, annual mean temperatures for the 1980-2010 period). Under natural conditions, the Cedar appears to grow within a narrow thermal range of a few degrees around an annual mean of 11 °C. It can survive harsh climatic conditions: the average minimum temperature of the coldest month reaches 0 °C in Lebanon (Figure 30a) and even drops to -4.4 °C at the scale of the species range (Figure 30b). Mean annual precipitation is around 1300 mm across its elevational range in northern Lebanon (Figure 29a), but it can be present under lower annual rainfall in other parts of its geographical range (Figure 29b). Limiting water conditions occur in the summer period in Lebanon, when precipitation is very low (around 15 mm from July to September), whereas it can reach 80 mm in other parts of its geographical range (Figures 30a et 30b). Finally, the

temperature and precipitation range is wider throughout the geographical range of Cedar than in Lebanon, which represents the southern limit of its range (Figures 29a and 29b).

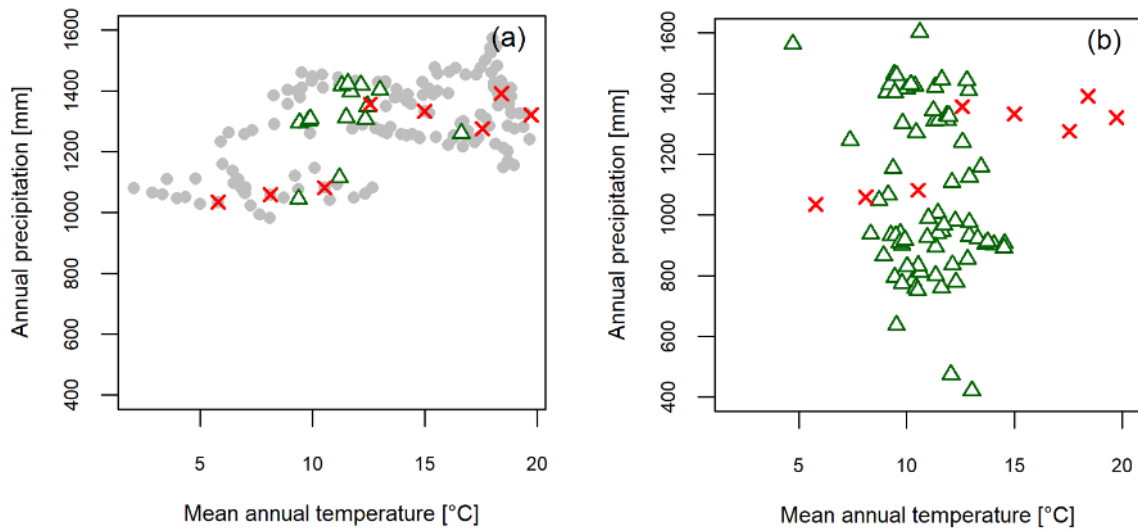


Figure 29 Distribution of Cedar of Lebanon vegetation surveys across the study area in northern Lebanon (a) and across its entire geographical range (b, source: GBIF) according to mean annual temperature and mean annual precipitation. The climate characteristics of the 8 common gardens are added in panels (a) and (b). Green triangles, vegetation surveys where Cedars were present; grey dots, vegetation surveys where Cedars were absent; red crosses, experimental sites. Climate values were averaged for the 1981-2010 period (Source: CHELSA v2).

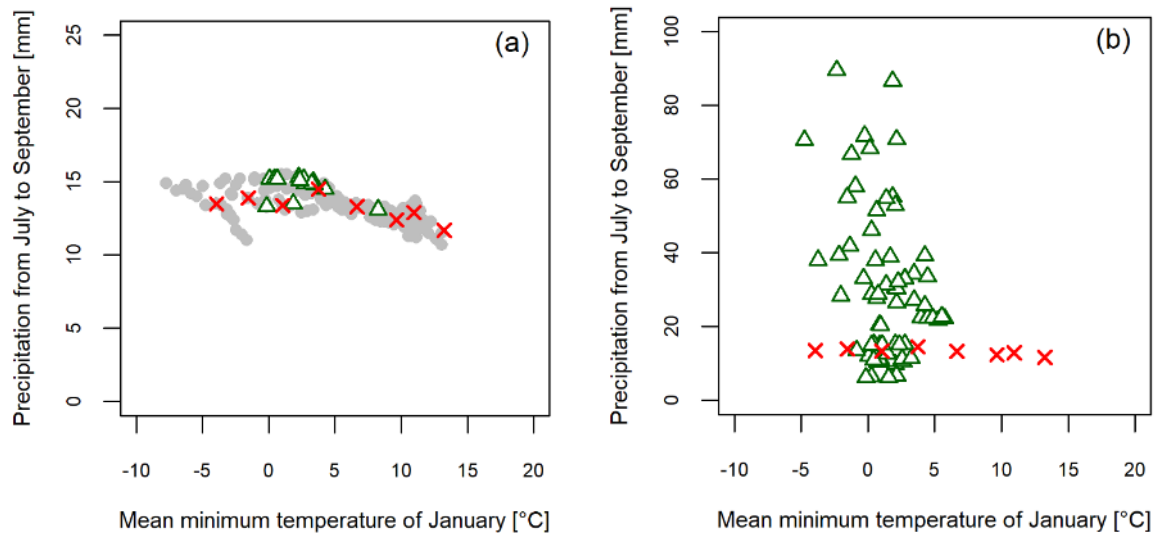


Figure 30 Distribution of the Cedar of Lebanon plots across the study area in northern Lebanon (a) and across its entire geographical range (b, source: GBIF) according to the constraining climate variables 'mean minimum temperature of January' (cold constraint) and 'July to September precipitation' (drought constraint). The climate characteristics of the 8 common gardens are added in panels (a) and (b). Green triangles, plots where Cedars were present; grey dots, plots where Cedars were absent; red crosses, common gardens. Climate values were averaged for the 1981-2010 period (Source: CHELSA v2).

IV.3.2 Cedar survival and height growth along the elevational gradient

Under natural water stress conditions corresponding to the 'non-watered' treatment, the survival rates of Cedar decreased over time only at the two extremes of its elevational gradient: low survival rates (25 to 60%) occurred after 3 years for the seedlings growing below 500 m elevation. High survival rates close to 100% were observed for the seedlings growing between 500 and 1700 m elevation. The survival rates of the non-watered seedlings gradually decreased to 72% above 1900 m elevation (Figure 31a).

The height of Cedar seedlings in non-watered conditions varied between 16 and 62 cm on average depending on elevation at the end of the experiment (Figure 31b). Except for the only site located at 970 m on non-carbonate substrate, the mean height of Cedars was greater than 40 cm from 100 to 1700 m elevation. In contrast, it decreased at elevations above 1700 m, down to 16 cm at 2330 m elevation.

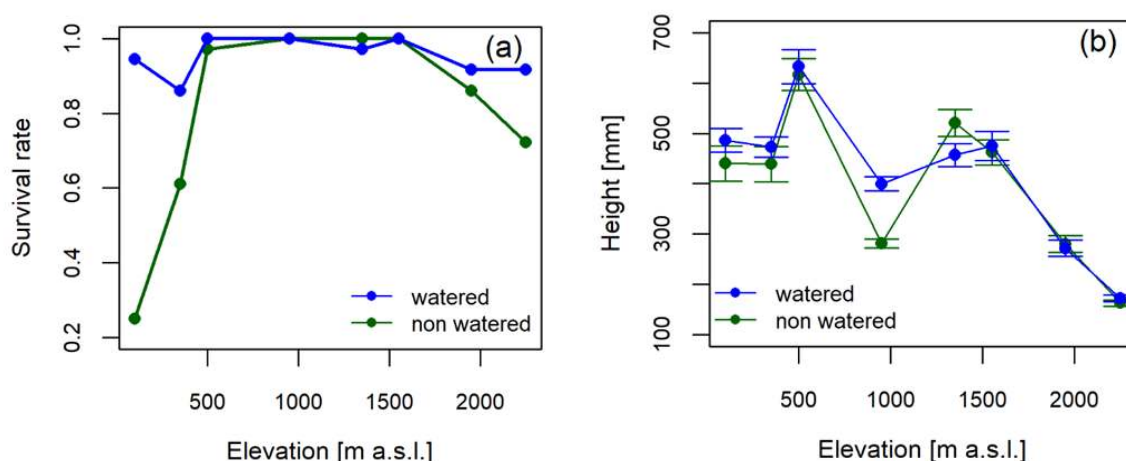


Figure 31 Effect of watering on the survival rate (a) and growth rate (b) of 3-year-old Cedars of Lebanon along a 110 to 2330 m elevation gradient in Lebanon, under natural conditions and without competition. Error bars represent SEs.

IV.3.3 Effects of water stress and temperature on Cedar survival and height growth along the elevational gradient

The survival rate of *C. libani* in the 'watered' treatment, i.e., in the absence of water stress, was above 86% along the elevational gradient (Figure 31a). It was higher than 97% between 540 and 1570 m elevation, and slightly lower at the most extreme sites at the highest and lowest elevations. The constant and high survival rate of the 'watered' Cedars along the elevational gradient compared to the lower survival rate of the 'non-watered' Cedars at climatic extremes highlights that the survival rate of *C. libani* seedlings is more sensitive to water stress than to temperature both at its lower and upper elevation range limits (Figure 31a). The logistic regression performed between Cedar survivals and elevation and water treatment as predictors showed that elevation, water stress and their interaction on the survival of Cedar were all highly significant ($p < 0.0001$). Water stress at the lower elevation extreme appeared to have a stronger effect

compared to its effect at higher elevations (Figure 32). The statistical t- test revealed that the average height of the ‘watered’ Cedars after 3 years was not significantly greater than that of the ‘non-watered’ Cedars (Figure 31b), except at the site located on a non-carbonate substrate at 970 m elevation. This suggests that watering only improves the survival rate of Cedars at lower and higher elevations, without any significant effect on growth rates.

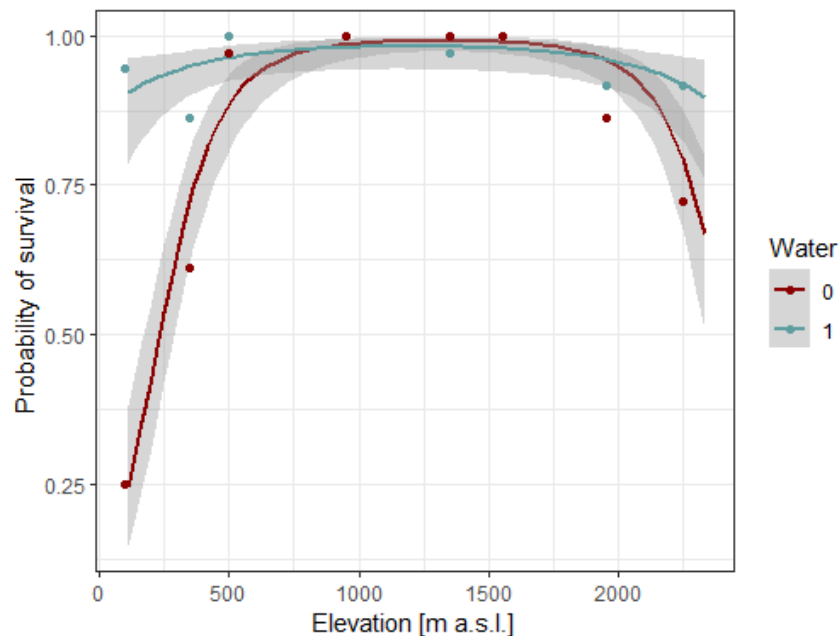


Figure 32. Predicted probability of survival of 3-year-old Cedar of Lebanon along the elevation gradient in northern Lebanon for watered (1, blue line) and non-watered (0, red line) treatments. Probability curves were computed with a logistic regression model linking Cedar survival to elevation and watering. Logistic model: $\ln(p/1-p) = -2.243 + 1.05e-02 \text{ Elev} - 3.9e-06 \text{ Elev}^2 + 4.13 \text{ WM} - 7.07e-03 \text{ Elev} \cdot \text{WM} + 2.54e-06 \text{ Elev}^2 \cdot \text{WM}$. $D^2 = 33\%$. Statistical significance of predictors $P < 0.0001$. Elev: elevation [m. a.s.l.]; WM: watering modality [1;0]. $D^2 = ((\text{null deviance} - \text{model residual deviance}) / \text{null deviance}) \cdot 100$. Blue and red dots are the survival rates measured at each experimental site for watering and non-watering treatments, respectively.

IV.3.4 Effect of interspecific competition on Cedar along the elevational gradient

At very low elevations (below 500 m), the survival rates of the ‘non-watered’ Cedars were lower than those of the other Mediterranean forest species studied in the experiment (Figure 33a). Between 500 and 1500 m elevation, the survival rates of *C. libani* and its potential competitors were almost 100%. At very high elevations (from 1900 m), *C. libani* was the only species that withstood the climatic conditions of these mountainous areas: *P. brutia*, *Q. calliprinos* and *Q. infectoria* individuals had almost all died 3 years after planting.

Cedars exhibited the lowest growth in stem height and diameter at 110 m elevation under natural conditions (non-watered treatment) compared with *P. brutia* (one-way Anova, $p < 0.001$ for height, and $p < 0.001$ for diameter), *Q. calliprinos* ($p < 0.001$ for height and $p < 0.01$ for diameter) and *Q. infectoria* ($p < 0.001$ for height, $p < 0.05$ for diameter) (Figures 33b et 33c). Their low relative growth remained

unchanged under watered conditions (Figure 34). They also grew less than *Q. infectoria* and particularly *P. brutia* below 900 m elevation ($p < 0.0001$ for height and diameter), both under non-watered and watered conditions (Figures 33b et 33c, 34). The average height and diameter of the three-competitor species were respectively 57.1% and 18.6% greater than those of Cedar below this elevation threshold in non-watered conditions. On the other hand, Cedar displayed similar or higher growth rates than its three potential competitors at elevations above 900 m. Its mean height and diameter were 6.0% and 7.8% greater than those of the other species in non-watered conditions (Figures 33 b et 33c).

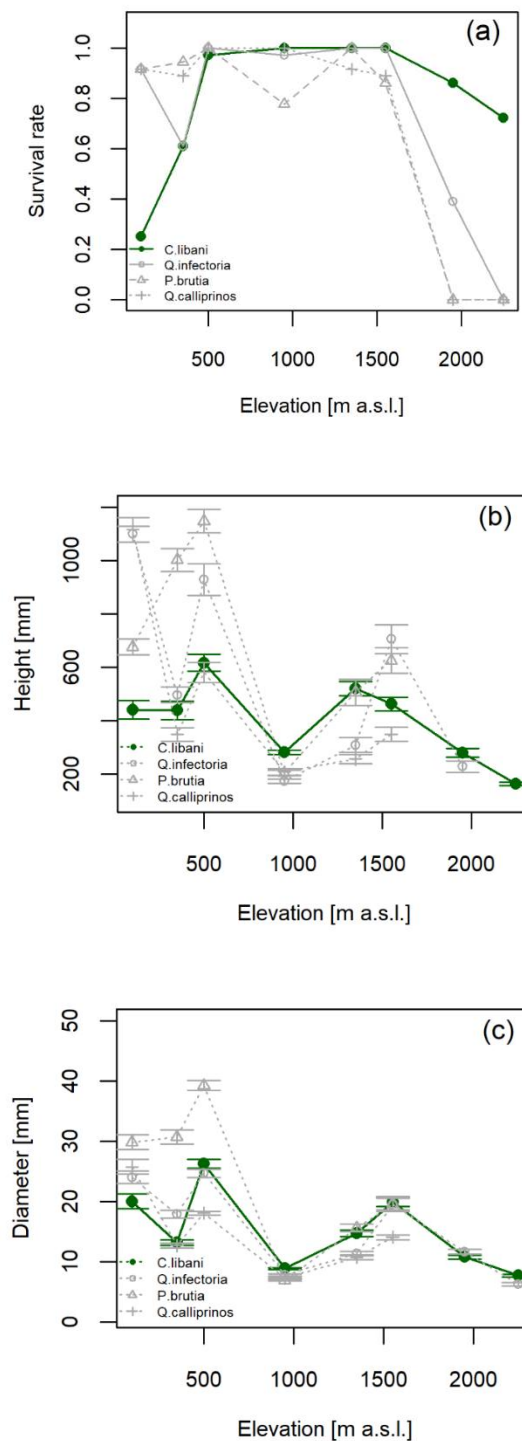


Figure 33 Effect of interspecific competition on Cedars of Lebanon along an elevational gradient in non-watered conditions: **(a)** elevational change of the survival rates of Cedar and its competitors (*Pinus brutia*, *Quercus calliprinos*, and *Quercus infectoria*); **(b)** development of the stem height of Cedar and its three competing species along the elevational gradient (mean height of all surviving individuals of each species); **(c)** development of the stem diameter of Cedar and its three competing species. Error bars, SEs.

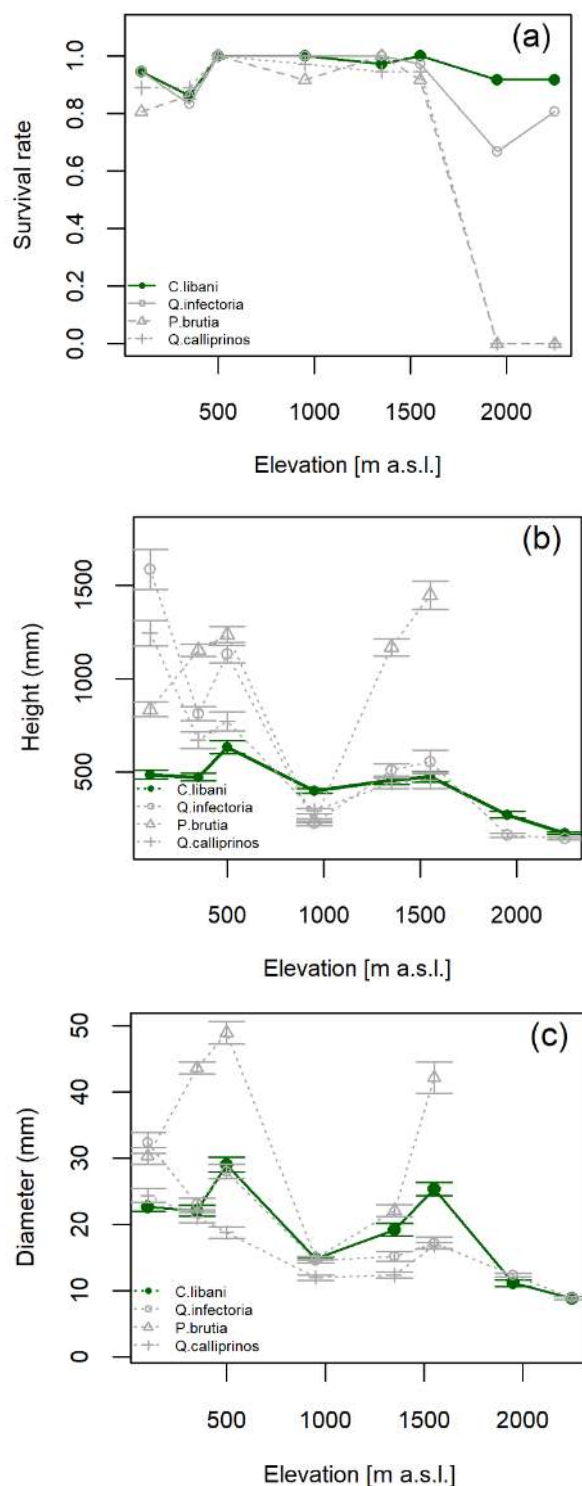


Figure 34 Effect of interspecific competition on Cedars of Lebanon along an elevational gradient in watered conditions : **(a)** elevational change of the survival rates of Cedar and its competitors (*Pinus brutia*, *Quercus calliprinos*, and *Quercus infectoria*); **(b)** development of the stem height of Cedar and its three competing species along the elevational gradient (mean height of all surviving individuals of each species); **(c)** development of the stem diameter of Cedar and its three competing species. Error bars, SEs.

IV.4 Discussion

IV.4.1 Is the upper elevational range limit of Cedar limited by cold temperature or water stress under natural conditions?

Beyond the upper elevational limit of Cedar seedlings observed under natural conditions, their survival rate progressively decreased in parallel with a sharp decline in growth. This drop in the fitness of Cedar beyond its cold limit is consistent with most results found for other species in transplant experiments (Hargreaves et al, 2014; Lee-Yaw *et al.*, 2016). The important effect of water supply highlighted by the experiment was not anticipated to such an extent since the cold margin of a species range is typically associated with thermal constraints (Brown *et al.*, 1996; Körner *et al.*, 2016), sometimes biotic interactions (Carter & Prince, 1985, Armitage & Jones, 2020) or historical limits of dispersion (Svenning and Skov, 2008). However, our findings are consistent with drought constraints on Mediterranean treelines (Körner, 2012) and the strong impact of water stress on seedling establishment at the treeline in the Rocky Mountains (Moyes *et al.*, 2015; Lazarus *et al.*, 2018). As showed by Bar-on *et al.* (2022), winter conditions end later at higher elevations, while summer drought begins at around the same time across the elevation gradient in Mediterranean areas. This double constraint leads to a reduction of the length of the growing season as elevation increases. By relieving the summer drought stress, watering in our experiment extended the growing season and promoted the high survival rate of juveniles at the highest elevations.

IV.4.2 Lower elevational range limit of Cedar: water stress, competition, or history?

Our study suggests that below the warm elevational range limit of the Cedar of Lebanon under natural conditions, the survival rate of its seedlings was high down to 500 m elevation, and then progressively decreased towards low elevations. This 500-m elevation limit at which Cedar survival is still optimal is much lower than the present range limit of 1300 m elevation observed under natural conditions. The absence of Cedar below its currently observed lower margin under natural conditions might be explained by a cumulative effect of three factors, namely water stress, competition, and history.

Water stress as a limiting factor at very low elevations (< 500 m)

Below 500 m elevation, the different survival rates of the watered and non-watered Cedars suggest that summer water stress – characteristic of Mediterranean climates – was directly linked with the high mortality rate of the seedlings. The effect of high temperature appears to be very small at this low elevation, as

survival rates were high when summer water shortage was offset by watering. Our results are consistent with recent species distribution models that show the importance of summer precipitation for the survival of Cedar species in the Mediterranean region (Xiao *et al.*, 2022). They also agree with those of Castro *et al.* (2005) who showed that summer drought was responsible for 50-75% of the mortality of Scots pine (a boreal tree species) seedlings at the southernmost limit of its distribution range in the Mediterranean area, and that drought was still causing high mortality up to 4 years after emergence.

Inter-specific competition as a limiting factor at low/middle elevations (500-900 m)

Several biotic interactions can act to constrain the presence of Cedar including grazing, which is important in rural areas of Mediterranean landscapes (Perevolotsky et Haimov, 1992), and competition. The change in intensity of these interactions with elevation may explain the limit of Cedar between 500-900m. In our experiment, we focused on competitiveness between Cedar and its main competitor species. Measurements were made under free-growing conditions in pure stands. Relative height growth differences between species highlighted along the elevational gradient may be relevant proxies for growth performances under natural conditions in pure stands at the regeneration stage, as height growth is not very sensitive to stem density in pure stands (Skovsgaard et Vanclay, 2008). In mixed stands, differences in height growth between species may change with stand age or depending on the species in the stand (del Rio *et al.*, 2016). In this case, our experiment can only provide a preliminary assessment of species competitiveness. However, at elevations between 500 and 900 m, the competitors of Cedar seemed to have an important competitive advantage: the growth of *Pinus* and *Quercus* species was approximately twice that of Cedar for the fastest growing species (which varied among experimental sites). Cedar's low growth rate in height and diameter compared to that of its three potential competitors could be a major cause for its absence in this elevational belt. This hypothesis is well supported by the fact that *P. brutia*, *Q. calliprinos* and *Q. infectoria* have their ecological optimum within this elevational range (Abi-Saleh *et al.*, 1976). The limitation of the lower latitudinal or elevational range limit by interspecific competition has long been suggested (Darwin, 1859; MacArthur, 1972). It has been studied in natural conditions (Vetaas, 2002; Leathwick, 2002) and supported more recently by transplant tests and field experiments (Hargreaves *et al.*, 2014; Paquette and Hargreaves, 2021). However, the respective importances of biotic and abiotic effects on distribution limits at the scale of the species range remain difficult to establish (Louthan *et al.*, 2015; Godsoe *et al.*, 2017). By showing that competition can act over an elevational range of several hundred metres within the favorable range of Cedar survival, the experimental setup used in our study provides new insights on the importance of biotic factors in shaping species distribution limits.

Historical human impact as a limiting factor of Cedar distribution at mid-elevations (900-1300 m)

There is ample historical evidence of the use of this noble, rot-proof wood with a large volume *per* stem at maturity by great civilizations – Egyptians, Babylonians, among others – that succeeded one another in the Middle East. Lebanese Cedar forests have been strongly impacted by urbanization, grazing and especially timber cutting from the Neolithic period until the last century (Loffet, 2004; Hajar *et al.*, 2010). Consequently, large removals of Cedar as a result of increased human activities since before 2000 BP could explain its current absence in favorable climatic and competitive conditions. For example, Cedar has been used for shipbuilding, construction, and Egyptian sarcophagi (Hepper, 2001). The scribe of Pharaoh Snefru

mentions the arrival of 40 ships loaded with Cedar wood in Egypt around 2600 BP (Liphshitz & Biger, 1991). Finally, Byblos, located near the main Cedar forests in north Lebanon, was the main port used to export Cedar timber during Antiquity (Hepper, 2001; Liphshitz & Biger, 1991). This could explain why the main stands that were removed were those closest to the sea at low elevation. The possible human-induced near-extinction of Cedar between 900 and 1300 m in Lebanon is also partly supported by its historical presence at 900 m elevation in the Bekaa Plain around 2000 BP (Hajar *et al.*, 2010) and by its current presence between 1000 and 1300 m in Turkey, which suggests that Cedars could exist at these elevations under natural conditions.

IV.4.3 Discrepancy between the narrow elevation range of Cedar and its large temperature niche breadth

Under current climatic conditions in Lebanon, our experimental setup suggested for the first time that the Cedar of Lebanon could grow within a climatically favorable elevation range of 1500 m, which is almost three times the currently observed range. This wide range of suitable elevations reveals that juvenile Cedars can survive within a much larger mean annual temperature range than that expected based on the elevation range within which Cedar forests are currently found in Lebanon. The dispersal of Cedar beyond its upper elevational range limit could be prevented in natural conditions by climatic parameters (cold temperature and water stress) characteristic of high elevations of Mediterranean mountains. Below its warm elevational limit, the combination of three factors could explain the absence of Cedar: water stress at very low elevations (< 500 m), biotic interactions (competition) at low/middle elevations (500-900 m), and human history at medium elevations (900-1300 m). Our results agree with those of Cahill *et al.* (2014) and Paquette and Hargreaves (2021), who alternately put forward climate variables or biotic interactions depending on the species to explain the warm limit of the species. The large elevation range covered by our experimental design highlights the importance of both abiotic and biotic factors in setting the elevational limit of the Cedar range. It allowed to distinguish between the part of the elevational gradient unsuitable for Cedar due to water stress constraints and the part likely unsuitable due to competition constraints. Furthermore, the experimental setup showed that a high tree growth rate can occur below the lower elevational limit. High growth and survival rates of sugar maple have been observed near and beyond the southern limit of its distribution range (Putman & Reich, 2017). Larger biomass and height of species have also been observed when individuals were transplanted within the species elevation range at a lower elevation than their site of origin (Midolo & Wellstein, 2020). The high rates of survival and growth of the Cedars of Lebanon transplanted below their currently observed warm limit complement the results of these authors by highlighting the potential for species to exhibit high performance beyond the warm limit of their geographical range in the absence of biotic limitation.

IV.5 Long-term conservation and management of Cedar

Our field observations are in stark contrast with our experimental setup and confirm the relictual character of the Cedar forests currently present in Lebanon. They also suggest that the survival of current stands may not be directly threatened by ongoing global warming and the related temperature or water stress changes

because Cedar seedlings survived in warmer conditions than those occurring in the Cedar forests of Lebanon today. These relictual populations could be increased according to a two-fold strategy. Firstly, the very low mortality rate of Cedar in watered conditions at very high elevation suggests that it seems possible to use assisted migration beyond the cold limit of natural stands if water is added in the first years after planting. However, the low growth rate at high elevation would imply leading this operation for landscape or ecological restoration purposes rather than wood production. Secondly, the Cedar of Lebanon could probably be introduced at an elevation lower than its natural low limit throughout the supra-Mediterranean belt whose elevational limits in Lebanon range between about 1000 and 1500 m (Abi-Saleh *et al.*, 1976). However, ongoing global warming will increase the relative competitiveness of its competitors at the lowest elevations. This might require more management operations aimed at eliminating broad-leaved species that could prevent Cedar growth through competition.

IV.6 Conclusion

The present research work renews the interest in studying the juvenile climatic niche breadth of relict mountain species considered highly threatened by climate change at the global scale. If the pattern observed for the Cedar of Lebanon is generalizable to other tree species, it would highlight lower-than-expected vulnerability of these species, as well as avenues for conservation and adaptation *v/a* planting and competition management.

Bibliographie Chapitre IV

- Abi-Saleh, B., Barbero, M., Nahal, I. & Quezl, P. (1976) Les séries forestières de végétation au Liban. Essai d'interprétation schématique. *Bulletin de la Société Botanique de France*, 123, 541-560.
- Aitken SN, Yeaman S, Holliday JA, Wang TL and Curtis-McLane S (2008) Adaptation, migration or extirpation: climate change outcomes for tree populations. *Evolutionary Applications*. 1:95-111.
- Armitage, D.W. & Jones, S.E. (2020) Coexistence barriers confine the poleward range of a globally distributed plant. *Ecology Letters*, 23, 1838-1848.
- Bar-On, P., Yaakobi, A., Moran, U., Rozenstein, O., Kopler, I., Klein, T. & Tognetti, R. (2022) A montane species treeline is defined by both temperature and drought effects on growth season length. *Tree Physiology*, 42, 1700-1719.
- Boydak M. (2003) Regeneration of Lebanon Cedar (*Cedrus libani* A. Rich.) on karstic lands in Turkey. *Forest Ecology and Management*, 178, 231-243.
- Brown JH, Stevens GC and Kaufman DM (1996) The geographic range: size, shape, boundaries, and internal structure. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 27:597-623.
- Cahill A.E., Aiello-Lammens M.E., Fisher-Reid M.C., Hua X., Karanewsky C.J., Ryu H.Y., Sbeglia G.C., Spagnolo F., Waldron J.B. & Wiens J.J. (2014) Causes of warm-edge range limits: systematic review, proximate factors and implications for climate change. *Journal of Biogeography*, 41, 429-442.
- Carter, N., & Prince, D. (1985). The effect of climate on plant distributions By Richard N. Carter, Stephen D. Prince Book: The Climatic Scene -Edition 1st Edition First Published 1985 Imprint: Routledge - 20p.
- Castro, J., Zamora, R., Hodar, J.A. & Gomez, J.M. (2005) Alleviation of summer drought boosts establishment success of *Pinus sylvestris* in a Mediterranean mountain: an experimental approach. *Plant Ecology*, 181, 191-202.
- Darwin, C. (1859) *On the Origins of the Species*. D. Appleton and company, New-York.
- del Río, M., Pretzsch, H., Alberdi, I., Bielak, K., Bravo, F., Brunner, A., Condés, S., Ducey, M.J., Fonseca, T., von Lüpke, N., Pach, M., Peric, S., Perot, T., Souidi, Z., Spathelf, P., Sterba, H., Tijardovic, M., Tomé, M., Vallet, P. & Bravo-Oviedo, A. (2016) Characterization of the structure, dynamics, and productivity of mixed-species stands: review and perspectives. *European Journal of Forest Research*, 135, 23-49.
- Doak DF., Morris W.F., (2010) Demographic compensation and tipping points in climate-induced range shifts. *Nature*. 467(7318):959-62. doi: 10.1038/nature09439.
- Gaston KJ (2009) Geographic range limits: achieving synthesis. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*. 276:1395-1406.
- Gaudet, C.L. & Keddy, P.A. (1988) A comparative approach to predicting competitive ability from plant traits. *Nature*, 334, 242-243.
- Godsoe, W., Jankowski, J., Holt, R.D. & Gravel, D. (2017) Integrating Biogeography with Contemporary Niche Theory. *Trends in Ecology & Evolution*, 32, 488-499.
- Guiot, J., Cramer, W. (2016). Climate change: The 2015 Paris Agreement thresholds and Mediterranean basin ecosystems. *Science*, 354, 465-468.
- Hajar, L., Haidar-Boustani, M., Khater, C. & Cheddadi, R. (2010) Environmental changes in Lebanon during the Holocene: Man vs. climate impacts. *Journal of Arid Environments*, 74, 746-755.
- Hampe A and Petit RJ (2005) Conserving biodiversity under climate change: the rear edge matters. *Ecology Letters*. 8:461-467.

Hargreaves AL, Samis KE, Eckert CG. Are species' range limits simply niche limits writ large? (2014) A review of transplant experiments beyond the range. *American Naturalist*, 183(2), 157-73.

Hepper, F.N. (2001) The Cedar of Lebanon in History. *Archaeology & History in Lebanon*, 2-7.

IPCC, 2021: Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Masson-Delmotte, V., P. Zhai, A. Pirani, S.L. Connors, C. Péan, S. Berger, N. Caud, Y. Chen, L. Goldfarb, M.I. Gomis, M. Huang, K. Leitzell, E. Lonnoy, J.B.R. Matthews, T.K. Maycock, T. Waterfield, O. Yelekçi, R. Yu, and B. Zhou (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, 2391 pp. doi:10.1017/9781009157896.

Jimenez-Alfaro, B., Garcia-Calvo, L., Garcia, P. & Acebes, J.L. (2016) Anticipating extinctions of glacial relict populations in mountain refugia. *Biological Conservation*, 201, 243-251.

Karger, D.N., Conrad, O., Böhner, J., Kawohl, T., Kreft, H., Soria-Auza, R.W., Zimmermann, N.E., Linder, H.P. & Kessler, M. (2017) Climatologies at high resolution for the earth's land surface areas. *Scientific Data* 4, 170122. <https://doi.org/10.1038/sdata.2017.122>

Karger, D.N., Conrad, O., Böhner, J., Kawohl, T., Kreft, H., Soria-Auza, R.W., Zimmermann, N.E., Linder, H.P. & Kessler, M. (2021) Climatologies at high resolution for the earth's land surface areas. *EnviDat*. <https://doi.org/10.16904/envidat.228.v2.1>.

Khuri, S., Shmoury, M.R., Baalbaki, R., Maunder, M. & Talhouk, S.N. (2000) Conservation of the *Cedrus libani* populations in Lebanon: history, current status and experimental application of somatic embryogenesis. *Biodiversity and Conservation*, 9, 1261-1273.

Körner, C. (2012) *Alpine Treelines: Functional Ecology of the Global High Elevation Tree Limits*. Springer, Basel.

Körner, C., Basler, D., Hoch, G., Kollas, C., Lenz, A., Randin, C.F., Vitasse, Y. and Zimmermann, N.E. (2016), Where, why and how? Explaining the low-temperature range limits of temperate tree species. *J Ecol*, 104: 1076-1088.

Lazarus, B.E., Castanha, C., Germino, M.J., Kueppers, L.M., Moyes, A.B. (2018) Growth strategies and threshold responses to water deficit modulate effects of warming on tree seedlings from forest to alpine. *Journal of Ecology*, 106: 571- 585.

Leathwick, J.R. (2002) Intra-generic competition among *Nothofagus* in New Zealand's primary indigenous forests. *Biodiversity and Conservation*, 11, 2177-2187.

Lee-Yaw, J.A., Kharouba, H.M., Bontrager, M., Mahony, C., Csergo, A.M., Noreen, A.M.E., Li, Q., Schuster, R. & Angert, A.L. (2016) A synthesis of transplant experiments and ecological niche models suggests that range limits are often niche limits. *Ecology Letters*, 19, 710-722.

Liphshitz, N., Biger, G. (1991). Cedar of Lebanon (*Cedrus libani*) in Israel during antiquity. *Israel Exploration Journal*, 41, 167-175.

Loffet H.C. (2004). On some tree species from the Syro-Palestinian and Lebanese area exported to Pharaonic Egypt, *Archaeology and History in Lebanon*, 10 -33.

Louthan, A.M., Doak, D.F. & Angert, A.L. (2015) Where and When do Species Interactions Set Range Limits? *Trends in Ecology & Evolution*, 30, 780-792.

Lyu, S. & Alexander, J.M. (2022) Competition contributes to both warm and cool range edges. *Nature Communications*, 13

MacArthur RH (1972) *Geographical ecology: patterns in the distribution of species*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey. 269 pp.

Midolo, G. & Wellstein, C. (2020) Plant performance and survival across transplant experiments depend upon temperature and precipitation change along elevation. *Journal of Ecology*, 108, 2107-2120.

Morin X, Augspurger C and Chuine I (2007) Process-based modeling of species' distributions: What limits temperate tree species' range boundaries? *Ecology*. 88:2280-2291.

Moyes, A.B., Germino, M.J. & Kueppers, L.M. (2015) Moisture rivals temperature in limiting photosynthesis by trees establishing beyond their cold-edge range limit under ambient and warmed conditions. *New Phytologist*, 207, 1005-1014.

Paquette, A. & Hargreaves, A.L. (2021) Biotic interactions are more often important at species' warm versus cool range edges. *Ecology Letters*, 24, 2427-2438. Parmesan, C., Gaines, S., Gonzalez, L., Kaufman, D.M., Kingsolver, J., Townsend Peterson, A. and Sagarin, R. (2005), Empirical perspectives on species borders: from traditional biogeography to global change. *Oikos*, 108: 58-75.

Pellissier, L., Brathen, K.A., Vittoz, P., Yoccoz, N.G., Dubuis, A., Meier, E.S., Zimmermann, N.E., Randin, C.F., Thuiller, W., Garraud, L., Van Es, J. & Guisan, A. (2013) Thermal niches are more conserved at cold than warm limits in arctic-alpine plant species. *Global Ecology and Biogeography*, 22, 933-941.

Perevolotsky, A. & Haimov, Y. (1992). The effect of thinning and Goat browsing on the structure and development of Mediterranean woodland in Israel. *Forest Ecology and Management*, 49, 61-74.

Putnam, R.C. & Reich, P.B. (2017) Climate and competition affect growth and survival of transplanted sugar maple seedlings along a 1700-km gradient. *Ecological Monographs*, 87, 130-157.

Quezel, P. & Barbero, M. (1985) - Map of the potential vegetation of the Mediterranean region, I: Eastern Mediterranean. Edit. CNRS, Paris, 69 p.

Quezel, P. (1998) Cedars and Cedar forests of the Mediterranean Rim: bioclimatic and phytogeographic significance. *Forêt méditerranéenne*, 19, 243-260.

Regato, P. & Salman, R. (2008). Mediterranean mountains in a changing world: guidelines for developing action plans, IUCN Centre for Mediterranean Cooperation.

Richard, B., Dupouey, J.L., Corcket, E., Alard, D., Archaux, F., Aubert, M., Boulanger, V., Gillet, F., Langlois, E., Mace, S., Montpied, P., Beaufils, T., Begeot, C., Behr, P., Boissier, J.M., Camaret, S., Chevalier, R., Decocq, G., Dumas, Y., Eynard-Machet, R., Gegout, J.C., Huet, S., Malecot, V., Margerie, P., Mouly, A., Paul, T., Renaux, B., Ruffaldi, P., Spicher, F., Thirion, E., Ulrich, E., Nicolas, M. & Lenoir, J. (2021) The climatic debt is growing in the understorey of temperate forests: Stand characteristics matter. *Global Ecology and Biogeography*, 30, 1474-1487.

R Core Team (2022). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

Rumpf, S.B., Hulber, K., Zimmermann, N.E. & Dullinger, S. (2019) Elevational rear edges shifted at least as much as leading edges over the last century. *Global Ecology and Biogeography*, 28, 533-543.

Schellenberger Costa D, Gerschlauser F, Kiese R, Fischer M, Kleyer M, Hemp A. Plant niche breadths along environmental gradients and their relationship to plant functional traits. *Divers Distrib*. 2018; 24: 1869–1882. <https://doi.org/10.1111/ddi.12815>.

Sexton, J.P., McIntyre, P.J., Angert, A.L. & Rice, K.J. (2009) Evolution and Ecology of Species Range Limits. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, pp. 415-436. Annual Reviews, Palo Alto.

Skovsgaard, J.P. & Vanclay, J.K. (2008) Forest site productivity: a review of the evolution of dendrometric concepts for even-aged stands. *Forestry*, 81, 13-31.

Stahl, U., Reu, B. & Wirth, C. (2014) Predicting species' range limits from functional traits for the tree flora of North America. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 111, 13739-13744.

- Svenning, J.-C., Normand, S., & Skov, F. (2008). Postglacial dispersal limitation of widespread forest plant species in nemoral Europe. *Ecography*, 31(3), 316-326.
- Talhok S.N., Zurayk R., Khuri, S. (2001) Conservation of the coniferous forests of Lebanon: past, present and future prospects. *Oryx*, 35, 206-215.
- Tanner, E.V.J., Teo, V.K., Coomes, D.A. & Midgley, J.J. (2005) Pair-wise competition-trials amongst seedlings of ten dipterocarp species; the role of initial height, growth rate and leaf attributes. *Journal of Tropical Ecology*, 21, 317-328.
- Vennetier, M., Ripert, C. (2010). Impact of climate change on Mediterranean flora: theory and practice. *Changement climatique et biodiversité*, Vuibert, p. 75 - p. 87, 2010.
- Vetaas, O.R. (2002) Realized and potential climate niches: A comparison of four *Rhododendron* tree species. *Journal of Biogeography*, 29, 545-554.
- von Büren, R. S., & Hiltbrunner, E. (2022). Low winter temperatures and divergent freezing resistance set the cold range limit of widespread alpine graminoids. *Journal of Biogeography*, 49, 1562–1575.
- Westoby, M., Falster, D.S., Moles, A.T., Vesk, P.A. & Wright, I.J. (2002) Plant ecological strategies: Some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33, 125-159.
- Xiao, Shumei & Li, Shu-Feng & Wang, Xiao-Jun & Chen, Linlin & Su, Tao (2022). *Cedrus* distribution change: past, present, and future. *Ecological Indicators*. 142. 109159. 10.1016/j.ecolind.2022.109159.

Chapitre 5 : quelles sont les limites climatiques de survie et de croissance du Cèdre du Liban au stade juvénile en région méditerranéenne ?

Dans ce travail, nous cherchons à déterminer la gamme climatique de survie et de croissance du cèdre du Liban au stade juvénile. Nous cherchons ainsi à répondre aux trois questions suivantes :

- 1 - Quelles sont les altitudes limites basse et haute du Cèdre dans les conditions actuelles au Liban indépendamment des effets historiques de son exploitation par l'homme ?
- 2 - La distribution altitudinale naturelle du cèdre est-elle contrainte par des limites physiologiques de réponse au froid à haute altitude, à la chaleur ou à la sécheresse à basse altitude ou par la compétition avec les autres essences méditerranéennes ?
- 3 - Quelle est la gamme climatique de croissance optimale du cèdre au stade juvénile et correspond-elle à son optimum altitudinal de distribution ?

Par rapport au chapitre précédent, ce chapitre met l'accent sur les conditions climatiques de survie et de croissance du cèdre établies à partir du dispositif expérimental et sur les phénomènes d'interactions au stade juvénile. Nous utilisons ainsi les mesures issues des modalités de plantations à haute densité (nanoforêts) qui n'étaient pas utilisées dans le chapitre précédent. La comparaison des taux de survie et de croissance entre faible et haute densité permettent de préciser la nature des interactions entre le cèdre et les 3 autres essences étudiées à la mise en place des interactions entre plants. Cette comparaison met en évidence que des interactions positives entre le cèdre et les autres essences peuvent prendre place en tout début de vie du peuplement et favoriser la survie et la croissance des cèdres dans des conditions de très basse altitude.

Ce chapitre correspond à un article paru dans la revue *Forêt méditerranéenne* :

- Nassif, Y., Pinto, P. & Gegout, J.-C. (2021) Quelles sont les limites climatiques de survie et de croissance du cèdre du Liban au stade juvénile en région méditerranéenne. *Forêt méditerranéenne*, 42, 157-168, numéro spécial « Cèdres ».

V Chapitre 5 : quelles sont les limites climatiques de survie et de croissance du Cèdre du Liban au stade juvénile en région méditerranéenne ?

Revue Forêt Méditerranéenne – Numéro spécial Cèdre

Auteurs : Yaacoub Nassif, Paulina Pinto, Jean-Claude Gegout

Université de Lorraine, AgroParisTech, INRAE, Silva, 54000, Nancy, France

V.1 Introduction

Les modèles climatiques prévoient sous l'effet du changement climatique d'importantes modifications de températures et de précipitations (IPCC, 2021). Pour la région méditerranéenne, ce phénomène s'ajoute à une pression anthropique continue depuis des millénaires (Vernet, 1990). En outre, à la fin de ce siècle, l'effet combiné du réchauffement et de la sécheresse devrait entraîner une hausse généralisée de l'aridité et par conséquent de la désertification de plusieurs écosystèmes terrestres en particulier dans les régions de l'est de la Méditerranée (Guiot et Cramer, 2016).

Parmi les espèces structurantes des forêts méditerranéennes, le cèdre du Liban (*Cedrus libani* A. Rich.) est probablement l'espèce la plus emblématique de la région Proche-orientale. Sa localisation à l'étage montagnard la rend particulièrement sensible du fait de l'impact très fort du changement climatique actuel sur les montagnes méditerranéennes (Regate et Salman, 2008) et de la disparition potentielle d'une partie de ses habitats de haute altitude avec le réchauffement climatique futur. Des simulations de sa future répartition géographique au Liban, basées sur sa distribution actuelle, ont été réalisées pour la période 2100. Ces simulations prédisent la quasi-disparition de cette essence avec seulement trois zones du Mont-Liban qui pourraient permettre sa survie (Hajar et al., 2010). Extrapolés à la région de la Méditerranée orientale, ces résultats montrent que les cédraies en Syrie sont également menacées par le réchauffement climatique futur alors que celles du sud de la Turquie semblent plus pérennes (Hajar et al., 2010, Lopez-Tirado et al., 2021).

La distribution géographique du cèdre a été fortement réduite par l'exploitation humaine au cours de l'histoire. Les cédraies libanaises ont été fortement impactées par l'urbanisation, le pâturage et surtout les coupes de bois d'œuvre dès le néolithique jusqu'au siècle dernier (Loffet, 2004 ; Hajar, 2010). Il existe de nombreuses preuves historiques de l'utilisation de ce bois noble, de fort volume par tige à l'âge adulte et imputrescible, par les grandes civilisations -Égyptiens, Babyloniens...- qui se sont succédées au Moyen-Orient (Figure 35). Ainsi, le verset 6 :9-10 du livre des Rois de la Bible indique : « Après avoir achevé de bâtir la maison, Salomon la couvrit de planches et de poutres de cèdre ». Le cèdre a notamment été utilisé pour la construction navale, la réalisation d'édifices et celle de sarcophages égyptiens (Hepper, 2001). Les preuves historiques indiquent également son ancienne abondance au Liban et son intense utilisation : un

scribe du pharaon Snéfrou mentionne ainsi vers 2600 av. J.-C. l'arrivée de quarante bateaux chargés de fûts de cèdres provenant du port de Byblos au Liban (Liphshitz & Biger, 1991).



Figure 35 : Transport de cèdre du Liban par bateau. Bas-relief du palais de Sargon II (roi d'Assyrie) à Dur-Sharrukin, Khorsabad datant d'entre 713–716 av. J.-C. Musée du Louvre, Paris).

Cette longue utilisation historique explique la raréfaction dès l'antiquité des forêts résineuses au Liban comme en témoigne le bornage des forêts par l'empereur Romain Hadrien sur des espaces aujourd'hui complètement dénudés (Guinier, 1952). Couplé aux preuves historiques, ce bornage prouve le caractère relictuel des forêts de cèdre actuellement présentes au Liban.

Au Liban, les populations de cèdres couvrent aujourd'hui à peine 2200 ha et sont situées principalement sur le versant ouest du Mont Liban, à des altitudes comprises entre 1100 et 1950 m. Elles constituent la limite sud de l'aire de répartition de l'espèce (Talhouk et al. 2001). Il existe également quelques milliers d'arbres très disséminés en Syrie au-dessus de 1000 m et surtout plus de 300 000 hectares en Turquie localisés dans les montagnes du Taurus le plus souvent entre 1500 et 2000 m d'altitude (Quezel, 1998, Boydak, 2003). Les connaissances écologiques sur les gammes de température et de précipitations qui limitent la distribution du cèdre du Liban sont limitées. Aussenac (1984) signale la persistance du cèdre pour une gamme de précipitations de 500 à 2000 mm et une gamme de températures moyennes annuelles de 7,5 à 15°C avec des extrêmes de -25 à +41°C mais sans différencier les différentes espèces de cèdre. Les valeurs extrêmes citées sont en partie confirmées par Güney et al. (2020) qui montrent que *C. libani* est capable de résister à des températures extrêmes de -13.8 et +37°C et par Messinger et al. (2015) qui a étudié la croissance du cèdre du Liban sur un site (Bayreuth, Allemagne) de température moyenne égale à 7.9°C avec des extrêmes ayant atteint -25 °C. et + 36.1°C. La comparaison des croissances de l'espèce entre ce site sans déficit hydrique estival marqué et un site à fort déficit hydrique estival dans son aire naturelle en Turquie montre le fort impact positif d'un bilan hydrique estival favorable sur la croissance du cèdre (Messinger et al. 2015). Cette bonne performance en croissance radiale, qui peut atteindre 5mm par an en moyenne en climat tempéré, couplée à une forte résistance du cèdre du Liban au froid et à une sécheresse estivale prolongée font de cette espèce une candidate pour les reboisements en Europe centrale en prévision du fort réchauffement climatique attendu dans les décennies à venir (Messinger et al. 2015).

Pour autant, les études menées à ce jour concernent principalement la croissance du cèdre du Liban sur des sites dont la température moyenne tempérée est très favorable à sa survie. Les informations écologiques ou écophysiologiques disponibles restent insuffisantes pour prédire l'évolution de sa

distribution en contexte climatique changeant sur une large gamme de climats notamment en zone méditerranéenne ou en limite froide de son aire. En outre, l'aire actuelle réduite du cèdre n'apparaît pas totalement en rapport avec les larges aptitudes écophysiologiques et de croissance évaluée sur cette essence. Enfin, les études basées sur des observations en conditions naturelles qui reflètent les effets du climat sur la survie et la croissance de cette essence restent particulièrement limitées.

Dans ce travail, nous cherchons à déterminer la gamme climatique de survie et de croissance du cèdre du Liban au stade juvénile. Nous cherchons ainsi à répondre aux trois questions suivantes :

- 1 - Quelles sont les altitudes limites basse et haute du Cèdre dans les conditions actuelles au Liban indépendamment des effets historiques de son exploitation par l'homme ?
- 2 - La distribution altitudinale naturelle du cèdre est-elle contrainte par des limites physiologiques de réponse au froid à haute altitude, à la chaleur ou à la sécheresse à basse altitude ou par la compétition avec les autres essences méditerranéennes ?
- 3 - Quelle est la gamme climatique de croissance optimale du cèdre au stade juvénile et correspond-elle à son optimum altitudinal de distribution ?

Pour répondre à ces questions, nous avons réalisé un dispositif comprenant huit sites expérimentaux répartis régulièrement le long d'un gradient d'altitude s'étendant de 110 à 2320 m avec des sites situés en deçà et au-delà des limites chaudes et froides du cèdre en vue d'évaluer ses limites altitudinales réelles et sa réaction à des climats de la fin du 21^{ème} siècle. Deux modalités, arrosée et non arrosée, ont été établies sur chaque site du dispositif en vue de déterminer si la sécheresse est responsable des limites altitudinales de l'espèce. Nous avons réparti, sur chaque site et situation arrosée et non arrosée, des plants en peuplements pur et en mélange pour déterminer si la compétition par les autres espèces méditerranéennes avait un effet sur les marges de distribution du cèdre. Nous avons enfin distribué les provenances utilisées de façon équitable sur chaque site et mesuré la survie et la croissance des plants pendant 3 ans pour répondre sans biais aux objectifs de l'étude.

V.2 Matériel et méthodes

Pour atteindre les objectifs attendus, nous avons mis en place des placettes expérimentales plutôt que de réaliser des observations dans les cédraies naturelles. Cette approche a permis de : (i) étudier la survie et la croissance du cèdre au cœur mais également en dehors de la gamme climatique correspondant à son aire actuelle de distribution ; (ii) contrôler les facteurs de sol et de luminosité le long du gradient climatique étudié pour éliminer l'effet de ces facteurs non étudiés ; (iii) équilibrer les quantités et la provenance des individus étudiés entre placettes et étudier des individus de même âge sur tout le dispositif ; (iv) créer et combiner des modalités de densité, de mélange d'essences et de niveau hydrique du sol par arrosage pour étudier sans biais l'effet de ces facteurs (Figure 36).

Le dispositif expérimental a été installé au Liban, dans l'aire d'origine du Cèdre du Liban, le long de la vallée de la Qadisha (Figure 36). Cette région se situe au cœur de la distribution des populations libanaises de cèdre et permet de parcourir un gradient d'altitude de 0 à 3000 m en quelques dizaines de kilomètres. La distribution altitudinale du cèdre fournie par la littérature s'étendant approximativement entre 1100 et

1950 mètres d'altitude (Talhouk et al. 2001), huit sites expérimentaux ont été choisis entre 100 et 2300m avec des intervalles altitudinaux entre sites les plus réguliers possibles. Les sites du dispositif ont été installés dans des conditions de sol optimales de façon à mettre en évidence les effets du climat sans limiter la croissance ou la survie par des contraintes de sol. Le cèdre du Liban se développant essentiellement sur des substrats calcaires ou calcaro-dolomitiques (Quezel et Barbero, 1985, Boydak, 2003), les sites du dispositif ont été installés en milieu calcaire sur des sols profonds (>40cm), labourés, épierrés des grosses pierres et à dominante argileuse. Les effets d'exposition et de pente ont été neutralisés en installant les sites dans des situations topographiques à pente inférieure à 3% (sauf les 2 sites situés à haute altitude). Le cèdre du Liban étant héliophile (Boydak, 2003), les sites ont été installés en pleine lumière. Ils ont également été couverts de toile et de gravillons et régulièrement désherbés manuellement pour éviter toute compétition d'origine herbacée (Figure 37c). Un réservoir d'eau a été installé sur chaque site de façon à permettre l'arrosage des plants. Enfin tous les dispositifs ont été protégés du pâturage par un enclos sauf les 2 sites de haute altitude, situés dans des zones non pâturées et surveillées.

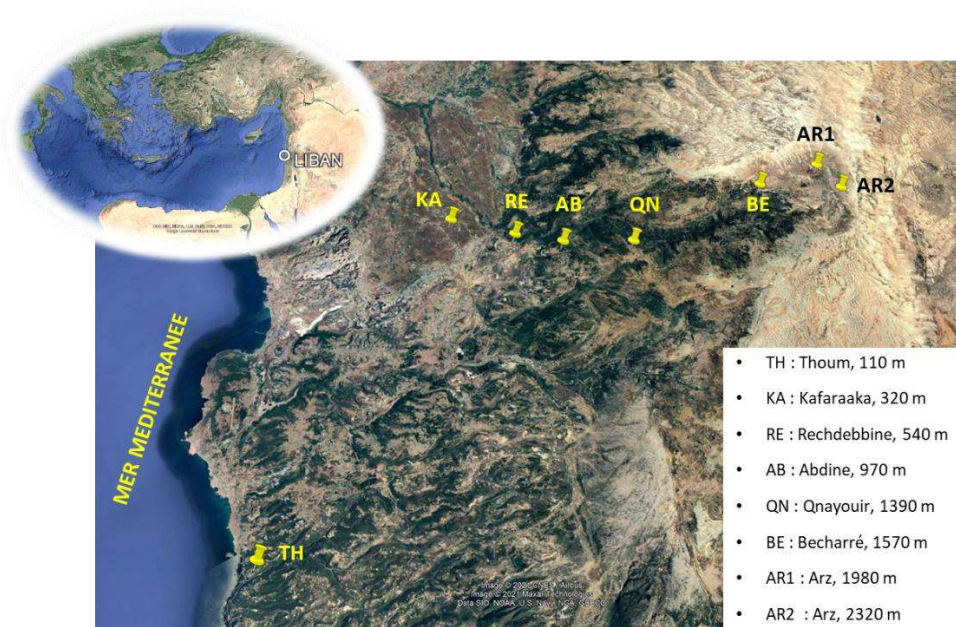
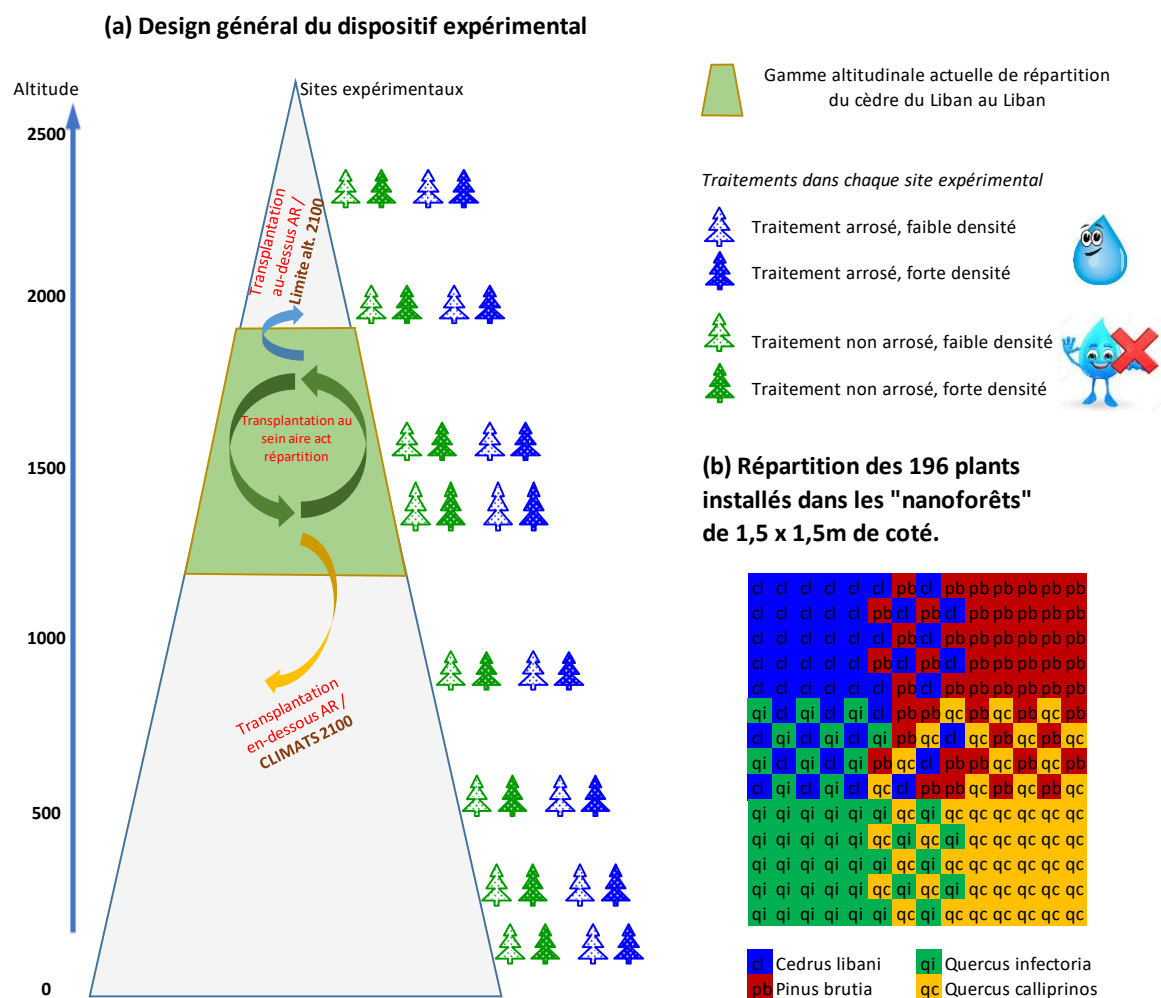


Figure 36 -Distribution des 8 sites du dispositif expérimental répartis entre 110 et 2320 m d'altitude principalement le long de la vallée de la Qadisha (Liban-nord). En encart, position de la région d'étude au Moyen-Orient. Source des images : Google Earth (cr).

Des graines de cèdre ont été collectées en avril-mai 2018 dans des peuplements naturels en limite basse (1350 m), au cœur (1550 m) et en limite altitudinale haute (1930 m) de sa distribution au Liban-nord. Par ailleurs des graines de *Pinus brutia*, *Quercus calliprinos* et *Quercus infectoria* ont été collectées au même moment pour le pin et en novembre-décembre 2017 pour les deux espèces de chênes. Ces trois espèces sont les principales essences avec lesquelles le cèdre du Liban peut se trouver en compétition dans les conditions naturelles. Les graines de cèdre et des autres essences ont été plantées en pot aussitôt après récolte. Tous les plants ont ensuite été repiqués dans les sites expérimentaux en automne 2018.

Les traitements réalisés sont identiques sur chacun des huit sites du dispositif expérimental. Ils croisent le niveau d'arrosage, la densité et la composition en essences pour les plants soumis à compétition (figure 37 et tableau 11) :

- Niveau d'arrosage : chaque site expérimental est composé de deux lots identiques : lot arrosé pendant la période estivale permettant l'étude de la survie et de la croissance des plants en l'absence de stress hydrique et lot non arrosé représentatif des conditions naturelles. Pour assurer la reprise des plants après transplantation, l'ensemble des plants ont été arrosés en 2019 pendant la première saison de végétation après transplantation. L'arrêt d'arrosage pour la moitié du dispositif a été mis en place aux premières pluies de l'automne 2019 ;
- Densité : deux espacements entre plants ont été utilisés : 50 cm permettant la croissance libre des plants au stade juvénile (modalité faible densité) ; 10 cm permettant la croissance en interaction forte (compétition ou facilitation) entre plants (Figure 37c, respectivement fond et premier plan de la photo). Les plants de la modalité forte densité ont été installés sur des placeaux « les nanoforêts » de 1,5m de cotés qui regroupent 196 plants de 4 essences -*Cedrus libani*, *Pinus brutia*, *Quercus calliprinos*, *Quercus infectoria* avec 49 plants pour chaque essence dont une partie en peuplement pur et une partie en mélange (figure 37b, premier plan figure 37c, tableau 18) ;
- Composition : la variation de composition n'est étudiée que pour le traitement à forte densité (elle ne présente pas d'intérêt pour les plants en croissance libre) : les deux modalités « peuplements purs » et « peuplements mélangés » avec *Pinus brutia* ou *Quercus infectoria* permettent d'évaluer l'effet de la compétition interspécifique.



(c) Photographie du site de Kafaraaka situé à 320m d'altitude



Figure 37 - Illustration du dispositif expérimental mis en place pour étudier la gamme climatique de survie et de croissance du Cèdre du Liban en lien avec le réchauffement climatique en cours.

Tableau 11 - Nombre de plants de cèdre étudiés par modalité sur chaque site expérimental. Sur les 8 sites expérimentaux, 1360 plants de cèdre du Liban ont été étudiés.

Nb de plants	Non arrosés	Arrosés	Total
Faible densité	36	36	72
Forte densité	49	49	98
<i>Pur</i>	25	25	50
<i>Mélange</i>	24	24	48
Total	85	85	170

Les mesures de survie ont été réalisées sur chaque plant au printemps de chaque année après transplantation pour évaluer la mortalité liée au froid hivernal et en automne pour évaluer la mortalité liée à la sécheresse estivale. Un plant a été considéré comme mort s'il ne possédait plus de feuilles vertes en période de végétation. Des mesures de hauteur ont été réalisées en octobre de chaque année après la période de végétation.

Pour connaître la distribution altitudinale du Cèdre du Liban dans les conditions naturelles du Liban-nord, nous avons par ailleurs relevé la présence ou l'absence du Cèdre sur 1023 sites hors agglomération et hors plantation dont 750 placettes réalisées sur le terrain et 273 sites photo-interprétés sur image satellitale dans des peuplements à faible couvert arboré (le plus souvent à haute altitude). Ces données ont mis en évidence la présence de cèdre dans 74 sites et permis de définir précisément la gamme d'altitude de l'espèce dans les conditions naturelles du Liban-nord.

Enfin, nous avons recueilli les températures mensuelles fournies par le modèle CHELSA V2 à résolution kilométrique (Karger et al., 2017) pour l'année 2019 pour chacun des huit sites expérimentaux ainsi que les températures et précipitations moyennes pour la période trentenaire 1981-2010 pour les placettes échantillonnées dans les conditions naturelles. Nous avons également installé des thermomètres automatiques sur chacun des sites expérimentaux qui nous ont permis d'évaluer la précision des données CHELSA (de l'ordre de 1°C pour les températures mensuelles) et de fournir des valeurs extrêmes de température mesurées sur les sites. L'ensemble de ces données climatiques a permis de définir les gammes climatiques favorables au cèdre du Liban dans les forêts du Liban-nord et sur le dispositif établi.

V.3 Résultats

V.3.1 Gamme d'altitudes dans les conditions naturelles

L'analyse des présences/absences du cèdre relevées sur les 1023 placettes inventoriées dans les conditions naturelles montre que les populations de cèdres apparaissent à partir de 1240 m d'altitude (1er centile des présences) au Liban nord et se situent principalement entre 1350 et 1720 m (centiles 25-75) avec un optimum altitudinal à 1540 m. Elles disparaissent vers 1850 m d'altitude (dernier centile des présences) où elles constituent la limite forestière des peuplements à couvert fermé de la région (Tableau 12).

V.3.2 Effet de l'altitude et de la sécheresse sur la survie du cèdre

Le taux de survie constant et élevé pour la modalité arrosée tout au long du gradient altitudinal comparé au taux de survie plus faible aux extrêmes climatiques pour la modalité non arrosée met en évidence que le taux de survie des jeunes plants de *Cedrus libani* est peu sensible aux températures, mais diffère selon le niveau du stress hydrique appliqué (Figure 38). Chez les plants poussant en conditions naturelles de stress hydrique et en l'absence d'interactions entre plants (placettes à faible densité), nous observons des taux de survie relativement faibles (40 à 60%) chez les plants ayant poussé en dessous de 500 m d'altitude, maximum, proches de 100 % chez les plants poussants entre 500 et 1700m d'altitude et en baisse progressive pour atteindre un minimum de l'ordre de 75 % après 1900 m. Les précipitations estivales étant semblables (quasi nulles) tout le long du gradient altitudinal, le stress hydrique est déterminé par la température estivale. Il décroît donc régulièrement avec la baisse de température le long du gradient altitudinal. Les résultats montrent donc une baisse du taux de survie du cèdre avec un stress hydrique estival maximal (à basse altitude) mais aussi minimal quand il est accompagné de températures froides (à très haute altitude). Son optimum de survie correspond à des stress hydriques et thermique intermédiaires.

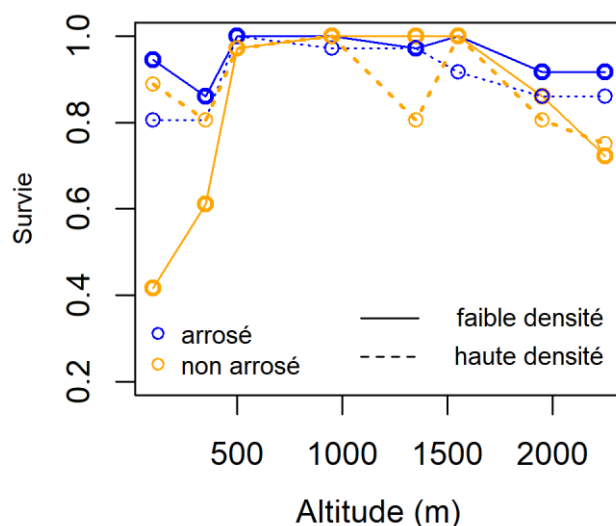


Figure 38 : Effet de l'arrosage et de la densité de plantation sur le taux de survie à 2.5 ans du Cèdre du Liban le long d'un gradient altitudinal (110-2320 m) au Liban.

V.3.3 Croissance du cèdre le long du gradient altitudinal

La croissance du cèdre du Liban augmente légèrement des basses aux moyennes altitudes pour se stabiliser entre 500 et 1600m (Figure 39). Pour cette gamme d'altitude, les cèdres atteignent 35 à 40 cm à 2,5 ans (2 ans après plantation). La croissance chute ensuite de moitié à 1950m pour atteindre 20 cm puis ne pas dépasser 15cm en moyenne à 2300m (Figure 39a). L'effet de l'altitude est donc marqué seulement pour les températures les plus froides. Après un an d'arrêt d'arrosage, aucune différence significative n'a été observée dans la croissance du cèdre sur les placettes à faible densité : les hauteurs moyennes des plants

sont de 35,1 cm et 33,7 cm pour les modalités arrosée et non arrosée. Cependant, les différences sont plus marquées et significatives d'un point de vue statistique à forte densité : les hauteurs atteignent 31,7 et 27,6 cm en moyenne pour les modalités arrosée et non arrosée (Figure 39b). Les différences de hauteurs sont marquées seulement entre 500 et 1500 m. La compétition pour les réserves hydriques semble donc avoir eu lieu pour les fortes densités essentiellement dans la partie médiane du gradient altitudinal étudié. A haute altitude, la faible croissance des plants et le niveau plus faible du stress hydrique liés aux moyennes thermiques fraîches explique probablement l'absence de différence de hauteur entre les modalités d'arrosage des plants à forte densité.

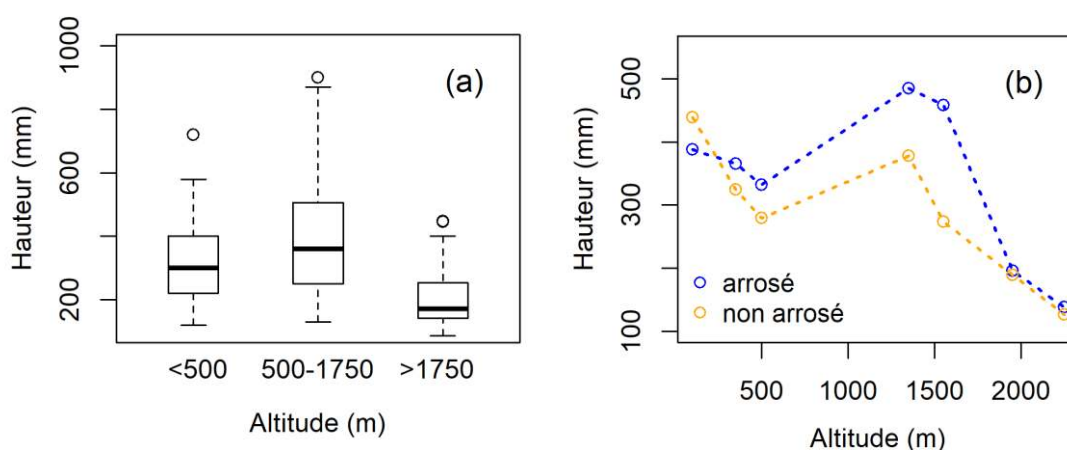


Figure 39 : Hauteur du Cèdre du Liban à 2,5 ans le long d'un gradient d'altitude s'étendant de 110 à 2330 m au Liban. (a) - Gammes de hauteurs observées sur les placettes non arrosées à faible densité. (b) Variations altitudinales de hauteur dans les plantations à fortes densités en fonction du niveau d'arrosage.

V.3.4 Effet des interactions entre arbres

La comparaison des placettes à faible et forte densité montre que le taux de survie et la croissance du cèdre du Liban ont été améliorés par la présence des voisins à basse altitude (<500 m) : les taux de survie (Figure 38) et la hauteur (Figure 40) observés sont plus élevés chez les jeunes plants de cèdres plantés à forte densité que ceux observés chez les arbres plantés sans voisins à proximité. Plus particulièrement, pour les deux sites aux altitudes les plus faibles (110 et 320 m), ce sont les plants à forte densité qui sont en mélange avec d'autres essences qui ont une hauteur plus élevée (Figure 40). Elles dépassent en effet de 17 % la croissance des témoins en croissance libre et cette différence est significative au seuil de 5%. Au-delà de 500 m d'altitude, les plants en croissance libre se développent significativement plus vite qu'à forte densité (Figure 40) et aucune différence de survie n'est observée chez les plants (jusqu'à 1600 m) quelles que soient les modalités de densité de plantation et d'arrosage (Figure 38). Un effet positif d'une forte densité, et plus particulièrement en mélange, a donc été détecté sur le dispositif expérimental sur la survie et la croissance des plants de cèdre dans les conditions de sécheresse les plus drastiques. Des conditions de compétition semblent prévaloir, cependant, à altitude plus élevée où les conditions de sécheresse sont moindres.

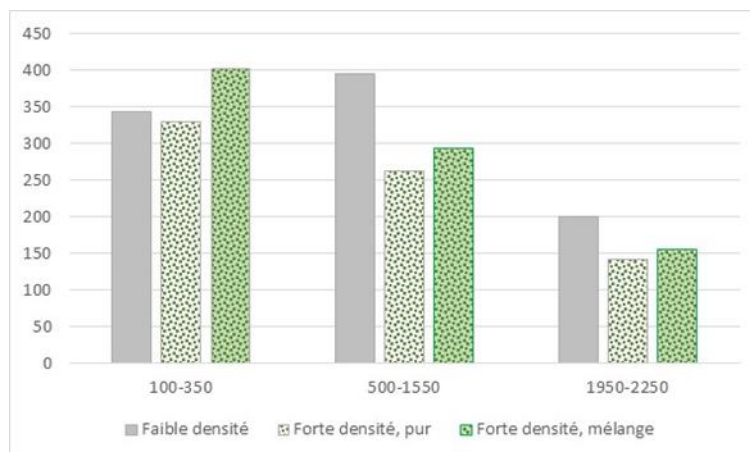


Figure 40 - Comparaison des hauteurs des plants de cèdre du Liban en croissance libre (faible densité), en peuplement pur à forte densité et en peuplement mélangé à forte densité le long du gradient altitudinal en situation non arrosée.

V.3.5 Gamme climatique favorable à la survie et à la croissance du cèdre du Liban au stade juvénile

Dans les forêts du nord Liban, les températures moyennes annuelles correspondant aux premiers et derniers centiles de distribution altitudinale du cèdre (1240-1850m) sont égales à 13 et 9,4°C (moyenne 1981-2010). Dans les conditions naturelles, le cèdre apparaît donc comme une espèce se développant dans une gamme thermique étroite de quelques degrés autour de 10,5°C de moyenne annuelle (Tableau 12). Si on définit comme élevé, un niveau de survie supérieur à 80 % à 3 ans, la gamme d'altitudes correspondant à une survie élevée du cèdre s'étend de 540 à 1980 m dans les placettes non arrosées du dispositif expérimental. Pour l'année 2019, seule année où le dispositif était mis en place pour laquelle des données climatiques CHELSA sont disponibles, cette gamme d'altitude correspond à une gamme de températures moyennes annuelles qui s'étend de 18,8 à 9,2°C (Tableau 12). Dans cette gamme thermique, la croissance dans les sites non arrosés a été maximale dès 540m jusque 1570m soit de 18,8 à 11,7°C de température moyenne annuelle.

La comparaison des marges froides de distribution du cèdre observées dans le dispositif expérimental et dans les conditions naturelles met en évidence des marges semblables avec des moyennes annuelles légèrement supérieures à 9°C. Dans les conditions plus froides (site à 2320m d'altitude et 6,9 °C de moyenne annuelle), le taux de survie à 3 ans reste élevé, mais le niveau de croissance devient très faible.

La comparaison des marges chaudes montre des valeurs beaucoup plus élevées dans le dispositif expérimental (18,8°C de température moyenne annuelle) par rapport aux marges trouvées dans les forêts du nord Liban (13,0°C). La gamme climatique du cèdre au stade juvénile semble donc s'étendre pour les températures chaudes bien au-delà des limites observées dans les conditions naturelles. Pour les conditions encore plus chaudes (sites expérimentaux à 320 et 110 m d'altitude soit 19,6 et 20,9 °C de température moyenne annuelle), le taux de survie à 3 ans chute nettement avec cependant un effet favorable sur la survie et la croissance d'une mise en mélange de l'espèce avec d'autres essences.

Au contraire des températures, les précipitations ne varient quasiment pas avec l'altitude dans la région d'étude : les précipitations moyennes annuelles sont élevées et varient de 1030 à 1360mm et les précipitations estivales, qui varient entre 12 et 14mm en moyenne selon les altitudes, peuvent être considérées comme quasiment nulles sur tout le gradient altitudinal.

L'examen des caractéristiques climatiques complètes des sites expérimentaux favorables au cèdre (Tableau 12) montre que le cèdre du Liban supporte au stade juvénile une gamme de températures plus étendue vers les climats chauds que celles observées dans les conditions naturelles. Au Liban, ces températures sont associées à des déficits hydriques estivaux très marqués, typiques du climat méditerranéen.

Tableau 12 - Gammes de températures et de précipitations de présence du cèdre dans les conditions naturelles du Liban-nord et de survie dans le dispositif expérimental.

Source de données	Forêts du Liban	Sites expérimentaux
Critère définissant la zone favorable	Centiles 1-99 de la distribution altitudinale des présences du cèdre	Survie > 80 % à 3 ans
Gamme altitudinale favorable	1240-1850m	540-1980m
Période, données thermique	1980-2010	2019
Temp. min. absolue (°C)	-	-9,1
Temp. moy. min. janvier, limite altitudinale haute	-4,6	-6,2
Temp. moy. Janvier, limite altitudinale haute	0,1	-1,7
Temp. moy. annuelle, limite altitudinale haute	9,4	9,2
Temp. moy. annuelle à 1540m (optimum altit. Liban)	10,5	11,7
Temp. moy. annuelle, limite altitudinale basse	13,0	18,8
Temp. moy. Juillet, limite altitudinale basse	21,6	26,3
Temp. moy. max. Juillet, limite altitudinale basse	25,4	29,5
Temp. max. absolue	-	44,7
Précipitations moy. annuelles, optimum alt., 1540m (mm)	1082	-
Précipitations printemps-été (avr.-sept.), optimum alt.	118	-
Précipitations été (juil.-sept.), optimum alt.	13	-

V.4 Discussion

V.4.1 La limite altitudinale supérieure froide de distribution du cèdre du Liban

L'analyse de la survie et de la croissance du cèdre dans les sites du dispositif expérimental permet d'approcher les limites climatiques de sa distribution. Notre étude montre qu'au-delà de sa limite altitudinale haute dans les conditions naturelles, le niveau de survie des jeunes plants de cèdre décroît progressivement avec l'altitude parallèlement avec une forte baisse de sa croissance. Cette baisse de performance du cèdre au-delà de sa limite altitudinale haute est cohérente avec la majorité des résultats trouvés pour d'autres espèces dans les études de transplantation (Hargreaves et al, 2014). Elle n'explique

cependant pas complètement la disparition du cèdre dans les conditions naturelles car le niveau de survie reste élevé, aux environs de 75 % à 2320m pour les plants non arrosés. Plusieurs hypothèses peuvent être avancées pour expliquer cette absence : la prédation des graines importante à haute altitude (Doublet, 2020, Braun et Vellend, 2014), la difficulté d'installation des semis dans des conditions de sol et de compétition herbacées contraignantes à cette altitude (Carter & Prince 1985) ou enfin la destruction humaine historique des peuplements de très haute altitude associée à une régénération plus contrainte qu'aux altitudes plus basses.

L'analyse des différences de survie entre modalités du dispositif expérimental a d'autre part permis de mettre en évidence le fort effet du stress hydrique, associé aux basses températures sur la mortalité du cèdre au niveau de sa marge froide. Cet effet n'était pas du tout attendu. En effet, la limite froide de distribution des espèces est reliée généralement à des contraintes thermiques (Körner et al., 2016) associées parfois à des limites historiques de dispersion (Svenning and Skov, 2007) ou à des interactions biotiques (Carter & Prince 1985). Il est probable que les fortes contraintes hydriques spécifiques aux milieux méditerranéens expliquent la double contrainte hydrique et thermique observée pour la limite froide de distribution du Cèdre au Liban. Le taux de mortalité très faible du cèdre pour la modalité arrosée à très haute altitude montre qu'il semble possible de planter cette espèce au-delà de la limite froide des peuplements naturels si un apport d'eau est effectué les premières années après plantation. La faible croissance observée conduirait cependant à réaliser cette opération plutôt pour un objectif paysager ou de restauration écologique plutôt que de production de bois. Sur la base de nos résultats, des mesures de migration assistée vers les hautes altitudes pour anticiper le réchauffement climatique semble réalisables dès maintenant.

V.4.2 La limite altitudinale inférieure chaude du cèdre

En deçà de 500 m d'altitude, l'effet positif de l'arrosage sur la survie des jeunes plants de cèdre du Liban en croissance libre est clairement mis en évidence. C'est donc la sécheresse, et non pas les fortes températures, qui constitue le facteur limitant la survie du cèdre du Liban à la limite inférieure de sa distribution potentielle. Cet effet de la sécheresse, comme cause de la limite chaude de distribution des espèces, est retrouvé dans la bibliographie où, selon les espèces, sécheresse, température ou interactions biotiques sont tour à tour mises en avant pour expliquer cette limite (Cahill et al, 2014, Paquette et Hargreaves, 2021).

Cependant, pour cette gamme d'altitudes très faibles, nous avons aussi observé un effet de facilitation lié au mélange d'essences sur la survie du cèdre dans les nanoforêts. Cet effet de facilitation en milieu très contraignant a été retrouvé chez d'autres espèces et abondamment discuté (Maestre et al, 2005, Brooker et al., 2008). Dans notre cas, le cèdre pourrait se comporter comme une essence d'ombre à basse altitude (Lepoutre, 1961). Dans le dispositif, le Pin et le Chêne, plus développés que le cèdre, fournissent en peuplement mélangé un couvert susceptible de protéger ce dernier contre une trop forte évapotranspiration. Une moindre évapotranspiration en période de fort stress hydrique pourrait avoir pour conséquence une limitation de sa mortalité. Ce phénomène a déjà été observé chez le cèdre de l'Atlas pour lequel les meilleurs taux de survie sont atteints sous des couverts végétaux modérés qui réduisent l'évapotranspiration et protègent les jeunes semis (Ezzahiri&Belghazi, 2000). La forte importance des

interactions positives qui compensent presque complètement l'effet du stress hydrique à très basse altitude pose la question de la capacité du cèdre à survivre à des altitudes très basses et de l'intérêt d'utiliser cette essence en peuplements mélangés.

La limite à 540 m d'altitude à partir de laquelle la survie et la croissance du cèdre sont optimales, indépendamment de la densité du peuplement et de l'arrosage, est largement inférieure à la limite actuelle de distribution observée vers 1200m d'altitude en conditions naturelles. Si notre étude met en évidence la capacité du cèdre à se développer à basse altitude au stade juvénile, elle ne permet pas d'expliquer les écarts entre les limites chaudes observées dans la nature et dans le dispositif expérimental. Plusieurs hypothèses peuvent être avancées pour expliquer cette différence : (i) les prélèvements historiques importants et qui remontent à plusieurs millénaires constituent probablement la cause majeure de l'absence du cèdre à basse altitude ; (ii) la compétition par les essences méditerranéennes, essentiellement Chênes et Pin qui ont leur optimum écologique à basse altitude et qui pourraient, au-delà d'un effet positif sur le cèdre en début de vie du peuplement, devenir à long terme des compétiteurs de l'espèce au stade végétatif ou reproductif ; (iii) des périodes climatiques plus contraignantes que celle analysée ou la présence des ravageurs (e.g. *Cephalciatannourinensis*) (Nemer et al. 2014) qui pourraient agir à tout moment au cours de la vie du peuplement ; (iv) ou enfin des problèmes de reproduction du cèdre à très basse altitude, comme l'a montré Toth (1978) chez *Cedrus atlantica*. Chez cette espèce, le gel est important pour la désarticulation et la dissémination des graines et son absence à faible altitude peut compromettre la régénération des peuplements et constituer une limitation à leur pérennité.

V.4.3 Gamme altitudinale et climatique de survie et de croissance du cèdre

Les populations de cèdres échantillonnées pour ce travail dans les conditions naturelles du Liban-nord se situent principalement entre 1240 et 1850 m d'altitude avec une présence optimale vers 1540 m d'altitude. Cette gamme, est cohérente avec celle fournie par Khuri et al. (2000), qui indiquent une gamme de répartition du cèdre au Liban comprise entre 1100 et 1925m après estimation par imagerie satellitale. L'approche de terrain employée dans notre étude apporte des précisions sur la distribution altitudinale du cœur de distribution de l'espèce situé entre 1350 et 1700 m et sur son optimum altitudinal vers 1540m. Cet optimum altitudinal calculé pour le Liban est très proche de la valeur de 1485m indiquée par Lopez-Tirado et al. (2021), comme l'optimum altitudinal du cèdre évalué à l'échelle de l'ensemble de son aire de répartition.

Dans les conditions actuelles du Liban, notre expérimentation montre que le cèdre du Liban pourrait commencer à pousser à partir de 500 m d'altitude avec un taux de survie proche de 100 % jusqu'à environ 2000m. Une gamme d'altitudes favorables s'étendant sur un dénivelé de 1500 mètres correspond à environ le double de la gamme trouvée dans les conditions naturelles du Liban. Elle est cependant cohérente avec celle trouvée en Turquie par Boydak et al. (2003) qui s'étend de 800 à 2100m avec des petites populations pouvant se répartir entre 500-600m et 2400m. La gamme de températures moyennes annuelles favorables issue de notre dispositif s'étend de 9,2 à 18,8°C (températures 2019). Une gamme de 6 à 15°C est mentionnée par Akkemik (2003) pour la localisation de peuplements en bordure nord de l'aire de distribution en Turquie. Des sites à 7,3 et 7,9°C de température moyenne annuelle ont été étudiés par Messinger (2015) et Güney (2017) en Turquie et en Allemagne. Ces valeurs moyennes sont proches de

celles du site le plus haut en altitude de notre dispositif (2320m et 6,9° de moyenne annuelle) dans lequel le taux de survie reste élevé. Elles semblent confirmer la possibilité de planter du cèdre au-delà de sa limite froide actuelle. Il n'existe malheureusement pas d'informations thermiques précises sur les limites chaudes du cèdre du Liban à l'échelle de son aire de répartition naturelle qui permettraient d'évaluer si les valeurs trouvées avec notre dispositif sont valides à l'échelle de la vie des peuplements. Un modèle climatique de distribution du cèdre du Liban a cependant montré que l'aire climatiquement favorable à cette essence semble beaucoup plus importante que l'aire actuellement occupée (Lopez-Tirado, 2021). Ces résultats sont cohérents avec le doublement de la gamme altitudinale de vie favorable observé dans notre dispositif par rapport aux conditions naturelles. Outre son extension en altitude, l'aire de distribution du cèdre du Liban pourrait probablement aussi être étendue avec succès sur une partie de l'étage euméditerranéen dont les limites altitudinales au Liban sont comprises entre 500 et 1000 m environ.

V.5 Conclusion

Le dispositif expérimental mis en œuvre sur un gradient d'altitude s'étendant de 110 à 2320 m a permis d'augmenter les connaissances sur l'écologie du cèdre par rapport au climat et de déterminer les facteurs climatiques et biotiques limitant sa distribution à basse et haute altitude. Il a notamment permis de mettre en évidence un fort taux de survie et de croissance à altitude beaucoup plus basse que la gamme altitudinale de distribution naturelle du cèdre au Liban. L'étude a également montré le poids très important du stress hydrique comme déterminant de la marge altitudinale chaude mais aussi de la marge froide de distribution du cèdre. La comparaison des résultats obtenus avec les conditions climatiques des cédraies naturelles confirme le caractère relictuel des forêts de cèdre actuellement présentes au Liban. Même si cette expérimentation ne s'est intéressée qu'au stade juvénile, la capacité du cèdre du Liban à se développer et à se régénérer hors de sa distribution actuelle devrait être prise en compte pour affiner les zones potentielles d'introduction en contexte de changement climatique. Des expérimentations de plus long terme, introduites dans la gamme thermique favorable mise en évidence au cours de cette expérimentation pourraient être mises en œuvre pour confirmer les résultats obtenus.

V.6 Résumé

Ce chapitre analyse les limites climatiques de survie et de croissance du Cèdre du Liban (*Cedrus libani*) au stade juvénile dans un environnement méditerranéen, en prenant en compte les effets combinés du stress hydrique et des températures extrêmes. Pour ce faire, un dispositif expérimental a été mis en place sur un gradient d'altitude allant de 110 à 2320 m au Liban, afin de mesurer la survie et la croissance des plants sur une période de trois ans. Les résultats montrent que le stress hydrique joue un rôle crucial dans la définition des limites chaudes de distribution du cèdre, tandis que les températures froides, en interaction avec un stress hydrique élevé, influencent la survie à haute altitude. En effet, à basse altitude, l'arrosage a significativement amélioré le taux de survie des plants, tandis que des peuplements mixtes d'essences ont montré un effet bénéfique en réduisant le stress hydrique. En revanche, à haute altitude, bien que la survie des plants soit encore élevée sans arrosage, leur croissance reste limitée, ce qui indique que le cèdre

pourrait se développer au-delà de ses limites actuelles, mais plutôt dans un objectif de restauration écologique que de production de bois. Les résultats suggèrent également que le cèdre pourrait être introduit dans des zones à températures plus élevées, élargissant ainsi son aire de distribution potentielle face aux changements climatiques futurs. Ces conclusions ouvrent la voie à des expérimentations supplémentaires pour mieux définir les zones de reboisement possibles pour cette espèce dans un contexte de réchauffement global.

Remerciements : nous remercions vivement Juan Fernandez pour sa relecture attentive du manuscrit.

Bibliographie Chapitre V

Addar A., Khedache Z., Righi H., Dahmani-Megrerouche M (2016) Suivi de la régénération naturelle du Cèdre de l'Atlas dans les premiers stades de développement dans quelques stations du massif forestier de Chr  a (Atlas blid  en, Alg  rie). *Revue d'  cologie*, 71 (4), 367-384.

Akkemik,   . (2003) Tree rings of *Cedrus libani* at the northern boundary of its natural distribution, *IAWA Journal*, 24(1), 63-73.

Aussenac G., Valette J.C. (1982) Comportement hydrique estival de *Cedrus atlantica* Manetti, *Quercus ilex* L. et *Quercus pubescens* Willd. et de divers pins dans le Mont Ventoux. *Annals of Forest Sciences*, 19 (1), 41-62.

Aussenac G. (1984). Le C  dre, essai d'interpr  tation bioclimatique et   cophysiologique, Bulletin de la Soci  t   Botanique de France. *Actualit  s Botaniques*, 131:2-4, 385-398.

Boydak M. (2003) Regeneration of Lebanon cedar (*Cedrus libani* A. Rich.) on karstic lands in Turkey. *Forest Ecology and Management*, 178, 231-243.

Brooker, R. Maestre, F. & Callaway, R & Lortie C & Cavieres L. & Kunstler G. & Liancourt P. & Tielb  rger K. & Travis J. & Anthelme F. & Armas C. & Coll L. & Corcket E. & Delzon S. & Forey E. & Kikvidze Z. & Olofsson J. & Pugnaire F. & Quiroz C. & Michalet R. (2007) Facilitation in plant communities: The past, the present, and the future. *Journal of Ecology*, 96, 18 - 34.

Brown, C. D., Vellend, M. (2014) Non-climatic constraints on upper elevational plant range expansion under climate change. *Proceedings of the Royal Society, Biological Sciences*, 281: 2014.1779.

Cahill A., Aiello-Lammens M., Fisher-Reid M., Hua X, Karanewsky C., Yeong Ryu H, Sbeglia G., Spagnolo F., Waldron J., Warsi O., Wiens J. (2013) How does climate change cause extinction? *Proceedings of the Royal Society, Biological Sciences*, 280: 2012.1890.

Carter N., Prince D. (1985). The effect of climate on plant distributions By Richard N. Carter, Stephen D. Prince Book: The Climatic Scene –Edition 1st Edition First Published 1985 Imprint: Routledge - 20p.

Doublet V. (2020). Interactions biotiques et dynamiques des populations : approches empiriques et th  oriques de la pr  dation pr  -dispersion des graines par les insectes. Sciences agricoles. Universit   Montpellier. NNT : 2020MONTG007.

Ezzahiri M. & Belghazi B. (2000). Synth  se de quelques r  sultats sur la r  g  n  ration naturelle du c  dre de l'Atlas au Moyen Atlas (Maroc). *Science et changements plan  taires. S  cheresse*, 11: 79-84.

G  ney, A., Zweifel, R., Turkan, S., Zimmermann, R., Wachendorf, M. & G  ney, C.O. (2020) Drought responses and their effects on radial stem growth of two co-occurring conifer species in the Mediterranean mountain range. *Annals of Forest Science*, 77, 105.

G  ney, A., Kupperts, M., Rathgeber, C., Sahin, M. & Zimmermann, R. (2017). Intra-annual stem growth dynamics of Lebanon Cedar along climatic gradients. *Trees-Structure and Function*, 31, 587-606.

Guinier, P. (1952). Le r  gime forestier au Liban au II  me si  cle. *Revue Foresti  re Fran  aise*, 3, 141-144.

Guiot J, Cramer W (2016). Climate change: The 2015 Paris Agreement thresholds and Mediterranean basin ecosystems. *Science*, 354, 465-468.

Hajar L., Ha  dar-Boustani M., Khater C., Cheddadi R. (2010). Environmental changes in Lebanon during the Holocene: Man vs. climate impacts. *Journal of Arid Environments*, 74 (7), 746-755.

Hajar L., Fran  ois L., Khater C., Jomaa I., D  qu   M., Cheddadi R. (2010). *Cedrus libani* (A. Rich) distribution in Lebanon: Past, present and future. *Compte Rendus BioLogiques*, 333 (8), 622–630.

Hargreaves AL., Samis KE., Eckert CG. Are species' range limits simply niche limits writ large? (2014) A review of transplant experiments beyond the range. *American Naturalist*, 183(2), 157-73.

Hepper, F.N. (2001) The Cedar of Lebanon in History. *Archaeology & History in Lebanon*, 2-7.

IPCC, 2021: Summary for Policymakers. In: Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Masson-Delmotte V., Zhai P., Pirani A., Connors S. L., Péan C., Berger S., Caud N., Chen Y., Goldfarb L., Gomis M. I., Huang M., Leitzell K., Lonnoy E., Matthews J.B.R., Maycock T. K., Waterfield T., Yelekçi O., Yu R. and Zhou B. (eds.)]. Cambridge University Press.

Karger, D.N., Conrad, O., Böhner, J., Kawohl, T., Kreft, H., Soria-Auza, R.W., Zimmermann, N.E., Linder, H.P. & Kessler, M. (2017) Climatologies at high resolution for the earth's land surface areas. *Scientific Data* 4, 170122.

Khuri S., Shmoury M.R., Baalbaki, R. Maunder M., Talhouk S.N. (2000). Conservation of the Cedruslibani populations in Lebanon: history, current status and experimental application of somatic embryogenesis. *Biodiversity and Conservation* 9, 1261–1273.

Liphshitz, N., Biger, G. (1991). Cedar of lebanon (cedruslibani) in Israël during antiquity. *Israel Exploration Journal*, 41, 167-175.

Körner, C., Basler, D., Hoch, G., Kollas, C., Lenz, A., Randin, C. F., Vitasse, Y., Zimmermann, N. E. (2016). Where, why and how? Explaining the low-temperature range limits of temperate tree species. *Journal of Ecology*, 104(4), 1076-1088.

Lepoutre, B. (1961). Recherches sur les conditions édaphiques de régénération des cédraies marocaines. *Annales de la Recherche Forestière au Maroc*, 6: 1-211.

Lopez-Tirado, J., Vessella, F., Stephan, J., Ayan, S., Schirone, B. & Hidalgo, P.J. (2021). Effect of climate change on potential distribution of *Cedruslibani* A. Rich in the twenty-first century: an Ecological Niche Modeling assessment. *New Forests*, 52, 363-376.

Loffet H.C. (2004). Sur quelques espèces d'arbres de la zone syro-palestinienne et libanaise exportées vers l'Égypte Pharaonique, *Archaeology and History in Lebanon*, 10 -33.

Maestre, F.T., Valladares, F. & Reynolds, J.F. (2005). Is the change of plant-plant interactions with abiotic stress predictable? A meta-analysis of field results in arid environments. *Journal of Ecology*, 93, 748-757.

Messinger, J., Güney, A., Zimmermann, R., Ganser, B., Bachmann, M., Remmele, S. & Aas, G. (2015). Cedruslibani: A promising tree species for Central European forestry facing climate change? *European Journal of Forest Research*, 134, 1005-1017.

Nemer N., El Beyrouthy M., Lahoud C., Mnif W., Bashour I., Kwar N. (2014) The influence of soil properties on the development of *Cephalciatannourinensis* Chevin (Hym. Pamphiliidae) infesting the cedar forests in Lebanon. *African Journal of Biotechnology*, 13, 4369–4381

Paquette, A., Hargreaves, A.L. (2021) Biotic interactions are more often important at species' warm versus cool range edges. *EcologyLetters*, 00, 1– 12.

Quezel, P. (1998) Cèdres et cédraies du pourtour méditerranéen : signification bioclimatique et phytogéographique. *Forêt méditerranéenne*, 19, 243-260.

Quezel P., Barbero M. (1985) - Carte de la végétation potentielle de la région méditerranéenne, I : Méditerranée Orientale. Edit. *CNRS*, Paris, 69 p.

Regato P., Salman R. (2008). Mediterranean mountains in a changing world: guidelines for developing action plans, *IUCN Centre for Mediterranean Cooperation*.

Svenning, J.-C., Normand, S., & Skov, F. (2008). Postglacial dispersal limitation of widespread forest plant species in nemoral Europe. *Ecography*, 31(3), 316-326.

Talhok S.N., Zurayk R., Khuri, S. (2001) Conservation of the coniferous forests of Lebanon: past, present and future prospects. *Oryx*, 35, 206-215.

Toth J.(1978). Contribution à l'étude de la fructification et de la régénération naturelle du Cèdre de l'Atlas (*Cedrus atlantica* Manetti) dans le sud de la France. Thèse Docteur Ingénieur, Université Marseille 136 p.

Vernet J.-L. (1990). Man, and vegetation in the Mediterranean area during the last 20,000 years, in: F di Castri, A.J. Hansen, M. Debussche (Eds.), Biological Invasions in Europe and the Mediterranean Basin, *Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Netherlands*.

VI Chapitre 6 : Discussion

VI.1 Problématique de recherche et originalité du travail présenté

Au cours des dernières décennies, le changement climatique a influé sur les systèmes naturels et humains de tous les continents. Le climat du bassin méditerranéen dépend de manière forte du climat global de la planète. Les modèles d'évolution du climat pour le siècle à venir, par rapport à la moyenne de référence du siècle dernier montrent en région méditerranéenne à l'horizon 2071-2100 une hausse des températures moyennes, une augmentation des épisodes de sécheresse (GIEC, 2021) et surtout une nette aggravation de la sécheresse estivale (Somot et al., 2008). Or, le climat est l'un des principaux facteurs de la diversité mondiale le long des gradients de latitude et d'altitude (Humboldt 1807, Merriam 1894, Francis et Currie, 2003, Willig et al., 2003) et est sans aucun doute un déterminant majeur de la répartition des espèces, quels que soient les taxons (Woodward, 1987 ; Kearney et Porter, 2009). Il est ainsi plus crucial que jamais de déterminer les liens entre le climat et la répartition des espèces pour combler le manque d'informations sur leur réponse au changement climatique qui entrave le développement de modèles quantitatifs de la migration spatiale des espèces végétales face au réchauffement en cours.

Nous avons dans ce contexte tenté de construire une approche d'étude de la tolérance au froid, à la chaleur et à la sécheresse pour quatre essences forestières méditerranéennes fréquentes au Moyen-Orient. Cette approche a été utilisée pour tester les hypothèses avancées dans la littérature scientifique afin d'expliquer les limites de répartition géographique des espèces de façon à mieux comprendre les freins à leur migration et leur capacité de résistance dans un contexte climatique en évolution rapide. Les approches mises en œuvre ont permis d'approfondir les connaissances de base sur i) les exigences écologiques des espèces forestières méditerranéennes et ii) les facteurs limitants leur répartition géographique dans la nature. D'autre part, notre approche a également permis de proposer des applications des résultats obtenus pour les décideurs et gestionnaires des forêts méditerranéennes du Moyen-Orient. Les limites climatiques établies dans cette étude permettent de définir les conditions optimales pour le développement des semis des essences au cours des premières années. Elles remettent en partie en question les modèles prévisionnels concernant la colonisation vers le Nord ou les altitudes plus élevées des espèces ainsi que leur capacité de résistance à long terme dans leur aire actuelle.

VI.2 Limites des approches méthodologiques actuelles utilisées pour expliquer la distribution des espèces

Bien que de nombreuses approches aient été utilisées pour comprendre les impacts climatiques futurs sur la distribution des espèces afin de prédire leurs réponses aux nouveaux défis environnementaux, elles présentent des limites à l'échelle de l'espèce ou de l'écosystème tout entier. Les modèles corrélatifs de distribution des espèces sont les principaux modèles utilisés pour évaluer l'emplacement et la taille des futurs habitats générés par les conditions climatiques futures (Franklin, 2010). L'une des difficultés essentielles de cette approche réside dans le fait qu'elle s'appuie sur quatre hypothèses fortes, qui ne sont

pas, ou rarement, vérifiées dans les conditions naturelles: (i) l'aire géographique est en équilibre avec la niche climatique de l'espèce, c'est-à-dire que l'espèce a exploré toutes les conditions environnementales où elle peut se maintenir ; (ii) le climat est la composante principale de la niche écologique ; (iii) la gamme de tolérance de l'espèce est statique dans le temps ; (iv) toutes les populations de l'espèce partagent la même niche écologique (Chardon et al., 2020 ; Schleuning et al., 2020). Un autre problème très important dans les approches corrélatives réside dans les corrélations entre facteurs environnementaux qui implique que les variables sélectionnées dans les modèles ne sont pas obligatoirement les facteurs causaux de la distribution des espèces. Les principales corrélations se trouvent entre facteurs abiotiques (e.g. température et précipitations) ou entre facteurs abiotiques et biotiques (e.g. : niveau de sécheresse et niveau de compétition,) voire entre facteurs écologiques et historiques (e.g. limites froides et limites de dispersion pour la remontée en latitude/altitude post-glaciaire des espèces). Il en résulte qu'un changement de corrélations entre une variable sélectionnée dans un modèle et un facteur causal de distribution entraîne des erreurs de prédiction de la distribution future des espèces. L'approche corrélative a enfin été critiquée (Dormann, 2007 ; Fitzpatrick et Hargrove, 2009) parce qu'elle ignore les interactions complexes entre espèces, qui peuvent elles-mêmes changer à mesure que le climat change (Schmitz et al., 2003) et par la suite fausse les prédictions des futures distributions.

Les approches de modélisation mécanistes proposent une alternative aux approches corrélatives. Elles reposent sur des réponses explicites des espèces (p. ex., croissance, survie, reproduction, phénologie) aux variables climatiques et certaines mettent l'accent sur le rôle de la phénologie (Chaine, 2000). Cependant, les données nécessaires à la mise en œuvre de tels outils sont difficiles à recueillir en raison de la nécessité de prendre en compte les cycles de vie entiers et la physiologie des espèces (Lawler et al., 2006) et ces modèles ont été limités à un petit nombre d'espèces (Morin et al. 2007b ; Sinervo et al. 2010 ; Diamond et al. 2012). Les modèles mécanistes ne prennent d'autre part pas en compte d'autres variables non climatiques, comme celles liées i) au sol pour la détermination des zones favorables (Piedallu et al. 2009 ; Bertrand et al. 2012), ii) à la dynamique des populations (Dullinger et al., 2012), iii) à la capacité de dispersion des espèces et aux barrières physiques à la dispersion (Svenning et al., 2008), iv) aux interactions biotiques (Wisz et al., 2013) ou encore v) aux effets locaux de microtopographie qui peuvent jouer le rôle de refuges pour les espèces (Harwood et al., 2014).

D'autre part, les expériences à l'échelle de l'individu en serre et en chambre de culture contrôlée, qui manipulent la température, le CO₂ et d'autres facteurs physiques, ainsi que les manipulations expérimentales sur le terrain, présentent chacune des avantages et des limites. Ces types d'expérimentations sont rares et difficiles à réaliser pour l'ensemble des limites de répartition d'une espèce. Tester simultanément différentes hypothèses concernant l'ensemble de l'aire d'une espèce, et encore plus pour plusieurs espèces, est presque impossible (Morin et al., 2011).

Enfin pour comprendre certains phénomènes, il est parfois nécessaire d'explorer la physiologie des organismes à l'échelle des organes, du fonctionnement des cellules, ou avec une approche moléculaire ainsi que le déterminisme génétique des traits des plantes. Cependant, le comportement climatique des espèces déterminé à partir d'expérimentations menées à l'échelle infra-organisme conduit souvent à d'importantes incertitudes liées à la différence d'échelles d'organisation et de durée entre la cellule ou l'organe soumis à

expérimentation pendant quelques semaines et l'ensemble des populations de l'espèce couvrant son aire de répartition depuis plusieurs siècles (Brown, 1995 ; Pelini et al., 2011 ; Stuble et al., 2013).

Pour dépasser les limites des approches proposées, il est utile de proposer des approches novatrices pour approfondir le lien entre le climat et les limites climatiques de répartition et définir la niche climatique des espèces. Les manipulations expérimentales en conditions naturelles et à grande échelle spatiale fournissent une approche unique permettant une évaluation directe du rôle causal des facteurs climatiques sur la distribution des espèces (Breeman 1988 ; Loehle 1998 ; Hargreaves et al., 2014).

VI.3 Dispositif expérimental exceptionnel

VI.3.1 Actions expérimentales sur le terrain : Clé pour une compréhension approfondie de la niche des espèces et des limites géographiques de leur distribution

L'approche expérimentale se distingue par sa capacité à établir des relations causales directes entre les facteurs environnementaux et les réponses des plantes. Contrairement aux approches corrélatives ou fonctionnelles, où les variables peuvent être fortement corrélées entre elles, l'expérimentation permet de décorrélérer ces variables pour isoler leurs effets respectifs. Par exemple, dans notre dispositif expérimental, nous avons contrôlé et séparé les facteurs de chaleur, sécheresse, et compétition. Ainsi, la compétition est uniforme à travers tous les niveaux de température et de sécheresse, et l'apport d'eau est constant pour tous les niveaux de température. Cette méthodologie garantit que tout effet observé, tel que celui de la sécheresse, ne peut être attribué à des variations de température ou de compétition, éliminant ainsi les confusions dues aux corrélations entre variables. Contrairement à certaines approches fonctionnelles, qui se concentrent sur certains processus spécifiques comme la phénologie, l'expérimentation reposant sur le niveau de survie des plantes entières, englobe l'ensemble des processus physiologiques, permettant ainsi une analyse complémentaire. Enfin, l'expérimentation prenant en compte la plante dans son intégralité, elle intègre tous ses organes et leurs interactions spécifiques avec le climat. Cela permet d'évaluer la réponse globale de la plante, tenant compte de la sensibilité spécifique de chaque organe aux conditions environnementales. Cette approche intégrant l'ensemble de la plante offre une compréhension plus nuancée et précise des impacts climatiques sur les plantes, complétant ainsi les études qui se concentrent uniquement sur des organes spécifiques ou des processus isolés.

Les expériences de transplantation sont de plus en plus considérées comme pertinentes pour analyser la réponse des traits au changement climatique le long des gradients environnementaux (De Frenne et al., 2014), pour comprendre le changement d'altitude des espèces non indigènes envahissantes (Alexander, van Kleunen, Ghezzi, & Edwards, 2012 ; Kollmann et Bañuelos, 2004) et pour identifier les limites potentielles de la niche avec des transplantations au-delà de l'aire de répartition de l'espèce (Hargreaves, Samis et Eckert, 2014 ; Lee-Yaw et al., 2016).

Malgré l'importance de comprendre le rôle du climat dans la délimitation des aires géographiques des espèces (Clark, Poulsen, Levey et Osenberg, 2007), peu d'études ont finalement testé expérimentalement

la limitation des aires géographiques par l'ensemencement ou la transplantation au-delà des limites actuelles de répartition. De plus, parmi les rares études ayant évalué la capacité et la performance des espèces hors de leur aire de distribution, la plupart se sont limitées à une seule espèce, avec une portée spatiale et temporelle restreinte (Hargreaves et al., 2014 ; Nooten & Hughes, 2017). Bien que les limites froide et chaude de l'aire de répartition soient sensibles au réchauffement climatique (Paquette & Hargreaves, 2021), seule une limite de répartition est le plus souvent testée par taxon dans la plupart des expériences de transplantation étudiées (Paquette & Hargreaves, 2021, Nooten & Hughes, 2017). La marge froide a été testée plus souvent pour la bonne compréhension des limites de colonisation des aires froides devenues favorables avec le réchauffement climatique en cours. L'expérience de transplantation la plus élémentaire à deux sites utilisant des populations sources intérieures et 1 site de transplantation est de loin le plus fréquemment mis en place (Hargreaves et al., 2014). Bien que les modèles à deux sites puissent identifier les contraintes de niche, ceux qui placent le site de contrôle à l'intérieur de l'aire de répartition ne permettent pas de déterminer si les populations de bordure sont véritablement autonomes ou si elles constituent des puits démographiques. Cette approche ne permet pas non plus de détecter si les populations situées en limite de l'aire de répartition sont mieux adaptées aux conditions climatiques plus extrêmes rencontrées au-delà de cette limite (Pulliam 2000).

VI.3.2 Vue d'ensemble de l'état actuel des expériences de transplantation

A l'échelle mondiale, la plupart des études récentes impliquant des expériences de transplantation le long des gradients environnementaux concernent les espèces des zones tempérées. Ces études ont été réalisées au sein de l'aire géographique de l'espèce et/ou à la limite de l'aire de répartition. En général, les individus d'une espèce ou d'un groupe d'espèces ont été prélevés en un seul endroit en collectant des graines (chez les plantes) ou des individus et transplantés dans de nouveaux climats dans des sites situés à des latitudes ou à des altitudes différentes. L'objectif de ce déplacement consiste souvent à avoir des différences de température de l'ordre de 2 à 3°C entre le site de prélèvement et le site de transplantation, simulant ainsi certains aspects du climat projeté dans un avenir proche ou à moyen terme (environ 20 à 40 ans). Relativement peu d'expériences ont conduit à déplacer des individus complètement en dehors de l'aire de répartition de l'espèce ou ont mesuré les changements dans les interactions entre les espèces, la structure des communautés ou les processus des écosystèmes (Nooten & Hughes, 2017). Nous avons jugé utile de faire la distinction entre les différents types d'expériences de plantations afin de positionner l'expérimentation réalisée dans notre thèse par rapport aux pratiques réalisées à l'échelle internationale.

Les expériences de translocation (translocation experiment) (expérience type 2 de la Figure 41) : L'UICN définit la translocation comme étant le mouvement dirigé par l'Homme d'organismes vivants d'un lieu donné vers un autre (IUCN/SSC 2013). Cette définition est très générique. Dans la suite de ce manuscrit, nous adopterons une définition plus précise et appliquée de la translocation végétale : il s'agit du transfert de plantes ou de matériel végétal régénératif, provenant soit d'une collection ex situ, soit d'une population naturelle, vers une nouvelle localisation (appelée site d'accueil), généralement en milieu naturel (Commander et al. 2018). Les translocations sont de plusieurs types selon l'emplacement du site d'accueil et la répartition géographique des populations dans le passé et actuellement. Nous nous basons sur plusieurs articles

donnant des définitions aux différents termes autour de la translocation (Seddon 2010 ; IUCN/SSC 2013 ; Hållfors et al. 2014 ; Corlett 2016) :

i) **Renforcement** : Ajouter des individus d'une espèce à une population existante dans le but d'améliorer la viabilité de la population en augmentant sa taille, la diversité génétique et/ou la représentation de groupes démographiques ou de stades démographiques spécifiques ;

ii) **Réintroduction** : tentative d'établissement d'une population dans un site ou un type d'habitat où elle n'est plus présente (disparue localement). Cela peut faire partie du processus de restauration ou de reconstruction d'un habitat où la présence de l'espèce était déjà connue ;

iii) **Introduction** : Tentative d'établissement d'une population dans un site où elle n'a jamais été présente auparavant, mais qui se trouve à l'intérieur de l'aire de répartition connue de l'espèce et qui fournit un habitat semblable à celui des occurrences connues ;

iv) **Migration assistée** : La migration assistée ou colonisation assistée, consiste à déplacer des individus au-delà de la limite froide de leur distribution actuelle dans des climats susceptibles de prévaloir dans l'aire actuelle lors de la seconde moitié du XXI^e siècle. En réponse aux changements climatiques, ce type de translocation consiste à établir une espèce, par exemple de jeunes semis d'espèces d'arbres et d'arbustes en provenance de régions plus chaudes et plus sèches indigène à de plus hautes altitudes et/ou latitudes à l'extérieur de leur aire de répartition à des fins de conservation (Butt et al. 2021 ; Diallo et al. 2021).

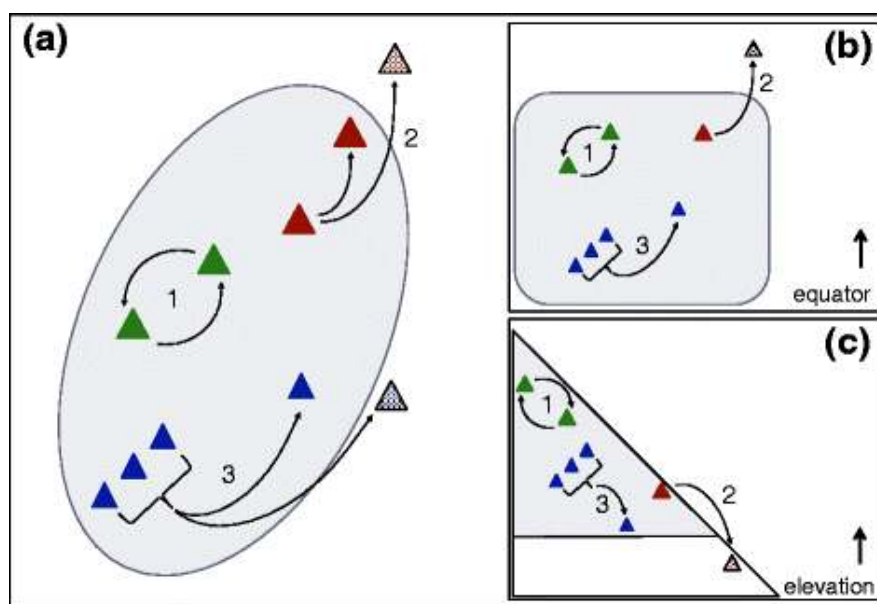


Figure 41 : **Types d'expériences de transplantation** : (a) Des individus d'espèces ou des groupes d'espèces sont soit (1) transplantés réciproquement, soit (2) uni-directionnellement à partir d'une source ou (3) à partir de plusieurs sources à l'intérieur de leur aire de répartition ou au-delà de leur aire de répartition actuelle dans un nouveau climat, de manière (b) latitudinale ou (c) altitudinale. Les triangles remplis montrent des individus à l'intérieur de leur aire de répartition, les triangles hachurés montrent des individus déplacés en dehors de leur aire de répartition vers un climat plus chaud pour simuler les conditions futures (bc-2 ; bc-3). Le type 1 permet de vérifier si les individus d'une espèce sont adaptés localement et comment ils se comportent dans des climats plus chauds au sein de l'aire de distribution de l'espèce. Les

expériences de type 2 visent à déterminer si les individus d'une espèce peuvent survivre dans des conditions climatiques futures au-delà de leur aire de répartition actuelle. Les expériences de type 3 peuvent être utilisées pour étudier l'adaptation génotypique ou environnementale, en transplantant des individus d'espèces provenant de plusieurs endroits dans une nouvelle zone (3) (à l'intérieur ou à l'extérieur de l'aire de répartition), soit à une latitude (b), soit à une altitude (c) différentes (Nooten & Hughes, 2017).

Les expériences de jardin commun (expérience type3 de la Figure 41) (common gardens en anglais) sont des plantations intérieures (réalisées dans des environnements contrôlés, comme des serres ou des chambres de croissance, où les conditions climatiques peuvent être strictement régulées) ou extérieures (réalisées dans des environnements naturels ou semi-naturels) d'espèces ou de populations collectées dans plusieurs lieux géographiques distincts et cultivées ensemble dans des conditions partagées (Berend et al., 2019). Une expérience de jardin commun consiste à cultiver ou élever des organismes provenant de différentes populations ou environnements dans un seul environnement contrôlé et commun pour observer l'effet des différences génétiques entre populations ou espèces sur leur réaction au climat. Ces expériences examinent comment les traits héréditaires et la plasticité phénotypique influencent les réponses des populations aux conditions climatiques et sont façonnées par la sélection naturelle pour optimiser leur persistance. Les expérimentations en jardin commun permettent d'aborder des questions clés sur l'adaptation au climat, telles que : (1) Les populations d'une même espèce montrent-elles des différences significatives de performance et de persistance dans un même environnement ? (2) Les populations locales surpassent-elles systématiquement celles provenant d'autres zones climatiques ? (3) Quels traits spécifiques et gènes associés régissent les réponses climatiques des populations ? (4) Quels gradients climatiques influencent le plus fortement les spectres de traits et les optima de fitness ? Ensemble, ces questions constituent un cadre global permettant aux expériences de jardin commun de mieux comprendre la résilience des espèces face au changement climatique et d'évaluer leur capacité d'adaptation (Schwinning et al., 2022).

Les expériences de transplantation réciproque (reciprocal transplant experiments) (expérience type1 de la Figure 41) impliquent le transfert réciproque d'organismes ou de populations d'un environnement à un autre. Dans cette méthode, deux populations différentes de la même espèce sont choisies et des individus de chaque population sont transplantés dans l'environnement de l'autre **à l'intérieure de leur aire de répartition** (Nooten & Hughes, 2017).

Les expériences de transplantation (transplant experiments) (expériences type 2 et 3 de la Figure 41) consistent à déplacer des individus d'une même espèce dans de nouveaux habitats climatiques et à étudier leurs réponses aux nouvelles conditions au sein ou en dehors de leur aire naturelle de répartition, soit à une latitude ou une altitude différente de celle du site de prélèvement (Nooten & Hughes, 2017 ; Zimmermann et al., 2009). Cette approche permet d'étudier l'effet du climat sur la survie et la croissance des espèces une fois placées au cœur, aux marges froides ou chaudes, ou au-delà de la marge froide et en deçà de la marge chaude de leur aire de distribution. Les expériences de transplantation permettent d'étudier la niche climatique des espèces, c'est-à-dire leur gamme de tolérance aux conditions climatiques, ainsi que les facteurs déterminant les limites froides et chaudes de leur distribution.

Étant donné que l'objectif principal de notre étude est d'analyser la niche climatique de quatre essences forestières méditerranéennes fréquentes au Liban, ainsi que les facteurs responsables des limites climatiques froides et chaudes de leurs aires de distribution, nous avons choisi de mettre en place **des expériences de transplantation le long d'un gradient thermique dépassant les limites naturelles de distribution des espèces étudiées**. En comparant la survie et la croissance des espèces à l'intérieur et à l'extérieur de leurs aires de répartition, ces expériences constituent un outil puissant pour répondre à la problématique de la thèse. Elles permettent d'évaluer si la qualité de l'habitat diminue à mesure que l'on s'approche des limites de l'aire de répartition et si au-delà, elle devient impropre à la survie des espèces. Cette approche aide également à déterminer si les limites de l'aire de répartition coïncident avec les limites de la niche climatique et à en identifier les causes immédiates (Gaston 2003).

Afin de positionner l'originalité de notre approche, nous avons effectué une recherche documentaire avec la requête « ("*climate change*" or "*climate warming*") and ("*transplant experiment*" or *translocation*) and *mediterrane** » dans le *Web of Science*. Nous avons décidé de ne pas inclure les études portant sur les jardins communs dans notre recherche pour deux raisons principales. Premièrement, un jardin commun unique ne permet pas de déterminer les limites de l'adaptabilité des espèces, ni de documenter les traits associés qui pourraient compromettre la survie des populations. Deuxièmement, les expériences de jardins communs n'incluent généralement pas des individus et des sites situés en limite d'aire de distribution, qui sont essentiels pour détecter les limites où les populations locales pourraient devenir non viables (Schwinning et al., 2022).

Nous avons identifié 51 études répondant aux critères définis dans la requête visant à aborder les impacts liés au changement climatique par transplantation en région méditerranéenne. Après une vérification minutieuse des études ayant engagé ces types d'expériences de plantation, nous avons recensé 23 articles pertinents publiés à ce jour (Tableau 13). Les autres articles ne concernaient pas des expérimentations sur le terrain, mais plutôt des approches par modélisation, des méta-analyses, ou étaient hors sujet. Parmi les 6 études trouvées dans la littérature scientifique pour la région méditerranéenne impliquant des expériences de transplantation, 4 ne concernaient pas les végétaux.

À ce jour, seules deux études ont impliqué des expériences de transplantation de plantes dans un contexte méditerranéen i) pour évaluer l'effet du microclimat local (c'est-à-dire les gradients de lumière, d'humidité et de température sous la canopée) sur les stades initiaux de régénération des chênes (Meeussen et al., 2022), et ii) pour quantifier dans quelle mesure les changements dans l'abondance des plantes dus au réchauffement climatique étaient prédits par les performances écophysiologiques plutôt que par des traits morphologiques communs (Visakorpi et al., 2023).

Les expériences de Meeussen et al. (2022) ont été réalisées sur quatre espèces de Chênes européens dont deux espèces de chênes méditerranéens, le chêne chevelu (*Quercus cerris*) et le chêne vert (*Quercus ilex*), le long d'un gradient latitudinal de 1800 km s'étendant de l'Italie à la Suède, ainsi que sur plusieurs gradients microclimatiques à l'intérieur et au-delà.

Tableau 13 : Articles publiés concernant la région méditerranéenne ayant impliqué des expériences de plantation de type : transplantation, transplantation réciproque et translocation, obtenus à partir d'une recherche documentaire avec la requête « ("climate change" or "climate warming") and ("transplant experiment" or "translocation") and mediterrane » dans la base de données Web of Science.

Auteurs	Lieux	Espèce(s)	Types	Types de transplantations
Visakorpi et al., 2023	Alpes suisses	20 espèces différentes	Plantes herbacées	Transplantation
Meeussen et al., 2022	de l'Italie à la Suède	<i>Q. cerris</i> , <i>Q. ilex</i> , <i>Q. robur</i> and <i>Q. petraea</i>	Arbres	
Calosi et al., 20123	Bassin méditerranéen	<i>Platynereis dumerilii</i>	Métazoaire marin	
Musco et al., 2017	Bassin méditerranéen	<i>Astroides calycularis</i>	Corail	
Lombardi et al., 2015	Bassin méditerranéen	<i>Calpensia nobilis</i>	Bryzoaire / milieux aquatiques	
Rodolfo-Metalpa et al., 2010	Bassin méditerranéen	<i>Myriapora truncata</i>	Bryzoaire / milieux aquatiques	
Pinna et al., 2022	Bassin méditerranéen		Algues corallines	Transplantation et translocation
Metz et al., 2023	Israël	<i>Biscutella didyma</i> (Brassicaceae)	Plantes herbacées	Transplantation réciproque
Latreille et al., 2017	France	<i>Abies alba</i>	Arbres	
Sartoretto et al., 2024	Bassin méditerranéen	<i>Paramuricea clavata</i>	Corail	
Spatafora et al., 2022	Bassin méditerranéen	<i>Gobius incognitus</i>	Poisson (Gobie)	
Santin et al., 2022	Bassin méditerranéen	<i>Caulerpa cylindracea</i> (Chlorophyta, Ulvophyceae)	Algues	
Gentili et al., 2018	Italie	<i>Ribes sardoum</i>	Arbustes	Translocation
Di Baccio et al., 2024	Italie	<i>Parthenium argentatum</i> A. gray	Arbustes	
Martín-Alcón et al., 2016	Espagne	<i>Q. coccifera</i> , <i>Q. ilex</i> , <i>Q. faginea</i> et <i>Q. pubescens</i>	Arbres	
Bourougaaoui et al., 2021	Tunisie	<i>Thaumatococcus pinnatifidus</i>	Papillon	
Gasperini et al., 2021			Sol	
Bottner et al., 2000			Sol	
Stipich et al., 2023	Bassin méditerranéen	<i>Posidonia oceanica</i>	Herbe marine	
Pavón-Paneque et al., 2023	Bassin méditerranéen	<i>Patella ferruginea</i>	Invertébré marin	
Ahnelt, H. 2016	Bassin méditerranéen	<i>Siganus virgatus</i>	Poisson	
Rilov et al., 2021	Bassin méditerranéen		Algues	
Bennett et al., 2022	Bassin méditerranéen	<i>Posidonia oceanica</i>	Plante aquatique	

Quant à Visakorpi et al. (2023), ils ont mené leurs recherches le long d'un gradient altitudinal de 1000 m dans les Alpes suisses orientales, en se concentrant sur 16 espèces herbacées vivaces, choisies pour représenter plusieurs familles de plantes et fréquentes dans les pelouses alpines.

Tandis que les études de Meeussen et al. (2022) et Visakorpi et al. (2023) se concentrent sur des gradients climatiques de 8,2°C et 5°C respectivement, notre étude offre une couverture thermique plus large, qui atteint 12,4°C pour un gradient altitudinal de 2200m, et qui est plus représentatif des conditions méditerranéennes. Meeussen et al. (2022) ont uniquement étudié deux espèces de chênes méditerranéens réparties sur cinq sites, sans considérer l'effet hydrique ni les interactions biotiques interspécifiques, ce qui limite les possibilités d'analyse. Visakorpi et al. (2023), se sont concentrés sur des plantes vivaces à courte durée de vie réparties sur quatre sites expérimentaux situés à des altitudes inférieures à 2050 m, créant un gradient de réchauffement des températures et d'humidité du sol décroissante, mais sans examiner les effets combinés de la sécheresse et de la compétition interspécifique. Enfin, dans les expériences de transplantation menées par Meeussen et al. (2022), les conditions de culture des plants ne reflètent pas les conditions naturelles, Car les glands ont été directement semés dans des conteneurs pendant toute la durée de l'expérience, et l'effet de la provenance des espèces sur la germination et la performance des semis n'a pas été pris en compte, étant donné l'ampleur de l'étude.

Notre étude complète ces approches en évaluant non seulement la survie et la croissance des espèces en fonction d'un très important gradient d'altitude (et donc de température), mais aussi en intégrant des facteurs critiques tels que la sécheresse, avec des expérimentations d'arrosage, et la compétition intra et interspécifique dans des peuplements à forte densité. Cette approche multidimensionnelle permet de mieux capter la complexité des interactions écologiques dans le cadre méditerranéen, offrant ainsi des résultats plus applicables pour les stratégies de reboisement et de gestion forestière

Tandis que Meeussen et al. (2022) ont testé les conditions de migration assistée en implantant des placettes dans divers biomes européens, et que Visakorpi et al. (2023) ont évalué l'effet du réchauffement climatique sur l'abondance de 16 espèces de plantes alpines dans des sites plus chauds uniquement, notre étude intègre dans un même dispositif l'étude de la survie au-delà des limites « chaude » et « froide » des espèces. Cette approche présente une double originalité par rapport aux études précédentes à l'échelle méditerranéenne. D'une part, nous avons implanté les espèces dans des climats qui pourraient prévaloir au cours de la seconde moitié du XXI^e siècle dans leur aire actuelle, en particulier sous la limite altitudinale chaude. D'autre part, nous avons testé leur capacité à être performante dans le cadre d'une migration assistée au-delà de la limite froide de leur distribution actuelle.

Ainsi, les températures moyennes annuelles des sites de notre dispositif situés sous la limite chaude du cèdre sont supérieures de 6.6, 5.4, 4.2 et 1.8°C à celle de la limite chaude naturelle du cèdre, tandis que celle du site le plus élevé (Arz2, situé à 2330m d'altitude) est inférieure de près de 3°C à celle de sa limite froide naturelle (températures issues du modèle de décroissance des températures avec l'altitude établi à partir des températures mesurées sur les sites, voir tableau xx).

D'autre part, notre approche repose sur une sélection rigoureuse de sites aux conditions optimales, où toutes les variables, à l'exception de celle étudiée (le climat), sont maintenues constantes. Nous avons investi des efforts considérables pour rechercher et sélectionner des sites adaptés, et assurer une

préparation uniforme du sol et une maîtrise de la compétition entre les plantes. En manipulant progressivement la variable climatique seule dans ce cadre expérimental, nous garantissons raisonnablement que les effets observés peuvent être attribués aux variations climatiques entre sites. Cette approche réduit les biais potentiels liés à des facteurs non climatiques, tout en optimisant les ressources pour obtenir des résultats fiables.

Finalement, notre approche expérimentale des limites froides et chaudes des essences forestières en contexte méditerranéen constitue un puissant outil pour estimer leurs véritables niches climatiques. C'est dans cette optique que nous avons conçu et mis en place notre dispositif expérimental, le premier du genre en région méditerranéenne.

VI.4 Limites du dispositif expérimental

Si le dispositif expérimental a été élaboré pour appréhender la niche climatique des essences, trois points font défaut à la bonne connaissance de l'autécologie des essences forestières méditerranéennes étudiées : la période de vie étudiée liée à la durée de l'expérimentation, le manque de sites expérimentaux dans des zones climatiques importantes, l'absence de conditions forestières dans les sites étudiés liés aux choix expérimentaux réalisés.

VI.4.1 L'étude du premier stade de développement est nécessaire mais insuffisant pour l'étude de la niche écologique

Dans le cadre de cette étude, nous nous sommes concentrés exclusivement sur la niche des juvéniles, qui détermine les conditions environnementales nécessaires à la survie des jeunes plants. La niche des juvéniles est souvent plus restrictive que celle des autres stades de vie (e.g., Anderson et al., 2009) et est fréquemment considérée comme celle définissant le plus la niche écologique des espèces (e.g., Grubb, 1977 ; Young et al., 2005). En effet, cette niche est généralement la plus étroite du cycle de vie, ce qui la rend particulièrement limitante (Donohue et al., 2010 ; Niinemets, 2010 ; Postma & Ågren, 2016) et elle joue un rôle crucial dans la colonisation de nouveaux sites par les plantes (Schupp & Fuentes, 1995). Meeussen et al. (2022) ont également mené des expériences similaires à celles menées dans cette étude, sur les stades initiaux de régénération des chênes, en se focalisant sur des sujets âgés de moins de deux ans.

Nos résultats, obtenus à la limite froide du pin et des deux espèces de chênes, ont montré que trois ans suffisent pour déterminer certaines limites écologiques rencontrées dans les conditions naturelles (Figure 42). Par exemple, la limite altitudinale froide observée dans notre dispositif expérimental correspond globalement à celle rencontrée dans la nature pour ces trois espèces. Ces résultats nous ont permis d'identifier les conditions environnementales nécessaires à la survie des juvéniles établies après leur plantation.

Au-delà de sa limite altitudinale naturelle, le cèdre du Liban a montré un taux de survie supérieur à 75 % à des altitudes de 154 m et 495 m au-dessus de cette limite. Ces résultats, obtenus au stade juvénile,

révèlent que trois ans ne suffisent pas, pour cette essence, à déterminer avec précision sa limite froide. En effet, le taux de survie continue à diminuer à très haute altitude année après année au cours de la période d'expérimentation et pourrait donc continuer à décliner au-delà des trois ans étudiés (Figure 43). Par ailleurs, le fort taux de survie observé à altitude extrême suggère que la limite froide de cette essence forestière méditerranéenne pourrait se situer encore plus haut que le site le plus élevé de notre dispositif expérimental (Arz2).

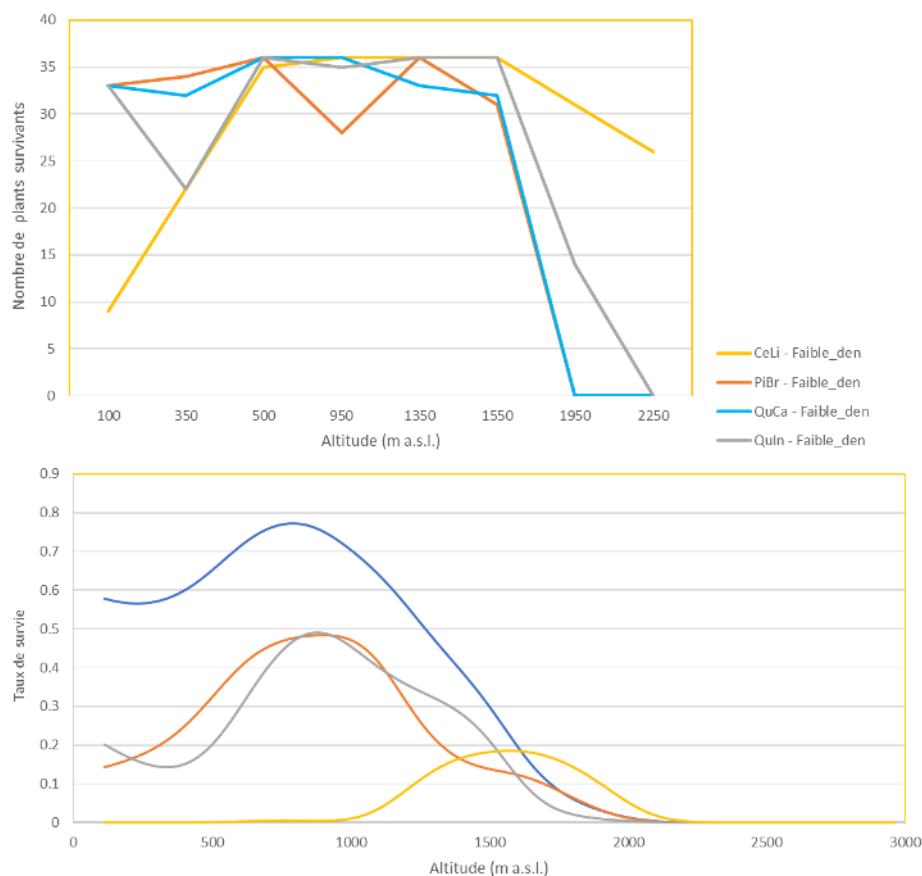


Figure 42 : Comparaison de la survie des plants des 4 essences forestières (CeLi : Cedrus libani ; PiBr : Pinus brutia ; QuCa : Quercus calliprinos ; QuIn : Quercus infectoria) dans le dispositif expérimental et en milieu naturel. En haut : nombre de plants survivants âgés de 3 ans en fonction des espèces et de l'altitude. En bas : courbes de réponse des essences forestières établies en conditions naturelles, modélisées par GAM à partir des relevés effectués dans le cadre de la thèse

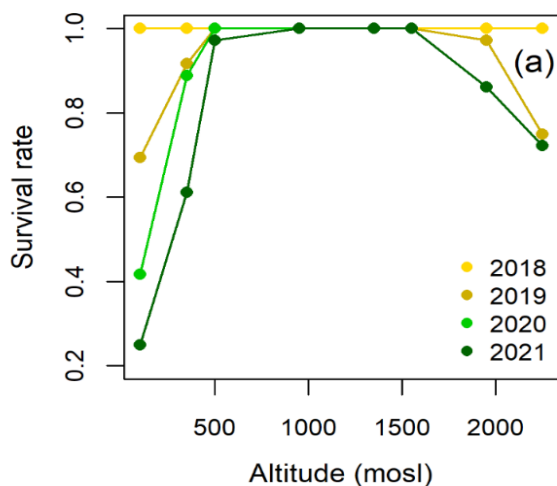


Figure 43 : Évolution du taux de survie du Cèdre du Liban (Cedrus libani) sur une période de trois ans après plantation, en fonction de l'altitude des sites expérimentaux, dans des plantations établies en conditions naturelles et sans concurrence

VI.4.2 Manque de sites expérimentaux

En ce qui concerne la répartition altitudinale des sites expérimentaux le long du gradient thermique, une dimension critique a été mise en évidence. Le protocole initialement défini, qui prévoyait un site tous les 300 mètres de dénivelé, n'a pas pu être entièrement suivi. Bien que cette tranche altitudinale ait été appliquée dans l'étude de Visakorpi et al. (2023), où les sites variaient de 200 à 400 mètres d'altitude entre eux, nous n'avons pas réussi à installer un site de basse à moyenne montagne entre Abdine (970 m) et Qnayour (1390 m), ni un site de haute montagne entre Becharré (1570 m) et Arz1 (1980 m). Malgré l'absence du site intermédiaire à 1100/1200m d'altitude, le taux de survie élevé des quatre espèces étudiées sur les sites de basse à moyenne montagne n'a pas constitué un obstacle majeur pour la détermination des limites chaudes des espèces. En revanche, le site manquant à 1700/1800 m d'altitude aurait permis une détection plus précise des limites froides des *Quercus calliprinos* et *infectoria* et de *Pinus brutia*. En effet, le taux de survie du pin et des deux chênes passe de 100 % à 1570 m d'altitude à 0 % à 1980 m d'altitude.

Notre étude confirme que la présence de sites situés au-delà des extrêmes climatiques des espèces étudiées est précieuse pour affiner notre compréhension des limites de leur niche et déterminer les causes sous-jacentes de ces limites. Pour obtenir des résultats expérimentaux plus robustes concernant les limites de l'aire de répartition, il est donc essentiel d'inclure plusieurs sites situés au-delà de l'aire actuelle, comme le suggèrent Hargreaves et al. (2014). Cependant, la multiplication des sites représente un coût important en termes de temps et de ressources.

Pour éviter de confondre une mauvaise sélection de site avec un habitat inhospitalier, Hargreaves et al. (2014) recommandent d'utiliser plusieurs sites d'expérimentation. Dans notre étude, par exemple, cette approche aurait pu permettre de confirmer que la mortalité des chênes *infectoria* sur le site de Kafarakka (320 m) était due à la présence d'une taupière proche, plutôt qu'à des conditions climatiques défavorables. De même, la faible croissance des jeunes arbres sur le site d'Abdine (970 m) aurait pu être plus facilement attribuée à de mauvaises conditions du sol plutôt qu'au climat. La multiplication des sites permet ainsi de mieux distinguer les effets spécifiques des interactions entre espèces et climat.

Finalement, des sites plus chauds et plus secs que le site le plus bas en altitude, situés plus au sud (de la région du Sud-Liban aux pays de la rive sud de la Méditerranée), auraient été très utiles pour détecter avec certitude les limites écologiques "chaudes" des deux chênes et du pin *brutia*. De même, des sites situés au-delà de 2500 m d'altitude auraient probablement permis de clarifier avec certitude la limite froide du cèdre.

VI.4.3 Plantation en pleine lumière, sans simulation des trouées en forêts

La régénération naturelle des forêts est un processus crucial pour assurer la durabilité des écosystèmes forestiers (Borja, 2014). Toutefois, dans le bassin méditerranéen, cette régénération est souvent entravée par divers facteurs abiotiques et biotiques, tels que la sécheresse estivale, les températures élevées et le pâturage (Barbeito et al., 2011 ; Manso et al., 2013). Par conséquent, comprendre la dynamique, et les facteurs influençant le succès ou l'échec de la régénération, ainsi que les interactions au niveau des semis,

peut fournir aux gestionnaires forestiers les informations nécessaires pour prendre des décisions éclairées en matière de gestion forestière (Borja, 2014).

De nombreuses études ont démontré que la disponibilité de la lumière est une variable essentielle déterminant la survie et la croissance des jeunes arbres qui ont des besoins en lumière très spécifiques (Valladares & Niinemets, 2008). Par exemple, Meeussen et al. (2022) ont inclus la variation de la structure forestière et la distance à la lisière de la forêt dans leurs expériences de transplantation pour étudier l'effet du microclimat local (c'est-à-dire les gradients de lumière, d'humidité et de température sous la canopée) sur les stades initiaux de régénération des chênes. En revanche, dans la présente étude et pour des raisons de coûts et de temps, nous n'avons pas examiné l'impact du couvert forestier (disponibilité de la lumière) sur la survie et la croissance des plants à partir de conditions de couvert contrastées. Les sites ont été installés en pleine lumière, ce qui limite notre capacité à prédire précisément la réussite de la régénération naturelle des essences étudiées sous différents types de couverts forestiers. Une extension potentielle de cette étude serait d'inclure le niveau d'ombrage comme variable microclimatique pour les plants non arrosés durant la période estivale, afin d'observer des niveaux de survie plus représentatifs des conditions naturelles et fournir aux gestionnaires des résultats plus opérationnels.

VI.4.4 Évaluation des réponses espèces-conditions environnementales : L'essentiel des mesures à l'échelle du plant

La capacité d'une plante à résister à des températures glaciales ou à un stress hydrique accru sans subir de dommages irréparables est connue sous le nom de tolérance au gel ou à la sécheresse (Kramer & Boyer, 1995). Pour évaluer la survie d'une plante entière dans des conditions de froid ou de sécheresse, nous avons examiné l'ensemble de la plante : cela inclut l'évaluation conjointe de la réaction des racines, des bourgeons, des feuilles et des tiges

Cette approche ne se limite pas à l'analyse des réponses individuelles de chaque organe ou processus, mais considère comment ces réponses se coordonnent pour maintenir la survie et la fonction de la plante entière. L'étude à l'échelle de la plante entière permet d'explorer les réponses des plantes aux stress environnementaux en prenant en compte plusieurs aspects simultanément, comme i) l'âge des organes (feuilles, bourgeons, racines néoformées, jeunes tiges) et leur position sur la plante (Pallardy, 2008), ii) les effets conjoints des conditions climatiques passées et présentes sur la performance des plantes (Walter et al., 2013 ; Lloret et al., 2011), iii) les interactions entre le stress hivernal et la sécheresse estivale (Volaire, 2008, Charrier et al., 2015), iv) les interactions entre les différents stades de développement des feuilles avec le froid et la sécheresse (Kozłowski, 1991), v) les variations de température à différentes échelles temporelles (diurnes/nocturnes, décade, saisonnières, interannuelles) (Way & Oren, 2010). Il est ainsi possible d'évaluer la performance d'une plante en termes de survie, de croissance (productivité), et de reproduction dans différents contextes écologiques (Lambers & Oliveira, 2019). Cela nous a permis de comparer comment les différentes espèces étudiées dans le cadre de ce travail réagissent à des conditions climatiques déterminées.

Finalement, notre méthodologie, fondée sur la culture de plants sur plusieurs sites où ils poussent en subissant naturellement les processus de gel et de stress hydrique, offre une approche rigoureuse pour

l'évaluation de la résistance au gel et à la sécheresse des espèces forestières méditerranéennes. Les plants ont été cultivés dans des conditions contrôlées, puis soumis à des essais en conditions réelles dans les zones climatiques d'intérêt. Les dommages causés par le froid ou la sécheresse ont été évalués par une observation visuelle à l'échelle de l'individu, conformément aux protocoles couramment appliqués pour l'évaluation des stress abiotiques sur le terrain (Atucha Zamkova et al., 2021). Cette approche permet de générer des données quantitatives et qualitatives pertinentes concernant la tolérance au gel et à la sécheresse en contexte méditerranéen, en intégrant les effets des pratiques culturales, telles que l'irrigation, et les caractéristiques spécifiques des zones climatiques.

VI.5 Apports fondamentaux sur les limites froides et chaudes

Les limites climatiques, qu'elles soient froides ou chaudes, définissent les frontières géographiques des aires de répartition des essences forestières. L'objet de ce chapitre est de discuter la position des limites altitudinales des essences étudiées au regard des données acquises, de la bibliographie et des données issues de GBIF puis d'analyser les facteurs responsables de ces limites froides et chaudes à partir des résultats obtenus à l'aide du dispositif expérimental et des relevés de terrain réalisés dans ce travail de thèse. Le positionnement préalable précis des limites altitudinales est nécessaire pour pouvoir comparer les performances des espèces au sein versus en dehors de leur gamme altitudinale.

VI.5.1 Position des limites altitudinales basse et haute des essences étudiées

Dans cette thèse, nous avons adopté une stratégie de positionnement des sites expérimentaux en vue d'aller au-delà des marges chaudes et froides des espèces étudiées. Cette approche nous a permis de tester la tolérance des espèces à des environnements extrêmes. Parallèlement aux sites expérimentaux installés, nous avons relevé la présence/absence des essences étudiées dans les conditions naturelles en vue d'évaluer leur distribution et leurs limites altitudinales au nord Liban (Tableau 21). Ces données, complétées par la bibliographie et des informations issues de la base de données GBIF sur la distribution spatiale et altitudinale des essences, va être utilisée dans ce chapitre pour préciser les limites altitudinales basse et haute de la distribution des essences étudiées.

VI.5.1.1 Répartition altitudinale et limites thermiques naturelles de *Cedrus libani* au Liban

Dans le chapitre 4 de cette thèse, intitulé « La niche climatique étonnamment large d'une espèce de montagne relique suscite l'espoir d'une survie dans le contexte du changement climatique », notre étude révèle que les populations de cèdres peuvent être repérées à partir de 1300 m d'altitude (5e percentile d'occurrence) dans les conditions naturelles. Elles sont principalement situées entre 1340 et 1710 m (25e-75e percentiles), avec un optimum d'altitude à 1540 m (Tableau 14). Elles régressent nettement vers 1830

m d'altitude (95e percentile d'occurrence). On peut définir la limite froide pour le cèdre à cette altitude ainsi que la limite supérieure des peuplements à couvert forestier fermé dans la région.

Tableau 14 : Répartition altitudinale en centiles des quatre essences forestières étudiées (*Cedrus libani*, *Pinus brutia*, *Quercus calliprinos*, *Quercus infectoria*) basée sur leur présence/absence dans 1023 parcelles de végétation étudiées en conditions naturelles dans le nord du Liban. Relevés effectués en mai 2020.

Centiles	<i>Quercus calliprinos</i>	<i>Pinus brutia</i>	<i>Quercus infectoria</i>	<i>Cedrus libani</i>
n	487	256	247	74
min	100	130	110	700
1	120	200	120	1240
5	220	290	230	1300
10	280	400	360	1320
20	400	520	610	1340
50	730	800	870	1540
80	1170	1150	1280	1740
90	1330	1350	1340	1810
95	1360	1550	1360	1830
99	1590	1640	1530	1850
max	1750	1690	1710	1860

Les données de GBIF analysées dans le chapitre sur le cèdre (Figure 29) fournissent la même gamme de températures pour cette espèce que celle trouvée à partir des relevés réalisés dans la thèse. L'ensemble de ces données est également cohérent avec les informations fournies par la bibliographie qui cite par exemple une gamme altitudinale située entre 1100 et 1950m pour le cèdre au Liban (Khuri et al., 2000). Par conséquent, les deux sites Arz1 et Arz2 sont situés au-dessus de la limite froide à l'échelle de l'aire de distribution, tandis que le site de Qnayouir (1390 m) se trouve proche de la limite de sa marge chaude. Les sites de Abdine (970 m), Rechdebbine (540 m), Kafarraka (320 m) et Thoum (110 m) se trouvent tous en dessous de la marge chaude du cèdre.

VI.5.1.2 Répartition altitudinale et limites thermiques naturelles de *Quercus infectoria* au Liban

Le chêne *Quercus infectoria* est documenté dans la littérature comme apparaissant à partir de 500 mètres d'altitude dans la zone euméditerranéenne du Liban. Il devient plus fréquent à partir de 800 mètres et atteint sa présence maximale entre 1000 et 1500 mètres d'altitude. Selon Dereix et al., 1999, l'espèce est rare en dessous de 500 mètres, tandis que Chouchani, 1972 précise qu'elle se trouve principalement entre 800 et 1200 mètres. D'après le rapport de Pabot, 1959 pour la FAO, *Quercus infectoria* est très peu présent dans la zone méditerranéenne inférieure (0-500 m), plus fréquent dans la zone méditerranéenne moyenne (500-1000 m), et abondant dans la zone méditerranéenne supérieure (1000-1500 m). Dans la zone du cèdre (1500-2000 m), l'espèce est très localisée et rarement présente au-delà de 1800 mètres. Les données de GBIF montrent qu'au Liban, le chêne *infectoria* se répartit principalement entre 1000 et 1600 m, et peut atteindre jusqu'à 1800 m (Figure 44). Notre étude révèle que les populations de chênes

infectoria peuvent être repérées à partir de 230m d'altitude (5e percentile d'occurrence) et sont principalement situées entre 610 et 1280 m (20e-80e percentiles), avec un optimum d'altitude à 870m. Elles régressent nettement vers 1530 m d'altitude (95e percentile d'occurrence). Par rapport aux données GBIF et à la bibliographie, elles apparaissent à plus basse altitude et ont tendance aussi à régresser en limite supérieure à des altitudes plus faibles que celles indiquées dans certaines références bibliographiques.

La limite froide supérieure de *Quercus infectoria* semble se situer autour de 1300-1500 mètres, avec des occurrences très limitées jusqu'à 1800 mètres. Par conséquent, le site de Qnayouir (1390 m) est situé à la limite de cette marge froide, le site de Becharré (1570 m) semble se situer juste au dessus, tandis que les deux sites de Arz1, et Arz2 se trouvent clairement au-delà de la limite froide de son aire de distribution naturelle. Quant à la limite chaude de *Quercus infectoria* au Liban, elle semble se situer autour de 500 mètres d'altitude, en dessous de laquelle l'espèce devient rare. Cette limite correspond à la zone méditerranéenne inférieure (0-500 m), incluant les plaines côtières et les basses altitudes du Liban, où les températures élevées et les conditions arides limitent la croissance de l'espèce. Ainsi, notre site de Rechdebbine, à 540 mètres d'altitude, se trouve au niveau de la limite de la marge chaude de *Quercus infectoria*, tandis que les sites de Kafarakka (320 mètres) et surtout de Thoum (110 mètres) se situent en dessous de cette limite.

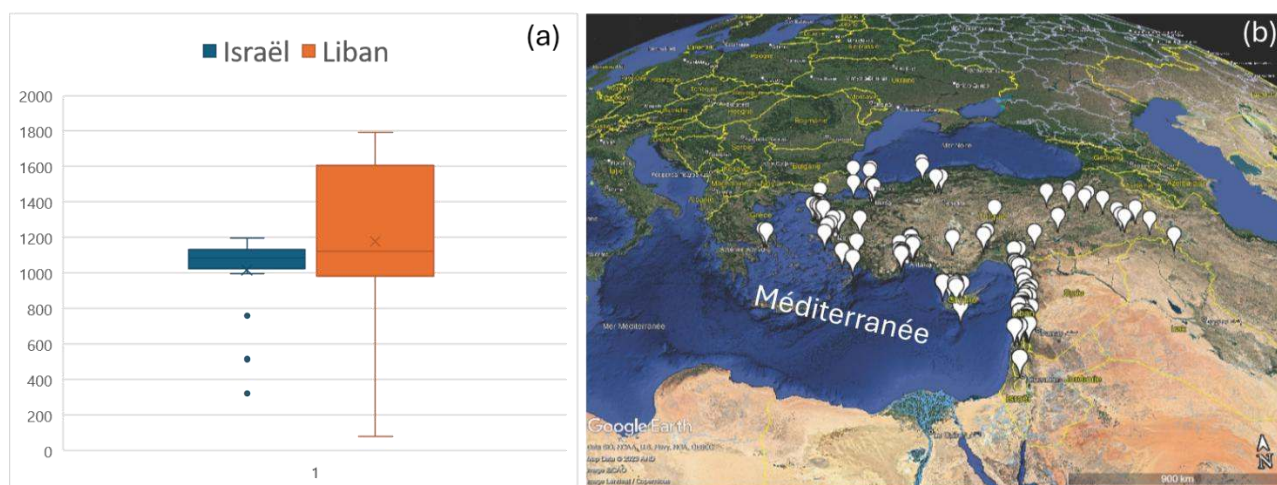


Figure 44 : (a) Répartition altitudinale de *Quercus infectoria* au Liban et en Israël, établie à partir de l'analyse de 67 sites. (b) Aire de distribution naturelle de *Quercus infectoria* Oliv., fondée sur l'analyse de 227 sites. Ces 227 sites, sélectionnés à partir de la base de données GBIF, constituent un sous-ensemble des 1 220 sites géoréférencés contenant cette espèce. Parmi ces 1 220 sites, 993 ont été exclus car situés hors de l'aire de distribution naturelle ou associés à d'autres espèces. Les 227 sites retenus se trouvent en Grèce, Turquie, Syrie, Chypre, Israël et Liban. Référence : GBIF.org (05 septembre 2024) GBIF Occurrence Download <https://doi.org/10.15468/dl.nt456w>.

VI.5.1.3 Répartition altitudinale et limites thermiques du *Pinus brutia* au Liban

Le Pin brutia, est un arbre originaire de la Méditerranée orientale, se trouvant à l'état spontané au Liban, notamment sur le versant occidental du Mont Liban, avec une concentration particulière dans les régions d'Akkar, du Liban central, et de Bkassine au sud. Selon Nahal (1986), les peuplements de Pin brutia dans le sud du Liban marquent la limite méridionale de son aire géographique. Dereix (1999) indique que cette essence est présente dans les étages thermoméditerranéen, euméditerranéen, et supraméditerranéen, et qu'elle peut pousser jusqu'à 1700 mètres d'altitude, démontrant sa remarquable capacité d'adaptation à diverses conditions climatiques. Cette adaptabilité est également soulignée par Chouchani (1972), qui observe que le *Pinus brutia* peut croître depuis le niveau de la mer jusqu'à 1500 mètres, avec des occurrences exceptionnelles à des altitudes de 1700 à 1800 mètres. Pabot (1959) ajoute que cette espèce est abondante dans la zone méditerranéenne inférieure (0-500 m), très abondante dans la zone méditerranéenne moyenne (500-1000 m), mais devient très localisée dans la zone méditerranéenne supérieure (1000-1500 m). Au-delà de 1500 mètres, dans la zone du cèdre (1500-2000 m), sa présence est extrêmement rare, voire inexistante. Les données de GBIF montrent qu'en Israël, le Pin brutia apparaît dès 200 m d'altitude, se répartit principalement entre 200 et 300 m, et peut atteindre jusqu'à 800 m, tandis qu'au Liban, il commence à 300 m, se trouve principalement entre 800 et 1250 m, et peut monter jusqu'à 1500 m (Figure 45). Notre étude révèle que les populations de ce Pin peuvent être repérées à partir de 290m d'altitude (5e percentile d'occurrence) et sont principalement situées entre 520 et 1150 m (20e-80e percentiles), avec un optimum d'altitude à 800m. Elles régressent nettement vers 1550 m d'altitude (95e percentile d'occurrence).

Finalement, la limite chaude inférieure du Pin brutia semble se situer autour de 200 mètres d'altitude, où l'espèce commence à être repérée. La limite froide du Pinus brutia se trouve aux alentours de 1500 mètres d'altitude, où les conditions hivernales deviennent trop rigoureuses pour sa survie. En conséquence, le site expérimental de Thoum, situé à 110 mètres d'altitude, pourrait se situer à la limite de la marge chaude pour ce pin, ce qui en fait un site potentiellement stressant pour cette espèce en raison des conditions climatiques difficiles. De plus, le site de Becharré (1570 mètres) se situe à la limite de la marge froide, tandis que les sites de Arz1, et Arz2 se trouvent au-delà de la limite froide de l'aire de distribution naturelle de *Pinus brutia*.

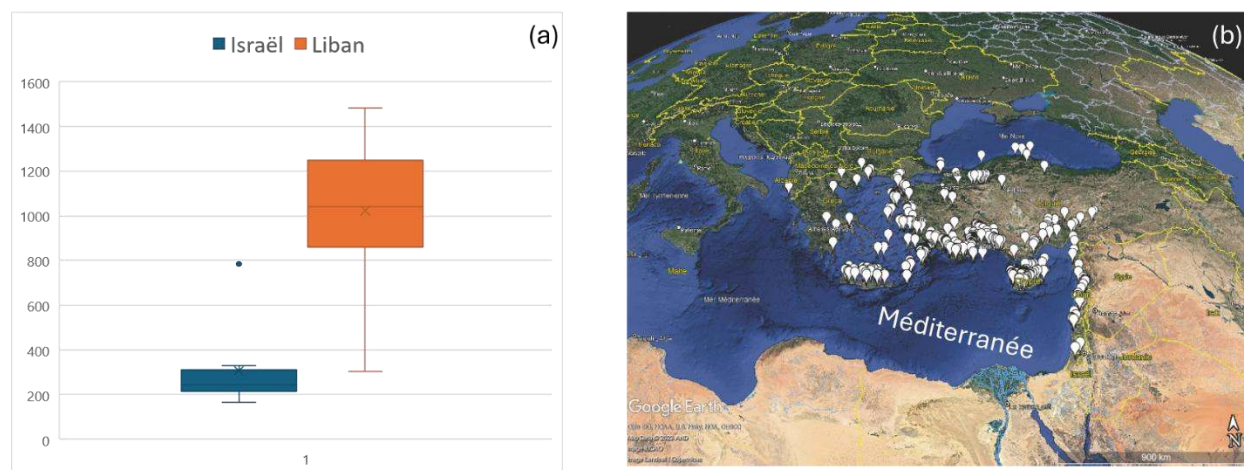


Figure 45 : (a) Répartition altitudinale de *Pinus brutia* au Liban et en Israël, établie à partir de l'analyse de

44 sites. (b) Aire de distribution naturelle de *Pinus brutia*, fondée sur l'analyse de 614 sites. Les 614 sites présentés dans cette figure proviennent de la base de données GBIF et constituent un sous-ensemble des 2042 sites géoréférencés contenant cette espèce. Parmi ces 2042 sites, 614 ont été retenus, étant situés en Grèce, Turquie, Syrie, Chypre, Israël et Liban, tandis que 1428 ont été exclus, soit parce qu'ils étaient présents hors de l'aire naturelle de distribution, soit parce qu'ils étaient associés à d'autres espèces. Référence : GBIF.org (05 September 2024) GBIF Occurrence Download <https://doi.org/10.15468/dl.xfyp5w>.

VI.5.1.4 Répartition altitudinale et limites thermiques du *Quercus calliprinos* au Liban

Quercus calliprinos présente une répartition principalement en Palestine et au Liban (Figure 46). Selon Dereix (1999), l'espèce est présente de la côte jusqu'à 1500 m d'altitude, tandis que Chouchani, (1972) indique qu'elle est particulièrement abondante dans les basses montagnes jusqu'à 1000 m, avec des populations pouvant monter jusqu'à 1500 m. Pabot (1959), confirme cette distribution, notant que le chêne est très abondant dans la zone méditerranéenne inférieure (0-500 m) et moyenne (500-1000 m), mais devient seulement abondant dans la zone méditerranéenne supérieure (1000-1500 m). Au-delà, dans la zone du cèdre (1500-2000 m), l'espèce est très peu localisée, atteignant parfois jusqu'à 1800 m. Notre étude révèle que les populations de ce chêne peuvent être repérées à partir de 220m d'altitude (5e percentile d'occurrence) et sont principalement situées entre 400-1170 m (20e-80e percentiles), avec un optimum d'altitude à 730m. Elles régressent nettement vers 1590 m d'altitude (95e percentile d'occurrence).

La limite chaude inférieure du *Quercus calliprinos* semble se situer à proximité des zones côtières et au sud de notre site le plus bas dans le gradient altitudinal étudié en raison de sa large répartition au Liban et en Israël (figure 5). La limite froide supérieure de *Quercus calliprinos* se manifeste autour de 1600 mètres, où l'espèce devient rare, avec une régression marquée au-delà de cette altitude. En conséquence, notre site expérimental de Thoum, situé à 110 mètres d'altitude, se trouve plutôt au cœur de l'aire de distribution naturelle de *Quercus calliprinos*. Cette large amplitude altitudinale illustre la capacité d'adaptation de l'espèce à divers gradients thermiques et environnementaux, avec une préférence pour les basses et moyennes altitudes où elle est la plus abondante et une présence plus restreinte à des altitudes plus élevées.

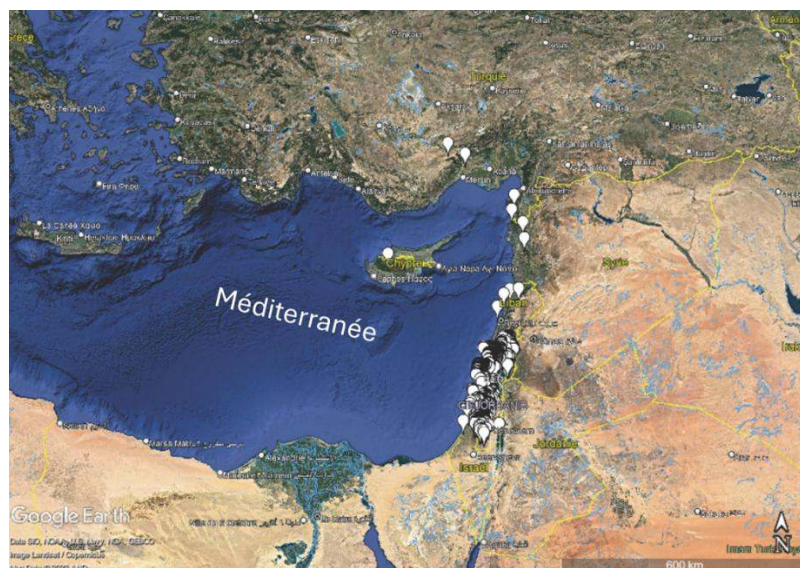


Figure 46 : Aire de distribution naturelle du *Quercus calliprinos* établie à partir de 3165 sites extraits de la base de données GBIF. Ces sites extraits des 3349 sites fournis par GBIF. Ils possèdent des coordonnées géographiques et sont issus de pays correspondant à l'aire naturelle de *Quercus calliprinos* : Turquie, Syrie, Chypre, Israël, Palestine et Liban. Moins de 10 sites possédaient des altitudes dans l'aire de répartition de l'espèce ce qui a empêché d'évaluer la distribution altitudinale de *Q. calliprinos* avec les données GBIF. <https://doi.org/10.15468/dl.ktabnq>.

VI.5.1.5 Conclusion sur la position limites « chaudes » et « froides » des quatre essences étudiées par rapport aux sites du dispositif expérimental

Finalement, le dispositif expérimental a permis de recueillir des données cruciales sur la survie et la croissance des quatre espèces forestières étudiées aux marges froides et au-delà de celles-ci, ainsi qu'aux marges chaudes du *Pinus brutia*, du cèdre du Liban et du *Quercus infectoria*, et en-dessous de la marge chaude pour ces deux dernières espèces. Toutefois, il est important de souligner les limites de cette analyse pour *Pinus brutia* et *Quercus calliprinos*, pour lesquels les sites situés aux altitudes les plus basses de notre dispositif expérimental se trouvent à la limite de la marge chaude du pin et au cœur de l'aire de distribution naturelle de *Quercus calliprinos*.

VI.5.2 Évaluation de la limite froide des espèces méditerranéennes

Les travaux sur les limites froides des espèces méditerranéennes jouent un rôle essentiel dans la compréhension de leur vulnérabilité face aux événements climatiques extrêmes. L'évaluation de ces limites est cruciale pour sélectionner les espèces les mieux adaptées aux futures vagues de froid et pour anticiper les déplacements dus aux changements climatiques. Ce chapitre se concentre sur une analyse comparative de la tolérance au froid entre différents groupes d'espèces méditerranéennes : les résineux, représentés par *Cedrus libani* et *Pinus brutia*, ainsi que deux types de chênes aux traits biologiques distincts, à savoir les caducifoliés avec *Quercus infectoria* et les sclérophylles avec *Quercus calliprinos*. Nous explorons également les aspects suivants : l'effet du voisinage sur la performance des essences méditerranéennes en limite froide

de leur aire, en analysant comment les interactions avec les espèces voisines influencent leur performance; l'impact des conditions hivernales, telles que les températures minimales et les épisodes de gel, sur la délimitation de la limite « froide » des espèces méditerranéennes ; et l' effet combiné du froid hivernal et de la sécheresse estivale sur la détermination de la limite altitudinale froide des espèces en climat méditerranéen.

VI.5.2.1 Tolérance au froid des résineux méditerranéens

Parmi les gymnospermes étudiées pour leur tolérance au gel, les essences forestières méditerranéennes ont été relativement peu explorées. Selon Atucha Zamkova et al., 2021, il n'existe qu'une seule étude sur le *Cedrus libani* et deux études sur le *Pinus brutia*, en comparaison avec 56 études sur l'épicéa (*Picea abies*), 50 études sur le pin sylvestre (*Pinus sylvestris*) et 46 études sur le Douglas (*Pseudotsuga menziesii*). La majorité des tests ont été réalisés sur ces espèces plus couramment étudiées, laissant un vide important dans la compréhension de la tolérance au gel des conifères méditerranéens.

Des études antérieures ont révélé que les dommages visibles causés par le froid chez le Pin brutia commencent à $-15,2^{\circ}\text{C}$ (Kandemir et al., 2008). Les travaux de Semerci et al. (2021), Climent et al. (2009) et Yildiz et al. (2014) montrent que le seuil de congélation artificielle des aiguilles secondaires âgées de 32 semaines pour *Pinus brutia* se situe autour de -17 à -15°C . En revanche, le cèdre du Liban peut résister à des températures de gel d'environ -20 à -25°C dans les arboretums du Massachusetts et de Bayreuth (Goor et Barney, 1976 ; Messinger et al., 2015). Ces valeurs sont très cohérentes avec une limite zonale minimale de $-17,7^{\circ}\text{C}$ pour le pin brutia, et une limite de $-24,6^{\circ}\text{C}$ pour le cèdre du Liban indiquées par Bannister & Neuner (2001).

Les thermomètres situés à plus haute altitude dans notre dispositif ayant cessé de fonctionner durant l'expérimentation, les minimums absolus enregistrés ont été de $-9,1^{\circ}\text{C}$ à 1570 mètres en février 2020 (Tableaux météo dans Matériels et Méthodes). Pendant la période hivernale, la décroissance moyenne des minimums absolus avec l'altitude a été estimée à $6,3^{\circ}\text{C}$ par tranche de 1000 mètres, calculée à partir des données des thermomètres installés sur les sites pour les mois de décembre à mars (R^2 moyen de 0,80). En appliquant cette relation altitude-minimum absolu, les températures minimales absolues estimées sont proches de $-11,9^{\circ}\text{C}$ à 1950 mètres et $-14,3^{\circ}\text{C}$ à 2330 mètres. Ces températures sont proches des températures limites de survie du Pin brutia relevés dans la littérature. Elles restent éloignées de celles du Cèdre. Les minimums absolus ou la couverture neigeuse, non mesurée mais abondante en hiver sur les sites les plus élevés du dispositif, pourraient expliquer le taux de survie nul du pin brutia dans notre dispositif expérimental aux altitudes supérieures à celle de sa limite naturelle de distribution. Cependant, les valeurs des minimums absolus estimés à haute altitude ne sont pas suffisamment extrêmes pour conduire à l'élimination du cèdre sur les sites expérimentaux les plus élevés. Il est donc cohérent d'observer un fort taux de survie du cèdre sur ces sites (Tableau 15).

Ces résultats confirment que, malgré leur appartenance à la même famille, *Pinus brutia* et *Cedrus libani* sont adaptés à des environnements différents. Ils mettent en évidence une plus grande résilience du cèdre face aux basses températures par rapport au Pin brutia, illustrant sa meilleure adaptation aux

environnements froids. De plus, les plants du dispositif expérimental n'ont pas montré de mortalité importante à 2300 m, suggérant un potentiel de survie à des altitudes encore plus élevées.

Tableau 15 : Taux de survie comparés de deux résineux (cultivés en faible densité et sans arrosage en conditions naturelles) et de deux chênes méditerranéens (témoins cultivés sans stress hydrique en faible densité), après trois ans de plantation au-delà de leur limite froide naturelle.

Altitudes des Sites (m)	Résineux Méditerranéens		Chênes Méditerranéens	
	Taux de Survie dans les peuplements à faible Densité non arrosés (36 plants/espèce)		Taux de Survie dans les peuplements à faible Densité arrosés (36 plants/espèce)	
	Cedrus libani	Pinus brutia	Quercus calliprinos (sclérophylle)	Quercus infectoria (caducifolié)
1390	1.00	1.00	0.94	1.00
1570	1.00	0.86	0.94	0.97
1980	0.86	0.00	0.00	0.67
2330	0.72	0.00	0.00	0.81

VI.5.2.2 Tolérance au froid des chênes caducifoliés et sclérophylles

La résistance au froid des taxons d'angiospermes méditerranéens est un sujet d'étude depuis des décennies (Boorse et al., 1998 ; Larcher, 2000). Cependant, par rapport aux espèces tempérées, Ramírez-Valiente et al. (2022) ont montré que la variation de la tolérance au froid chez les espèces feuillues méditerranéennes reste encore peu étudiée. Les chênes sempervirents sclérophylles sont moins tolérants au froid, limitant ainsi leur distribution à des altitudes plus basses. En revanche, les chênes caducifoliés, grâce à leur capacité à perdre leurs feuilles en hiver, sont mieux équipés pour survivre à des températures plus froides, leur permettant de coloniser des altitudes plus élevées (Körner, 2007 ; Larcher, 2003). Cette distinction est essentielle pour comprendre la répartition géographique de ces espèces et leur capacité à s'adapter aux variations climatiques.

Notre étude a révélé que le chêne caducifolié *Quercus infectoria* et le chêne sempervirent sclérophylle *Quercus calliprinos* présentent des différences significatives en termes de tolérance au froid lorsqu'ils sont cultivés ensemble à des altitudes de 1980 m et 2330 m. Ces altitudes dépassent de plus de 600 m la limite froide de leur aire de répartition naturelle en région méditerranéenne, évaluée dans notre étude à 1360 m pour les deux espèces (centile 95 de la distribution des présences observées). Chez les jeunes plants du chêne caducifolié *Quercus infectoria*, le taux de survie est resté relativement élevé à 1980 m d'altitude (Tableau 15), tandis que les plants du chêne sempervirent sclérophylle *Quercus calliprinos* n'ont pas survécu dès la seconde année d'expérimentation. Cette différence de résistance au froid pourrait expliquer la différence de la distribution altitudinale des deux espèces au Liban : *Quercus infectoria* ayant son cœur de distribution à des altitude plus élevées que celles de *Q. calliprinos*.

Les résultats de nos expériences de transplantation in-situ sur ces deux chênes méditerranéens aux traits biologiques différents sont cohérents avec ceux de la bibliographie et ceux relevés pour des espèces

voisines. Dans le projet BIOCLIMSOL (Lemaire et al., 2014) : le chêne pubescent (*Quercus pubescens*, espèce caducifoliée, proche de *Quercus infectoria*) est indiqué comme plus résistant au froid hivernal que le chêne vert (*Quercus ilex*, espèce sclérophylle, proche de *Quercus calliprinos*). Dans ce projet, les limites thermiques du chêne pubescent atteignent -22°C alors qu'elles sont limitées à -15°C pour le chêne vert. Les résultats produits à partir du dispositif expérimental sur la résistance au froid de *Q. calliprinos* et *Q. infectoria* sont nouveaux car aucune étude n'avait traité cette thématique pour ces espèces. Ils montrent que ces espèces ont des exigences comparables à celles de *Quercus ilex* et *Quercus pubescens* et confirment expérimentalement la meilleure résistance au froid des chênes caducifoliés méditerranéens par rapport aux chênes sempervirents.

VI.5.2.3 Effet du voisinage sur la performance des essences méditerranéennes en limite froide de leur aire

La comparaison entre les placettes à faible et forte densité au-delà de la limite froide des quatre espèces forestières étudiées ne révèle quasiment pas de modifications du taux de survie ou de la croissance due à la présence de voisins dans le dispositif expérimental (Tableau 16).

Une explication possible réside dans le développement très lent des plantules, qui entraîne la mortalité des espèces sensibles au froid avant que les houpiers n'aient eu le temps d'entrer en contact dans les nanoforêts (plantations à espacement de 10 cm), situées à 1980 et 2330 m d'altitude (Figure 47). Cette absence de contact limite fortement les interactions entre essences, ce qui conduit à la disparition des espèces sensibles avant l'établissement de telles interactions. La densité de la végétation naturelle à proximité de 2000 m d'altitude dans la zone d'étude est très faible, avec une absence fréquente de contact entre individus, qu'ils soient herbacés ou ligneux, et des conditions de pleine lumière prédominantes (Figure 48). Il est donc probable que les graines et semis des espèces étudiées se développent dans des conditions comparables à celles des sites expérimentaux lorsqu'ils se trouvent dans leur habitat naturel. Nos résultats suggèrent que la limite froide de l'aire de répartition des quatre essences forestières étudiées est principalement déterminée par leur résistance aux contraintes climatiques, avec peu ou pas d'influence des interactions biotiques. Parmi ces essences, seul le cèdre peut survivre dans les conditions drastiques des très hautes altitudes au Liban.

Tableau 16 : Comparaison des taux de survie et des hauteurs des plants des 4 essences étudiées (CeLi : *Cedrus libani*, PiBr : *Pinus brutia*, QuCa : *Quercus calliprinos* et QuLn : *Quercus infectoria*) entre les modalités à faible (50cm entre les plants) et forte (10cm entre les plants) densité de plants. Les mesures ont été réalisées à l'automne 2021 dans la modalité non arrosée.

Altitudes des Sites (m)	SURVIE (%)							
	Survie_Faible Densité_ Non arrosé (36 plants/espèce)				Survie_Mini-Forêts_Non arrosé (49 plants/espèce)			
	CeLi	PiBr	QuCa	QuIn	CeLi	PiBr	QuCa	QuIn
1390	1.00	1.00	0.92	1.00	0.86	0.96	0.90	0.90
1570	1.00	0.86	0.89	1.00	0.96	0.98	0.55	1.00
1980	0.86	0.00	0.00	0.39	0.82	0.00	0.00	0.00
2330	0.72	0.00	0.00	0.00	0.76	0.00	0.00	0.00

Altitudes des Sites (m)	CROISSANCE (mm)							
	Hauteur_Faible Densité_ Non arrosé (36 plants/espèce)				Hauteur_Mini-Forêts_Non arrosé (49 plants/espèce)			
	CeLi	PiBr	QuCa	QuIn	CeLi	PiBr	QuCa	QuIn
1390	521	507	256	309	403	649	332	391
1570	462	626	349	706	202	423	222	764
1980	280	0	0	228	196	0	0	0
2330	163	0	0	0	147	0	0	0

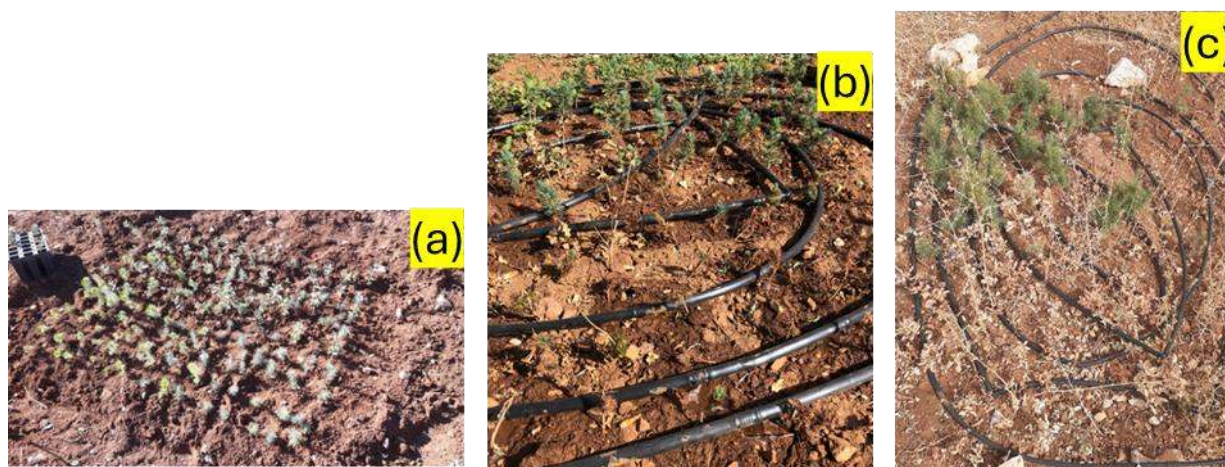


Figure 47 : Evolution des nanoforêts (placettes à haute densité) à haute altitude (1980m) au cours du temps. (a) : nanoforêt après la plantation à l'automne 2018 (taux e survie étant de 100%), (b) : nanoforêt au printemps 2019, avec les pins brutia et les Quercus calliprinos mourants au premier plan, les cèdres vivants à l'arrière-plan et un Quercus infectoria vivant visible en haut à gauche de la Figure (c) : nanoforêt au printemps 2020 avec seulement les cèdres qui ont survécu.



Figure 48 : faible densité de végétation à 2330 m d'altitude dans la zone d'étude. Paysages montagnards caractérisés par une couverture végétale clairsemée. Le sol est visible à travers la végétation épars, composée principalement de petits arbustes, d'herbes clairsemées et de roches apparentes.

VI.5.2.4 Impact des conditions liées aux températures froides sur la limite froide des espèces méditerranéennes

L'effet du « froid » sur la limite altitudinale ou latitudinale supérieure des espèces végétales est un phénomène complexe qui englobe plusieurs facteurs clés : le froid hivernal, le froid printanier, la somme des températures et l'enneigement. Dans cette thèse, il n'a pas été possible de distinguer précisément les effets individuels de ces composantes climatiques sur les espèces étudiées. Par conséquent, lorsque nous évoquons le « froid », nous englobons l'ensemble de ces influences. Cette approche globale permet de considérer les contraintes thermiques auxquelles les espèces sont exposées, tout en reconnaissant les limites liées à l'incapacité de dissocier ces différents impacts climatiques.

Dans notre étude, nous avons montré que les conditions hivernales de haute altitude peuvent causer des dommages significatifs aux essences forestières méditerranéennes et que la tolérance au froid varie considérablement selon les espèces. Par exemple, certaines espèces méditerranéennes, comme le Pin brutia, peuvent être gravement affectées par ces conditions hivernales extrêmes, entraînant des dommages importants qui peuvent aller jusqu'à la désintégration de la structure de l'arbre, réduisant les arbres en poussière (Figure 49). Bien que la couverture neigeuse puisse parfois offrir une protection thermique en isolant contre les températures extrêmement basses grâce à l'air qu'elle renferme, la température stabilisée autour de 0°C à la base du manteau neigeux (Tranquillini, 2012 ; Körner, 2012) ne suffit pas toujours à prévenir les dommages mécaniques que cette neige peut infliger à certaines espèces de chênes. Par exemple, nous avons observé que *Quercus calliprinos*, en raison de son feuillage permanent, de sa structure rigide, et de sa capacité à conserver son feuillage au stade juvénile, est particulièrement vulnérable aux cassures sous le poids de la neige (Figure 50). Cette caractéristique accroît nettement sa sensibilité aux dégâts causés par les accumulations neigeuses, malgré l'effet isolant de la neige (Junod P, 2017). Cet effet mécanique de la neige sur les arbres juvéniles à larges feuilles persistantes ne semble pas avoir été abordé dans la littérature scientifique. Ce résultat constitue une perspective intéressante qui pourrait expliquer l'absence d'espèces sempervirentes à larges feuilles dans des zones où un manteau neigeux est fréquent. Cette hypothèse pourrait enrichir notre compréhension des facteurs écologiques influençant la répartition

géographique des espèces méditerranéennes à feuillage permanent, en ajoutant une dimension mécanique aux contraintes environnementales généralement reconnues.



Figure 49 : Pin brutia endommagé par des températures hivernales extrêmes, présentant des dégâts significatifs pouvant entraîner la désintégration de sa structure. Photo prise sur le site d'Arz1, situé à 1980 m, au-delà de la limite froide naturelle de cette espèce.



Figure 50 : Effet du froid et de la neige sur *Quercus calliprinos*: vulnérabilité au froid et aux cassures probablement sous l'effet du poids de la neige en raison de son feuillage permanent et de sa structure rigide. Photo prise sur le site d'Arz1, situé à 1980 m, au-delà de la limite froide naturelle de cette espèce.

VI.5.2.5 Impact Combiné du Froid Hivernal et de la Sécheresse Estivale sur la Limite Altitudinale des Espèces Méditerranéennes

Les espèces méditerranéennes sont confrontées à haute altitude à des défis climatiques extrêmes, notamment des froids hivernaux rigoureux et des sécheresses estivales prolongées. Le dispositif expérimental a permis de montrer que la limite altitudinale froide des espèces est fortement influencée par la combinaison de ces deux facteurs climatiques, et comprendre leur action combinée est crucial pour prédire leur répartition future et adapter les stratégies de gestion adéquates face aux changements climatiques. Il existe peu d'études en région méditerranéenne qui quantifient le développement des espèces forestières juvéniles en conditions naturelles en tenant compte simultanément de leur tolérance au froid et à la sécheresse. La résistance à ces conditions climatiques extrêmes des taxons de plantes méditerranéennes est une préoccupation importante (Boorse et al., 1998 ; Larcher, 2000 ; Climent et al., 2009), notamment parce que les espèces tolérantes à la sécheresse pourraient s'avérer mieux adaptées aux conditions sèches futures, tout en étant potentiellement plus vulnérables aux épisodes de gel (Wieser et al., 2009).

Dans notre étude, nous fournissons des preuves, grâce à une approche de transplantation des espèces au sein et au-delà de la limite froide de distribution, que les températures froides hivernales et la sécheresse estivale impactent conjointement la survie juvénile en limite froide de l'aire des espèces. L'analyse des différences de survie entre les modalités expérimentales a mis en évidence un fort impact du stress hydrique estival, combiné aux basses températures hivernales, sur la limite froide de distribution du cèdre du Liban et du chêne infectoria (Tableau 17). Ce résultat est inattendu, car la limite supérieure de distribution des espèces est généralement attribuée aux températures froides des hautes altitudes, et dans une moindre mesure à des facteurs historiques de dispersion (Svenning et Skov, 2007) ou à des interactions biotiques (Armitage & Jones, 2020).

Tableau 17 : Comparaison des taux de survie des plants cultivés à faible densité (50 cm entre les plants) : CeLi (Cedrus libani), PiBr (Pinus brutia), QuCa (Quercus calliprinos) et QuIn (Quercus infectoria). Mesures effectuées à l'automne 2021 dans deux modalités d'arrosage : arrosé et non arrosé.

Altitudes des Sites (m)	Survie (%) - Faible densité_Non arrosé				Survie (%) - Faible densité_Arrosé			
	CeLi	PiBr	QuCa	QuIn	CeLi	PiBr	QuCa	QuIn
1390	1.00	1.00	0.92	1.00	0.97	1.00	0.94	1.00
1570	1.00	0.86	0.89	1.00	1.00	0.92	0.94	0.97
1980	0.86	0.00	0.00	0.39	0.92	0.00	0.00	0.67
2330	0.72	0.00	0.00	0.00	0.92	0.00	0.00	0.81

Les résultats observés sont cohérents avec l'effet positif des précipitations sur l'établissement des semis dans les zones subalpines et alpines des biomes tempérés. Des études menées dans différentes régions, telles que la cordillère des Andes (Daniels & Veblen, 2004), le Colorado (Moyes et al., 2015 ; Lazzarus et al., 2018) et l'Europe du Nord (Tingstad et al., 2015), montrent que des précipitations adéquates favorisent la réussite de l'établissement des semis. De plus, une étude menée en zone méditerranéenne a révélé que

la sécheresse estivale pouvait compromettre la survie des plantules qui avaient survécu aux conditions hivernales, incluant le froid et la neige (Bar-on et al., 2022). Cette observation souligne que, bien que les précipitations hivernales soient cruciales pour le développement initial des semis en limite froide de distribution, les conditions de sécheresse estivale peuvent avoir un impact sévère sur leur survie à long terme. Ainsi, la variabilité des ressources en eau tout au long de l'année est essentielle pour la réussite de l'établissement des semis dans les environnements méditerranéens de haute altitude.

VI.5.3 Évaluation de la limite chaude des espèces méditerranéennes

Les recherches sur les limites chaudes des espèces méditerranéennes sont cruciales pour établir leurs seuils de tolérance à la chaleur et à la sécheresse, conditions essentielles à la compréhension de leur résilience et de leur persistance dans des environnements de plus en plus chauds. Ces connaissances sont fondamentales pour prédire les changements dans la distribution géographique des espèces, notamment en anticipant leur possible extinction dans des zones devenues trop chaudes et donc inhospitalières. Elles sont indispensables pour affiner les stratégies de gestion des ressources hydriques, améliorer les techniques de reboisement en sélectionnant des provenances ou des espèces adaptées à des températures croissantes, et renforcer les efforts de conservation de la biodiversité par des mesures ciblées.

Dans ce chapitre, nous comparons la tolérance à la sécheresse des résineux méditerranéens et de deux types de chênes aux traits biologiques distincts : les caducifoliés et les sclérophylles afin de fournir des éléments de compréhension des différences de limites chaudes entre espèces. Nous fournissons également des informations sur les réactions de *Cedrus libani* et de *Quercus infectoria* à la sécheresse, à la limite et en dessous de leur marge chaude en les comparant à celles d'autres espèces. Les données permettant ces analyses, issues du dispositif expérimental, sont fournies dans le tableau 16.

VI.5.3.1 Survie à basse altitude sous et au niveau de la limite altitudinale basse des résineux Méditerranéens étudiés

La comparaison des taux de survie et de croissance entre le cèdre du Liban et le pin brutia sur les sites de basse altitude révèle des divergences significatives. À Thoum (110 m) et à Kafaraaka (320 m), une forte mortalité du cèdre est observée (75 % et 39 % respectivement) alors que celle du pin est faible (8 et 6 % respectivement). Au-dessus de ces altitudes jusqu'à 1390 m au niveau de la limite basse du cèdre, le taux de survie des deux essences est proche de 100 % (Tableau 18).

Tableau 18 : Comparaison des taux de survie et de croissance des plants cultivés à faible densité (50 cm entre les plants) : CeLi (Cedrus libani), PiBr (Pinus brutia), QuCa (Quercus calliprinos) et QuIn (Quercus infectoria). Mesures effectuées à l'automne 2021 dans deux modalités d'arrosage : arrosé et non arrosé. Les sites les plus proches de la limite altitudinale inférieure de chaque espèce sont colorés en orangé (le dispositif n'inclut pas la limite chaude de distribution de Quercus calliprinos).

Altitudes des Sites (m)	Survie_Faible Densité_ Non arrosé				Survie_Faible Densité_ Arrosé			
	CeLi	PiBr	QuCa	QuIn	CeLi	PiBr	QuCa	QuIn
110	0.25	0.92	0.92	0.92	0.94	0.81	0.89	0.94
320	0.61	0.94	0.89	0.61	0.86	0.86	0.89	0.83
540	0.97	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
970	1.00	0.78	1.00	0.97	1.00	0.92	0.97	1.00
1390	1.00	1.00	0.92	1.00	0.97	1.00	0.94	1.00
1570	1.00	0.86	0.89	1.00	1.00	0.92	0.94	0.97

Altitudes des Sites (m)	Hauteur_Faible Densité_ Non arrosé				Hauteur_Faible Densité_ Arrosé			
	CeLi	PiBr	QuCa	QuIn	CeLi	PiBr	QuCa	QuIn
110	440	676	1116	1099	486	836	1244	1586
320	439	1003	348	497	473	1153	671	812
540	617	1148	581	929	633	1237	773	1132
970	282	204	207	173	400	239	291	227
1390	521	507	256	309	457	1168	441	511
1570	462	626	349	706	476	1447	456	553

La comparaison des hauteurs des plants montre également de fortes différences de croissance entre les deux essences : la hauteur moyenne des plants non arrosés dans les modalités de faible densité pour les sites situés à 110, 320 et 540 m est égale en moyenne à 49.9 cm pour le cèdre (n=66) et 94.2 cm pour le pin (n=103) soit une croissance près de deux fois plus rapide pour cette essence (tableau 7). Cette différence de réponse face aux conditions climatiques confirme que le Pin brutia est mieux adapté que le cèdre pour survivre dans les conditions hydriques limitées de basse altitude. Il est tout à fait cohérent avec l'étagement climatique de ces essences dans les montagnes du Liban avec le pin présent aux basses altitudes (Pabot, 1959, Chouchani, 1972) et le cèdre n'apparaissant qu'aux altitudes élevées (Khuri et al., 2000).

La disposition respective des limites altitudinales des deux essences et des sites expérimentaux ne permet pas de réaliser de comparaison du comportement du Pin et du cèdre sous leur limite altitudinale basse. Au niveau des limites naturelles de distribution à 100 m d'altitude pour le pin et 1300 m pour le cèdre, les taux de survie sont égaux à 92% pour le pin et 100 % pour le cèdre dans les modalités non arrosées à faible densité. Les deux essences ont donc un taux de survie proche de 100 % à leur limite altitudinale basse. Ce taux de survie très élevé ne concorde pas avec les résultats d'une étude qui montre une baisse

de survie des semis du pin sylvestre dans les populations marginales du sud de son aire (Castro et al., 2004). L'hypothèse selon laquelle un faible taux de survie juvénile en limite chaude de l'aire de répartition constitue un facteur explicatif de cette limite reste à explorer sur un plus grand nombre d'espèces.

La hauteur moyenne du pin à sa limite basse dans la modalité non arrosée à faible densité est égale 67.6 cm en 2021 (site à 110m d'altitude, n=33). Elle représente moins des 2/3 de sa hauteur au cœur de sa distribution altitudinale égale à 114.8 cm (site à 540 m, n=36). Pour le cèdre en revanche, les croissances en limite basse et au cœur de la distribution sont très proches. Les hauteurs sont égales respectivement à 52.1 cm (n=35) et 46.2 cm (n=36) respectivement à 1390 et 1570m d'altitude dans la modalité non arrosée à faible densité (Tableau 19). Les essences ont donc des dynamiques de croissance différenciée en limite basse de leur distribution altitudinale avec une croissance moindre pour le Pin brutia par rapport à sa croissance au cœur de sa distribution et une absence de baisse de croissance du cèdre vers la limite chaude de sa distribution altitudinale. Cette hétérogénéité de réponse de la hauteur vers la limite « chaude » de l'aire de distribution confirme les observations faites sur le Hêtre en milieu tempéré montrant des hauteurs en marge chaude parfois proches, parfois plus faibles que celles observées en cœur de distribution (Seynave et al, 2008).

Tableau 19 : Comparaison de la survie et de la croissance entre le cèdre du Liban et le pin brutia à basse altitude, au niveau et sous leur limite altitudinale basse, dans les plantations à faible densité et en conditions naturelles sous stress hydrique au nord du Liban.

			Cedrus libani	Pinus brutia
Résineux méditerranéens	A basse altitude (<500m)	Survie	Faible	Elevée
		Croissance	Faible	Elevée : 2 fois celle du cèdre
	Au niveau de la limite altitudinale basse	Survie	Elevée	Elevée
		Croissance	Egale à sa croissance mesurée dans son aire naturelle	Moins des 2/3 de celle mesurée dans son aire naturelle
	Sous la limite altitudinale basse	Survie	Elevée jusqu'à 540m d'altitude puis faible en dessous	
		Croissance	Egale à sa croissance mesurée dans son aire naturelle	

VI.5.3.2 Survie de *Quercus infectoria* sous et au niveau de la limite basse de sa distribution altitudinale

La comparaison des taux de survie entre *Quercus infectoria* (chêne caducifolié) et *Quercus calliprinos* (chêne sclérophylle sempervirent) à basse altitude révèle des différences marquées. À Rechdebbine (540 m), *Quercus infectoria* affiche une survie de 100 % dans le lot non arrosé, démontrant une forte tolérance à cet environnement climatique en limite de distribution. Cependant, en dessous de cette marge chaude,

notamment à Kafaraaka (340 m), le taux de survie de *Quercus infectoria* chute à 61 % sans irrigation, avec une amélioration notable à 83 % sous irrigation, ce qui souligne l'importance de l'eau pour maintenir la survie dans des conditions suboptimales. Par comparaison, *Quercus calliprinos* montre des taux de survie constants de 90 % à Thoum (110 m) et à Kafaraaka (320 m), indépendamment de l'irrigation (Tableau 18). Cette stabilité suggère une forte adaptation aux conditions locales, étant donné que ces sites se situent au cœur de son aire de distribution naturelle, où les conditions sont naturellement optimales. En somme, à très basse altitude, tandis que *Quercus infectoria* est plus sensible aux conditions climatiques en dessous de sa marge chaude, *Quercus calliprinos* semble très performant dans son aire actuelle. Des recherches supplémentaires seraient nécessaires pour comprendre pleinement le comportement de *Quercus calliprinos* dans des conditions plus xériques au-delà de sa distribution naturelle, où les conditions seraient potentiellement moins favorables.

VI.5.3.3 Impact de la sécheresse estivale sur la dynamique de survie et de croissance des espèces aux frontières et en dessous de la marge chaude de leur aire de distribution

Cette section analyse comment la sécheresse estivale affecte la vitalité des espèces étudiées, en se concentrant sur les phénomènes de survie ou de déclin observés aux marges chaudes et au-delà de celles-ci. Ils s'appuient sur la comparaison des modalités arrosées et non arrosées du dispositif expérimental mis en place dans la thèse.

VI.5.3.3.1 Impact de la sécheresse estivale en marge chaude de distribution

En marge chaude de distribution, l'irrigation a un effet limité sur la survie de *Cedrus libani*, *Pinus brutia* et *Quercus infectoria* (Tableau 18). Toutefois, *Quercus infectoria* montre une légère amélioration de la croissance sous irrigation, tandis que *Pinus brutia* affiche une augmentation marquée de sa croissance. Ces résultats suggèrent que l'irrigation est plus déterminante pour stimuler la croissance des semis que pour améliorer leur survie, en particulier pour *Pinus brutia*, nécessitant une gestion adaptée de l'eau pour maximiser les bénéfices en termes de croissance. D'autre part, nous avons observé que l'effet de l'irrigation sur la survie à la marge chaude est similaire à celui observé dans le cœur de la distribution : faible pour les trois espèces étudiées (Tableau 20). Cette observation est contre-intuitive, car on pourrait s'attendre à un impact plus marqué de l'irrigation en raison des conditions climatiques plus extrêmes à la marge chaude. Ces résultats suggèrent que le stress hydrique n'est pas nécessairement la principale cause des limites altitudinales basses dans les conditions naturelles, remettant en question l'idée d'une dépendance accrue à l'irrigation à ces marges.

VI.5.3.3.2 Impact de la sécheresse estivale en dessous de la marge chaude de distribution

La sécheresse estivale sous la limite chaude affecte différemment le Cèdre du Liban et *Quercus infectoria*, les deux espèces qui peuvent être étudiées dans le cadre de notre dispositif. Le Cèdre montre une forte dépendance à l'irrigation pour maintenir des taux de survie élevés uniquement à très basse altitude (sites situés à 110 et 320m) environ 1000 m de dénivelée sous sa limite altitudinale basse (Tableau 18). Il montre

alors des augmentations significatives de survie lorsqu'il est arrosé. En revanche, *Quercus infectoria*, bien que tolérant au niveau de sa marge chaude, semble présenter un niveau de survie plus faible immédiatement sous sa limite altitudinale basse, nécessitant un apport en eau pour compenser le stress hydrique. En termes de croissance, le Cèdre du Liban montre une réponse modérée à l'irrigation sous la limite chaude, avec une légère augmentation de la hauteur lorsque l'eau est disponible. En revanche, *Quercus infectoria* présente une croissance beaucoup plus sensible à l'irrigation en dessous de sa marge chaude. Les résultats montrant l'effet de l'arrosage sur la taille de *Q. infectoria* sous sa limite de distribution sont cohérents avec l'effet observé des périodes prolongées de stress hydrique qui peuvent dépasser les capacités d'adaptation des espèces, entraînant une réduction de la biomasse et une diminution de la taille des feuilles et des tiges (Larcher, 2000).

Le dispositif expérimental permet de dissocier les effets des températures élevées de ceux de la sécheresse. En disposant les sites le long d'un gradient altitudinal, les températures varient jusqu'à des niveaux très chauds, alors que l'apport en eau entre sites est équivalent dans les modalités arrosées. Les taux de survie et la croissance sont constants et élevés à toutes les altitudes dans les modalités arrosées, à l'exception du site d'Abdine (970 m), situé à l'ombre de deux terrains boisés et caractérisé par un sol faiblement calcaire. Il n'y a donc pas d'effet des températures chaudes sur la performance juvénile des espèces étudiées, même à des altitudes inférieures à leur répartition naturelle. Les baisses de performances observées semblent donc être principalement dues au stress hydrique plutôt qu'à la chaleur (Tableau 20).

Tableau 20 : Impact des conditions xériques sous et au niveau de la limite altitudinale basse sur la survie et la croissance du *Cedrus libani*, du *Pinus brutia* et de *Quercus infectoria* dans les plantations à faible densité et en conditions naturelles sous stress hydrique.

			Cedrus libani	Pinus brutia	Quercus infectoria
Impact de la sécheresse	Au niveau de la limite altitudinale basse	Survie	Faible	Faible	Faible
		Croissance	Faible	Elevé	Modéré
	Sous la limite altitudinale basse	Survie	Nul jusqu'à 540m d'altitude et Elevé en dessous		Elevé +
		Croissance	Nul jusqu'à 540m d'altitude et Modéré en dessous		Elevé

VI.6 Limites écologiques et limites de l'aire de répartition, deux questions distinctes en contexte méditerranéen

Notre dispositif a permis de mieux comprendre la réaction des essences forestières méditerranéennes au climat au stade juvénile. Ce stade constitue une étape critique dans le maintien des populations végétales et leur expansion (Grubb, 1977 ; Warren et Bradford, 2011), et son étude est cruciale pour réduire l'incertitude quant à la prédiction des changements d'aire de répartition à différentes échelles spatiales (Pollock et al., 2014). Cette étude est particulièrement importante aux limites de l'aire de répartition des espèces où des expansions d'aire en limite froide ou des contractions en limite chaude sont prévisibles (Cahill et al., 2014),

Nos résultats, issus d'expériences de transplantation comparant la performance des espèces à l'intérieur et à l'extérieur de leur aire de répartition, soutiennent seulement en partie les hypothèses de Sexton et al. (2009) et de Holt (2003). Ces hypothèses stipulent que les limites de l'aire de répartition des espèces reflètent spatialement les limites de leur niche, c'est-à-dire que les espèces cessent d'apparaître lorsque les contraintes abiotiques et biotiques réduisent leur capacité à survivre et croître. Nous avons observé une incohérence entre les limites basses naturelles du cèdre et celles déterminées par notre dispositif expérimental, attribuable à des facteurs anthropiques. Cela souligne le rôle majeur de l'histoire dans la détermination de la répartition de cette espèce, en plus de celui des facteurs climatiques et biotiques.

L'écart altitudinal entre la limite géographique du cèdre à 1300m d'altitude et la limite physiologique vers 500m d'altitude atteint 800m de dénivellée. Cela correspond à un écart d'environ 4.5 °C entre la limite altitudinale basse de distribution dans les conditions naturelles et la limite altitudinale ou des effets du climat sur la performance végétative du cèdre au stade juvénile se font sentir. Cette limite liée à une baisse de performances des plants peut être interprétée comme la limite chaude de la niche fondamentale du cèdre au sens de Godsoe et al. (2017) avec l'hypothèse que la limite « chaude » de l'espèce incluant plusieurs cycles de vie soit proche de la limite mesurée sur les plants. L'écart altitudinal entre la limite géographique à 1300m et 1000 m, l'altitude à partir de laquelle l'effet de la compétition interspécifique apparaît suffisamment faible pour permettre le développement du cèdre atteint 300m soit un écart d'environ 1.7°C. Cet écart peut être interprété comme l'écart entre la limite chaude de distribution de l'espèce (1300m) et la limite de sa niche réalisée (1000m). Ce décalage entre niche et distribution suggère que les modèles corrélatifs basés sur le lien entre climat et distribution des espèces sous-estiment l'ampleur de la niche écologique réalisée de certaines espèces en contexte méditerranéen. Cette inadéquation ne peut être ignorée, car la répartition actuelle du cèdre a été influencée par la pression anthropique à basse altitude depuis le Néolithique (Naveh & Lieberman, 1984), et ne reflète donc pas fidèlement le potentiel climatique réel de distribution de l'espèce. La succession emboîtée de contraintes conduisant de la niche fondamentale à l'aire est synthétisée dans la figure 51.

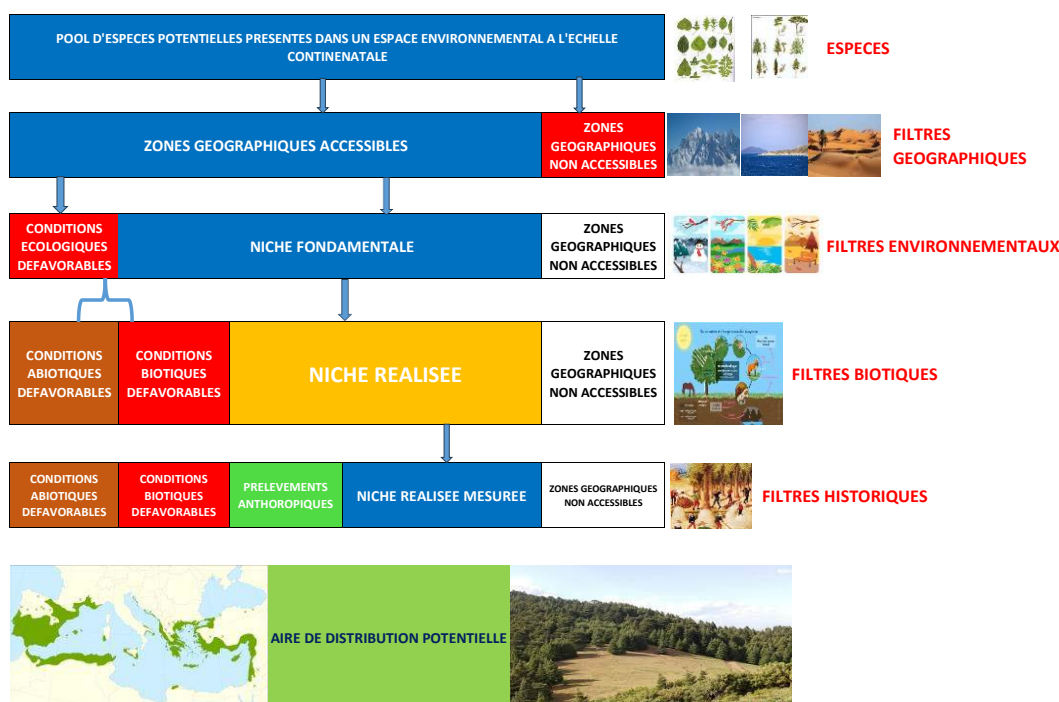


Figure 51 : Représentation du lien entre la niche fondamentale et la niche réalisée d'une espèce, en tenant compte des filtres géographiques, environnementaux, biotiques et historiques influençant sa distribution géographique dans les conditions naturelles.

Pour le cèdre comme pour les autres espèces étudiées, la limite froide de distribution altitudinale semble être en grande partie déterminée par le climat. Pour le pôle froid, limite altitudinale de distribution, limite de niche réalisée et limite de niche fondamentale sont donc globalement confondus. Plus précisément, la limite de la niche climatique, déterminée expérimentalement, est plus fortement corrélée à la zone centrale de distribution des espèces qu'à leur marge froide. Une des difficultés réside dans le fait que les limites altitudinales supérieures du *Pinus brutia*, du *Quercus infectoria* et du *Quercus calliprinos* sont similaires, ce qui les rend difficiles à distinguer avec un dispositif expérimental comportant des sites séparés par un dénivelé de l'ordre de 300 m. De plus, l'évaluation de la limite supérieure est plus sujette à l'incertitude que celle du cœur de la distribution des espèces, ce qui peut en partie expliquer les résultats obtenus.

D'un point de vue méthodologique, il apparaît que pour établir de manière rigoureuse le lien entre la niche écologique et la distribution géographique, les sites expérimentaux doivent être situés bien au-delà des limites apparentes de la niche réalisée. Bien que notre dispositif expérimental, couvrant un gradient altitudinal de 2200 m (soit plus de 12 °C), ait été conçu pour capter ces limites, il s'avère insuffisant pour saisir pleinement la limite froide de *Cedrus libani*, et encore moins pour bien capter les limites chaudes des autres espèces. Même en atteignant la limite chaude, la distinction du rôle des facteurs abiotiques et biotiques reste difficile. Une extension au-delà des seuils actuels, ainsi qu'une durée d'expérimentation plus longue permettant l'expression des interactions biotiques, seraient nécessaires pour une évaluation plus précise.

Finalement, la niche réalisée, est un concept clé mais difficile à quantifier en zone méditerranéenne. Elle est façonnée par des conditions climatiques extrêmes et des interactions biotiques complexes, telles que la compétition interspécifique. Les perturbations humaines, telles que l'exploitation forestière, les incendies et l'agriculture, ont également altéré les écosystèmes, rendant l'évaluation des niches réalisées encore plus délicate (Thirgood, 1981). Ces observations soulignent l'importance d'approches par expérimentation pour une compréhension approfondie de la répartition actuelle et future des espèces dans cette région.

VI.7 Avancées pour la réalisation de reboisements méditerranéens face au réchauffement climatique

Le reboisement des forêts méditerranéennes face aux déboisements historiques et à la vulnérabilité liée aux changements climatiques est crucial pour la conservation de la biodiversité et la gestion durable des écosystèmes. Les essences forestières méditerranéennes, adaptées à des conditions spécifiques, doivent être mieux étudiées pour réévaluer leur capacité à survivre au-delà de leurs limites géographiques. En analysant les performances des essences étudiées à différentes altitudes et conditions climatiques, nous visons à formuler des recommandations pour le reboisement au sein et au-delà de leurs marges climatiques. Les résultats obtenus à partir du dispositif expérimental apportent des informations clés pour adapter les

stratégies de reboisement, en mettant l'accent sur la gestion de l'eau et les pratiques sylvicoles pour maximiser la survie des plantations.

VI.7.1 Techniques sylvicoles pour maximiser la résilience des plantations face au stress hydrique en milieu méditerranéen

Dans le contexte méditerranéen, l'optimisation des pratiques de plantation et de gestion de l'eau est cruciale pour garantir le succès des projets de reboisement et la durabilité des peuplements forestiers. Les techniques de plantation employées dans la thèse ont montré leur efficacité pour la réussite des plantations du Cèdre du Liban et de *Quercus infectoria* en dehors de leur marge altitudinale froide et chaude. Le choix des plants en conteneur a été privilégié, ces derniers conservant mieux l'humidité que les plants à racines nues, qui sont plus vulnérables au stress hydrique (Gilman & Masters, 2010 ; Grossnickle & Ivetic, 2022). Le décompactage du sol des sites expérimentaux a été effectué pour améliorer l'accès à l'eau et favoriser la croissance racinaire (Figure 52) (Corns, 1988 ; Kozlowski, 1999), tandis que l'équivalent d'un paillage (bâche puis couverture de gravillons) a permis de conserver l'humidité, de stabiliser la température du sol (Mulumba et Lal, 2008 ; Chalker-Scott, 2007) et surtout de contribuer fortement à la maîtrise de la végétation herbacée. L'irrigation goutte-à-goutte, essentielle pour réduire les pertes hydriques, a été adoptée pour fournir de l'eau directement aux racines. D'autre part, la création de micro-cuvettes (Figure 53) dans les terrains en pente a favorisé l'infiltration d'eau à haute altitude (Vallejo et al., 2012). Enfin, la plantation en période automnale a optimisé l'enracinement des jeunes plants avant l'arrivée de la sécheresse estivale (Rietveld, 1989 ; Vallejo et al., 2012). C'est pourquoi nous préconisons la mise en œuvre de ces techniques dans le cadre des projets de reboisement, afin d'améliorer la résistance des plantations face au stress hydrique et d'assurer leur succès à long terme dans des environnements arides et contraignants.



Figure 52 : Décompactage du sol à l'aide de différentes méthodes : charrue tractée à gauche sur le site d'Arz 1 (1980 m) et minipelle à droite sur le site de Becharré (1570 m), en préparation à la plantation.



Figure 53 : La création de micro-cuvettes sur les terrains en pente a favorisé l'infiltration de l'eau, comme en témoigne cette photo d'un cèdre du Liban prise à haute altitude, à Arz 2 (2330 m).

VI.7.2 Gestion de la compétition

La gestion de la compétition herbacée lors des plantations, particulièrement en contexte méditerranéen, nécessite une approche différenciée en fonction des conditions environnementales, notamment l'altitude. À partir de 1900 m d'altitude (10°C), où la végétation naturelle est clairsemée, nos expérimentations ont révélé que la compétition herbacée est nettement moins intense qu'à basse altitude. Dans ces environnements d'altitude, même si les houpiers des ligneux ne se chevauchent qu'à un stade avancé de leur développement, la couverture végétale herbacée reste naturellement peu dense. Par conséquent, les stratégies sylvicoles au stade juvénile devraient plutôt se concentrer à haute altitude sur la régulation du stress hydrique, plutôt que sur le contrôle de la compétition herbacée ou ligneuse.

En revanche, à basse altitude, où la végétation naturelle est plus dense, la compétition herbacée devient un facteur crucial (Figure 54). Dans ces conditions, elle peut entraver fortement la croissance des jeunes plants en limitant l'accès aux ressources essentielles, telles que l'eau, les nutriments et l'espace. La gestion de cette compétition doit donc être rigoureuse, notamment lors des périodes critiques de croissance, comme entre mars/avril et juin, puis entre octobre et décembre. Durant ces périodes, il est recommandé d'intervenir une à deux fois par mois pour contrôler la végétation concurrente et garantir des conditions favorables au développement des arbres.

La compétition ligneuse à basse altitude, accentuée par le stress hydrique, peut également limiter les ressources disponibles pour chaque arbre. Dans ce contexte, il est parfois nécessaire de réduire la densité de plantation, en particulier pour les espèces plus sensibles à la sécheresse, comme *Quercus infectoria* et *Cedrus libani*.



Figure 54 : La compétition herbacée représente un facteur clé dans la disponibilité des ressources, en particulier l'eau et les nutriments, pouvant affecter la survie et la croissance des jeunes plants. Sur le site de Thoum (110 m), lors de la première année après plantation, dans une parcelle non arrosée à forte densité, la maîtrise de cette compétition a été cruciale pour maximiser les chances de succès.

VI.7.3 Migration assistée des espèces méditerranéennes à haute altitude

En haute altitude, notre dispositif expérimental montre que *Cedrus libani* et *Quercus infectoria* présentent de meilleures chances de survie que le pin brutia et le Chêne calliprinos. L'expérimentation a également mis en évidence l'impact de la sécheresse estivale, en plus du froid hivernal, sur la survie des plants. Il est donc utile de mettre en place une irrigation initiale pour compenser le stress hydrique des jeunes plants au cœur de l'été. Leur tolérance aux basses températures permettrait d'étendre leur aire de distribution au-delà de leurs limites altitudinales naturelles. Une fois établis, il reste à démontrer que ces espèces peuvent supporter les sécheresses estivales sans assistance supplémentaire. Les plantations de cèdre menées aux alentours de 2000 m dans la région depuis une quinzaine d'année avec des apports d'eau les premières années seulement après plantation semblent démontrer qu'une migration assistée peut être mise en place pour le cèdre. Nos résultats suggèrent que des plantations expérimentales pourraient être menées avec irrigation initiale à plus haute altitude pour le cèdre et probablement jusqu'à 2000m d'altitude pour le chêne infectoria. Toutefois, la croissance modérée des essences mesurée à ces altitudes indique que cette stratégie conviendrait davantage à la restauration des écosystèmes qu'à la production de bois.

VI.7.4 Plantations des espèces méditerranéennes en zones marginales chaudes

Le cèdre du Liban est une espèce emblématique des écosystèmes méditerranéens, réputée pour sa majesté, sa longévité et la qualité de son bois. L'enjeu des reboisements à basse altitude concerne essentiellement cette espèce d'une part du fait de ces intérêts patrimoniaux et économiques et d'autre part parce que notre étude a démontré que c'est la seule des 4 espèces étudiées à avoir une gamme climatique réelle beaucoup plus importante que celle observée dans les conditions naturelles. Le reboisement du cèdre du Liban en

dessous de sa marge chaude en zone méditerranéennes soulève des défis écologiques spécifiques, principalement liés au stress hydrique, à la compétition interspécifique et aux impacts humains.

À très basse altitude (< 500 m), le stress hydrique estival, caractéristique des climats méditerranéens, constitue la principale contrainte pour la survie du Cèdre du Liban. Les expérimentations montrent que sans irrigation, le taux de survie des juvéniles est significativement réduit, soulignant l'importance cruciale de la disponibilité en eau. Au vu des résultats expérimentaux, nos conclusions ne conduisent pas à favoriser pas la plantation de cèdres en dessous de 500 m d'altitude, excepté pour des raisons esthétiques, telles que dans des parcs et jardins où un arrosage régulier peut être assuré aux premiers stades de leur vie. En effet, à basse altitude, le stress hydrique estival constitue un facteur limitant majeur pour la survie et la croissance des jeunes plants, rendant une gestion hydrique intensive indispensable pour garantir leur pérennité dans ces conditions.

À basse et moyenne altitude (500-900 m), la compétition interspécifique avec les espèces de Pinus et de Quercus, mieux adaptées à ces conditions, constitue un obstacle majeur au développement du cèdre du Liban, limitant sa répartition malgré des conditions climatiques qui apparaissent favorables. Pour soutenir la croissance du cèdre dans cette zone, plusieurs techniques sylvicoles pourraient être recommandées : i) Réduire la densité des espèces concurrentes par des éclaircies ciblées pour diminuer la pression compétitive et améliorer l'accès du cèdre à la lumière, à l'eau, et aux nutriments ; ii) réaliser des plantations de cèdres en peuplements purs pour créer des peuplements sans compétition interspécifique initiale. Il est cependant probable que la faible croissance relative du cèdre par rapport à ses compétiteurs dans cette tranche altitudinale nécessite des passages réguliers dans les plantations en vue d'éliminer tous les compétiteurs jusqu'au moment où le cèdre aura atteint une hauteur suffisante pour dominer la végétation ligneuse environnante.

À moyenne altitude (900-1300 m), l'exploitation historique intensive du Cèdre du Liban a probablement drastiquement réduit son aire de répartition, fragmentant ses populations et compromettant sa pérennité. A ces altitudes, le Cèdre du Liban montre dans notre dispositif des performances comparables à celles de ses compétiteurs, soulignant son adaptation naturelle à ces habitats. La protection des peuplements contre le pâturage est impérative à cet étage comme à toutes les altitudes afin de préserver la dynamique des jeunes plants et garantir la viabilité à long terme des efforts de restauration. Une gestion adaptative visant à limiter la compétition est également nécessaire pour anticiper l'effet favorables sur les compétiteurs du cèdre du réchauffement climatique en cours. Par ailleurs, l'absence de gel pourrait limiter la reproduction naturelle du cèdre, ce qui souligne l'importance de mener des recherches supplémentaires sur les mécanismes de régénération dans ces conditions et le cas échéant de recourir à la mise en place systématique de plantations.

VII Conclusions et perspectives

VII.1 Apports méthodologiques et résultats obtenus

Ce travail de thèse a permis d'apporter des enseignements significatifs tant sur le plan méthodologique que sur l'écologie des espèces méditerranéennes, en particulier celle du cèdre du Liban (*Cedrus libani*). D'un point de vue méthodologique, les résultats obtenus soulignent la nécessité d'élargir les expérimentations à des sites supplémentaires, notamment dans des zones à plus faibles altitudes au sud du Liban et à des altitudes plus élevées (au-delà de 2500 m), afin de mieux capturer la niche écologique des espèces étudiées. Il apparaît également important de limiter le dénivelé entre les sites à 300 m afin de réduire les incertitudes d'évaluation des limites climatiques. Un suivi plus long serait nécessaire pour mieux appréhender les effets des interactions biotiques, qui n'ont pu être analysées que de façon limitée dans ce travail. En termes de dispositif expérimental, les manipulations de densité et d'irrigation ont fourni des résultats intéressants, mais ont été insuffisantes pour comprendre en profondeur les facteurs limitants, notamment la contrainte de froid. Une meilleure mesure des températures moyennes, des froids extrêmes et de la couverture neigeuse permettrait d'améliorer la compréhension des mécanismes en jeu.

VII.2 Résultats sur les limites climatiques du cèdre du Liban

L'expérimentation a permis de révéler des informations cruciales sur les limites climatiques du cèdre du Liban. En particulier, il a été démontré que sa limite chaude se situe à des altitudes bien plus basses que celles observées dans les conditions naturelles (environ 1300 m). En outre, des facteurs inattendus, tels que la sécheresse combinée au froid, ont été identifiés comme des éléments limitants pour la distribution du cèdre à haute altitude. À la limite basse de son aire de distribution, la succession de facteurs historiques, liés à la compétition interspécifique et au stress hydrique, explique son absence à basse altitude. Ces résultats remettent en question l'approche « corrélatrice » des modèles de distribution, qui ne prennent pas en compte les impacts historiques des activités humaines, tels que l'agriculture et la déforestation, qui ont éliminé l'espèce de certaines zones basses de son aire. L'analyse des marges climatiques des autres espèces méditerranéennes étudiées (*Pinus brutia*, *Quercus calliprinos*, *Quercus infectoria*) a montré des réponses différenciées aux gradients thermiques et de sécheresse, influençant directement leur répartition géographique. Cette étude met en lumière que la tolérance au froid et à la sécheresse varie fortement entre ces espèces et que, dans un contexte de réchauffement climatique, cette variation pourrait moduler la capacité de ces espèces à coloniser de nouvelles zones. En effet, bien que le réchauffement climatique puisse alléger les contraintes thermiques, il pourrait également augmenter les contraintes hydriques en altitude, limitant ainsi la migration de certaines espèces.

VII.3 Perspectives de recherche

VII.3.1 Perspective 1 – Limite froide : explorer l'effet des événements climatiques extrêmes sur la survie des espèces

L'analyse des taux de survie dans notre dispositif expérimental montre une survie maximale des quatre espèces étudiées à leur limite froide en conditions naturelles (sans arrosage). Cependant, dans leurs habitats naturels, ces espèces sont peu fréquentes à ces altitudes, ce qui suggère que les trois années de suivi n'ont pas capté les événements climatiques extrêmes susceptibles d'influencer significativement la survie à long terme, comme des hivers rigoureux ou des sécheresses estivales marquées. Afin de mieux appréhender ces dynamiques, nous proposons un suivi prolongé des taux de survie, en prêtant une attention particulière aux effets des épisodes climatiques extrêmes, qui constitueraient un test plus rigoureux de la viabilité des espèces à leurs limites écologiques.

VII.3.2 Perspective 2 – Limite chaude : tester le rôle de la compétition sur le cèdre et le chêne infectoria

Dans le cadre de la gestion des limites chaudes, la pression compétitive exercée par d'autres espèces végétales, notamment en ce qui concerne le cèdre du Liban et le chêne infectoria, est une question cruciale. Nos observations entre 500 et 1000 m d'altitude ont suggéré que le cèdre pourrait être soumis à une forte pression compétitive, principalement en raison de l'implantation d'essences mieux adaptées aux conditions des basses et moyennes altitudes. De plus, dans la tranche altitudinale de 0 à 500 m, l'absence de chêne infectoria dans les conditions naturelles laisse supposer que cette espèce ne tolère pas ces conditions climatiques plus chaudes. Afin de tester l'impact de la compétition sur la survie et la croissance de ces espèces, nous proposons de comparer deux modalités de plantation : une plantation à forte densité (nanoforêts), où la compétition est élevée, et une plantation à faible densité, où la compétition est moindre. Cette approche permettra de mieux comprendre le rôle de la densité de plantation sur les performances des deux espèces dans des environnements soumis à des conditions chaudes et de déterminer si la compétition influence de manière significative leur établissement et leur développement.

- Abi-Saleh B. & Safi S. Carte de la végétation du Liban. In: *Ecologia mediterranea*, tome 14 n°1-2, 1988. pp. 123-141.
- Aitken, S. N., & Bemmels, J. B. (2016). Time to get moving assisted gene flow of forest trees. *Evolutionary applications*, 9(1), 271-290.
- Aitken, S.N., Yeaman, S., Holliday, J.A., Wang, T. and Curtis-McLane, S. (2008), Adaptation, migration or extirpation: climate change outcomes for tree populations. *Evolutionary Applications*, 1: 95-111. <https://doi.org/10.1111/j.1752-4571.2007.00013.x>.
- Alberto, F. J., Aitken, S. N., Alía, R., González-Martínez, S. C., Hänninen, H., Kremer, A., ... & Savolainen, O. (2013). Potential for evolutionary responses to climate change—evidence from tree populations. *Global change biology*, 19(6), 1645-1661.
- Alexander, J. M., & Edwards, P. J. (2010). Limits to the niche and range margins of alien species. *Oikos*, 119(9), 1377-1386.
- Alexander, J. M. , van Kleunen, M. , Ghezzi, R. , & Edwards, P. J. (2012). Different genetic clines in response to temperature across the native and introduced ranges of a global plant invader. *Journal of Ecology*, 100(3), 771–781.
- Ali, A. A., Asselin, H., Larouche, A. C., Bergeron, Y., Carcaillet, C., & Richard, P. J. H. (2008). Changes in fire regime explain the Holocene rise and fall of *Abies balsamea* in the coniferous forests of western Québec, Canada. *The Holocene*, 18(5), 693-703. <https://doi.org/10.1177/0959683608091780>.
- Allen, C. D., Macalady, A. K., Chenchouni, H., Bachelet, D., McDowell, N., Vennetier, M., ... & Cobb, N. (2010). A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest ecology and management*, 259(4), 660-684.
- Améztegui, A., Brotons, L. and Coll, L. (2010), Land-use changes as major drivers of mountain pine (*Pinus uncinata* Ram.) expansion in the Pyrenees. *Global Ecology and Biogeography*, 19: 632-641. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00550.x>.
- Améztegui, A., Coll, L., Brotons, L. and Ninot, J.M. (2016), Past human use drives upward tree line shift in the Pyrenees. *Global Ecology and Biogeography*, 25: 263-273. <https://doi.org/10.1111/geb.12407>.
- Anderegg, L.D.L. and HilleRisLambers, J. (2019), Local range boundaries vs. large-scale trade-offs: climatic and competitive constraints on tree growth. *Ecol Lett*, 22: 787-796. <https://doi.org/10.1111/ele.13236>.
- Anderegg, W., Kane, J. & Anderegg, L. Consequences of widespread tree mortality triggered by drought and temperature stress. *Nature Clim Change* 3, 30–36 (2013). <https://doi.org/10.1038/nclimate1635>.
- Anderson, B. J., Akçakaya, H. R., Araújo, M. B., Fordham, D. A., Martinez-Meyer, E., Thuiller, W., & Brook, B. W. (2009). Dynamics of range margins for metapopulations under climate change. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276(1661), 1415-1420.
- Andrieu-Ponel V., P. Ponel, H. Bruneton, P. Leveau, J.-L. de Beaulieu, Palaeoenvironments and cultural landscapes of the last 2000 years reconstructed from pollen and Coleopteran records in the Lower Rhône Valley, southern France, *The Holocene* 10 (2000) 341–355.
- Antonovics, Janis. "The Input from Population Genetics: 'The New Ecological Genetics.'" *Systematic Botany*, vol. 1, no. 3, 1976, pp. 233–45. JSTOR, <https://doi.org/10.2307/2418718>. Accessed 7 June 2023.
- Armitage, D.W. and Jones, S.E. (2020), Coexistence barriers confine the poleward range of a globally distributed plant. *Ecol. Lett.*, 23: 1838-1848. <https://doi.org/10.1111/ele.13612>.
- Arris, L.L., Eagleson, P.S. Evidence of a physiological basis for the boreal-deciduous forest ecotone in North America. *Vegetatio* 82, 55–58 (1989). <https://doi.org/10.1007/BF00217982>.

Atucha Zamkova, A. A., Steele, K. A., & Smith, A. R. (2021). Methods for measuring frost tolerance of conifers: a systematic map. *Forests*, 12(8), 1094.

Badal E., P. Roiron, La prehistoria de la vegetación en la Península Ibérica, Saguntum, Univ. València 28 (1995) 29–48.

Badeau, Vincent & Dupouey, Jean-Luc & Cluzeau, Catherine & Drapier, J. & Le Bas, Christine. (2010). Climate change and the biogeography of French tree species: first results and perspectives. *Forests, Carbon Cycle and Climate Change*. 231-252.

Bannister, P., & Neuner, G. (2001). Frost resistance and the distribution of conifers. *Conifer cold hardiness*, 3-21.

Barbeito, I., LeMay, V., Calama, R., & Canellas, I. (2011). Regeneration of Mediterranean *Pinus sylvestris* under two alternative shelterwood systems within a multiscale framework. *Canadian journal of forest research*, 41(2), 341-351.

Bar-On, P., Yaakobi, A., Moran, U., Rozenstein, O., Kopler, I., & Klein, T. (2022). A montane species treeline is defined by both temperature and drought effects on growth season length. *Tree physiology*, 42(9), 1700-1719.

De Beaulieu, J-L., et al. "Vegetation dynamics in north-western Mediterranean regions: instability of the Mediterranean bioclimate." *Plant Biosystems-An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology* 139.2 (2005): 114-126.

Benito Garzón, M., Sánchez de Dios, R. and Sainz Ollero, H. (2008), Effects of climate change on the distribution of Iberian tree species. *Applied Vegetation Science*, 11: 169-178. <https://doi.org/10.3170/2008-7-18348>.

Benito Garzón, M., Alía, R., Robson, T. M., & Zavala, M. A. (2011). Intra-specific variability and plasticity influence potential tree species distributions under climate change. *Global Ecology and Biogeography*, 20(5), 766-778.

Benito-Garzón, M., Ruiz-Benito, P., & Zavala, M. A. (2013). Interspecific differences in tree growth and mortality responses to environmental drivers determine potential distributional limits in Iberian forests. *Global Ecology and Biogeography*, 22(10), 1141-1151.

Berend, K., Haynes, K., & MacKenzie, C. M. (2019). Common garden experiments as a dynamic tool for ecological studies of alpine plants and communities in northeastern North America. *Rhodora*, 121(987), 174-212.

Bergeron, Y. (2000). Species and stand dynamics in the mixed woods of Quebec's southern boreal forest. *Ecology*, 81(6), 1500-1516.

Bergeron, Y., & Gagnon, D. (1987). Age structure of red pine (*Pinus resinosa* Ait.) at its northern limit in Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*, 17(2), 129-137.

Berry, P.M., Dawson, T.P., Harrison, P.A. and Pearson, R.G. (2002), Modelling potential impacts of climate change on the bioclimatic envelope of species in Britain and Ireland. *Global Ecology and Biogeography*, 11: 453-462. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2002.00304.x>.

Bertrand, R., Perez, V., & Gégout, J. C. (2012). Disregarding the edaphic dimension in species distribution models leads to the omission of crucial spatial information under climate change: the case of *Quercus pubescens* in France. *Global Change Biology*, 18(8), 2648-2660.

Romain R. Bertrand. Réponse spatio-temporelle de la végétation forestière au réchauffement climatique - Évaluation du remaniement de la végétation et caractérisation de l'effet des facteurs écologiques et géographiques le modulant à l'échelle de l'espèce et des communautés. *Sciences agricoles. AgroParisTech*, 2012. Français. (NNT : 2012AGPT0065). (pastel-00839155)

Blackburn, T.M. and Gaston, K.J., 2003a: Introduction: why macroecology? In Blackburn, T.M. and Gaston, K.J., editors, *Macroecology: concepts and consequences*, Oxford: Blackwell Science, 1–14.

BLONDEL J., ARONSON J., BODIOLU J.Y. et BŒUF G. (2010) - The Mediterranean Region. Biological diversity in space and time. Éd. Oxford University Press, Oxford, seconde édition, 376 p. + planches hors texte.

Bodin, J., Badeau, V., Bruno, E., Cluzeau, C., Moisselin, J. M., Walther, G. R., & Dupouey, J. L. (2013). Shifts of forest species along an elevational gradient in Southeast France: climate change or stand maturation?. *Journal of Vegetation Science*, 24(2), 269-283.

Boorse, G. C., Ewers, F. W., & Davis, S. D. (1998). Response of chaparral shrubs to below-freezing temperatures: acclimation, ecotypes, seedlings vs. adults. *American Journal of Botany*, 85(9), 1224-1230.

Borja, M. E. L. (2014). Climate change and forest natural regeneration in Mediterranean mountain areas. *Forest Research*, 3(2), 1000e108.

Breeman, A. M. (1988). Relative importance of temperature and other factors in determining geographic boundaries of seaweeds: experimental and phenological evidence. *Helgoländer Meeresuntersuchungen*, 42, 199-241.

Breshears, D. D., Cobb, N. S., Rich, P. M., Price, K. P., Allen, C. D., Balice, R. G., ... & Meyer, C. W. (2005). Regional vegetation die-off in response to global-change-type drought. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102(42), 15144-15148.

Brewer, S., Cheddadi, R., De Beaulieu, J. L., & Reille, M. (2002). The spread of deciduous *Quercus* throughout Europe since the last glacial period. *Forest ecology and management*, 156(1-3), 27-48.

Brown Carissa D. and Vellend Mark 2014 Non-climatic constraints on upper elevational plant range expansion under climate change *Proc. R. Soc. B*. 2812014177920141779 ; <http://doi.org/10.1098/rspb.2014.1779>.

Brown, James & Stevens, George & Kaufman, Dawn. (1996). The geographic range: Size, shape, boundaries, and internal structure. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 27. 597-623. 10.1146/annurev.ecolsys.27.1.597.

Brown, J. H. (1995). *Macroecology*. University of Chicago Press.

Butt, N., A. L. M. Chauvenet, V. M. Adams, M. Beger, R. V. Gallagher, D. F. Shanahan, M. Ward, J. E. M. Watson & H. P. Possingham 2021 « Importance of species translocations under rapid climate change », *Conservation Biology* 35.3 : 775-783. doi : 10.1111/cobi.13643.

Cahill, A.E., Aiello-Lammens, M.E., Caitlin Fisher-Reid, M., Hua, X., Karanewsky, C.J., Ryu, H.Y., Sbeglia, G.C., Spagnolo, F., Waldron, J.B. and Wiens, J.J. (2014), Causes of warm-edge range limits: systematic review, proximate factors and implications for climate change. *J. Biogeogr.*, 41: 429-442. <https://doi.org/10.1111/jbi.12231>.

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

Cain, M. L., Damman, H., & Muir, A. (1998). Seed dispersal and the Holocene migration of woodland herbs. *Ecological monographs*, 68(3), 325-347.

Callaway, R.M., Brooker, R.W., Choler, P., Kikvidze, Z., Lortie, C.J., Michalet, R., Paolini, L., Pugnaire, F.L., Newingham, B., Aschehoug, E.T., Armas, C., Kikodze, D. & Cook, B.J. (2002) Positive interactions among alpine plants increase with stress. *Nature*, 417, 844-848.

Carcaillet, C., Bergeron, Y., Richard, P.J, Fréchette, B., Gauthier, S. and Prairie, Y.T. (2001), Change of fire frequency in the eastern Canadian boreal forests during the Holocene: does vegetation composition or climate trigger the fire regime?. *Journal of Ecology*, 89: 930-946. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2001.00614.x>.

- Carrión, J.S., Yll, E.I., Walker, M.J., Legaz, A.J., Chaín, C. and López, A. (2003), Glacial refugia of temperate, Mediterranean and Ibero-North African flora in south-eastern Spain: new evidence from cave pollen at two Neanderthal man sites. *Global Ecology and Biogeography*, 12: 119-129. <https://doi.org/10.1046/j.1466-822X.2003.00013.x>.
- Castro, J., Zamora, R., Hódar, J.A. and Gómez, J.M. (2004), Seedling establishment of a boreal tree species (*Pinus sylvestris*) at its southernmost distribution limit: consequences of being in a marginal Mediterranean habitat. *Journal of Ecology*, 92: 266-277. <https://doi.org/10.1111/j.0022-0477.2004.00870.x>.
- Chabal L., Forêt et sociétés en Languedoc (Néolithique final, Antiquité tardive), l'anthracologie, méthode et paléoécologie, Document d'Archéologie Française, Paris, 1997, pp. 1–189.
- Chabal L., L'environnement forestier au III^e millénaire en Languedoc oriental, in: J. Guilaine, G. Escallon (Eds.), *Les Vautes (Saint-Gély-du-Fesc, Hérault) et la fin du Néolithique en Languedoc oriental*, Centre d'anthropologie et Institut national de recherches archéologiques préventives, Toulouse, 2003, pp. 293-305.
- Chalker-Scott, L. (2007). Impact of mulches on landscape plants and the environment—A review. *Journal of Environmental Horticulture*, 25(4), 239-249.
- CHAPIN, F.S.I., MATSON, P.A. & VITOUSEK, P.M., *Principles of terrestrial ecosystem ecology*, 2nd edn. edn. Springer, New-York, 2011
- Chardon, N. I., Pironon, S., Peterson, M. L., & Doak, D. F. (2020). Incorporating intraspecific variation into species distribution models improves distribution predictions, but cannot predict species traits for a wide-spread plant species. *Ecography*, 43(1), 60-74.
- Charrier, G., Ngao, J., Saudreau, M., & Améglio, T. (2015). Effects of environmental factors and management practices on microclimate, winter physiology, and frost resistance in trees. *Frontiers in plant science*, 6, 259.
- Cherif, Semia & Doblas-Miranda, Enrique & Lionello, P. & Borrego, Carlos & Giorgi, Filippo & Iglesias, Ana & Jebari, Sihem & Mahmoudi, Ezzeddine & Moriondo, Marco & Pringault, Olivier & Rilov, Gil & Somot, Samuel & Tsikliras, Athanassios & Vilà, Montserrat & Zittis, George & Obermann-Hellhund, Anika. (2021). *Climate and Environmental Change in the Mediterranean Basin – Current Situation and Risks for the Future Chapter 2 Drivers of Change*.
- Chevin, L. M., Lande, R., & Mace, G. M. (2010). Adaptation, plasticity, and extinction in a changing environment: towards a predictive theory. *PLoS biology*, 8(4), e1000357.
- Chouchani, B. (1972). *Le Liban: Contribution a son etude climatique et phytogeographique*. Mémoire du Doctorat du 3^{ème} Cycle. Université de Toulouse, France.
- Christmas, M. J., Breed, M. F., & Lowe, A. J. (2016). Constraints to and conservation implications for climate change adaptation in plants. *Conservation Genetics*, 17, 305-320.
- Chuine, I. (2000). A unified model for budburst of trees. *Journal of theoretical biology*, 207(3), 337-347.
- Clark, C. J., Poulsen, J. R., Levey, D. J., & Osenberg, C. W. (2007). Are plant populations seed limited? A critique and meta-analysis of seed addition experiments. *The American Naturalist*, 170(1), 128-142.
- Cleland, Elsa & Chuine, Isabelle & Menzel, Annette & Mooney, Harold & Schwartz, Mark. (2007). Shifting plant phenology in response to global change. *Trends in ecology & evolution*. 22. 357-65. [10.1016/j.tree.2007.04.003](https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.04.003).
- Climent, J., e Silva, F. C., Chambel, M. R., Pardos, M., & Almeida, M. H. (2009). Freezing injury in primary and secondary needles of Mediterranean pine species of contrasting ecological niches. *Annals of Forest Science*, 66(4), 1-8.

Combourieu Nebout, N., Peyron, O., Dormoy, I., Desprat, S., Beaudouin, C., Kotthoff, U., and Marret, F.: Rapid climatic variability in the west Mediterranean during the last 25 000 years from high resolution pollen data, *Clim. Past*, 5, 503–521, <https://doi.org/10.5194/cp-5-503-2009>, 2009.

Commander, L. E., D. J. Coates, L. Broadhurst, C. A. Offord, B. Markinson & M. Matthes 2018 Guidelines for the translocation of threatened plants in Australia,

Corlett, R. T. 2016 « Restoration, reintroduction, and rewilding in a changing world », *Trends in Ecology and Evolution* 31.6 : 453-462. doi : 10.1016/j.tree.2016.02.017.

Corns, I. G. (1988). Compaction by forestry equipment and effects on coniferous seedling growth on four soils in the Alberta foothills. *Canadian Journal of Forest Research*, 18(1), 75-84.

Coudun, C., Gégout, J.-C., Piedallu, C. and Rameau, J.-C. (2006), Soil nutritional factors improve models of plant species distribution: an illustration with *Acer campestre* (L.) in France. *Journal of Biogeography*, 33: 1750-1763. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2005.01443.x>

Cowling R. M., Ojeda F., Lamont B. B., Rundel P. W. & Lechmere-Oertel R. (2005), Rainfall reliability, a neglected factor in explaining convergence and divergence of plant traits in fire-prone mediterranean-climate ecosystems. *Global Ecology and Biogeography*, n° 14, p. 509-519.

Daniels, L. D., & Veblen, T. T. (2004). Spatiotemporal influences of climate on altitudinal treeline in northern Patagonia. *Ecology*, 85(5), 1284-1296.

Darwin, C.R. (1859). *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*. John Murray. London. England.

Davis, M.B. and Shaw, R.G. (2001) Range Shifts and Adaptive Responses to Quaternary Climate Change. *Science*, 292, 673-679..

De Frenne, P., Coomes, D. A., De Schrijver, A., Staelens, J., Alexander, J. M., Bernhardt-Römermann, M., ... & Verheyen, K. (2014). Plant movements and climate warming: intraspecific variation in growth responses to nonlocal soils. *New Phytologist*, 202(2), 431-441.

De Micco V, Aronne G. Occurrence of morphological and anatomical adaptive traits in young and adult plants of the rare Mediterranean cliff species *Primula palinuri* Petagna. *ScientificWorldJournal*. 2012;471814. doi: 10.1100/2012/471814. Epub 2012 Apr 30. PMID: 22666127; PMCID: PMC3361286.

Dereix, C, Ohannessian-Charpin, A., Khouzami, M. et al. (1999). Les principaux arbres du Liban : Le fascicule des essences forestieres, du Liban. Projet d'Assistance à la protection de la couverture vegetale au Liban, European Union and the Lebanese Ministry of Agriculture.

Despons, M., & Payette, S. (1992). Recent dynamics of jack pine at its northern distribution limit in northern Quebec. *Canadian Journal of Botany*, 70(6), 1157-1167.

Diallo, M., S. Ollier, A. Mayeur, J. Fernández-Manjarrés, A. García-Fernández, J. M. Iriondo, A. Vaissière & B. Colas 2021 « Plant translocations in Europe and the Mediterranean: Geographical and climatic directions and distances from source to host sites », *Journal of Ecology* 109.6 : 2296-2308. doi: 10.1111/1365-2745.13609

Diamond, S. E., Nichols, L. M., McCoy, N., Hirsch, C., Pelini, S. L., Sanders, N. J., ... & Dunn, R. R. (2012). A physiological trait-based approach to predicting the responses of species to experimental climate warming. *Ecology*, 93(11), 2305-2312.

Doak, Daniel F., and William F. Morris. "Demographic compensation and tipping points in climate-induced range shifts." *Nature* 467.7318 (2010): 959-962.

Dobzhansky, T. (1950). Evolution in the tropics. *American scientist*, 38(2), 209-221.

- Donohue, K., Rubio de Casas, R., Burghardt, L., Kovach, K., & Willis, C. G. (2010). Germination, postgermination adaptation, and species ecological ranges. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*, 41(1), 293-319.
- Dormann, C. F. (2007). Promising the future? Global change projections of species distributions. *Basic and applied ecology*, 8(5), 387-397.
- Douglass, A. E. (1936). *Climatic Cycles and Tree Growth*, Vol. 111. A Study of Cycles. Carnegie Institution of Washington Publication No. 289
- Dreyfus, 2015 P. Impact de scénarios de changement climatique sur la distribution des espèces à l'échelle de petits massifs forestiers. *Innovations Agronomiques* 47 (2015), 17-28.
- Dubertret, L. (1955). Carte géologique du Liban au 1/200.000 e, carte et notice explicative. Republique Libanaise, Ministère des travaux publics.
- Dullinger, S., Gattringer, A., Thuiller, W., Moser, D., Zimmermann, N. E., Guisan, A., ... & Hülber, K. (2012). Extinction debt of high-mountain plants under twenty-first-century climate change. *Nature climate change*, 2(8), 619-622.
- Dvorský, M., Macek, M., Kopecký, M., Wild, J., & Doležal, J. (2017). Niche asymmetry of vascular plants increases with elevation. *Journal of Biogeography*, 44(6), 1418-1425.
- Fady, B., & Conord, C. (2010). Macroecological patterns of species and genetic diversity in vascular plants of the Mediterranean basin. *Diversity and distributions*, 16(1), 53-64.
- Fady-Welterlen, B. (2005). Is there really more biodiversity in Mediterranean forest ecosystems?. *Taxon*, 54(4), 905-910.
- FAO. 2010. Global forest resources assessment 2010. Main report. FAO Forestry Paper n° 163. Rome,FAO. 343 pp
- Fitzpatrick, M. C., & Hargrove, W. W. (2009). The projection of species distribution models and the problem of non-analog climate. *Biodiversity and Conservation*, 18(8), 2255-2261.
- Flannigan, M. D. and F. 1. Woodward. 1993 . "A laboratory study of the effect of temperature on red pine seed germination." *Forest Ecology and Management*, vol. 62, p. 145-156.
- Flannigan, M. D. 1993. "Fire regime and the abundance of red pine." *International Journal of Wildland Fire*, vol. 3, p. 241-247.
- Flannigan, M.D. and Bergeron, Y. (1998), Possible role of disturbance in shaping the northern distribution of *Pinus resinosa*. *Journal of Vegetation Science*, 9: 477-482. <https://doi.org/10.2307/3237262>
- Forzieri G, Feyen L, Rojas Mujica R, Flörke M, Wimmer F, Bianchi A. Ensemble projections of future streamflow droughts in Europe. *HYDROLOGY AND EARTH SYSTEM SCIENCES* 18; 2014. p. 85–108. JRC85565
- Francis, A. P., & Currie, D. J. (2003). A globally consistent richness-climate relationship for angiosperms. *The American Naturalist*, 161(4), 523-536.
- Franklin, J. (2010). Moving beyond static species distribution models in support of conservation biogeography. *Diversity and Distributions*, 16(3), 321-330.
- GAMACHE, I. and PAYETTE, S. (2004), Height growth response of tree line black spruce to recent climate warming across the forest-tundra of eastern Canada. *Journal of Ecology*, 92: 835-845. <https://doi.org/10.1111/j.0022-0477.2004.00913.x>
- Gaston, K. J. (2003). *The structure and dynamics of geographic ranges*. Oxford University Press, USA.

- Gaston, K. J. (2009). Geographic range limits of species. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276(1661), 1391-1393.
- Gazol, A., Camarero, J. J., Vicente-Serrano, S. M., Sánchez-Salguero, R., Gutiérrez, E., de Luis, M., ... & Galván, J. D. (2018). Forest resilience to drought varies across biomes. *Global change biology*, 24(5), 2143-2158.
- Gentilesca, T., Camarero, J. J., Colangelo, M., Nole, A., & Ripullone, F. (2017). Drought-induced oak decline in the western Mediterranean region: an overview on current evidences, mechanisms and management options to improve forest resilience. *iForest-Biogeosciences and Forestry*, 10(5), 796.
- Giesecke, T., Brewer, S., Finsinger, W., Leydet, M., & Bradshaw, R. H. (2017). Patterns and dynamics of European vegetation change over the last 15,000 years. *Journal of Biogeography*, 44(7), 1441-1456.
- Gilmanm, E. F., & Masters, F. J. (2010). Effect of tree size, root pruning, and production method on root growth and lateral stability of *Quercus virginiana*. *Arboriculture & Urban Forestry (AUF)*, 36(6), 281-291.
- Gliemerth AK (1995). Palaöökologische Untersuchungen über die letzten 22.000 Jahre in Europa. Akademie der Wissenschaften und Literatur, Palaöklimaforschung, Vol. 18. Gustav Fischer Verlag: Stuttgart
- Godsoe, William, et al. "Integrating biogeography with contemporary niche theory." *Trends in ecology & evolution* 32.7 (2017): 488-499.
- Good, R. O. (1931). A theory of plant geography. *New Phytologist*, 149-171.
- Goor, A. Y., & Barney, C. W. (1976). Forest tree planting in arid zones.
- Grinnell, J. (1917). The niche-relationships of the California Thrasher. *The Auk*, 34(4), 427-433.
- Grossnickle, S. C., & Ivetić, V. (2022). Root system development and field establishment: effect of seedling quality. *New Forests*, 53(6), 1021-1067.
- Grubb, P. J. (1977). The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological reviews*, 52(1), 107-145.
- Grubb, Peter J. "The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche." *Biological reviews* 52.1 (1977): 107-145.
- Guisan, A. et W. Thuiller, 2005, *Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. Ecology Letters* 8, pp. 993-1009.
- Gusta, L. V., Tyler, N. J., & Chen, T. H. H. (1983). Deep undercooling in woody taxa growing north of the -40 C isotherm. *Plant Physiology*, 72(1), 122-128.
- Gutschick, V. P., & BassiriRad, H. (2003). Extreme events as shaping physiology, ecology, and evolution of plants: toward a unified definition and evaluation of their consequences. *New Phytologist*, 160(1), 21-42.
- Hajar L, François L, Khater C, Jomaa I, Déqué M, Cheddadi R. *Cedrus libani* (A. Rich) distribution in Lebanon: past, present and future. *C R Biol.* 2010 Aug;333(8):622-30. doi: 10.1016/j.crv.2010.05.003. Epub 2010 Jul 3. PMID: 20688283.
- Hällfors, M. H., E. M. Vaara, M. Hyvärinen, M. Oksanen, L. E. Schulman, H. Siipi & S. Lehtvähä 2014 « Coming to terms with the concept of moving species threatened by climate change - A systematic review of the terminology and definitions », *PLoS ONE* 9 : e102979. doi : 10.1371/journal.pone.0102979.
- Hampe, A., & Petit, R. J. (2005). Conserving biodiversity under climate change: the rear edge matters. *Ecology letters*, 8(5), 461-467.
- Hamrick, J. L. (2004). Response of forest trees to global environmental changes. *Forest ecology and management*, 197(1-3), 323-335.

Hanewinkel, M., Cullmann, D., Schelhaas, M.J. et al. Climate change may cause severe loss in the economic value of European forest land. *Nature Clim Change* 3, 203–207 (2013). <https://doi.org/10.1038/nclimate1687>

Hardie, David & Hutchings, Jeffrey. (2010). Evolutionary ecology at the extremes of species' ranges. *Environmental Reviews*. 18. 1-20. 10.1139/A09-014.

Hargreaves, A. L., Samis, K. E., & Eckert, C. G. (2014). Are species' range limits simply niche limits writ large? A review of transplant experiments beyond the range. *The American Naturalist*, 183(2), 157-173.

Harwood, T.D., Gillingham, P.K., Bradshaw, R.H., Sykes, M.T., & Thomas, C.D. (2014). Modelling climate change impacts on species' distributions: Microclimate and microrefugia. *Global Change Biology*, 20(3), 904-915.

Hastings, J. R., & Turner, R. M. (1965). The changing mile. An ecological study of vegetation change with time in the lower mile of an arid and semiarid region. The changing mile. An ecological study of vegetation change with time in the lower mile of an arid and semiarid region.

Hereş, Ana-Maria & Martinez Vilalta, Jordi & Claramunt-López, B.. (2012). Growth patterns in relation to drought-induced mortality at two Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) sites in NE Iberian Peninsula. *Trees*. 26. 621-630. 10.1007/s00468-011-0628-9.

Hoffmann, A. A., & Sgrò, C. M. (2011). Climate change and evolutionary adaptation. *Nature*, 470(7335), 479-485.

Holt, R. D. (2003). On the evolutionary ecology of species' ranges. *Evolutionary ecology research*, 5(2), 159-178.

Holt, R. D. (2009). Bringing the Hutchinsonian niche into the 21st century: ecological and evolutionary perspectives. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(supplement_2), 19659-19665.

Humboldt, A. V. (1807). *Essai sur la géographie des plantes*.

Huntley, B., & Webb III, T. (Eds.). (2012). *Vegetation history* (Vol. 7). Springer Science & Business Media.

Hutchinson, A. H. (1918). Limiting factors in relation to specific ranges of tolerance of forest trees. *Botanical Gazette*, 66(6), 465-493.

IPCC, 2021: Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Masson-Delmotte, V., P. Zhai, A. Pirani, S.L. Connors, C. Péan, S. Berger, N. Caud, Y. Chen, L. Goldfarb, M.I. Gomis, M. Huang, K. Leitzell, E. Lonnoy, J.B.R. Matthews, T.K. Maycock, T. Waterfield, O. Yelekçi, R. Yu, and B. Zhou (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, 2391 pp. doi:10.1017/9781009157896.

IUCN. (2018) France. Les solutions fondées sur la nature pour lutter contre les changements climatiques et réduire les risques naturels en France. IUCN, Paris, France.

IUCN/SSC 2013 Guidelines for reintroductions and other conservation translocations, Gland, Switzerland

Iversen, J. (1944). *Viscum*, *Hedera* and *Ilex* as climate indicators: A contribution to the study of the post-glacial temperature climate. *Geologiska Föreningen i Stockholm Förhandlingar*, 66(3), 463-483.

Jacob, D., Petersen, J., Eggert, B., Alias, A., Christensen, O. B., Bouwer, L. M., ... & Yiou, P. (2014). EURO-CORDEX: new high-resolution climate change projections for European impact research. *Regional environmental change*, 14, 563-578.

Jalut, G., Amat, A. E., Bonnet, L., Gauquelin, T., & Fontugne, M. (2000). Holocene climatic changes in the Western Mediterranean, from south-east France to south-east Spain. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 160(3-4), 255-290.

Jump, A. S., & Peñuelas, J. (2005). Running to stand still: adaptation and the response of plants to rapid climate change. *Ecology letters*, 8(9), 1010-1020.

Jump, A. S., Hunt, J. M., MARTÍNEZ-IZQUIERDO, J. A., & Peñuelas, J. (2006). Natural selection and climate change: temperature-linked spatial and temporal trends in gene frequency in *Fagus sylvatica*. *Molecular Ecology*, 15(11), 3469-3480.

Jump, A. S., Mátyás, C., & Peñuelas, J. (2009). The altitude-for-latitude disparity in the range retractions of woody species. *Trends in ecology & evolution*, 24(12), 694-701.

Junod P, 2017 : Chênes et neige lourde – Prévenir, accepter et composer avec l'adversité. 14P, éd. ProQuercus

Kandemir, G. E., Kaya, Z., Temel, F., & Önde, S. (2010). Genetic variation in cold hardiness and phenology between and within Turkish red pine (*Pinus brutia* Ten.) populations: implications for seed transfer. *Silvae Genetica*, 59(1-6), 49-57.

Kaplan JO, Pfeiffer M, Kolen JCA, Davis BAS (2016) Large Scale Anthropogenic Reduction of Forest Cover in Last Glacial Maximum Europe. *PLoS ONE* 11(11): e0166726. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0166726>

Karger, Dirk Nikolaus, et al. "Climatologies at high resolution for the earth's land surface areas." *Scientific data* 4.1 (2017): 1-20.

Karger, Dirk Nikolaus, et al. "Limited protection and ongoing loss of tropical cloud forest biodiversity and ecosystems worldwide." *Nature Ecology & Evolution* 5.6 (2021): 854-862.

KEARNEY M., PORTER W.P., WILLIAMS C., RITCHIE S. et HOFFMANN A.A. (2009) - *Integrating biophysical models and evolutionary theory to predict climatic impacts on species' ranges: the dengue mosquito Aedes aegypti in Australia. Functional Ecology*, vol. 23, n° 3, p. 528-538.

island in the boreal forest region of western Quebec, Canada. *Botany*, 85(5), 518-525.

Kollmann, J. , & Bañuelos, M. J. (2004). Latitudinal trends in growth and phenology of the invasive alien plant *Impatiens glandulifera* (Balsaminaceae). *Diversity and Distributions*, 10(5–6), 377–385

Körner, C. (2007). The use of 'altitude' in ecological research. *Trends in ecology & evolution*, 22(11), 569-574.

Körner, C. (2012). *Alpine Treelines: Functional Ecology of the Global High Elevation Tree Limits*. Springer Science & Business Media.

Körner, C., Basler, D., Hoch, G., Kollas, C., Lenz, A., Randin, C. F., ... & Zimmermann, N. E. (2016). Where, why and how? Explaining the low-temperature range limits of temperate tree species. *Journal of Ecology*, 104(4), 1076-1088.

Koutsodendris, A., Dakos, V., Fletcher, W.J. et al. Atmospheric CO₂ forcing on Mediterranean biomes during the past 500 kyrs. *Nat Commun* 14, 1664 (2023). <https://doi.org/10.1038/s41467-023-37388-x>

Kozłowski, T. T., Kramer, P. J., & Pallardy, S. G. (1991). *Physiological ecology the Physiological Ecology of Woody Plants*.

Kozłowski, T. T. "Soil compaction and growth of woody plants." *Scandinavian Journal of Forest Research* 14.6 (1999): 596-619.

Kramer, P. J., & Boyer, J. S. (1995). *Water relations of plants and soils*. Academic press.

Kremer, A., Ronce, O., Robledo-Arnuncio, J. J., Guillaume, F., Bohrer, G., Nathan, R., ... & Schueler, S. (2012). Long-distance gene flow and adaptation of forest trees to rapid climate change. *Ecology letters*, 15(4), 378-392.

Kuglitsch FG et al. (2010) Heat wave changes in the eastern Mediterranean since 1960. *Geophysical Research Letters*, 37(4), L04802

Kullman, L. 2007. "Tree line population monitoring of *Pinus sylvestris* in the Swedish Scandes, 1973-2005: implications for tree line theory and climate change ecology." *Journal of Ecology*, vol. 95, p. 41-52.

Labonne, S., Cordonnier, T., Kunstler, G., & Fuhr, M. (2019). Forêts de montagne et changement climatique: impacts et adaptations. *Sciences Eaux & Territoires pour tous*, (3), 38-43.

Lambers, H., Oliveira, R. S., Lambers, H., & Oliveira, R. S. (2019). Photosynthesis, respiration, and long-distance transport: photosynthesis. *Plant physiological ecology*, 11-114.

Lambers H, Chapin FS et Pons TL (2000) *Plant physiological ecology*. Springer, New-York, USA. 640 pp.

Larcher, W. (2000). Temperature stress and survival ability of Mediterranean sclerophyllous plants. *Plant biosystems*, 134(3), 279-295.

Larcher, W. (2003). *Physiological Plant Ecology: Ecophysiology and Stress Physiology of Functional Groups*. 4th edition. Springer.

Latimer, A.M., S.S. Wu, A.E. Gelfand et J.A. Silander, 2006, *Building statistical models to analyze species distributions. Ecological Applications* 16, pp. 33–50. DOI : 10.1890/04-0609

Lavergne, S., Thuiller, W., Molina, J., & Debussche, M. (2005). Environmental and human factors influencing rare plant local occurrence, extinction and persistence: a 115-year study in the Mediterranean region. *Journal of Biogeography*, 32(5), 799-811.

Lavergne, S., Molina, J., & Debussche, M. A. X. (2006). Fingerprints of environmental change on the rare Mediterranean flora: a 115-year study. *Global Change Biology*, 12(8), 1466-1478.

Lawler, J. J., White, D., Neilson, R. P., & Blaustein, A. R. (2006). Predicting climate-induced range shifts: model differences and model reliability. *Global change biology*, 12(8), 1568-1584.

Lazarus, B. E., Castanha, C., Germino, M. J., Kueppers, L. M., & Moyes, A. B. (2018). Growth strategies and threshold responses to water deficit modulate effects of warming on tree seedlings from forest to alpine. *Journal of Ecology*, 106(2), 571-585.

Le Houerou, H.N. (1980) Le rôle des ligneux fourragers dans les zones sahélienne et soudanienne. Les fourrages ligneux en Afrique: état actuel des connaissances, 85-101.

Lee-Yaw, J. A., Kharouba, H. M., Bontrager, M., Mahony, C., Csergő, A. M., Noreen, A. M., ... & Angert, A. L. (2016). A synthesis of transplant experiments and ecological niche models suggests that range limits are often niche limits. *Ecology letters*, 19(6), 710-722.

Lefèvre F., Boivin T., Bontemps A. Courbet F., Davi H., Durand-Gillmann M., Fady B., Gauzere J., Gidoïn C., Karam M-J., Lalagüe H., Oddou-Muratorio S., Pichot C. 2013 Considering evolutionary processes in adaptive forestry. *Annals of Forest Science* 71:723– 739. <https://doi.org/10.1007/s13595-013-0272-1>

Lemaire, Jean. "Bioclimsol: objectifs et fonctionnement." *Forêt entreprise* 218 (2014): 4-6.

Levitt, J. (1980). *Responses of Plants to Environmental Stress, Volume 1: Chilling, Freezing, and High Temperature Stresses* (pp. 497-pp).

- Limousin JM, Rambal S, Ourcival JM, Rocheteau A, Joffre R, Rodriguez-Cortina R. 2009. Long-term transpiration change with rainfall decline in a Mediterranean *Quercus ilex* forest. *Global Change Biology* 15(9): 2163-2175
- Linares, J. C., & Tíscar, P. A. (2011). Buffered climate change effects in a Mediterranean pine species: range limit implications from a tree-ring study. *Oecologia*, 167(3), 847-859.
- Linares, J. C., & Camarero, J. J. (2012). From pattern to process: linking intrinsic water-use efficiency to drought-induced forest decline. *Global Change Biology*, 18(3), 1000-1015.
- Lindner M, Calama R (2013) Climate change and the need for adaptation in Mediterranean forests. In: Lucas-Borja NE (ed) *Forest Management of Mediterranean forests under the new context of climate change. Building alternatives for the coming future*. Nova Science Pub.: 13–30
- Lindner M, Maroschek M, Netherer S, Kremer A, Barbati A, Garcia-Gonzalo J, Seidl R, Delzon S, Corona P, Kolstrom M, Lexer MJ and Marchetti M (2010) Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems. *Forest Ecology and Management*. 259:698-709.
- Lionello, P., Scarascia, L. The relation between climate change in the Mediterranean region and global warming. *Reg Environ Change* 18, 1481–1493 (2018). <https://doi.org/10.1007/s10113-018-1290-1>
- Lionello, P., Malanotte-Rizzoli, P., Boscolo, R., Alpert, P., Artale, V., Li, L., Luterbacher, J., May, W., Trigo, R., Tsimplis, M., Ulbrich, U., & Xoplaki, E. (2006). The Mediterranean climate: An overview of the main characteristics and issues. *Developments in Earth and Environmental Sciences*, 4(C), 1-26. [https://doi.org/10.1016/S1571-9197\(06\)80003-0](https://doi.org/10.1016/S1571-9197(06)80003-0)
- Lionello Piero (2012). *The Climate of the Mediterranean Region, from the past to the future*, Elsevier. DOI <https://doi.org/10.1016/C2011-0-06210-5>.
- Liu, D., Ogaya, R., Barbeta, A., Yang, X., & Peñuelas, J. (2015). Contrasting impacts of continuous moderate drought and episodic severe droughts on the aboveground-biomass increment and litterfall of three coexisting Mediterranean woody species. *Global Change Biology*, 21(11), 4196-4209.
- Lloret, F., Keeling, E. G., & Sala, A. (2011). Components of tree resilience: effects of successive low-growth episodes in old ponderosa pine forests. *Oikos*, 120(12), 1909-1920.
- Lloyd, A. H. (2005). Ecological histories from Alaskan tree lines provide insight into future change. *Ecology*, 86(7), 1687-1695.
- LO GULLO, M.A. and SALLEO, S. (1988), Different strategies of drought resistance in three Mediterranean sclerophyllous trees growing in the same environmental conditions. *New Phytologist*, 108: 267-276. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1988.tb04162.x>
- Loehle, C. (1998). Height growth rate tradeoffs determine northern and southern range limits for trees. *Journal of biogeography*, 25(4), 735-742.
- Loehle, C., & LeBlanc, D. (1996). Model-based assessments of climate change effects on forests: a critical review. *Ecological modelling*, 90(1), 1-31.
- Loffet H.C. (2004). Sur quelques espèces d'arbres de la zone syro-palestinienne et libanaise exportées vers l'Égypte Pharaonique, *Archaeology and History in Lebanon*, 10 -33.
- MacArthur RH (1972) *Geographical ecology: patterns in the distribution of species*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey. 269 pp.
- Madlung, A., & Comai, L. (2004). The effect of stress on genome regulation and structure. *Annals of Botany*, 94(4), 481-495.
- Maggini, R. et al. 2011. Are Swiss birds tracking climate change? Detecting elevational shifts using response curve shapes. – *Ecol. Model.* 222: 21 – 32.

- Magri, D., Vendramin, G. G., Comps, B., Dupanloup, I., Geburek, T., Gömöry, D., ... & De Beaulieu, J. L. (2006). A new scenario for the Quaternary history of European beech populations: palaeobotanical evidence and genetic consequences. *New phytologist*, 171(1), 199-221.
- Manso, R., Fortin, M., Calama, R., & Pardos, M. (2013). Modelling seed germination in forest tree species through survival analysis. The *Pinus pinea* L. case study. *Forest ecology and management*, 289, 515-524.
- Masi, A., Francke, A., Pepe, C., Thienemann, M., Wagner, B., and Sadori, L.: Vegetation history and paleoclimate at Lake Dojran (FYROM/Greece) during the Late Glacial and Holocene, *Clim. Past*, 14, 351–367, <https://doi.org/10.5194/cp-14-351-2018>, 2018.
- Matesanz, S., & Valladares, F. (2014). Ecological and evolutionary responses of Mediterranean plants to global change. *Environmental and Experimental botany*, 103, 53-67.
- Matias L, Abdelaziz M, Godoy O, Gómez-Aparicio L. Disentangling the climatic and biotic factors driving changes in the dynamics of *Quercus suber* populations across the species' latitudinal range. *Divers Distrib*. 2019; 25: 524–535. <https://doi.org/10.1111/ddi.12873>
- Mazzoleni, Stefano & Di Pasquale, Gaetano & Mulligan, Mark & Di Martino, Paolo & Rego, Francisco. (2005). Recent Dynamics of the Mediterranean Vegetation and Landscape. 10.1002/0470093714.
- McDowell, N., Pockman, W. T., Allen, C. D., Breshears, D. D., Cobb, N., Kolb, T., ... & Yepez, E. A. (2008). Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought?. *New phytologist*, 178(4), 719-739.
- McDowell, N.G., Fisher, R.A., Xu, C., Domec, J.C., Hölttä, T., Mackay, D.S., Sperry, J.S., Boutz, A., Dickman, L., Gehres, N., Limousin, J.M., Macalady, A., Martinez-Vilalta, J., Mencuccini, M., Plaut, J.A., Ogée, J., Pangle, R.E., Rasse, D.P., Ryan, M.G., Sevanto, S., Waring, R.H., Williams, A.P., Yepez, E.A. and Pockman, W.T. (2013), Evaluating theories of drought-induced vegetation mortality using a multimodel–experiment framework. *New Phytol*, 200: 304-321. <https://doi.org/10.1111/nph.12465>
- Médail F. & Quézel P. (1997), Hot-spots analysis for conservation of plant biodiversity in the Mediterranean basin. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, n° 84, p. 112-127.
- Médail, F. and Diadema, K. (2009), Glacial refugia influence plant diversity patterns in the Mediterranean Basin. *Journal of Biogeography*, 36: 1333-1345. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2008.02051.x>
- Meeussen, C., De Pauw, K., Sanczuk, P., Brunet, J., Cousins, S. A., Gasperini, C., ... & De Frenne, P. (2022). Initial oak regeneration responses to experimental warming along microclimatic and macroclimatic gradients. *Plant Biology*, 24(5), 745-757.
- Meilleur, Alain, Jacques Brisson, and Andre Bouchard. "Ecological analyses of the northernmost population of pitch pine (*Pinus rigida*)." *Canadian Journal of Forest Research* 27.9 (1997): 1342-1350.
- Merriam, C. H. (1894). *Laws of temperature control of the geographic distribution of terrestrial animals and plants*.
- Messaoud, Y., Bergeron, Y. & Leduc, A. 2007. Ecological factors explaining the location of the boundary between the mixedwood and coniferous bioclimatic zones in the boreal biome of eastern North America (in Press).
- Messinger, J., Güney, A., Zimmermann, R., Ganser, B., Bachmann, M., Remmele, S., & Aas, G. (2015). *Cedrus libani*: A promising tree species for Central European forestry facing climate change?. *European Journal of Forest Research*, 134, 1005-1017.
- Milano, M., Ruelland, D., Fernandez, S., Dezetter, A., Fabre, J., & Servat, E. (2012). Facing climatic and anthropogenic changes in the Mediterranean basin: What will be the medium-term impact on water stress?. *Comptes Rendus Geoscience*, 344(9), 432-440.

Montwé, D., Isaac-Renton, M., Hamann, A., & Spiecker, H. (2018). Cold adaptation recorded in tree rings highlights risks associated with climate change and assisted migration. *Nature communications*, 9(1), 1574.

Morin X, Augspurger C and Chuine I (2007) Process-based modeling of species' distributions: What limits temperate tree species' range boundaries? *Ecology*. 88:2280-2291.

Morin, Xavier, et al. "Tree species richness promotes productivity in temperate forests through strong complementarity between species." *Ecology letters* 14.12 (2011): 1211-1219. Morin, Xavier, et al. "Tree species richness promotes productivity in temperate forests through strong complementarity between species." *Ecology letters* 14.12 (2011): 1211-1219.

Moyes, A.B., Germino, M.J. & Kueppers, L.M. (2015) Moisture rivals temperature in limiting photosynthesis by trees establishing beyond their cold-edge range limit under ambient and warmed conditions. *New Phytologist*, 207, 1005-1014.

Mulumba, L. N., & Lal, R. (2008). Mulching effects on selected soil physical properties. *Soil and Tillage Research*, 98(1), 106-111.

Mutke, S., Gordo, J., & Gil, L. (2005). Variability of Mediterranean Stone pine cone production: Yield loss as response to climate change. *Agricultural and Forest Meteorology*, 132(3-4), 263-272.

Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, da Fonseca GA, Kent J. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*. 2000 Feb 24;403(6772):853-8. doi: 10.1038/35002501. PMID: 10706275.

Nadal-Sala, Daniel & Sabaté, Santi & Gracia, Carles. (2013). GOTILWA+: a process-based model that evaluates the effects of climate change on forests and explores forest management options for its mitigation. *Ecosistemas*. 22. 29-36. 10.7818/ECOS.2013.22-3.05.

Naveh, Z. and Lieberman, A.S. (1984) *Landscape Ecology*, Springer Series on Environmental Management. Springer-Verlag, New York, 153

Niinemets, Ü. (2010). Responses of forest trees to single and multiple environmental stresses from seedlings to mature plants: past stress history, stress interactions, tolerance and acclimation. *Forest Ecology and management*, 260(10), 1623-1639.

Nooten, S. S., & Hughes, L. (2017). The power of the transplant: direct assessment of climate change impacts. *Climatic Change*, 144, 237-255.

Normand, S., Treier, U. A., Randin, C., Vittoz, P., Guisan, A., & Svenning, J-C. (2009). Importance of abiotic stress as a range-limit determinant for European plants. Poster session presented at Biennial Conference of the International Biogeography Society, Merida, Mexico.

Olson David M., Eric Dinerstein, Eric D. Wikramanayake, Neil D. Burgess, George V. N. Powell, Emma C. Underwood, Jennifer A. D'amico, Illanga Itoua, Holly E. Strand, John C. Morrison, Colby J. Loucks, Thomas F. Allnutt, Taylor H. Ricketts, Yumiko Kura, John F. Lamoreux, Wesley W. Wettengel, Prashant Hedao, Kenneth R. Kassem, *Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth: A new global map of terrestrial ecoregions provides an innovative tool for conserving biodiversity*, *BioScience*, Volume 51, Issue 11, November 2001, Pages 933–938,

Pabot, H. (1959). Report to the Government of the Lebanon on the sylvo-pastoral vegetation and its ecology.

Pallardy, S. G. (2008). Plant hormones and other signaling molecules. *Physiology of woody plants*, 367-377.

Palombo, C., Chirici, G., Marchetti, M., & Tognetti, R. (2013). Is land abandonment affecting forest dynamics at high elevation in Mediterranean mountains more than climate change?. *Plant Biosystems-An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology*, 147(1), 1-11.

- Paquette, A., & Hargreaves, A. L. (2021). Biotic interactions are more often important at species' warm versus cool range edges. *Ecology Letters*, 24(11), 2427-2438.
- Parmesan, C., Gaines, S., Gonzalez, L., Kaufman, D. M., Kingsolver, J., Townsend Peterson, A., & Sagarin, R. (2005). Empirical perspectives on species borders: from traditional biogeography to global change. *Oikos*, 108(1), 58-75.
- Payette, S., & Delwaide, A. (1994). Growth of black spruce at its northern range limit in Arctic Quebec, Canada. *Arctic and Alpine Research*, 26(2), 174-179.
- Payette, S., & Gagnon, R. (1985). Late Holocene deforestation and tree regeneration in the forest-tundra of Québec. *Nature*, 313(6003), 570-572.
- Payette, S., & Gagnon, R. (1979). Tree-line dynamics in Ungava peninsula, northern Quebec. *Ecography*, 2(4), 239-248.
- Pelini, S. L., Boudreau, M., McCoy, N., Ellison, A. M., Gotelli, N. J., Sanders, N. J., & Dunn, R. R. (2011). Effects of short-term warming on low and high latitude forest ant communities. *Ecosphere*, 2(5), 1-12.
- Penuelas, J., & Boada, M. (2003). A global change-induced biome shift in the Montseny mountains (NE Spain). *Global change biology*, 9(2), 131-140.
- Penuelas, J., Ogaya, R., Boada, M., & S. Jump, A. (2007). Migration, invasion and decline: changes in recruitment and forest structure in a warming-linked shift of European beech forest in Catalonia (NE Spain). *Ecography*, 30(6), 829-837.
- Peñuelas, J., Filella, I., & Comas, P. (2002). Changed plant and animal life cycles from 1952 to 2000 in the Mediterranean region. *Global Change Biology*, 8(6), 531-544.
- Pérez-Girón, José & Diaz-Varela, Emilio & Álvarez-Álvarez, Pedro. (2022). Climate-driven variations in productivity reveal adaptive strategies in Iberian cork oak agroforestry systems. *Forest Ecosystems*. 9. 1-11. 10.1016/j.fecs.2022.100008.
- Petit, Rémy & Hampe, Arndt. (2006). Some Evolutionary Consequences of Being a Tree. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*. 37. 187-214. 10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110215.
- Piedallu, C., Perez, V., Gégout, J. C., Lebourgeois, F. F., & Bertrand, R. (2009). Impact potentiel du changement climatique sur la distribution de l'épicéa, du sapin, du Hêtre et du Chêne sessile en France. *Revue forestière française*, 61(6), 567-593.
- PIGOTT, C.D. and HUNTLEY, J.P. (1981), FACTORS CONTROLLING THE DISTRIBUTION OF *TILIA CORDATA* AT THE NORTHERN LIMITS OF ITS GEOGRAPHICAL RANGE III. NATURE AND CAUSES OF SEED STERILITY. *New Phytologist*, 87: 817-839.
- Pollock, M. M., & Beechie, T. J. (2014). Does riparian forest restoration thinning enhance biodiversity? The ecological importance of large wood. *JAWRA Journal of the American Water Resources Association*, 50(3), 543-559.
- Pons A., The history of the Mediterranean shrublands, in: F. Di Castri et al. (Eds.), *Ecosystems of the World*, Vol. 11, *Mediterranean-type Shrublands*, Amsterdam, 1981, pp. 131-138.
- Pons, A., & Quézel, P. (1998). On the installation of the Mediterranean climate. *Comptes Rendus de l'Academie des Sciences Series IIA Earth and Planetary Science*, 11(327), 755-760.
- Postma, F. M., & Ågren, J. (2016). Early life stages contribute strongly to local adaptation in *Arabidopsis thaliana*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(27), 7590-7595.
- Puertas O., Palynologie dans le delta du Lez, contribution à l'histoire du paysage de Lattes, Lattara 11 (1998) 1-181.
- Pulliam, H. R. (2000). On the relationship between niche and distribution. *Ecology letters*, 3(4), 349-361.

Quézel P. & Médail F. (2003), *Écologie et biogéographie des forêts du bassin méditerranéen*, Elsevier, Collection Environnement, Paris, 573 p.

Quézel, P. 1985. Definition of the Mediterranean region and the origin of its flora. In C. Gomez-Campo (éd.). *Plant conservation in the Mediterranean area*. Geobotany 7, p. 9-24. W. Junk, Dordrecht, Pays-Bas.

Ramírez-Valiente JA, Lorenzo Z, Soto A, Valladares F, Gil L, Aranda I. Elucidating the role of genetic drift and natural selection in cork oak differentiation regarding drought tolerance. *Mol Ecol*. 2009 Sep;18(18):3803-15. doi: 10.1111/j.1365-294X.2009.04317.x. Epub 2009 Sep 1. PMID: 19732337.

Ramírez-Valiente, J. A., Santos del Blanco, L., Alía, R., Robledo-Arnuncio, J. J., & Climent, J. (2022). Adaptation of Mediterranean forest species to climate: Lessons from common garden experiments. *Journal of Ecology*, 110(5), 1022-1042.

Regato P., Salman R. (2008). *Mediterranean mountains in a changing world: guidelines for developing action plans*, IUCN Centre for Mediterranean Cooperation

Reille M., A. Pons, The ecological significance of sclerophyllous oak forests in the western part of Mediterranean basin: A note on pollen analytical data, *Vegetatio* 99–100 (1992) 13–17.

Reille, M. (1992) Pollen et spores d'Europe et d'Afrique du Nord (Pollen and Spores of Europe and North Africa). *Laboratoire de Botanique historique et Palynologie*, Marseille.

Reyer CP, Leuzinger S, Rammig A, Wolf A, Bartholomeus RP, Bonfante A, de Lorenzi F, Dury M, Gloning P, Abou Jaoudé R, Klein T, Kuster TM, Martins M, Niedrist G, Riccardi M, Wohlfahrt G, de Angelis P, de Dato G, François L, Menzel A, Pereira M. A plant's perspective of extremes: terrestrial plant responses to changing climatic variability. *Glob Chang Biol*. 2013 Jan;19(1):75-89. doi: 10.1111/gcb.12023. Epub 2012 Oct 9. PMID: 23504722; PMCID: PMC3857548.

Richard, P.J. I-I. 1993. "The origin and postglacial dynamics of the mixed forest in Quebec." *Review of Palaeobotany and Palynology*, vol. 79, p. 3 1-68.

Rietveld, W. J. (1989). Transplanting stress in bareroot conifer seedlings: its development and progression to establishment. *Northern Journal of Applied Forestry*, 6(3), 99-107.

Roberts, Neil & Brayshaw, David & Kuzucuoğlu, Catherine & Perez, R. & Sadori, L.. (2011). The Mid-Holocene Climatic Transition in the Mediterranean: Causes and Consequences. *Holocene*. 21. 3-13. 10.1177/0959683610388058.

Romane, F., & Bonin, G. (1996). Chêne vert et chêne pubescent: Histoire, principaux groupements, situation actuelle. *Forêt méditerranéenne*, 17(3), 119-128.

Roumieux, Camille & RACCASI, Guillaume & Franquet, Evelyne & Sandoz, Alain & Torre, Franck & Metge, Gérard. (2010). Actualisation des limites de l'aire du bioclimat méditerranéen selon les critères de Daget (1977). *Ecologia mediterranea*. 36. 17-24. 10.3406/ecmed.2010.1363.

Rowe, J. S., & Scotter, G. W. (1973). Fire in the boreal forest. *Quaternary research*, 3(3), 444-464.

Sadori, L., Jahns, S., & Peyron, O. (2011). Mid-Holocene vegetation history of the central Mediterranean. *The Holocene*, 21(1), 117-129. <https://doi.org/10.1177/0959683610377530>

Sadori, L., Koutsodendris, A., Panagiotopoulos, K., Masi, A., Bertini, A., Combourieu-Nebout, N., Francke, A., Kouli, K., Joannin, S., Mercuri, A. M., Peyron, O., Torri, P., Wagner, B., Zanchetta, G., Sinopoli, G., and Donders, T. H.: Pollen-based paleoenvironmental and paleoclimatic change at Lake Ohrid (south-eastern Europe) during the past 500 ka, *Biogeosciences*, 13, 1423–1437, <https://doi.org/10.5194/bg-13-1423-2016>, 2016.

Sadori, L., "The Lateglacial and Holocene vegetation and climate history of Lago di Mezzano (central Italy)", *Quaternary Science Reviews*, vol. 202, pp. 30–44, 2018. doi:10.1016/j.quascirev.2018.09.004.

Safi Samir, Université du Liban, Beyrouth, 2004

Sala, A., Piper, F. and Hoch, G. (2010), Physiological mechanisms of drought-induced tree mortality are far from being resolved. *New Phytologist*, 186: 274-281.

Sala, O.E., Chapin, F.S., Armesto, J.J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Huenneke, L.F., Jackson, R.B., Kinzig, A., Leemans, R., Lodge, D.M., Mooney, H.A., Oesterheld, M., Poff, N.L., Sykes, M.T., Walker, B.H., Walker, M., & Wall, D.H. (2000) Biodiversity – Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, 287, 1770-1774.

Saltré, Frédéric & Saint-Amant, Rémi & Gritti, Emmanuel & Brewer, Simon & Gaucherel, Cédric & Davis, Basil & Chuine, Isabelle. (2013). Climate or migration: What limited European beech post-glacial colonization?. *Global Ecology and Biogeography*. 22. 1217-1227. 10.1111/geb.12085.

SANZ-ELORZA, M. A. R. I. O., Dana, E. D., González, A., & Sobrino, E. (2003). Changes in the high-mountain vegetation of the central Iberian Peninsula as a probable sign of global warming. *Annals of Botany*, 92(2), 273-280.

Sax, D. F. (2001). Latitudinal gradients and geographic ranges of exotic species: implications for biogeography. *Journal of Biogeography*, 28(1), 139-150.

Schleuning, M., Neuschulz, E. L., Albrecht, J., Bender, I. M., Bowler, D. E., Dehling, D. M., ... & Kissling, W. D. (2020). Trait-based assessments of climate-change impacts on interacting species. *Trends in Ecology & Evolution*, 35(4), 319-328.

Schmitz, O. J., Post, E., Burns, C. E., & Johnston, K. M. (2003). Ecosystem responses to global climate change: moving beyond color mapping. *BioScience*, 53(12), 1199-1205.

Schupp, E. W., & Fuentes, M. (1995). Spatial patterns of seed dispersal and the unification of plant population ecology. *Ecoscience*, 2(3), 267-275.

Schwinning, S., Lortie, C. J., Esque, T. C., & DeFalco, L. A. (2022). What common-garden experiments tell us about climate responses in plants. *Journal of Ecology*, 110(5), 986-996.

Seabrook, L. et al. Determining range edges: habitat quality, climate or climate extremes? *Diversity and Distributions* 20, 95–106 (2014).

Seddon, P. J. 2010 « From reintroduction to assisted colonization: Moving along the conservation translocation spectrum », *Restoration Ecology* 18.6 : 796-802. doi : 10.1111/j.1526- 100X.2010.00724.x.

Sekercioglu, C. H., Schneider, S. H., Fay, J. P., & Loarie, S. R. (2008). Climate change, elevational range shifts, and bird extinctions. *Conservation biology*, 22(1), 140-150.

Semerçi, A., İmal, B., & Gonzalez-Benecke, C. A. (2021). Intraspecific variability in cold tolerance in *Pinus brutia* sampled from two contrasting provenance trials. *New Forests*, 52(4), 621-637.

Sevanto, S., McDowell, N. G., Dickman, L. T., Pangle, R., & Pockman, W. T. (2014). How do trees die? A test of the hydraulic failure and carbon starvation hypotheses. *Plant, cell & environment*, 37(1), 153-161.

Sexton, J. P., McIntyre, P. J., Angert, A. L., & Rice, K. J. (2009). Evolution and ecology of species range limits. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 40, 415-436.

Seynave, Ingrid, et al. "Is the spatial distribution of European beech (*Fagus sylvatica* L.) limited by its potential height growth?." *Journal of Biogeography* 35.10 (2008): 1851-1862.

Shreve, F. (1914). The role of winter temperatures in determining the distribution of plants. *American Journal of Botany*, 1(4), 194-202.

Sinervo, B., Mendez-De-La-Cruz, F., Miles, D. B., Heulin, B., Bastiaans, E., Villagrán-Santa Cruz, M., ... & Sites Jr, J. W. (2010). Erosion of lizard diversity by climate change and altered thermal niches. *Science*, 328(5980), 894-899.

Slimani S., Derridj A., Gutierrez E., 2014. Ecological response of *Cedrus atlantica* to climate variability in the Massif of Guetiane (Algeria). *Forest Systems*, 23 (3): 448-460. <http://dx.doi.org/10.5424/fs/2014233-05175>.

Soberon, J., & Peterson, A. T. (2005). Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas.

Somot, Samuel & Sevault, F. & Déqué, Michel & Crépon, Michel. (2008). 21st century climate change scenario for the Mediterranean using a coupled Atmosphere-Ocean Regional Climate Model. *Global and Planetary Change*. 63. 10.1016/j.gloplacha.2007.10.003.

Stahl, U., Reu, B. & Wirth, C. (2014) Predicting species' range limits from functional traits for the tree flora of North America. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 111, 13739-13744.

Stephenson, N. L. (1990). Climatic control of vegetation distribution: the role of the water balance. *The American Naturalist*, 135(5), 649-670.

Stuble, K. L., Pelini, S. L., Diamond, S. E., Fowler, D. A., Dunn, R. R., & Sanders, N. J. (2013). Foraging by forest ants under experimental climatic warming: a test at two sites. *Ecology and evolution*, 3(3), 482-491.

Suc, J.-P. (1984) Origin and evolution of the Mediterranean vegetation and climate in Europe *Nature* Vol. 307 # 5950 P. 429- 432

Suffling, R. (1995). Can disturbance determine vegetation distribution during climate warming? A boreal test. *Journal of Biogeography*, 501-508.

Svenning, J. C., & Skov, F. (2004). Limited filling of the potential range in European tree species. *Ecology Letters*, 7(7), 565-573.

Svenning, J. C., Normand, S., & Skov, F. (2008). Postglacial dispersal limitation of widespread forest plant species in nemoral Europe. *Ecography*, 31(3), 316-326.

Svenning, J.-C., Fitzpatrick, M.C., Normand, S., Graham, C.H., Pearman, P.B., Iverson, L.R. and Skov, F. (2010), Geography, topography, and history affect realized-to-potential tree species richness patterns in Europe. *Ecography*, 33: 1070-1080. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2010.06301.x>

Svenning, J. C., Normand, S., & Kageyama, M. (2008). Glacial refugia of temperate trees in Europe: insights from species distribution modelling. *Journal of Ecology*, 96(6), 1117-1127.

Taiz, L., Zeiger, P. E. E., Miller, P. E. I. M., & Murphy, P. A. C. A. (2018). *Fundamentals of plant physiology*. Sinauer Associates.

Talhok, S. N., Zurayk, R., & Khuri, S. (2001). Conservation of the coniferous forests of Lebanon: past, present and future prospects. *Oryx*, 35(3), 206-215.

Tardif, J.C., Conciatori, F., Nantel, P. & Gagnon, D. (2006) Radial growth and climate responses of white oak (*quercus alba*) and northern red oak (*quercus rubra*) at the northern distribution limit of white oak in quebec, canada. *Journal of Biogeography*, 33, 1657-1669

Tassin, C. 2012. Paysages végétaux du domaine méditerranéen : Bassin méditerranéen, Californie, Chili central, Afrique du Sud, Australie méridionale. IRD Éditions. Tiré de <http://books.openedition.org/irdeditions/9781>

Thiébaud S., Early Holocene vegetation and the Human impact in central Provence (Var, France): Charcoal analysis of the Baume de Fontbrégoua, *The Holocene* 7 (1997) 343–349.

- Thirgood, J. V. (1981). Man and the mediterranean forest. A history of resource depletion.
- Thompson, J. D., Lavergne, S., Affre, L., Gaudeul, M., & Debussche, M. (2005). Ecological differentiation of Mediterranean endemic plants. *Taxon*, 54(4), 967-976.
- Tingstad, L., Olsen, S. L., Klanderud, K., Vandvik, V., & Ohlson, M. (2015). Temperature, precipitation and biotic interactions as determinants of tree seedling recruitment across the tree line ecotone. *Oecologia*, 179, 599-608.
- Tranquillini, Walter. Physiological ecology of the alpine timberline: tree existence at high altitudes with special reference to the European Alps. Vol. 31. Springer Science & Business Media, 2012.
- Tremblay, M. F., Bergeron, Y., Lalonde, D., and Mauffette, Y., "The potential effects of sexual reproduction and seedling recruitment on the maintenance of red maple (*Acer rubrum* L.) populations at the northern limit of the species range", *Journal of Biogeography*, vol. 29, no. 3, pp. 365–373, 2002. doi:10.1046/j.1365-2699.2002.00665.x.
- Urli, M., Lamy, J. B., Sin, F., Burlett, R., Delzon, S., & Porté, A. J. (2015). The high vulnerability of *Quercus robur* to drought at its southern margin paves the way for *Quercus ilex*. *Plant Ecology*, 216, 177-187.
- Morgane Urli. Réponse des arbres forestiers aux changements globaux : approches biogéographique et écophysiologique. Biologie végétale. Université Sciences et Technologies - Bordeaux I, 2013. Français. (NNT : 2013BOR14762). (tel-00821979)
- Valladares, F., & Niinemets, Ü. (2008). Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 39(1), 237-257.
- Valladares, F., Matesanz, S., Guilhaumon, F., Araújo, M. B., Balaguer, L., Benito-Garzón, M., ... & Zavala, M. A. (2014). The effects of phenotypic plasticity and local adaptation on forecasts of species range shifts under climate change. *Ecology letters*, 17(11), 1351-1364.
- Vallejo, V. Ramón, et al. "Restoration of Mediterranean-type woodlands and shrublands." *Restoration ecology: The new frontier* (2012): 130-144.
- Vernet L., L'Homme et la forêt méditerranéenne de la Préhistoire à nos jours, Errance, Paris, 1997
- Visakorpi, K., Block, S., Pellissier, L., Levine, J. M., & Alexander, J. (2023). Eco-physiological and morphological traits explain alpine plant species' response to warming. *Functional Ecology*, 37(2), 287-301.
- Vitasse, Y., Bresson, C. C., Kremer, A., Michalet, R., & Delzon, S. (2010). Quantifying phenological plasticity to temperature in two temperate tree species. *Functional ecology*, 24(6), 1211-1218.
- Volaire, F. (2008). Plant traits and functional types to characterise drought survival of pluri-specific perennial herbaceous swards in Mediterranean areas. *European Journal of Agronomy*, 29(2-3), 116-124.
- Walbott M. Rôles des facteurs locaux dans la distribution et la persistance des communautés à hêtre (*Fagus sylvatica*) en marge d'aire de répartition. Biodiversité et Ecologie. Université de Bordeaux, 2018. Français. ffNNT : 2018BORD0455ff. fftel-02049104f
- Walter, J., Jentsch, A., Beierkuhnlein, C., & Kreyling, J. (2013). Ecological stress memory and cross stress tolerance in plants in the face of climate extremes. *Environmental and Experimental Botany*, 94, 3-8.
- Walther, G. R., Berger, S., & Sykes, M. T. (2005). An ecological 'footprint' of climate change. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 272(1571), 1427-1432.
- Warren, R. J., & Bradford, M. A. (2011). The shape of things to come: woodland herb niche contraction begins during recruitment in mesic forest microhabitat. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278(1710), 1390-1398.

- Way, D. A., & Oren, R. (2010). Differential responses to changes in growth temperature between trees from different functional groups and biomes: a review and synthesis of data. *Tree physiology*, 30(6), 669-688.
- Wieser, G., Gruber, A., Bahn, M., Catalá, E., Carrillo, E., Jiménez, M. S., & Morales, D. (2009). Respiratory fluxes in a Canary Islands pine forest. *Tree physiology*, 29(3), 457-466.
- Willig, M. R., Kaufman, D. M., & Stevens, R. D. (2003). Latitudinal gradients of biodiversity: pattern, process, scale, and synthesis. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*, 34(1), 273-309.
- Wisheu I. C., Rosenzweig M. L., Olsvig-Whittaker L. & Shmida A. (2000), What makes nutrient-poor Mediterranean heathlands so rich in plant diversity ?, *Evolutionary Ecology Research*, n° 2, p. 935-955.
- Wisz, M. S., Pottier, J., Kissling, W. D., Pellissier, L., Lenoir, J., Damgaard, C. F., ... & Svenning, J. C. (2013). The role of biotic interactions in shaping distributions and realised assemblages of species: implications for species distribution modelling. *Biological reviews*, 88(1), 15-30.
- Woodward, F. I. (1987). Stomatal numbers are sensitive to increases in CO₂ from pre-industrial levels. *Nature*, 327(6123), 617-618.
- Woodward, F.I. (1987b). Geographical limits and climate. In *Climate and plant distribution* (eds R.S.K. Barnes, H.J.B. Birks, E.F. Connor, J.L. Harper & R.T. Paine), pp. 80-83. Cambridge University Press, Cambridge.
- Xiao, S. & Li, S., Wang, X.J., Chen, L., Su, T. (2022). Cedrus distribution change: past, present, and future. *Ecological Indicators*. 142. 109159.XXXIV (4), pp.245-250. fhal-03556618f
- Yildiz, D., Nzokou, P., Deligoz, A., Koc, I., & Genc, M. (2014). Chemical and physiological responses of four Turkish red pine (*Pinus brutia* Ten.) provenances to cold temperature treatments. *European journal of forest research*, 133, 809-818.
- Young, T., Petersen, D. A., & Clary, J. J. (2005). The ecology of restoration: historical links, emerging issues and unexplored realms. *Ecology letters*, 8(6), 662-673.
- Zimdahl R.L., 2004. Weed Management Using the Principles of Competition. Weed-Crop Competition. Blackwell Publishing Professional.
- Zimmermann, N.E., Yoccoz, N.G., Edwards, T.C., Meier, E.S., Thuiller, W., Guisan, A., Schmatz, D.R. & Pearman, P.B. (2009) Climatic extremes improve predictions of spatial patterns of tree species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106, 19723-19728.
- Zurell, D., Thuiller, W., Pagel, J., Cabral, J.S., Münkemüller, T., Gravel, D., Dullinger, S., Normand, S., Schiffers, K.H., Moore, K.A. and Zimmermann, N.E. (2016), Benchmarking novel approaches for modelling species range dynamics. *Glob Change Biol*, 22 : 2651-2664. <https://doi.org/10.1111/gcb.13251>.

Annexe 1

Cedrus : Cedrus libani survival and growth data from a transplant experiment and natural forests in northern Lebanon

Pinto, Paulina E.1; Gégout, Jean-Claude1; Nassif, Yaacoub1

Author affiliations

1. Université de Lorraine, AgroParisTech, INRAE, UMR Silva, Nancy, France

Published Jun 11, 2024; Update

Forthcoming on Dryad. <https://doi.org/10.5061/dryad.kOp2ngfdf>

Data files :

Jun 11, 2024 version files 149.01 KB

A1_CedrusPA.csv (57.48 KB)

B1_Cedrus_2mod.csv (86.78 KB)

B2_ExpSites_Clim.csv (589 B)

README.md (4.16 KB)

Abstract

Aims

The Cedrus dataset was set up to assess the climatic niche breadth of *Cedrus libani* – a relict mountain species – by comparing field observations and transplant experiment measurements within and beyond the elevational range limits of *Cedrus* under natural conditions.

Location

Lebanon - Near East - Mediterranean region

Methods

The transplant experiment included 8 common gardens at altitudes ranging from 110 to 2330 m, within and far beyond the warm and cold limits of Cedar distribution under natural conditions. It was set up in 2018, and monitored for three years until fall 2021 to study survival and growth of the Cedar of Lebanon (*Cedrus libani*) and 3 potentially competing species (*Quercus calliprinos*, *Quercus infectoria* and *Pinus brutia*). Field observations of Cedar presence/absence were carried out on 1023 sites.

Results

We observed surprisingly high survival and growth rates of Cedar at elevations well below its natural range in Lebanon. Below its elevational limit of 1300 m under natural conditions, water stress limited the survival of juvenile Cedars at elevations below 500 m, and its low competitiveness below 900 m explained its absence between 500 and 900 m elevation. On the other hand, cold temperature and water stress limited its survival at elevations slightly above the observed natural upper elevational limit of 1830 m.

Main conclusions

The experimental setup demonstrated that the elevational range suitable for the growth and survival of the Cedar of Lebanon is twice as large as the range within which Cedar is observed today under natural conditions. The high survival rate beyond the lower limit of its natural range raises hope for its resilience to ongoing climate warming. If this pattern were common to other mountain species, it would challenge predictions of massive extinction linked to climate change, and pave the way for promoting adaptive actions such as competition management to improve their survival.

README : *Cedrus libani* survival and growth data from a transplant experiment and natural forests in northern Lebanon

Description of the data and file structure

The *Cedrus* database (v.1.0) contains data from two complementary approaches: (i) observations of *Cedrus libani* presence/absence in natural forests of northern Lebanon; and (ii) measurements from a transplant experiment of *Cedrus libani* and three other species in 8 common gardens at elevations ranging from 110 m to 2330 m, far exceeding the warm and cold limits of the range of Cedar under natural conditions. The data files are the following ones:

(i) One csv-file (A1_*Cedrus*PA) with data about the presence/absence of Cedar in 1023 sites in the mountains of northern Lebanon located outside urban areas and plantations, including 750 plots observed in the field and 273 sites photo-interpreted on satellite images in stands with a low tree cover (most often at high elevation). Elevation, mean annual temperature, mean annual precipitation, mean minimum temperature of January and mean precipitation from July to September are provided for each of the 1023

plots. Climate data were extracted from CHELSA v2 database (Karger et al., 2017) at 1-km resolution and averaged for the 1981-2010 period.

(ii) Two csv-files (B1_Cedrus_2mod, B2_ExpSites_Clim) with the climate characteristics of the 8 common gardens of the experimental setup (B2_ExpSites_Clim) and measurements of mortality, radial growth and height growth of *Cedrus libani*, *Quercus calliprinos*, *Quercus infectoria* and *Pinus brutia* at the juvenile stage, carried out in the 8 common gardens (B1_Cedrus_2mod). The eight sites covered a 2200 m elevation gradient in the mountains of northern Lebanon and included a 'watered' treatment and a 'non-watered' treatment. Cedar and Pine seeds were collected in April-May 2018. Oak seeds were collected in November 2017. Seeds were collected at the lower, medium, and upper parts of the elevational range of each species. They were planted in pots immediately after harvesting. All seedlings were transplanted to the experimental sites in fall 2018. Seedlings from low, medium, and high elevation were distributed evenly across the sites and treatments. Survival and growth measurements were carried out in fall 2021.

Legends

(i) Observations in natural *Cedrus libani* forests

A1_CedrusPA: cvs file with 1023 rows and 9 fields: ID, site ID; Longitude, site longitude [decimal degrees]; Latitude, site latitude [decimal degrees]; Cedrus.libani.PA, presence-absence observations of *Cedrus libani* with 1=presence and 0=absence; Elevation, elevation [m a.s.l.]; Annual.temperature, mean annual temperature [°C]; Annual.precipitation, mean annual precipitation [mm]; Min.Temperature.Jan, mean minimum temperature in January [°C]; Precipitation.JulytoSept, mean precipitation in July - September [mm].

(ii) Experimental sites

B1_Cedrus_2mod: csv-file with 2304 rows and 7 fields: PlantID, seedling ID; Elevation, site elevation [m a.s.l.]; Treatment, watering treatment with 2 conditions ('watered', 'non-watered'); sp, four measured species: Celi (*Cedrus libani*), QuCa (*Quercus calliprinos*), Quln (*Quercus infectoria*), and Pibr (*Pinus brutia*); Mortality, seedling mortality: 0= alive, 1=dead; Height_A2021, seedling height (mm); Diameter_A2021, seedling diameter (mm). If seedlings have not been measured because they were dead, the Height_A2021 and Diameter_A2021 variables, take an NA.

B2_ExpSites_Clim: csv-file with 8 rows and 8 fields: ID, common garden ID; Longitude, site longitude [decimal degrees]; Latitude, site latitude [decimal degrees]; Elevation, common garden elevation [m a.s.l.]; Annual.temperature, mean annual temperature [°C]; Annual.precipitation, mean annual precipitation [mm]; Min.Temperature.Jan, mean minimum temperature in January [°C]; Precipitation.JulytoSept, mean precipitation in July - September [mm].

Sharing/Access information

Climatic time series were obtained from the following source:

<https://chelsa-climate.org/chelsacruts/>

Methods

Distribution of Cedar in natural conditions

To assess the altitudinal distribution of the Cedar of Lebanon in the natural conditions of northern Lebanon, we recorded its presence/absence in 1023 sites located outside urban areas and plantations, i.e., in 750 field vegetation surveys and 273 high-altitude sites with a low tree cover visually checked for its presence using satellite imagery. This dataset was used to define the elevational range of the sites harboring Cedar. The lower and upper range limits of Cedar under natural conditions were defined by the 5th and 95th quantiles of the elevational distribution of Cedar occurrences (Stahl et al., 2014).

Survival and growth in the transplant experiment

A transplant experiment was set up in northern Lebanon along Kadisha Valley. This region is at the heart of the geographical range of Lebanese Cedar populations, where a 0-3000 m elevational gradient can be covered within a few tens of km. Given that the altitudinal distribution of Cedar provided by the literature extends between altitudes of approximately 1100 and 1950 m (Khuri et al., 2000), eight experimental sites were established at regular intervals between 110 and 2320 m elevation to test for Cedar fitness, starting from the middle of the range and then up and down to the cold and warm limits of the range and far beyond. Table 'B2_ExpSites_Clim.csv' provides the key climatic parameters of each experimental site.

Common gardens were established on sites with optimal soil conditions, chosen to highlight the effects of climate in the absence of edaphic constraints. Since the Cedar of Lebanon grows essentially on calcareous or calcaro-dolomitic substrates (Boydak, 2003), the common gardens were located in a calcareous environment (except the site located at 970 m altitude) on deep (> 40 cm) plowed soils cleared of large stones and with a predominantly clayey texture. The effects of exposure and slope were minimized by selecting sites in topographic situations with a slope of less than 3% (except for the two sites located at high altitudes). As the Cedar of Lebanon is a heliophilous species (Boydak, 2003), the sites were located in full light. They were also covered with canvas and gravel and regularly weeded manually to avoid competition from herbaceous species. A water tank was installed at each site for plant watering. Finally, all the sites were protected from grazing by an enclosure, except the two high-altitude sites located in ungrazed, supervised areas.

Cedar seeds were collected in April-May 2018 from natural stands at the low (1232 m a.s.l.), middle (1431 m a.s.l.) and high (2011 m a.s.l.) elevational limits of its distribution range in northern Lebanon. Seeds of the three competing species of Cedar under natural conditions — *P. brutia*, *Q. calliprinos* and *Q. infectoria* – were also collected at the low and high altitudinal limits of each species' range in natural forests in northern Lebanon and in mid-range, at the same period as Cedar for pine, and in November-December 2017 for the two oak species. Seeds of cedar and the other species were planted in pots immediately after harvesting. All seedlings were transplanted to the experimental sites in fall 2018. Each site was composed of two batches: a non-watered batch representative of natural conditions, and a control batch watered during the summer period to study seedling survival and growth in the absence of water stress.

Seedlings of the four species were planted in the batches with a constant spacing of 50 cm to allow them to grow freely until the juvenile stage. Seedlings from low, medium, and high altitudes were distributed

evenly between the sites and treatments: 12 trees per provenance and species were planted in each 'watered' treatment per site (72 seedlings per species in each common garden and 576 seedlings per species altogether).

The experiment lasted 3 years – from fall 2018 (planting) to fall 2021 (last measurements). To ensure seedling recovery after transplanting, both the watered and non-watered batches were watered in 2019 during the first growing season after transplanting. Watering was discontinued for the non-watered seedlings after the first rains in the fall of 2019, whereas the 'watered' seedlings were watered with 13.9 liters of water twice a month during spring and summer in 2020 and 2021.

Tree height, diameter at the base of the stem, and survival were measured in October of each year, after the growing season. These measurements were used to calculate survival rates and average growth in diameter and height at each site and for each species and watering treatment.

As dimensions of competition were not all measurable, we focused on early growth indicators as proxies of inter-species competition. The competitiveness of Cedar along the altitudinal gradient was analyzed by comparing its growth in each common garden with that of its competitors (*Q. calliprinos*, *Q. infectoria* and *P. brutia*) planted at the same elevation and in the same conditions (Gaudet & Keddy, 1988; Westoby et al., 2002; Tanner et al., 2005).

References

- Boydak, M. (2003) Regeneration of Lebanon cedar (*Cedrus libani* A. Rich.) on karstic lands in Turkey. *Forest Ecology and Management*, 178, 231-243.
- Gaudet, C.L. & Keddy, P.A. (1988) A comparative approach to predicting competitive ability from plant traits. *Nature*, 334, 242-243.
- Khuri, S., Shmoury, M.R., Baalbaki, R., Maunder, M. & Talhouk, S.N. (2000) Conservation of the *Cedrus libani* populations in Lebanon: history, current status and experimental application of somatic embryogenesis. *Biodiversity and Conservation*, 9, 1261-1273.
- Stahl, U., Reu, B. & Wirth, C. (2014) Predicting species' range limits from functional traits for the tree flora of North America. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 111, 13739-13744.
- Tanner, E.V.J., Teo, V.K., Coomes, D.A. & Midgley, J.J. (2005) Pair-wise competition-trials amongst seedlings of ten dipterocarp species; the role of initial height, growth rate and leaf attributes. *Journal of Tropical Ecology*, 21, 317-328.
- Westoby, M., Falster, D.S., Moles, A.T., Vesk, P.A. & Wright, I.J. (2002) Plant ecological strategies: Some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33, 125-159.

Usage notes

Data files can be opened with Excel or R.

Annexe 2

Les tableaux présentés dans cette section fournissent une vue d'ensemble des données climatiques essentielles. Le Tableau 21 récapitule le nombre de jours pour lesquels des données climatiques sont disponibles. Le Tableau 22 présente les températures moyennes mensuelles des températures moyennes journalières, tandis que le Tableau 23 se concentre sur les températures moyennes mensuelles des températures minimales journalières. Pour compléter ces informations, le Tableau 24 liste les températures minimales absolues, tandis que le Tableau 25 fournit les températures moyennes mensuelles des températures maximales journalières. Enfin, le Tableau 26 détaille les températures maximales absolues, offrant ainsi une compréhension approfondie des variations thermiques sur la période d'expérimentation.

Tableau 21 : Nombre de jours avec des données climatiques mesurées dans le cadre de notre dispositif expérimental, réparties sur les huit sites.

Altitudes des sites expérimentaux	Nombre de jours avec données climatiques																														
	2019												2020												2021						
	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	1	2	3	4	5	6	7	8
110	28	31	30	31	30	31	31	30	31	30	31	31	29	31	18																
320	28	31	30	31	30	31	31	30	31	30	31	31	29	31	30	28															
540	28	31	30	31	30	31	31	30	30							25	31	31	30	31	30	31		31	28	31	30	31	30	31	10
970	11	31	30	31	30	31	31	30	31	30	31	31	29	31	30	18															
1390	18	31	30	31	30	31	31	30	31	30	31	31	29	31	30	26															
1570							27	30	31	30	31	31	29	31	30	31	30	31	31	30	31	30	31	31	28	31	30	31	30	31	8
1980				9	30	31	31	30	30																						
2330					7	31	31	30	30																						

Tableau 22 : Températures moyennes mensuelle des températures moyennes journalières.

Altitudes des sites expérimentaux	Moyenne de la Température Moyenne																															
	2019												2020												2021							
	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	1	2	3	4	5	6	7	8	
110	14.1	15	18	24	27	28	29	27	25	21	15	12.5	13.9	16.2	17.8																	
320	11.2	12	15	23	26	27	27	25	22	18	11	9.3	10.5	13.5	15.7	21.9																
540	10.9	12	16	24	26	28	27	24	22							25.1	27.6	27.9	27.9	24.2	15.9	13.3	12.3	12.5	12.6	18.2	23.8	24.6	28.8	30.9		
970	7.01	8.6	12	21	22	24	24	21	18	14	8.1	5.5	6.9	10.1	13.0	17.8																
1390	4.46	6.6	9.6	19	21	23	23	20	17	13	6.4	3.3	4.0	7.8	10.8	17.6																
1570								22	20	17	13	6.2	2.7	4.4	8.3	10.8	16.2	18.8	23.2	22.3	25.0	20.7	10.4	8.4	6.8	8.2	7.9	13.9	18.7	18.2	22.7	
1980					17	18	20	17	13																							
2330						16	18	15	11																							

Tableau 23 : Températures moyennes mensuelles des températures minimales journalières.

Altitudes des sites expérimentaux	Moyenne de la Température minimale : Tmin																															
	2019												2020												2021							
	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	1	2	3	4	5	6	7	8	
110	10.7	11	13	18	22	23	24	22	20	17	12	9.4	10.4	12.0	13.4																	
320	5.57	6.4	8.4	13	17	18	18	17	15	11	5.8	4.5	4.9	7.3	8.8	12.9																
540	6.39	6.8	9.3	15	18	20	20	18	16								16.9	19.2	20.4	20.5	17.7	11.8	8.9	7.8	6.5	7.0	10.8	15.0	15.9	20.6	22.7	
970	3.92	5.2	7.4	15	17	18	19	16	14	11	5.8	3.2	4.1	6.4	8.6	13.1																
1390	0.71	2.7	5.1	13	16	17	17	14	12	9.1	3.5	0.6	0.6	2.7	4.1	11.3																
1570								16	14	12	8.4	2.9	-0.5	0.6	3.6	5.8	10.0	11.5	16.1	15.4	17.5	13.8	5.8	3.2	1.9	1.9	1.9	8.1	12.6	11.9	16.6	
1980					11	10	12	10	8.2																							
2330						9.4	12	9.4	6.9																							

Tableau 24 : Températures minimales absolues.

Altitudes des sites expérimentaux	Min. de Tmin = Min absolue																															
	2019												2020												2021							
	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	1	2	3	4	5	6	7	8	
110	7.85	7.8	8.3	12	20	22	23	20	17	13	9.6	5.1	4.7	7.0	11.1																	
320	2.27	1	4.7	6.8	14	15	15	14	12	4.8	2.2	0.6	-1.7	3.6	4.6	6.7																
540	3.13	2.6	4.6	8.2	15	17	17	15	12								13.6	14.9	17.6	17.0	12.9	8.4	4.3	0.8	1.1	3.1	4.1	11.3	11.5	17.7	21.3	
970	0.43	0.5	0.5	6.1	13	15	15	14	9.7	7.1	3.1	-1.1	-3.3	0.3	5.3	7.7																
1390	-2.5	-3.1	-1	3.3	12	14	13	11	7.6	3.8	0.5	-5.8	-1.8	-1.4	-1.1	0.8																
1570							12	11	6.8	3.4	-0.3	-6.0	-9.1	-3.1	1.1	1.5	4.3	11.1	12.4	10.9	8.1	2.7	-0.8	-7.3	-5.5	-3.7	-2.0	7.8	8.3	13.7		
1980					6.5	5.3	8.9	7.1	2.4																							
2330						5.7	7.7	5.5	0.7																							

Tableau 25 : Températures moyennes mensuelles des températures maximales journalières.

Altitudes des sites expérimentaux	Moyenne de la température maximale : Tmax																															
	2019												2020												2021							
	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	1	2	3	4	5	6	7	8	
110	19.4	20	25	32	33	34	35	34	32	28	21	17.6	19.1	22.1	24.2																	
320	18.7	20	23	33	35	36	36	34	32	27	19	16.5	17.5	21.9	24.4	31.8																
540	17.8	20	25	34	35	36	37	34	31								34.4	37.6	37.6	38.1	34.2	24.1	21.6	20.1	21.6	21.0	27.6	34.3	34.4	38.7	40.1	
970	11.9	15	19	32	32	35	35	30	24	19	12	9.1	10.9	16.4	20.6	27.1																
1390	9.8	13	16	28	30	32	32	29	25	20	12	8.1	10.2	18.3	23.1	28.2																
1570							30	28	26	21	12	8.4	10.2	14.8	17.5	23.5	27.7	32.1	33.1	37.9	33.8	22.3	21.7	17.8	20.6	18.1	23.3	26.8	26.4	30.7		
1980					25	26	28	26	21																							
2330						23	25	23	18																							

Tableau 26 : Températures maximales absolues.

Altitudes des sites expérimentaux	Max. de Tmax = Max absolue																															
	2019												2020												2021							
	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	1	2	3	4	5	6	7	8	
110	27	25	32	42	38	41	38	38	40	35	26	25.3	24.1	30.6	34.7																	
320	27.9	26	31	43	41	42	40	37	42	33	24	21.2	23.5	31.7	33.8	44.4																
540	25.5	27	34	43	40	42	39	38	40							39.0	41.7	44.7	43.9	40.9	29.3	24.5	27.4	28.2	31.7	39.1	38.8	40.3	43.5	42.5		
970	18.4	22	30	41	38	40	38	36	34	25	16	15.3	18.7	25.0	29.4	39.7																
1390	19.5	20	27	36	36	38	35	34	34	26	20	15.7	21.7	34.7	36.5	40.2																
1570							32	32	32	26	21	14.8	17.2	22.6	23.6	31.5	31.9	38.7	40.2	43.4	38.0	29.5	26.1	27.8	29.1	27.2	32.8	30.8	31.3	34.4		
1980					31	32	31	30	28																							
2330						28	28	27	24																							

Les données thermiques relevées sur chaque site ont permis de calculer le gradient de décroissance de la température avec l'altitude grâce à un modèle linéaire $T=f(\text{Altitude})$. Les résultats sont fournis pour l'année s'écoulant de février 2019 à janvier 2020 dans le tableau 27a. Les modèles montrent une très bonne corrélation entre température moyenne et altitude ($R^2 = 0.95$). Ils permettent de calculer une baisse moyenne de température de 0.56°C pour 100m de dénivelée dans la région. Les modèles établis permettent de recalculer des températures moyenne pour tous les sites. Ces moyennes prédites sont fournies dans le tableau 27b.

Tableau 27 : relation entre la température mesurée sur les sites du dispositif expérimental et leur altitude (a) et températures moyennes annuelles mesurées et prédites sur les sites expérimentaux grâce aux modèles établis (b). (a) - Un modèle a été établi pour chaque mois successivement de février 2019 à janvier 2020 inclus. Le coefficient du modèle linéaire Température = $f(\text{Altitude})$ (Alt. en km), sa constante et le R^2 de la régression linéaire sont fournis. Chaque modèle a été établi avec les températures moyennes mensuelles d'au moins 5 sites. Le coefficient s'interprète comme le gradient de décroissance de Température avec l'altitude en $^\circ\text{C}$ pour 1000m et la constante comme la température au niveau de la mer. (b) - températures moyennes annuelles mesurées (moyenne des moyennes mensuelles) sur les sites et températures moyennes annuelles prédites avec les modèles établis en (a).

(a)

Année	Mois	Coeff.	Cste	R2
2019	Février	-7.3	14.39	0.98
	Mars	-6.3	15.15	0.98
	Avril	-6.2	18.17	0.96
	Mai	-3.6	24.56	0.86
	Juin	-5.1	27.73	0.98
	Juillet	-5.6	29.58	0.97
	Août	-4.8	29.10	0.99
	Septembre	-5.0	26.87	0.96
	Octobre	-5.6	24.54	0.97
	Novembre	-5.7	20.68	0.92
	Décembre	-5.6	14.31	0.91
2020	Janvier	-6.4	12.2	0.97
Moyenne		-5.6	21.4	0.95

(b)

Altitude des sites	Tmoy. 02/2019-01/2020 mesurée($^\circ\text{C}$)	Tmoy. 02/19-01/20 prédite ($^\circ\text{C}$)
110	21.3	20.8
320	18.9	19.6
540	-	18.4
970	15.4	16.0
1390	13.9	13.7
1570	-	12.6
1980	-	10.4
2330	-	8.4

Title: Determining the climatic limits of the distribution areas of Mediterranean forest species. An experimental approach on four species in Lebanon.

Keywords : Cedar of Lebanon (*Cedrus libani*), climate change, Mediterranean region, range limits, extent of niche achieved, common garden, transplanting experiment, fundamental niche, lower range limit, upper range limit.

Abstract :

Climate change has profoundly disrupted natural ecosystems, especially in the Mediterranean basin, a region that is particularly vulnerable to ongoing climate change. In this context, this thesis focuses on the study of the climatic ranges of several Mediterranean species and on the analysis of the role of abiotic, biotic and historical factors in the distribution and persistence of these species at the warm and cold margins of their distribution. It also explores whether the natural altitudinal limits of the species studied correspond to their climatic niche. By examining the survival and growth of these species within and beyond their current climatic margins, this study aims to make recommendations for the reforestation and sustainable management of Mediterranean ecosystems. An experimental device was set up on eight sites, evenly distributed between 110 and 2330 meters above sea level in Lebanon, to evaluate the survival and juvenile growth of four species: two conifers, *Cedrus libani* and *Pinus brutia*, and two Mediterranean deciduous trees, *Quercus calliprinos* (evergreen sclerophyll) and *Quercus infectoria* (deciduous). Different modalities were tested in each site, particularly in terms of irrigation (irrigated and non-irrigated plots) and interspecific competition (low and high density plantations). Edaphic factors, available light, herbaceous competition and herbivore pressure were controlled and standardized between sites, in order to isolate climatic effects. The plants, which were 1 year old at the time of planting, were monitored for three years to measure their survival and growth. At the same time, measurements of the presence and absence of the four species were carried out on 1023 sites, in order to specify their natural altitudinal range. The results show that the "cold" altitudinal limit of species in their natural environment is mainly determined by physiological factors. Beyond this limit, the comparison between irrigated and non-irrigated modalities revealed that summer drought plays a key role in limiting the distribution of *Cedrus libani* and *Quercus infectoria*, while low temperatures are the main obstacles for *Pinus brutia* and *Quercus calliprinos*. Conversely, the lower altitudinal limit of cedar is influenced by a combination of three factors: water stress between 0 and 500 m; interspecific competition between 500 and 1000 m; anthropogenic disturbances, linked to millennia of human activities in the region between 1000 and 1300 m. In this way, the cedars demonstrated their ability to survive and grow up to around 800 metres below their natural warm altitudinal limit observed in the ecosystems of Lebanon. This study highlights that, in a Mediterranean context, summer drought can be an important limiting factor even beyond the cold line. This calls into question models predicting natural colonization of areas beyond the cold limit as a result of climate change. In addition, the results suggest that the predicted regressions in hot zones are not systematic, with some species, such as the cedar of Lebanon, demonstrating a capacity to survive beyond their current warm limit. These observations open up prospects for targeted management interventions on the Cedar of Lebanon at the juvenile stage, such as irrigation beyond its cold altitudinal limits or control of competition below its warm limits. These adaptation measures could help mitigate the impacts of global warming and optimize reforestation efforts.

Titre : Déterminisme des limites climatiques des aires de distribution des essences forestières méditerranéennes. Une approche expérimentale sur quatre espèces au Liban.

Mots-clés : Cèdre du Liban (*Cedrus libani*), changement climatique, région méditerranéenne, limites de l'aire de répartition, étendue de la niche réalisée, jardin commun, expérience de transplantation, niche fondamentale, limite inférieure de l'aire de répartition, limite supérieure de l'aire de répartition.

Résumé :

Le changement climatique a profondément perturbé les écosystèmes naturels, notamment dans le bassin méditerranéen, une région particulièrement vulnérable aux évolutions climatiques en cours. Dans ce contexte, cette thèse se concentre sur l'étude des gammes climatiques de plusieurs essences méditerranéennes et sur l'analyse du rôle des facteurs abiotiques, biotiques et historiques dans la distribution et la persistance de ces espèces aux marges chaudes et froides de leur répartition. Elle explore également si les limites altitudinales naturelles des essences étudiées correspondent à leur niche climatique. En examinant la survie et la croissance de ces essences au sein et au-delà de leurs marges climatiques actuelles, cette étude vise à formuler des recommandations pour le reboisement et la gestion durable des écosystèmes méditerranéens. Un dispositif expérimental a été mis en place sur huit sites, répartis régulièrement entre 110 et 2330 mètres d'altitude au Liban, pour évaluer la survie et la croissance juvéniles de quatre essences : deux conifères, *Cedrus libani* et *Pinus brutia*, et deux feuillus méditerranéens, *Quercus calliprinos* (sclérophylle à feuilles persistantes) et *Quercus infectoria* (à feuilles caduques). Différentes modalités ont été testées dans chaque site, notamment en termes d'irrigation (plots irrigués et non irrigués) et de compétition interspécifique (plantations à faible et à forte densité). Les facteurs édaphiques, la lumière disponible, la compétition herbacée et la pression des herbivores ont été contrôlés et standardisés entre les sites, afin d'isoler les effets climatiques. Les plants, âgés de 1 an au moment de leur plantation, ont été suivis pendant trois ans pour mesurer leur survie et leur croissance. Parallèlement, des relevés de présence et d'absence des quatre essences ont été réalisés sur 1023 sites, afin de préciser leur gamme altitudinale naturelle. Les résultats montrent que la limite altitudinale « froide » des essences dans leur environnement naturel est principalement déterminée par des facteurs physiologiques. Au-delà de cette limite, la comparaison entre modalités irriguées et non irriguées a révélé que la sécheresse estivale joue un rôle clé dans la limitation de la distribution du *Cedrus libani* et du *Quercus infectoria*, tandis que les faibles températures constituent les principaux obstacles pour le *Pinus brutia* et le *Quercus calliprinos*. À l'inverse, la limite altitudinale basse du cèdre est influencée par une combinaison de trois facteurs : le stress hydrique entre 0 et 500 m ; la compétition interspécifique entre 500 et 1000 m ; les perturbations anthropiques, liées à des millénaires d'activités humaines dans la région entre 1000 et 1300 m. Ainsi, les cèdres ont montré une capacité à survivre et croître jusqu'à environ 800 mètres en dessous de leur limite altitudinale naturelle observée dans les écosystèmes du Liban. Cette étude met en évidence que, dans un contexte méditerranéen, la sécheresse estivale peut constituer un facteur limitant important même au-delà de la limite froide. Cela remet en question les modèles prédisant une colonisation naturelle des zones situées au-delà de la limite froide sous l'effet du changement climatique. Par ailleurs, les résultats suggèrent que les régressions prévues dans les zones chaudes ne sont pas systématiques, certaines espèces, comme le cèdre du Liban, démontrant une capacité de survie au-delà de leur limite chaude actuelle. Ces observations ouvrent des perspectives pour des interventions de gestion ciblées sur le cèdre du Liban au stade juvénile, telles que l'irrigation au-delà de ses limites altitudinales froides ou la maîtrise de la compétition en dessous de ses limites chaudes. Ces mesures d'adaptation pourraient contribuer à atténuer les impacts du réchauffement climatique et à optimiser les efforts de reboisement.