

# Rapport final : effets du mélange d'essences sur la croissance et la sensibilité aux sécheresses du sapin blanc, du mélèze et du sapin de Douglas

Mars 2023

Projet en cours depuis le 9 septembre 2019

## **Chercheur principal**

Dr. Mathieu Lévesque<sup>1</sup>  
mathieu.levesque@usys.ethz.ch

## **Co-chercheur**

Prof. Dr. Harald Bugmann<sup>2</sup>  
harald.bugmann@env.ethz.ch

## **Étudiante de doctorat**

Justine Charlet de Sauvage<sup>1</sup>  
justine.charlet@usys.ethz.ch

## **Collaborateurs scientifiques**

Dr. Kerstin Treydte<sup>3</sup>  
Dr. Matthias Saurer<sup>3</sup>  
Dr. Charalambos Neophytou<sup>4</sup>  
Dr. Christof Bigler<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Groupe de sylviculture, D-USYS, EPF Zurich, Suisse.

<sup>2</sup> Chaire d'écologie forestière, D-USYS, EPF Zurich, Suisse.

<sup>3</sup> Dynamique forestière, Institut fédéral de recherches sur la forêt, la neige et le paysage WSL, Birmensdorf, Suisse.

<sup>4</sup> Institut de sylviculture, BOKU, Vienne, Autriche.

## Résumé

Ce document est le rapport final du projet de recherche « effets du mélange d'essences sur la croissance et la sensibilité aux sécheresses du sapin blanc, du mélèze et du sapin de Douglas ». Le projet a débuté le 9 septembre 2019 et s'étend sur une durée de quatre ans. Nous présenterons ici le sujet dans sa globalité, ainsi qu'une description plus détaillée correspondant aux trois chapitres du doctorat. En outre, les analyses de provenance du sapin de Douglas réalisées en 2021 sont incluses à la fin du rapport. Enfin, un calendrier des échéances prévues et leur aboutissement est présenté, ainsi que le détail du budget. Le travail de doctorat devrait se terminer vers la fin de l'année 2023. Par la suite, une publication dans le journal forestier suisse résumant le projet est envisagée pour 2024. La dissertation finale sera également communiquée à l'OFEV une fois achevée.

Ce projet de recherche cherche à comprendre si l'environnement local d'un arbre affecte sa sensibilité climatique. Plus précisément, nous comparons des arbres avec un voisinage pur ou mélangés pour comprendre si ce voisinage a un effet. La réponse des arbres aux sécheresses de 2003 et 2018 est un autre aspect sur lequel ce projet de recherche se concentre.

Pour cela, nous avons analysé les cernes de croissance de 401 arbres répartis dans huit forêts dans différentes conditions climatiques de la Suisse. Les espèces étudiées sont le sapin blanc, le mélèze et le sapin de Douglas. Le voisinage de chaque arbre a été mesuré dans un rayon de 10 m. Cela nous a permis d'évaluer l'effet de la compétition et de la diversité spécifique sur la croissance radiale des arbres. En outre, nous avons analysé plus en détail 48 de ces arbres (sapin blanc et sapin de Douglas) en mesurant les ratios d'isotopes du carbone, de l'oxygène et de l'hydrogène dans les cernes annuels pour estimer les réponses physiologiques de ces arbres au climat et à leur voisinage.

En général, les résultats montrent de faibles effets ou pas d'effets du mélange d'essences sur la réponse de la croissance radiale au climat et aux sécheresses du sapin blanc, du mélèze et du sapin de Douglas. La disponibilité en eau est bien plus importante pour la croissance des arbres que le mélange d'essences. Cependant, les relations entre les individus sont complexes et il est possible que certaines combinaisons d'espèces soient d'avantage bénéfique lors de déficits hydriques. Ici, nous avons analysé quels sont les effets de mélanger des espèces par rapport à un voisinage pur sur la croissance et la réponse aux sécheresses mais nous n'avons pas analysé l'effet d'une espèce en particulier sur la croissance d'une autre.

Enfin, les analyses génétiques des 160 sapins de Douglas échantillonnés aux huit sites en Suisse afin de déterminer leur provenance ont montré que les sapins de Douglas échantillonnés sur le Plateau suisse et dans le Jura sont tous de la variété côtière (*Pseudotsuga menziesii* var. *menziesii*) et ayant probablement comme origine des populations de Douglas situées à l'ouest de la chaîne côtière dans l'État de Washington. Toutefois, les sapins de Douglas échantillonnés au Valais semblent provenir de la variété intérieure (*Pseudotsuga menziesii* var. *glauca*). Enfin, la provenance génétique des sapins de Douglas du site au Tessin semble aussi être d'origine côtière mais son identification n'a pas pu être définie avec plus de précision et les analyses montrent un groupe génétiquement différent des populations du Plateau et du Jura.

## Sommaire

1. Introduction générale.....	4
2. Effets mineurs de la diversité spécifique et de la compétition sur la croissance radiale du sapin blanc, du mélèze et du sapin de Douglas en réponse aux sécheresses (Résumé de l'article en anglais soumis au journal <i>Agricultural and Forest Meteorology</i> ) .....	5
2.1. <i>Introduction</i> .....	5
2.2. <i>Matériel et méthodes</i> .....	5
2.3. <i>Résultats</i> .....	8
2.4. <i>Discussion</i> .....	11
2.5. <i>Activités en lien avec ce chapitre</i> .....	12
3. Mesures isotopiques pour inférer les réponses physiologiques du sapin blanc et du sapin de Douglas au climat en fonction du mélange d'essences .....	12
3.1. <i>Introduction</i> .....	12
3.2. <i>Matériel et méthodes</i> .....	13
3.3. <i>Résultats</i> .....	14
3.4. <i>Discussion préliminaire</i> .....	17
3.5. <i>État d'avancement des analyses</i> .....	18
4. Informations climatologiques et physiologiques enregistrées par l'isotope stable de l'hydrogène dans les cernes de croissance du sapin blanc et du sapin de Douglas .....	19
4.1. <i>Introduction</i> .....	19
4.2. <i>Matériel et méthodes</i> .....	19
4.3. <i>Résultats préliminaires</i> .....	19
4.4. <i>Discussion préliminaire</i> .....	22
5. Analyse génétique de la provenance des sapins de Douglas plantés en Suisse .....	22
6. Implications des résultats .....	25
7. Échéances.....	26
8. Budget.....	27
Références.....	27
Annexes.....	32

## 1. Introduction générale

Le réchauffement climatique et l'augmentation de la fréquence et de la sévérité des sécheresses pose de sérieux problèmes pour garantir le maintien des prestations forestières en Suisse (Bugmann et al., 2015). La récente sécheresse extrême de 2018 suivie d'une mortalité accrue de certaines espèces nous montre que des stratégies de gestion forestière adaptées sont nécessaires rapidement. Le mélange d'espèces endémiques et exotiques est souvent envisagé comme stratégie pour minimiser les risques, en prenant en compte des espèces résistantes à la sécheresse et en augmentant la diversité (Brang et al., 2016). Grâce au mélange d'essences, offrant déjà une réduction du risque de dommages, la productivité pourrait être maintenue ou même augmentée (Pretzsch et al., 2017). Cependant, l'effet du mélange d'essences sur la sensibilité à la sécheresse des arbres est très variable selon les espèces et selon les études. Des études récentes ont observé un effet positif du mélange sur la sensibilité aux sécheresses (Pretzsch et al., 2013; Vitali et al., 2018) alors que d'autres études ont observé des effets plus difficiles à généraliser (Pardos et al., 2021) voire négligeable (Gillerot et al., 2020).

La réponse aux sécheresses d'un point de vue physiologique peut être **inférer** grâce à la mesure d'isotope stables par exemple dans les cernes de croissance des arbres (Siegwolf et al., 2022). Les ratios d'isotopes du carbone et de l'oxygène sont plus communément mesurés mais l'on en sait encore peu sur le signal porté par le ratio d'isotope de l'hydrogène et comment ce dernier peut nous aider à comprendre **comment les arbres répondent** aux sécheresses.

Dans ce projet de recherche, trois espèces **de conifères** ont été choisies, pour leur intérêt **en foresterie** ainsi que leur potentiel de résistance aux sécheresses. Le sapin blanc (*Abies alba* Mill.) a été montré comme moins sensible aux sécheresses que l'épicéa (*Picea abies* (L.) H. Karst.) (van der Maaten-Theunissen et al., 2013). Cette espèce semble avoir un bon potentiel pour résister aux températures plus chaudes des prochaines décennies en Europe centrale (Vitasse et al., 2019b), mais des taux de mortalité anormalement élevés ont été observés dans certaines régions de la Suisse depuis la sécheresse de 2018. Cette mortalité est souvent due à une cooccurrence de la sécheresse et d'une infestation de scolytes du sapin (Forster & Odermatt, 2019).

Le mélèze (*Larix decidua* Mill.), espèce endémique des régions alpines, est depuis longtemps planté sur le plateau suisse. Cette espèce pionnière avec une plasticité physiologique élevée présente une forte résilience dans des conditions de stress hydrique prolongés (Feichtinger et al., 2017). Le mélèze est aussi moins vulnérable aux tempêtes que l'épicéa du fait de son feuillage caduque et son système racinaire plus profond (Zielonka et al., 2010).

Enfin, le sapin de Douglas, (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco), originaire d'Amérique du Nord, est planté en Suisse depuis la fin du 19<sup>ème</sup> siècle. Cette espèce exotique s'adapte bien aux différentes conditions de **sites** et semble relativement tolérante aux sécheresses (Lévesque et al., 2015; Vitali et al., 2017). De plus, avec son fort potentiel de croissance, le sapin de Douglas est une espèce appréciée des sylviculteurs à la recherche d'essences de remplacement pour l'épicéa.

Pour ces trois espèces, les effets du mélange d'essences sur leur réponse aux sécheresses sont encore mal compris et inconstants. L'objectif de cette thèse de doctorat est donc d'apporter de nouveaux résultats sur (i) les effets du mélange d'essences sur la réponse de la croissance radiale au climat et la sensibilité aux sécheresses du sapin blanc, du sapin de Douglas et du mélèze ; (ii) les réponses physiologiques des trois espèces aux sécheresses sous l'effet de différentes conditions de mélange à l'aide des isotopes stables du carbone, de l'oxygène et de l'hydrogène. Également, cette thèse de doctorat inclut une analyse plus approfondie de l'isotope stable de l'hydrogène chez le sapin blanc et le sapin de Douglas ainsi qu'une identification génétique des provenances des populations de sapins de Douglas plantés en Suisse et sélectionnés pour cette étude.

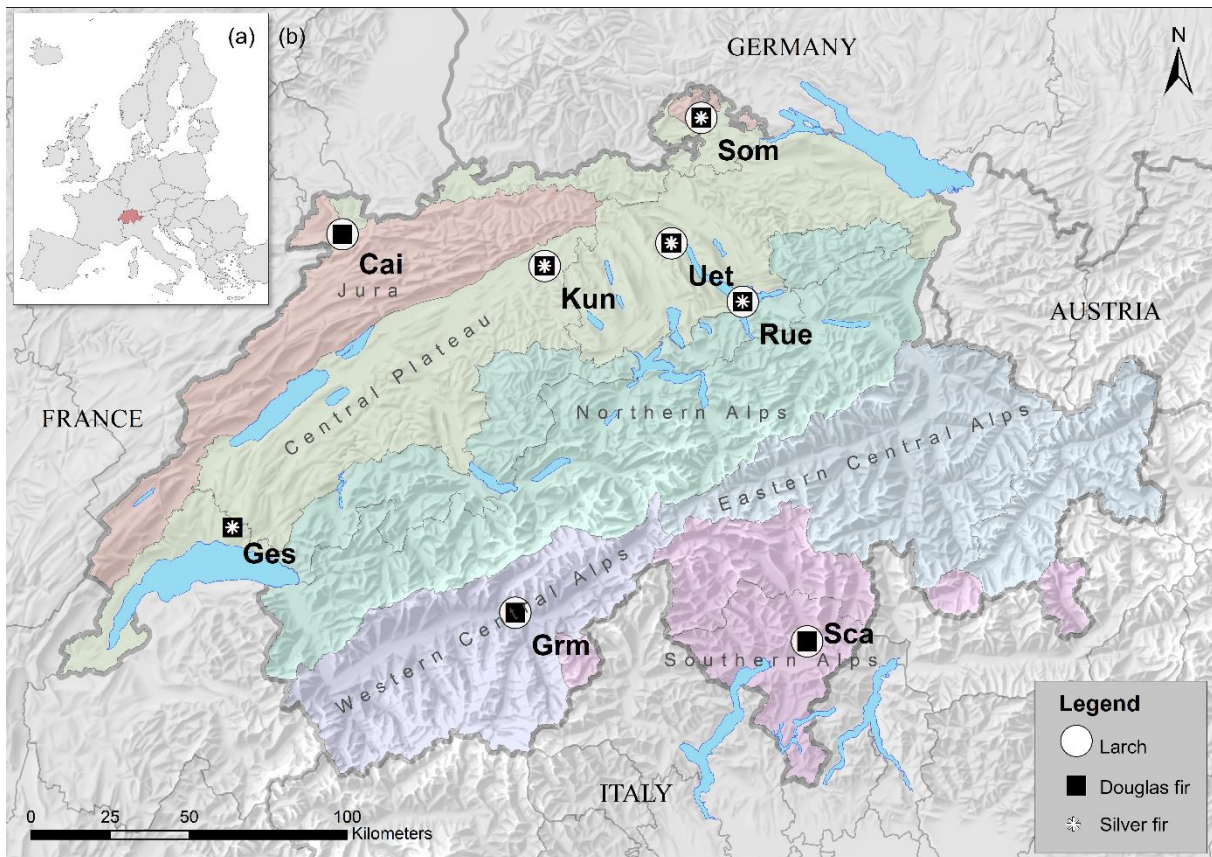
## 2. Effets mineurs de la diversité spécifique et de la compétition sur la croissance radiale du sapin blanc, du mélèze et du sapin de Douglas en réponse aux sécheresses (Résumé de l'article en anglais soumis au journal *Agricultural and Forest Meteorology*)

### 2.1. Introduction

Dans ce chapitre, les recherches se sont concentrées sur les liens entre les cernes de croissance radiale, le climat et le voisinage de l'arbre (c.-à-d. compétition et diversité spécifique). Dans la littérature, il existe une grande variabilité dans les résultats et il n'est pas encore clair si le mélange d'espèces favorise la croissance radiale des arbres ainsi que leur résilience aux sécheresses (Grossiord, 2019). D'autres part, il semblerait que la compétition n'ait pas toujours un effet négatif sur la résistance et la résilience des arbres aux sécheresses (Castagneri et al., 2022). Les effets de la diversité spécifique sur la sensibilité aux sécheresses des arbres semblent aussi dépendre fortement de l'espèce étudiée, du site ou des conditions climatiques (Forrester et al., 2013).

Dans ce contexte, (i) nous avons analysé la sensibilité climatique du sapin blanc, du sapin de Douglas et du mélèze aux différents sites d'étude. Ensuite, l'analyse s'est concentrée au niveau individuel de l'arbre, pour répondre à la question : comment la composition spécifique du voisinage en termes de compétition et de diversité influence (ii) la croissance des arbres durant les deux dernières décennies et (iii) leurs réponses aux sécheresses extrêmes de 2003 et 2018.

### 2.2. Matériel et méthodes



**Figure 1.** Carte de l'étude montrant les huit sites échantillonnés à travers la Suisse. Source du fond de carte : (a) © EuroGeographics pour les limites administratives et (b) Office fédéral de topographie swisstopo.

Le choix des espèces repose sur leur intérêt en foresterie et leur potentiel pour résister aux sécheresses de plus en plus fréquentes et intenses. Les sites ont été choisis à travers la Suisse (Figure 1, Tableau 1) pour couvrir un large gradient climatique (Jura, Plateau, Valais et sud des Alpes) et parce que les espèces étaient présentes dans différentes conditions de mélange.

**Tableau 1.** Description des sites échantillonnés en Suisse. La pente est donnée avec un intervalle pour deux sites à cause de l'importante variation au sein des sites. La température annuelle moyenne et la somme des précipitations annuelles moyennes sont donnés avec l'écart type entre parenthèses et sont calculés pour la période 2000–2020, correspondant à la période d'étude. L'altitude est donnée en mètre au-dessus du niveau de la mer (m a.s.l. – *meter above sea level* en anglais). CWB correspond au bilan hydrique climatique – *climatic water balance* en anglais.

Site	Latitude (N)	Longitude (E)	Altitude (m a.s.l.)	Ori-entation	Pente (°)	Tempé-rature (°C)	Précipita-tions (mm)	CWB (mm)
St. Germanerflüe (Grm)	46° 18' 55"	7° 49' 3"	960	SS	40	8.5 ± 7	727 ± 128	-36 ± 24
Sommerwies (Som)	47° 43' 6"	8° 36' 41"	550	NE	10-35	9.6 ± 6.8	928 ± 138	-16 ± 18
Les Cairfatas (Cai)	47° 23' 33"	7° 6' 4"	560	NE	5	9.6 ± 6.5	1066 ± 195	-4 ± 29
Küngoldingen (Kun)	47° 18' 6"	7° 56' 50"	480	WW	8	9.9 ± 6.7	1083 ± 158	4 ± 27
Bois des Gésiaux (Ges)	46° 33' 20"	6° 39' 12"	760	SS	5	9.1 ± 6.5	1208 ± 208	10 ± 31
Uetliberg (Uet)	47° 21' 46"	8° 28' 44"	670	NN	10	9 ± 6.7	1212 ± 157	30 ± 30
Ruestelwald (Rue)	47° 11' 36"	8° 46' 23"	530	NN	17-30	9.6 ± 6.8	1448 ± 167	59 ± 36
Scaréuro (Sca)	46° 13' 25"	9° 0' 48"	870	SE	35	10.1 ± 6.7	1645 ± 412	67 ± 51

Pour chaque site, 20 arbres par espèce ont été échantillonnés afin de couvrir un gradient de mélange (individus dans un voisinage pur et individus dans un voisinage mélangé). Au total, 401 arbres ont été échantillonnés (Tableau 2). Pour chaque arbre, deux carottes dendrochronologiques ont été extraites à l'aide d'une tarière de Pressler et le voisinage de chaque individu échantillonné a été mesuré. Pour cela, chaque arbre voisin dans un rayon de 10 m et dont le Diamètre à Hauteur de Poitrine (DHP) était supérieur à 10 cm a été mesuré. Sa distance à l'arbre carotté et son espèce ont également été relevé.

**Tableau 2.** Description des arbres échantillonnés. L'effectif correspond au nombre d'arbres correctement mesurés et sélectionnés pour l'analyse avec entre parenthèses le nombre d'arbres réellement échantillonnés. Surface terrière, DHP (Diamètre à hauteur de la poitrine), hauteur, largeur des cernes et âge minimum sont donnés avec la moyenne ± écart-type. La largeur moyenne des cernes a été calculée pour les cernes de 2000–2020 utilisés pour les analyses.

Site	Espèce	Effectif	Surface terrière (m <sup>2</sup> /ha)	DHP (cm)	Hauteur (m)	Largeur des cernes (mm)	Âge minimum
<b>Grm</b>	<i>L. decidua</i>	15 (20)	39.3 ± 11.8	36.1 ± 8.1	21.9 ± 4.8	0.84 ± 0.56	75 ± 13
	<i>P. menziesii</i>	19 (20)	37.4 ± 8.9	46.3 ± 10.2	23.8 ± 3.9	1.41 ± 0.81	80 ± 8
<b>Som</b>	<i>A. alba</i>	20 (20)	41.5 ± 7.0	50.4 ± 11.2	34.1 ± 4.2	4.84 ± 3.04	64 ± 19
	<i>L. decidua</i>	18 (20)	36.7 ± 7.5	42.9 ± 4.9	35.2 ± 4.6	1.59 ± 0.83	67 ± 7
	<i>P. menziesii</i>	21 (21)	29.3 ± 8.6	81.4 ± 18.7	45.4 ± 4.3	3.41 ± 1.61	90 ± 14
<b>Cai</b>	<i>L. decidua</i>	19 (20)	36.8 ± 11.3	55.2 ± 8.0	35.8 ± 3.3	1.49 ± 1.14	92 ± 7
	<i>P. menziesii</i>	20 (20)	68.0 ± 13.0	70.8 ± 12.1	43.5 ± 2.8	2.24 ± 1.60	87 ± 11
<b>Kun</b>	<i>A. alba</i>	19 (20)	43.9 ± 6.6	64.5 ± 9.8	37.2 ± 3.3	2.68 ± 2.34	86 ± 15
	<i>L. decidua</i>	19 (20)	44.7 ± 10.1	52.2 ± 8.1	38.7 ± 3.3	2.87 ± 1.52	53 ± 13
	<i>P. menziesii</i>	20 (20)	54.8 ± 11.2	89.5 ± 15.9	50.0 ± 3.5	4.13 ± 1.98	83 ± 22

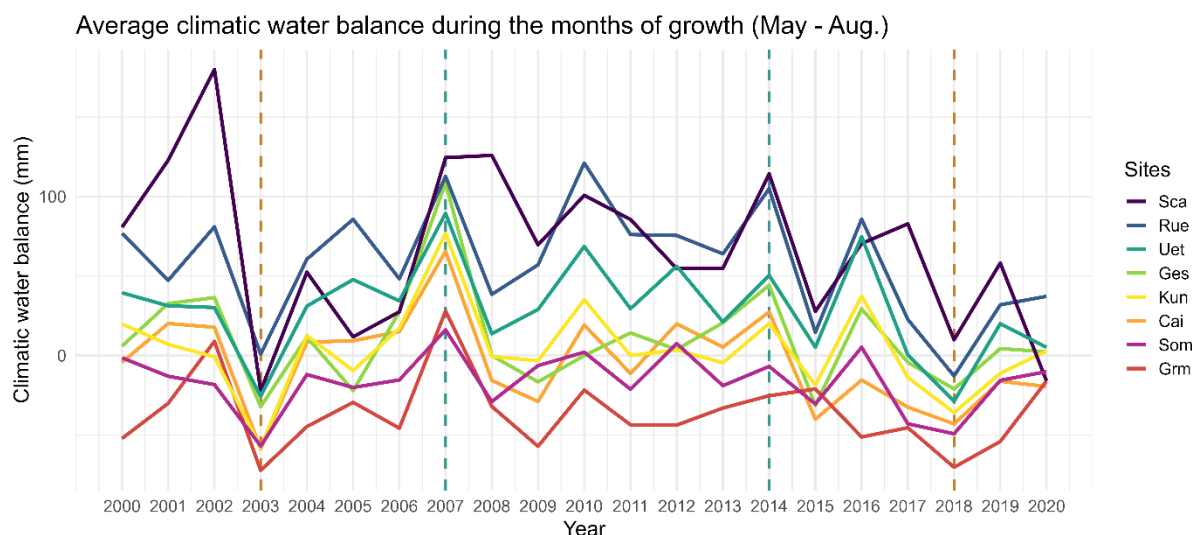
<b>Ges</b>	<i>A. alba</i>	19 (20)	46.0 ± 11.7	49.9 ± 7.7	26.9 ± 2.7	6.12 ± 2.97	43 ± 9
	<i>P. menziesii</i>	20 (20)	52.1 ± 13.3	97.5 ± 15.0	50.0 ± 3.4	3.64 ± 1.99	101 ± 11
<b>Uet</b>	<i>A. alba</i>	20 (20)	28.2 ± 5.3	69.0 ± 12.6	31.2 ± 3.1	5.88 ± 3.09	78 ± 20
	<i>L. decidua</i>	20 (20)	36.6 ± 4.9	45.0 ± 10.6	30.6 ± 2.7	2.36 ± 1.73	47 ± 12
	<i>P. menziesii</i>	20 (20)	32.3 ± 7.1	47.3 ± 9.0	33.6 ± 3.5	4.63 ± 1.97	40 ± 6
<b>Rue</b>	<i>A. alba</i>	18 (20)	42.9 ± 11.0	58.9 ± 11.4	35.6 ± 3.5	2.76 ± 1.87	111 ± 22
	<i>L. decidua</i>	19 (20)	37.6 ± 5.2	45.0 ± 7.2	35.2 ± 2.0	2.35 ± 1.38	50 ± 5
	<i>P. menziesii</i>	19 (20)	37.8 ± 9.1	59.8 ± 8.7	36.0 ± 2.9	6.13 ± 2.53	45 ± 5
<b>Sca</b>	<i>L. decidua</i>	20 (20)	49.8 ± 11.3	42.5 ± 5.5	27.7 ± 2.2	2.08 ± 1.36	48 ± 5
	<i>P. menziesii</i>	20 (20)	52.6 ± 13.8	57.7 ± 8.3	35.6 ± 3.7	4.10 ± 1.81	48 ± 4
<b>Total</b>	<i>A. alba</i>	96 (100)	40.4 ± 10.6	58.6 ± 13.1	33.0 ± 5.0	4.49 ± 3.09	76 ± 28
	<i>L. decidua</i>	130 (140)	40.3 ± 10.2	45.8 ± 9.6	32.4 ± 6.1	1.98 ± 1.43	61 ± 18
	<i>P. menziesii</i>	159 (161)	45.5 ± 16.5	69.0 ± 22.1	39.9 ± 9.2	3.71 ± 2.27	72 ± 25

Au laboratoire, les carottes ont été mesurées selon les méthodes dendrochronologiques classiques. La largeur des cernes annuels de croissance a pu ainsi être mesurée.

Les données météorologiques mensuelles (température moyenne et précipitations) ont été extraites de 1931 à 2020 via l'algorithme Daymet (Thornton et al., 1997) basé sur l'interpolation des données de stations de MeteoSuisse, avec une résolution de 100 m. Pour les analyses, l'indice de bilan hydrique climatique (*Climatic Water Balance, CWB*) a été calculé. Cet indice correspond à la quantité d'eau disponible pour les plantes (précipitations moins évapotranspiration potentielle). L'évapotranspiration potentielle est calculée en fonction de la température mensuelle moyenne ainsi que de la latitude. Dans les analyses, nous avons utilisé une valeur moyenne de bilan hydrique climatique incluant les mois de mai à août. Cela correspond à la période de croissance des arbres (Etzold et al., 2021) et est en accord avec les corrélations que l'on peut observer en Figure 3.

Pour évaluer l'effet du mélange sur la croissance et la sensibilité aux sécheresses, deux indices de compétition et de diversité ont été calculés. L'indice d'Hegyi a été calculé selon la méthode d'Hegyi du package R *siplab* (García, 2020). Il permet d'estimer la compétition en termes de quantité. L'indice de Shannon a été calculé avec le package R *vegan* (Oksanen et al., 2022). Il permet quant à lui d'estimer la diversité spécifique du voisinage. Enfin, nous avons utilisé une variable pour mesurer la quantité de voisinage provenant d'arbres de la même espèce que l'arbre analysé : « pourcentage de compétition intraspécifique ».

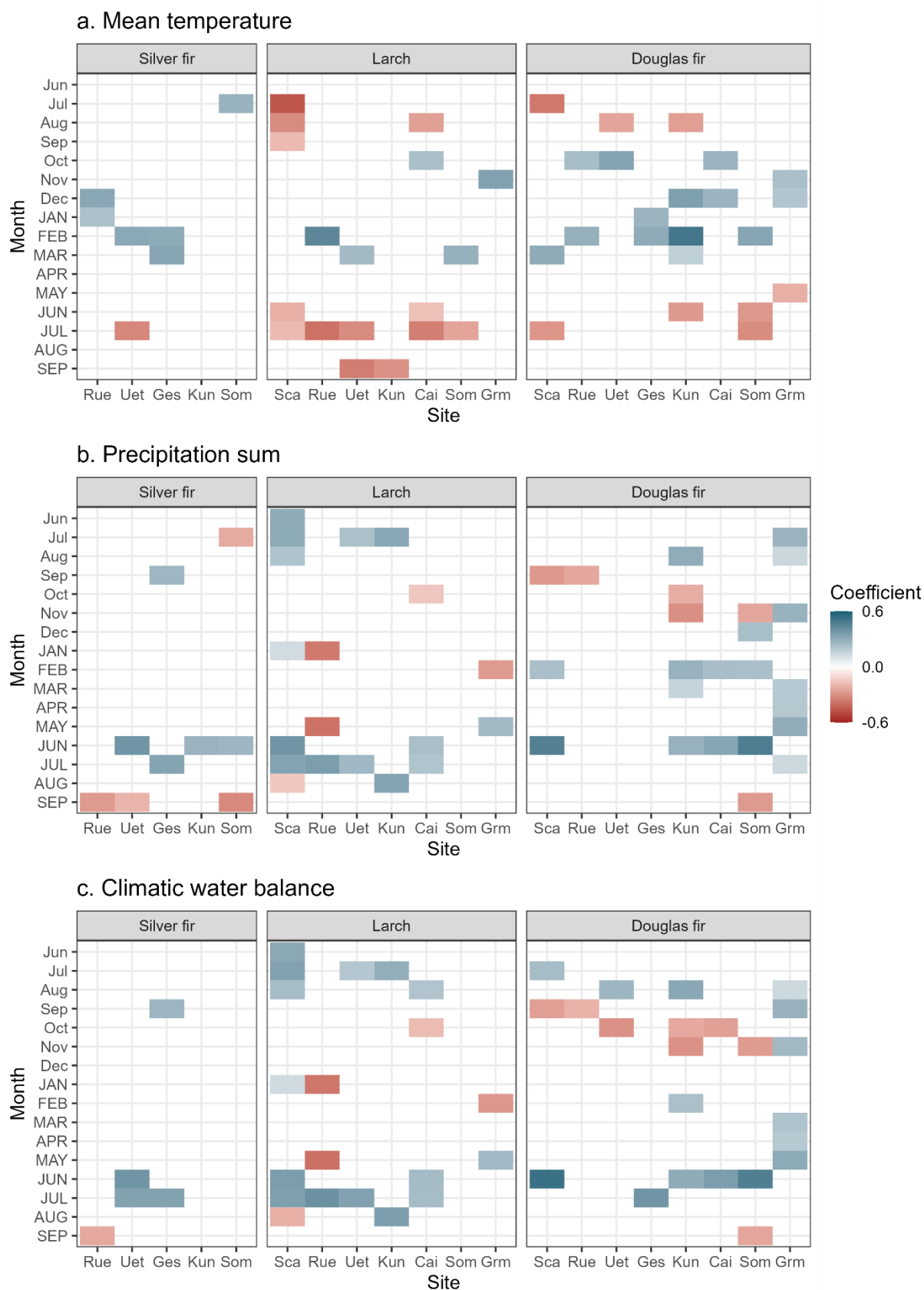
Dans un premier temps et pour évaluer la sensibilité climatique du sapin blanc, du sapin de Douglas et du mélèze, des corrélations ont été calculées entre les chronologies de cernes de croissance et les variables climatiques mensuelles (CWB, température moyenne et précipitations). Ensuite, pour évaluer l'effet du voisinage sur la croissance des trois espèces, des modèles linéaires mixtes ont été calculés. Enfin, pour évaluer l'effet du voisinage sur la réponse aux sécheresses extrêmes de 2003 et 2018, des modèles linéaires ont été calculés pour les années 2003 et 2018 ainsi que les années 2007 et 2014 (années humides, voir Figure 2) à titre de comparaison. La réponse aux sécheresses a été quantifiée en utilisant l'indice de résilience d'après Lloret et al. (2011) à l'aide du package R *pointRes* (Maaten-Theunissen et al., 2015, 2021). L'indice de résilience correspond au ratio entre la croissance après et la croissance avant les sécheresses.



**Figure 2.** Moyenne du bilan hydrique climatique (*Climatic Water Balance*) par année sur la période de croissance des arbres (mai à août). Les lignes pointillées verticales brunes et bleues correspondent aux années sèches et humides, respectivement, et ont été sélectionnées pour l'analyse. Des valeurs négatives indiquent des déficits hydriques et des valeurs positives représentent des conditions humides. Pour les noms des sites, se référer au Tableau 1 et à la carte en Figure 1.

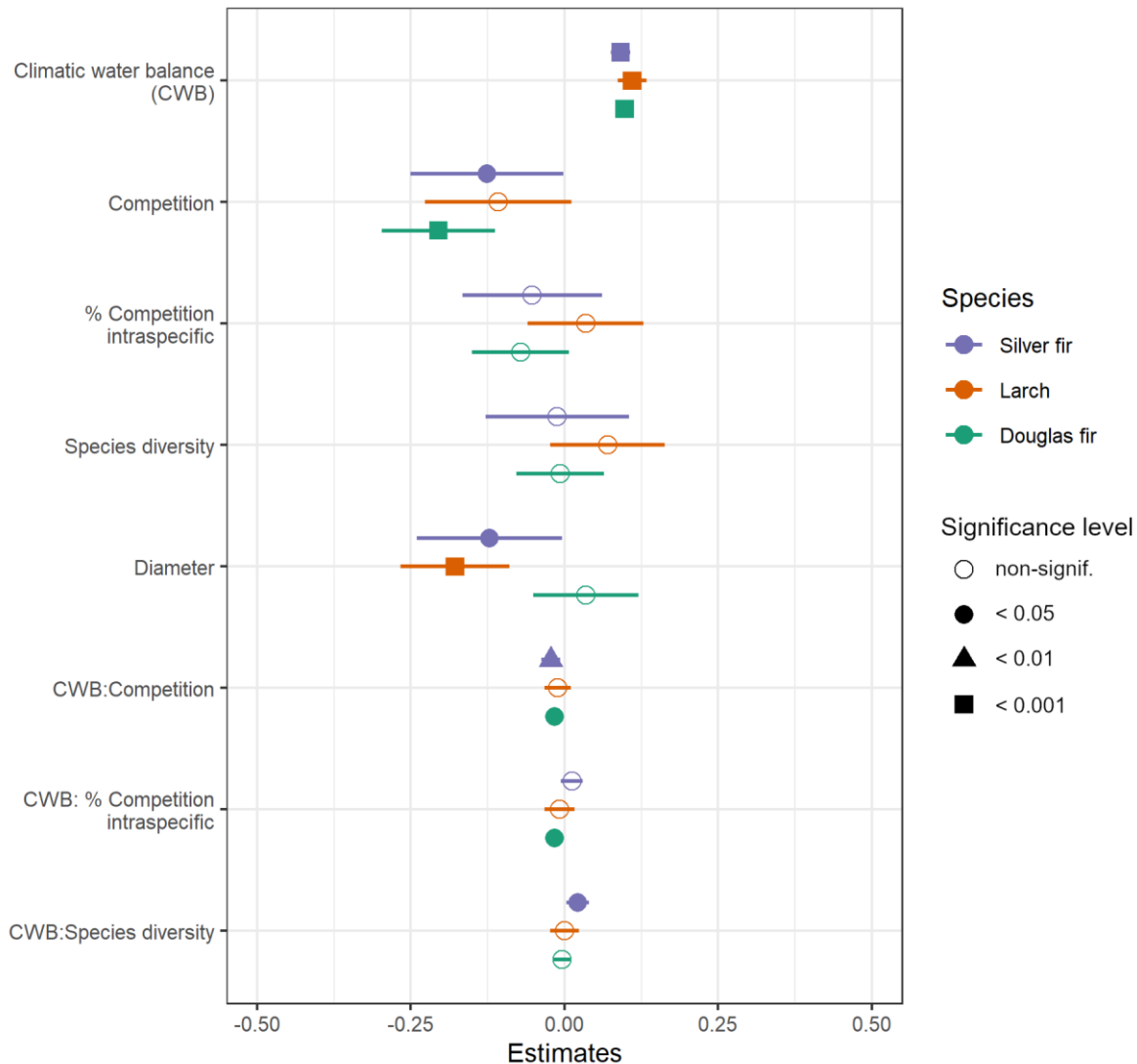
### 2.3. Résultats

La croissance radiale du sapin blanc était moins fortement corrélée avec la température moyenne, les précipitations et le bilan hydrique climatique que celle du mélèze et du sapin de Douglas (Figure 3). La croissance radiale était aussi corrélée positivement avec le bilan hydrique climatique en juin et juillet mais aussi, bien que plus faiblement, en mai et août (Figure 3c). Les plus fortes corrélations ont été observées avec le bilan hydrique climatique pour le sapin de Douglas en juin, aux sites Scaréuro (Sca) et Sommerwies (Som).



**Figure 3.** Coefficients de corrélation (Pearson) entre les chronologies de cernes de croissance (une chronologie par site – 13 à 21 arbres par chronologie) et les variables climatiques mensuelles : (a) température mensuelle moyenne, (b) précipitations mensuelles moyennes et (c) bilan hydrique climatique. Les corrélations ont été calculées sur la période 1970–2020, correspondant à la plus longue série temporelle recouvrant l’ensemble des chronologies de cernes de croissance. Pour les noms des sites, se référer au Tableau 1 et à la carte en Figure 1.

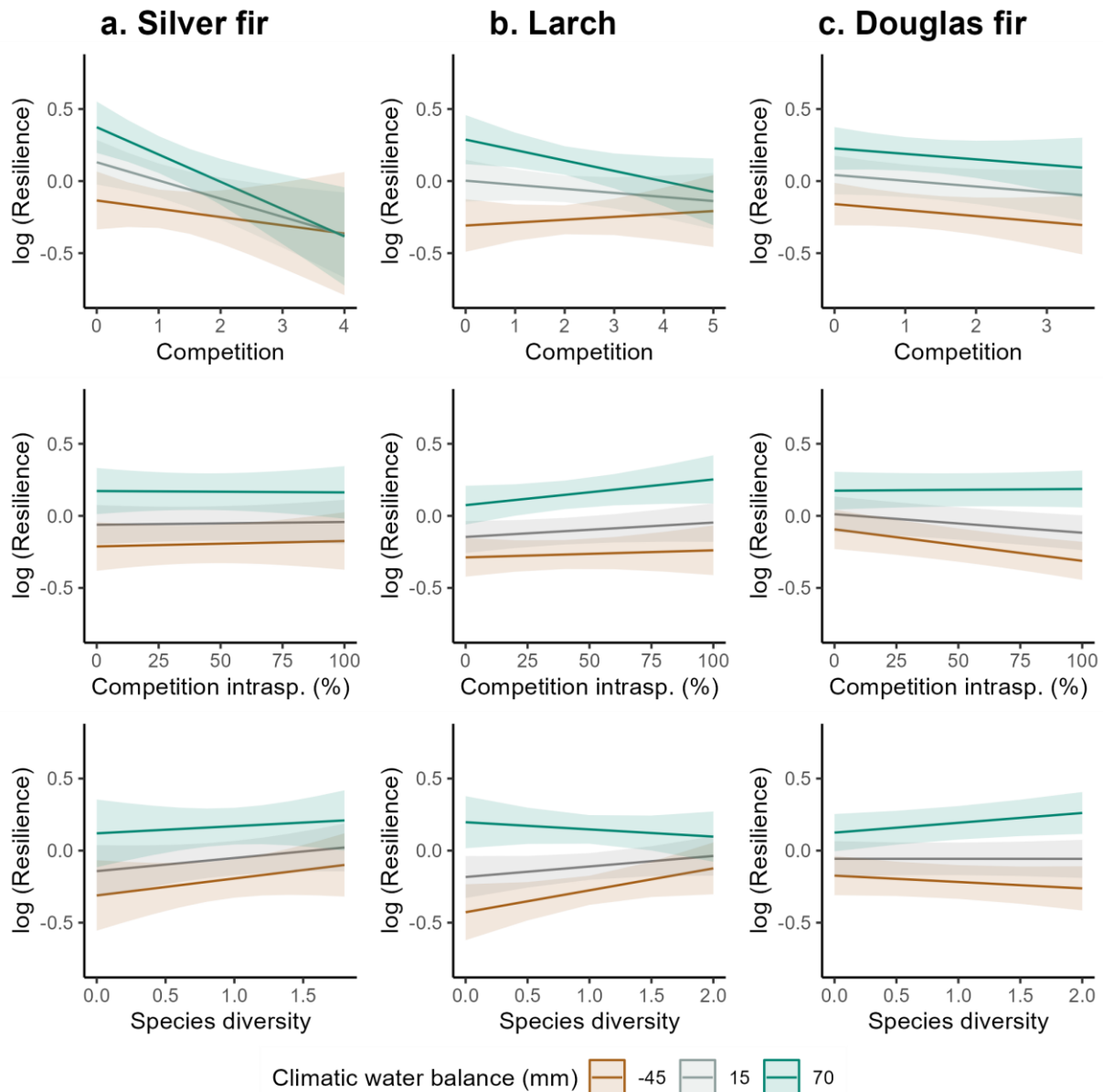
Les modèles mixtes dont les coefficients sont présentés en Figure 4 montrent que la diversité et le pourcentage de compétition intraspécifique ont très peu influencé la croissance interannuelle et la sensibilité climatique des trois espèces de conifères à l'échelle des deux dernières décennies (2000–2020). La compétition avait un effet négatif et significatif sur la croissance radiale pour le sapin blanc et le sapin de Douglas. Les conditions climatiques (*Climatic Water Balance*, CWB, coefficients significatifs ; Figure 4 et Tableau supplémentaire 1) ont eu un effet sur la croissance, ce qui confirme les résultats observés en Figure 3. Nous pouvons observer seulement certaines interactions significatives entre la compétition, la diversité ou le pourcentage de compétition intraspécifique et le bilan hydrique climatique mais leurs effets étaient faibles (Figure 4 et Tableau supplémentaire 1).



**Figure 4.** Coefficients (*Estimates*) des modèles linéaires mixtes expliquant les indices de cernes de croissance en fonction du bilan hydrique climatique (CWB), de la compétition, du pourcentage de compétition intraspécifique et de la diversité ainsi que leurs interactions (indiquées par le symbole :), pour la période 2000–2020. Un modèle linéaire mixte a été calculé par espèce et les coefficients des modèles sont détaillés dans le Tableau supplémentaire 1.

Dans l'analyse se concentrant seulement sur les deux années extrêmement sèches (2003 et 2018) et les deux années humides (2007 et 2014), nous avons observé des effets variables du voisinage sur la résilience des arbres. La compétition avait un effet négatif et significatif sur la résilience du sapin blanc (Figure 5a et Tableau supplémentaire 2). Pour le mélèze, l'interaction entre la compétition et le bilan hydrique climatique était significatif et négative (Figure 5b et Tableau supplémentaire 2). Le pourcentage de compétition intraspécifique avait un effet négatif et significatif sur la résilience du sapin de

Douglas et cette relation était plus forte pendant les années sèches que pendant les années humides (Figure 5c et Tableau supplémentaire 2).



**Figure 5.** Effets de la compétition, du pourcentage de compétition intraspécifique et de la diversité spécifique (*Species diversity*) sur la résilience (a) du sapin blanc, (b) du mélèze et (c) du sapin de Douglas. Un modèle mixed a été calculé par espèce. Les coefficients des modèles sont détaillés dans le Tableau supplémentaire 2. Les deux années extrêmement sèches (2003 et 2018) et les deux années humides (2007 et 2014) sont incluses dans l'analyse. Les lignes représentent les valeurs estimées par les modèles avec un intervalle de confiance à 95% (zones colorées) pour un bilan hydrique climatique (*climatic water balance* ; mai à août) sec (-45 mm), intermédiaire (15 mm) et humide (70 mm).

#### 2.4. Discussion

La faible sensibilité climatique de la croissance du sapin blanc aux sites échantillonnés en Suisse semble en accord avec sa bonne capacité à résister à un climat plus chaud et plus sec (Vitasse et al., 2019b). Toutefois, un climat plus chaud risque d'augmenter les attaques de ravageurs secondaires tels les scolytes du sapin et potentiellement de causer des dépérissements chez les individus de sapin blanc déjà stressés à la suite de déficits hydriques (Forster & Odermatt, 2019). Le mélèze semblait être plus sensible aux sécheresses que les deux autres espèces (résultats non détaillés ici) ce qui est en accord avec les études de Lévesque et al. (2014) ou Vitasse et al. (2019a).

La compétition avait un effet négatif ou non-significatif sur la croissance radiale et sur la résilience aux sécheresses. En général, il est fréquemment supposé que la compétition a un effet négatif sur la croissance radiale des arbres, qui pourrait cependant être réduit par le mélange d'espèces, aussi appelé facilitation (Pretzsch, 2022). En accord avec l'effet variable de la compétition sur la réponse de la croissance des arbres à la sécheresse rapporté dans la littérature (Castagneri et al., 2022), les résultats de notre étude indiquent que la compétition a peu voire pas d'effet sur la sensibilité au climat et aux sécheresses des trois espèces.

Dans notre étude, l'effet du mélange d'espèces sur la croissance radiale et la résilience aux sécheresses du sapin blanc, du mélèze et du sapin de Douglas était faible, voire nul. Nous avons seulement observé un effet positif d'une plus grande proportion de mélange sur la résilience du sapin de Douglas (le pourcentage de compétition intraspécifique avait un effet négatif). Cet effet était aussi plus marqué pendant les années sèches que pendant les années humides. Cependant, pour les deux autres espèces, nous n'avons pas observé d'effet significatif. Les études sur les effets du mélange d'espèces sur la sensibilité aux sécheresses présentent des résultats variés. Certaines études ont observé des effets positifs (p. ex. de-Dios-García et al., 2015; Gazol & Camarero, 2016; Lebourgeois et al., 2013; Metz et al., 2016; Pretzsch et al., 2013) alors que d'autres études n'ont pas observé que le mélange d'espèces facilitait la réponse aux sécheresses (p. ex. Gillerot et al., 2020; Ovenden et al., 2022). Ces effets sont très variables et dépendent probablement de l'espèce étudiée, des conditions de site et des conditions climatiques (Forrester et al., 2013).

Globalement, dans notre étude, le bilan hydrique climatique joue un rôle plus important pour la croissance radiale et la résilience aux sécheresses des trois espèces que la compétition ou la diversité du voisinage.

### 2.5. Activités en lien avec ce chapitre

Les analyses de ce premier chapitre sont terminées. Les résultats ont été présentés en mai 2022 à une conférence internationale, TRACE (Tree-Rings in Archeology, Climatology and Ecology) à Erlangen (Allemagne). Les résultats finaux ont été inclus dans un premier article scientifique et soumis au journal *Agricultural and Forest Meteorology* en janvier 2023. L'article est en cours de révision. La version (en anglais) soumise au journal est communiquée parallèlement à ce rapport.

## 3. Mesures isotopiques pour inférer les réponses physiologiques du sapin blanc et du sapin de Douglas au climat en fonction du mélange d'essences

### 3.1. Introduction

Dans la section 2. *Effets mineurs de la diversité spécifique et de la compétition sur la croissance radiale du sapin blanc, du mélèze et du sapin de Douglas en réponse aux sécheresses*, nous avons étudié les effets du mélange d'essences et de la compétition sur la réponse de la croissance radiale des arbres au climat, en s'appuyant sur des données de cernes de croissance. Dans ce chapitre, nous souhaitons maintenant nous concentrer sur la réponse physiologique des arbres au climat en fonction du mélange d'espèces et de la compétition.

La réponse physiologique peut être inférée sur de longues périodes temporelles par la mesure des ratios d'isotopes stables mesurés dans les cernes annuels des arbres (Siegwolf et al., 2022). Ici, nous avons mesuré les ratios d'isotopes stables du carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ), de l'oxygène ( $\delta^{18}\text{O}$ ) et de l'hydrogène ( $\delta^2\text{H}$ ) dans les cernes de croissance pour la période 2000–2020.

Les effets de la compétition et de la diversité spécifique sur la croissance radiale des arbres et leur réponse aux sécheresses ne sont pas clairs selon les espèces et les études (cf. section 2 ; Castagneri et al., 2022; Grossiord, 2019). Les connaissances sur les effets de la compétition et de la diversité spécifique sur la réponse physiologique des arbres sont encore moins connues et moins étudiées (mais voir par exemple Bonal et al., 2017; Vannoppen et al., 2020).

Dans ce chapitre, nous souhaitons répondre aux questions suivantes : (i) que nous apportent les ratios d'isotopes du carbone, de l'oxygène et de l'hydrogène sur la réponse physiologique du sapin blanc et du sapin de Douglas au climat et aux sécheresses ? (ii) Observe-t-on des différences dans les ratios d'isotopes entre les arbres en condition pure et mélangée ? (iii) Est-ce que la compétition, la diversité d'espèces et le volume de la couronne des arbres influencent la réponse physiologique du sapin blanc et du sapin de Douglas au climat et aux sécheresses ?

### 3.2. Matériel et méthodes

La conception de cette étude repose sur le choix d'arbres avec des environnements individuels contrastés – c.-à-d. voisinage pur vs mélangé. Pour maximiser la répétition de mesures et dû à la limitation financière et de temps passé au laboratoire, il a été choisi de ne se concentrer que sur deux espèces d'arbre : le sapin blanc et le sapin de Douglas. Ce choix est justifié par le fait que ces deux espèces sont considérées comme des essences de remplacement de l'épicéa, que leur réponse physiologique aux conditions climatiques extrêmes a été moins étudiée et que leur capacité à s'adapter au changement climatique est encore incertaine avec les connaissances actuelles.

Trois sites ont été sélectionnés pour les analyses isotopiques parmi les huit sites échantillonnés précédemment. Il s'agit de Bois des Gésiaux, Küngoldingen et Sommerwies sur la carte en Figure 1. Ce choix repose sur (i) la présence des deux espèces sélectionnées sur des sites ayant des bilans hydriques différents (Figure 2), (ii) des individus présentant un voisinage contrasté (pur vs mélangé) et (iii) des individus d'âge comparable entre les groupes pur et mélangé au sein d'un site. Pour chaque site et chaque espèce, quatre arbres avec un voisinage pur et quatre arbres avec un voisinage mélangé ont été sélectionnés. Enfin, la période temporelle sélectionnée de 2000 à 2020 offre une série temporelle continue et récente tout en incluant deux sécheresses extrêmes ; 2003 et 2018. Au total, 1008 cernes de croissance ont été séparés, traités (extraction de la cellulose) et analysés pour y mesurer les ratios d'isotopes stables du carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ), de l'oxygène ( $\delta^{18}\text{O}$ ) et de l'hydrogène ( $\delta^2\text{H}$ ).

Pour évaluer l'effet des déficits hydriques sur le sapin blanc et le sapin de Douglas, nous avons calculé le déficit de pression de vapeur (VPD – *Vapor Pressure Deficit* en anglais) (Allen et al., 1998), en se basant sur des données météorologiques de stations MétéoSuisse proches des sites échantillonnés. Le déficit de pression de vapeur reflète la capacité évaporative de l'atmosphère, un facteur limitant de plus en plus la croissance des arbres en Suisse à cause du réchauffement climatique (Trotsiuk et al., 2021).

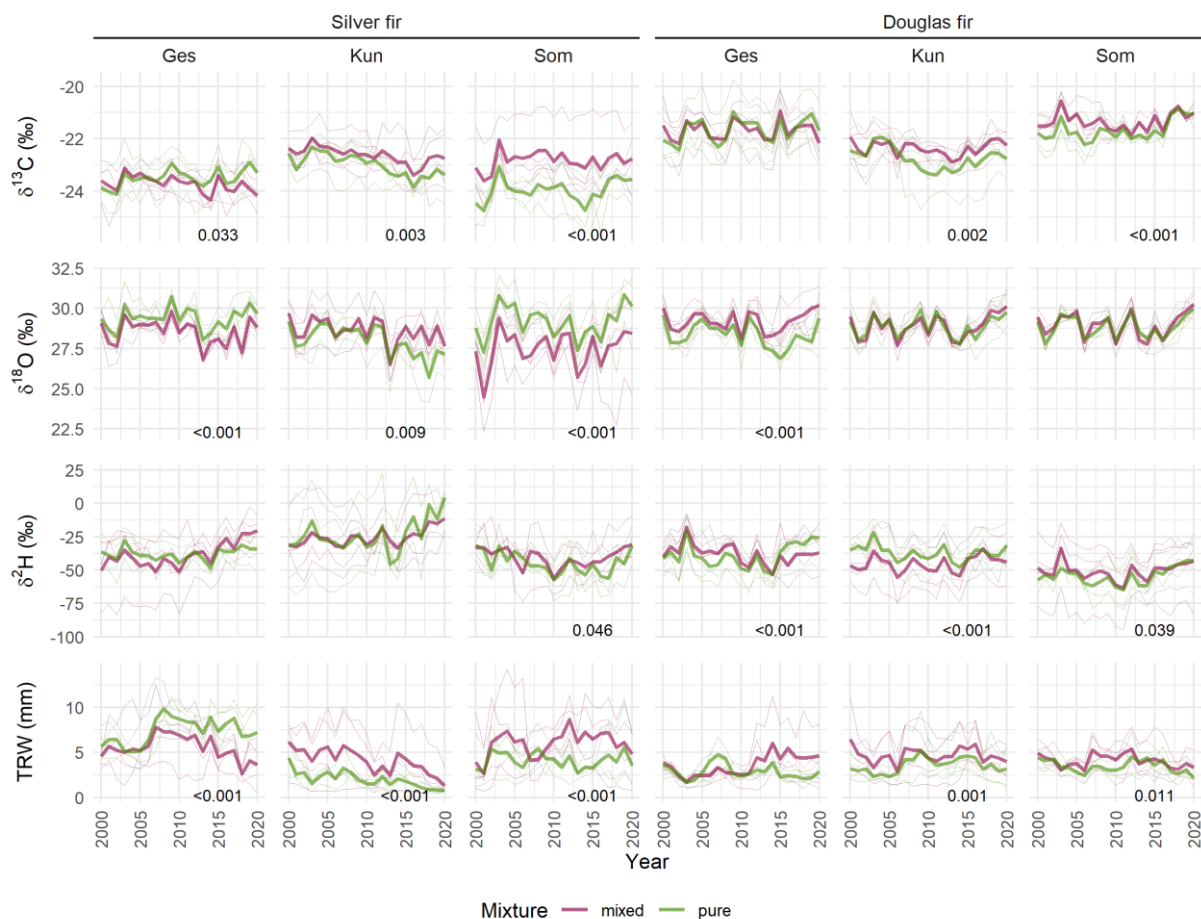
Les effets de la compétition et de la diversité ont été inclus en s'appuyant sur les indices de Hegyi et de Shannon, comme décrit en section 2.2. *Matériel et méthodes*.

Le volume de la couronne des arbres carottés a été calculé en se basant sur huit rayons de la largeur de la couronne mesurés sur le terrain ainsi que la hauteur de la couronne (de sa base à la hauteur totale de l'arbre). La couronne a été assimilée à une pyramide octogonale à base irrégulière pour calculer son volume.

Enfin, nous avons calculé des corrélations pour répondre à la question (i), des tests de Wilcoxon pour répondre à la question (ii) et des modèles linéaires mixtes pour répondre à la question (iii).

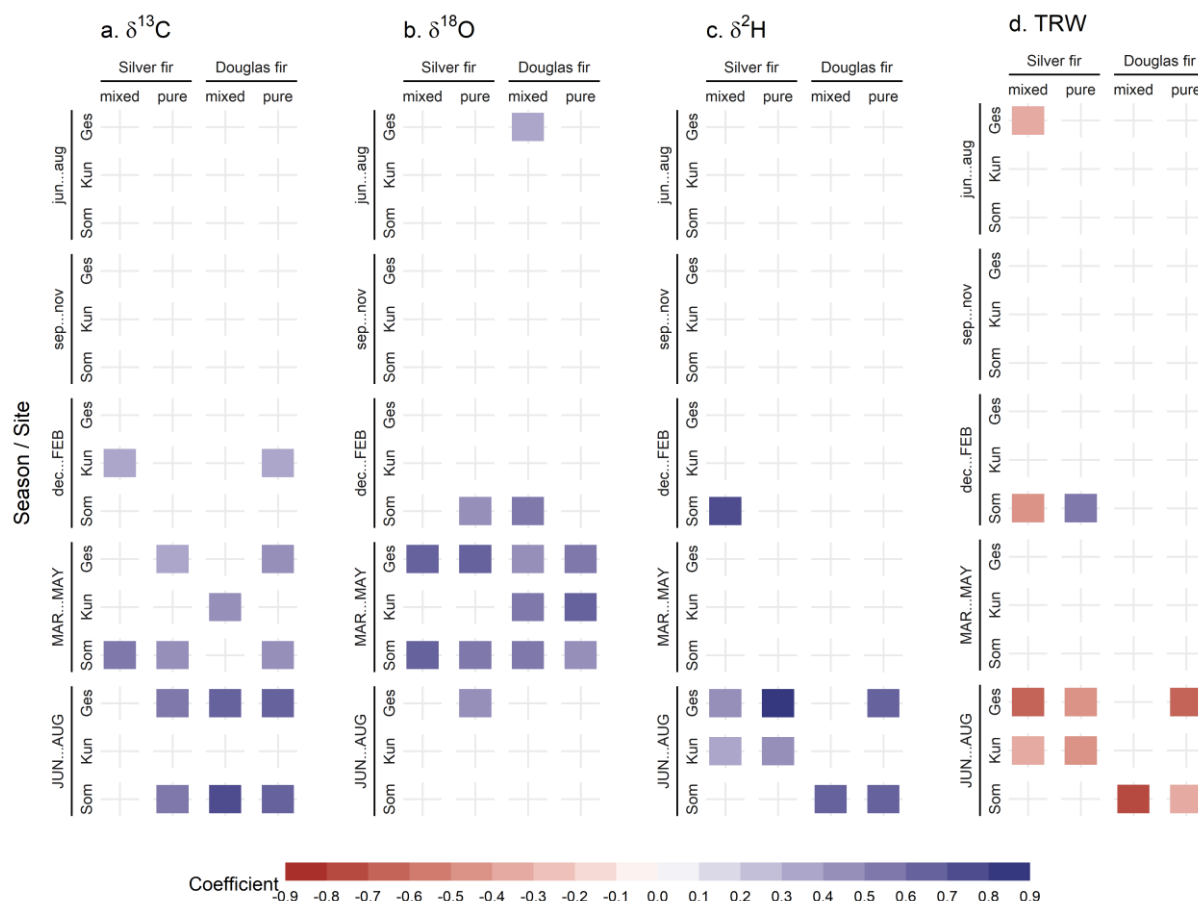
### 3.3. Résultats

Nous observons des différences significatives entre les groupes pur et mixte pour les différents ratios d'isotopes et pour les largeurs de cernes de croissance mais les différences ne sont pas systématiques (Figure 6).



**Figure 6.** Séries temporelles de l'isotope stable du carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ), de l'oxygène ( $\delta^{18}\text{O}$ ), de l'hydrogène ( $\delta^2\text{H}$ ) et TRW (largeur des cernes) de 2000 à 2020 pour le sapin blanc gauche) et le sapin de Douglas (droite). Les valeurs-p ( $< 0.05$ ) sont indiquées en bas à droite de chaque sous-figure et montrent les différences significatives entre les groupes purs et mélangés.

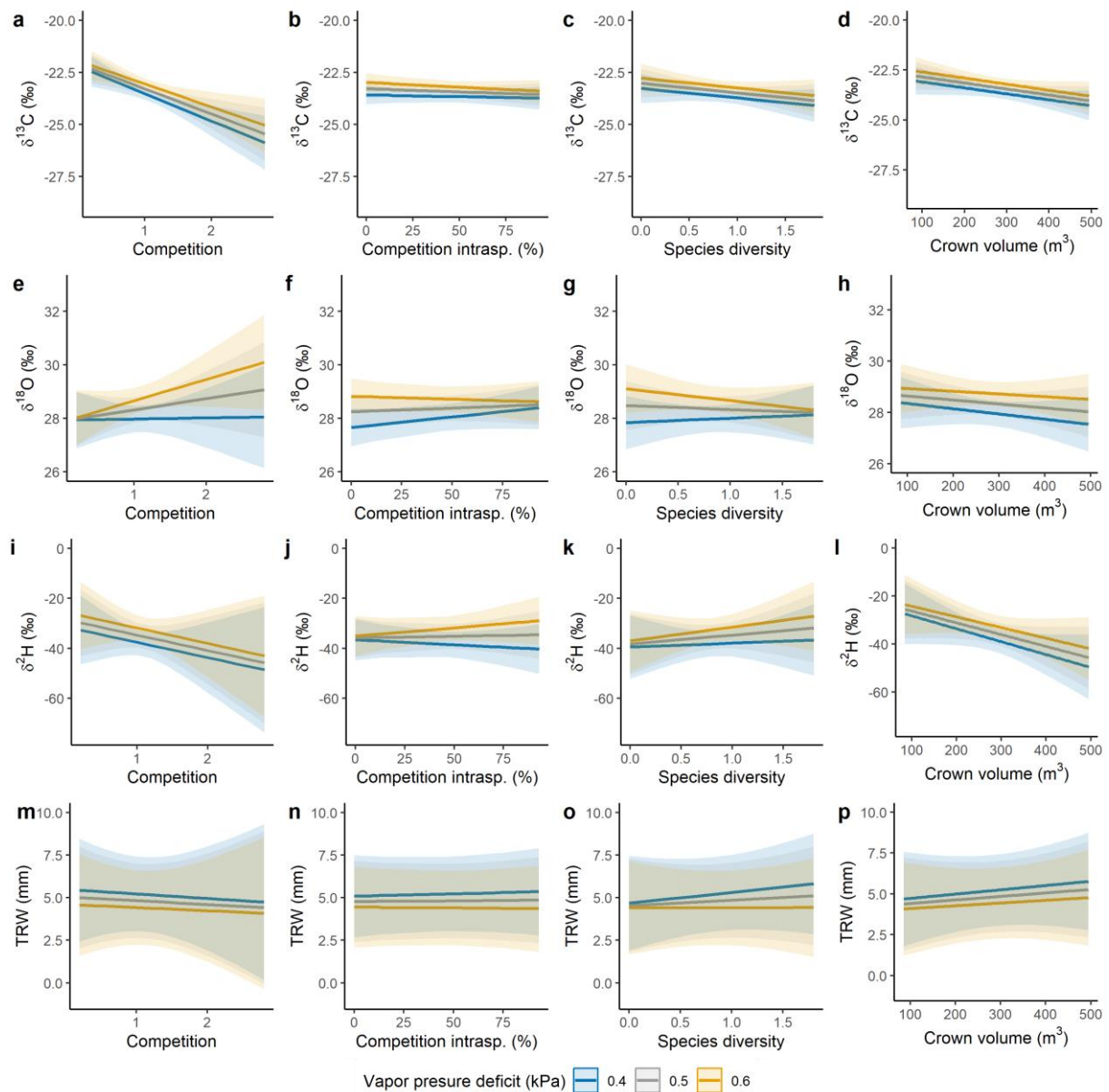
Nous pouvons observer que le  $\delta^{13}\text{C}$  est corrélé positivement avec le déficit de pression de vapeur (variable climatique) au printemps et en été (Figure 7a). Le  $\delta^{18}\text{O}$  est corrélé positivement au déficit de pression de vapeur au printemps alors que le  $\delta^2\text{H}$  est davantage corrélé en été, tout comme la largeur des cernes de croissance (Figure 7b-d). Il n'y a pas de différence marquante dans les réponses isotopiques au déficit de pression vapeur entre les groupes pur et mélangé.



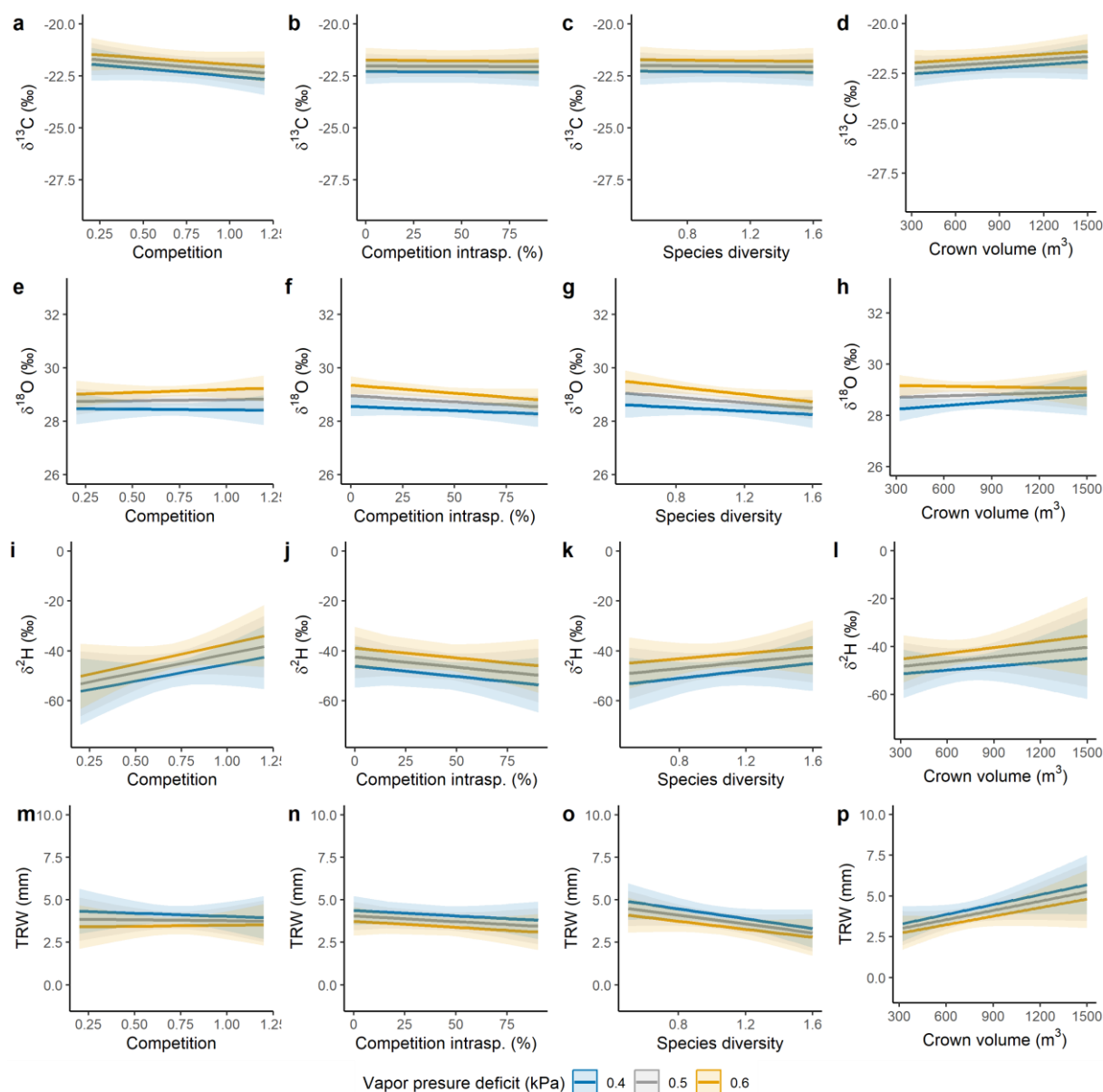
**Figure 7.** Coefficients de corrélation (Pearson) calculés pour la période 2000–2020 entre (a)  $\delta^{13}\text{C}$ , (b)  $\delta^{18}\text{O}$ , (c)  $\delta^2\text{H}$  et (d) TRW (largeur des cernes) et le déficit de pression de vapeur (VPD) par espèce, degrés de mélange (pur, mélangé), site et saison. Les carrés de couleur indiquent des corrélations significatives (Valeur- $p < 0.05$ ).

La compétition avait un effet négatif et significatif sur le  $\delta^{13}\text{C}$  pour la sapin blanc (Figure 8a, Tableau supplémentaire 3). Toutes les autres variables principales n'étaient pas significatives (Tableau supplémentaire 3). Pour le sapin blanc, nous avons observé des interactions ayant un effet significatif entre le VPD et la compétition ou le pourcentage de compétition intraspécifique sur le  $\delta^{13}\text{C}$ , le  $\delta^{18}\text{O}$  et le  $\delta^2\text{H}$  (Figure 8a, b, e, f, j, Tableau supplémentaire 3). Pour le sapin de Douglas, aucune des variables principales ou des interactions (p. ex. compétition, diversité spécifique) n'était significative, hormis le déficit de pression de vapeur (VPD), qui avait un effet positif et significatif pour le  $\delta^{13}\text{C}$ , le  $\delta^{18}\text{O}$ , le  $\delta^2\text{H}$  et négatif et significatif pour la largeur des cernes de croissance (Figure 9, Tableau supplémentaire 3).

Le volume de la couronne des arbres n'avait pas d'effet significatif sur les ratios d'isotopes ou la largeur des cernes de croissance pour les arbres étudiés. L'interaction entre le volume de la couronne et le déficit de pression de vapeur (VPD) n'avait pas non plus d'effet significatif sur les ratios isotopiques et la largeur des cernes annuels (Figure 8d, h, l, p Figure 9 d, h, l, p, Tableau supplémentaire 3).



**Figure 8.** Effets de la compétition, du pourcentage de compétition intraspécifique, de la diversité spécifique (*Species diversity*) et du volume de la couronne (*Crown volume*) sur les ratios d'isotopes et la largeur des cernes de croissance chez le sapin blanc. Les coefficients du modèle mixte calculés sont détaillés dans le Tableau supplémentaire 3. Les lignes représentent les valeurs estimées par le modèle avec un intervalle de confiance à 95% (zones colorées) pour un déficit de pression de vapeur (*vapor pressure deficit*) correspondant à des conditions climatiques humides (0.4 kPa), intermédiaires (0.5 kPa) et sèches (0.6 kPa).



**Figure 9.** Effets de la compétition, du pourcentage de compétition intraspécifique, de la diversité spécifique (*Species diversity*) et du volume de la couronne (*Crown volume*) sur les ratios d'isotopes et la largeur des cernes de croissance chez le sapin de Douglas. Les coefficients du modèle mixte calculés sont détaillés dans le Tableau supplémentaire 3. Les lignes représentent les valeurs estimées par le modèle avec un intervalle de confiance à 95% (zones colorées) pour un déficit de pression de vapeur (*vapor pressure deficit*) correspondant à des conditions climatiques humides (0.4 kPa), intermédiaires (0.5 kPa) et sèches (0.6 kPa).

### 3.4. Discussion préliminaire

Les corrélations entre le  $\delta^{13}\text{C}$ , le  $\delta^{18}\text{O}$ , le  $\delta^2\text{H}$  et la largeur des cernes de croissance avec le déficit de pression de vapeur (VPD) n'étaient pas particulièrement différents entre les groupes pur et mélangé. En revanche, chaque isotope montrait des corrélations avec le VPD assez marquées. Le carbone était corrélé au printemps et en été, l'oxygène au printemps et l'hydrogène et la largeur des cernes de croissance en été. De fortes corrélations entre les variables isotopiques, la largeur des cernes et le VPD indiquent une réponse physiologique et de croissance fortement dépendante des conditions d'humidité atmosphérique. En d'autres termes, les résultats indiquent que plus l'air est chaud et sec, plus les arbres réduisent leur conductance stomatique et leur activité photosynthétique afin d'éviter ou de minimiser des stress hydriques importants. Il est intéressant de noter que l'effet du mélange semble jouer un rôle mineur sur les réponses climatiques des deux essences aux trois sites échantillonnés. Des réponses similaires ont été

trouvées par l'étude de Forrester et al. (2016) qui s'est concentrée sur l'effet de la sécheresse et de la diversité sur différentes espèces d'arbres en Europe à l'aide de l'isotope stable du carbone. Ce travail a montré que les réactions à la sécheresse des différentes espèces d'arbres ne sont pas souvent corrélées à la diversité des espèces d'arbres.

Nous avons observé un effet négatif de la compétition sur le  $\delta^{13}\text{C}$  chez le sapin blanc. Or, un stress causé à l'arbre conduit généralement à une augmentation (enrichissement) du ratio de  $\delta^{13}\text{C}$  donc nous aurions pensé trouver le résultat contraire, si les arbres sont en compétition pour l'eau. En effet, nous savons que le stress hydrique provoque généralement une augmentation du  $\delta^{13}\text{C}$  (McCarroll & Loader, 2004). Mölder et al. (2011) ont aussi observé une réduction du  $\delta^{13}\text{C}$  chez le hêtre lorsque la compétition augmentait, qui pourrait cependant être dû à une différence d'âge entre les arbres. Il a été observé que le  $\Delta^{13}\text{C}$  (qui réagit à l'opposé du  $\delta^{13}\text{C}$ ) augmentait après une éclaircie pour des sites avec des précipitations faibles mais il diminuait aux sites avec des précipitations élevées (Marshall et al., 2022). Cette méta-analyse est basée sur des études incluant différentes espèces de conifères. Dans notre étude et en comparaison aux résultats décrits dans Marshall et al. (2022), nous observons une diminution du  $\delta^{13}\text{C}$  lorsque la compétition augmente, ce qui correspondrait au cas avec des précipitations élevées dans l'étude de Marshall et al. (2022). Il est possible que les arbres avec plus de compétition diminuent leur photosynthèse à cause d'un manque de lumière ou de nutriment ce qui diminuerait le  $\delta^{13}\text{C}$ .

Les résultats d'analyses des isotopes stables du carbone, de l'oxygène et de l'hydrogène en réponse à la compétition et au mélange d'espèces montrent des effets faibles et non systématiques du mélange d'essences sur la réponse physiologique des arbres. Nous pouvions cependant observer d'avantage d'effets chez le sapin blanc que chez le sapin de Douglas. En particulier, nous avons observé des interactions significatives entre le pourcentage de compétition intraspécifique et le déficit de pression de vapeur pour les trois ratios d'isotopes chez le sapin blanc. Cela signifierait que les arbres n'ont pas la même réponse au climat selon leurs conditions de mélange. Schwarz & Bauhus (2019) ont observé des effets positifs ou pas d'effets du mélange d'espèces sur la croissance et le  $\delta^{13}\text{C}$  du sapin blanc et du hêtre. Vannoppen et al. (2020) ont observé chez le hêtre (*Fagus sylvatica* L.) que les arbres en conditions mélangées étaient physiologiquement moins sensibles aux sécheresses que les hêtres en monocultures.

Nous n'avons observé d'effet significatif du volume de la couronne sur aucun des ratios d'isotopes ni sur la largeur des cernes de croissance pour le sapin blanc et le sapin de Douglas. Peu d'étude se sont intéressées à l'effet du volume de la couronne sur les ratios d'isotope, mais l'on s'attendrait à ce que des arbres avec une plus grosse couronne transpirent davantage et ceci se reflèterait dans les ratios d'isotopes. Skomarkova et al. (2006) ont analysé l'effet du ratio aire de la couronne – diamètre à hauteur de poitrine, sur le  $\delta^{13}\text{C}$  mesurés chez le hêtre. Ils n'ont observé une relation significative (positive) que pour un site sur les trois étudiés. Pretzsch et al. (2022) ont modélisé et testé empiriquement les relations entre la structure de la couronne et la croissance radiale chez l'épicéa (*Picea abies* (L.) H. Karst.). Ils ont observé que le rayon de la couronne augmentait avec le diamètre. Enfin, Rais et al. (2014), ont observé un effet positif de la largeur de la couronne sur la résilience aux sécheresses du sapin de Douglas en Allemagne du sud. Dans notre étude, il est possible que nous n'ayons pas eu assez de données (c.-à-d. pas assez d'arbres étudiés) pour détecter un lien entre le volume de la couronne et les ratios d'isotopes ou la largeur des cernes de croissance.

### 3.5. État d'avancement des analyses

Les données brutes après mesure au spectromètre de masse ont été reçues à la fin du mois de juin 2022. Les analyses statistiques sont presque terminées et l'interprétation des résultats ainsi que la rédaction du deuxième chapitre sont en cours. Les résultats seront prochainement soumis dans un journal scientifique (voir section 7. *Échéances*).

## 4. Informations climatologiques et physiologiques enregistrées par l'isotope stable de l'hydrogène dans les cernes de croissance du sapin blanc et du sapin de Douglas

### 4.1. Introduction

Ce chapitre cherche à comprendre plus en profondeur les liens entre les ratios d'isotope du carbone, de l'oxygène et de l'hydrogène ainsi qu'entre ces ratios d'isotopes et la largeur des cernes de croissance, chez le sapin blanc et le sapin de Douglas. L'isotope de l'hydrogène n'est mesuré dans les cernes de croissance et utilisé de façon précise que depuis récemment grâce au développement de nouvelles techniques. L'état actuel des connaissances sur son interprétation est encore limité, et le signal physiologique et climatologique reflété par le  $\delta^2\text{H}$  est encore mal compris (Lehmann et al., 2022), par rapport aux isotopes stables plus fréquemment mesurés que sont le  $\delta^{13}\text{C}$  et le  $\delta^{18}\text{O}$ .

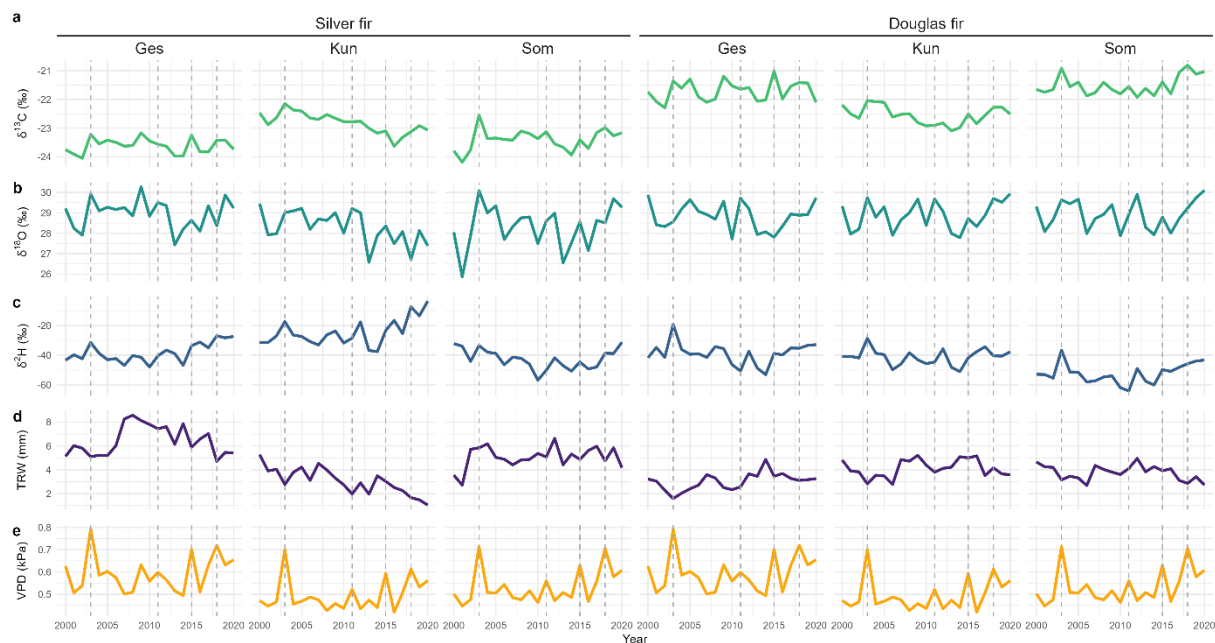
C'est pourquoi nous avons choisi d'approfondir l'analyse du jeu de données décrit en section 3. *Mesures isotopiques pour inférer les réponses physiologiques du sapin blanc et du sapin de Douglas au climat en fonction du mélange d'essences*, en se concentrant dans ce chapitre sur l'interprétation du signal contenu dans le  $\delta^2\text{H}$ . Pour cela, nous voulions répondre aux questions suivantes : (i) quel est le lien entre le  $\delta^2\text{H}$  et la largeur des cernes de croissance ? (ii) Quel est le lien entre le  $\delta^2\text{H}$  et le  $\delta^{18}\text{O}$ , ces deux signaux provenant de la molécule d'eau ? (iii) Quelle est la sensibilité climatique et physiologique du  $\delta^2\text{H}$  ? (iv) Est-ce que le  $\delta^2\text{H}$  procure des informations physiologiques et climatologiques additionnelles sur la réponse des arbres au climat ?

### 4.2. Matériel et méthodes

Les analyses reposent sur les données d'isotopes décrites en section 3.2 *Matériel et méthodes*, mais les quatre arbres en condition pure et les quatre arbres en condition mélangée ont été analysés ensemble (huit arbres forment un groupe pour un site et une espèce).

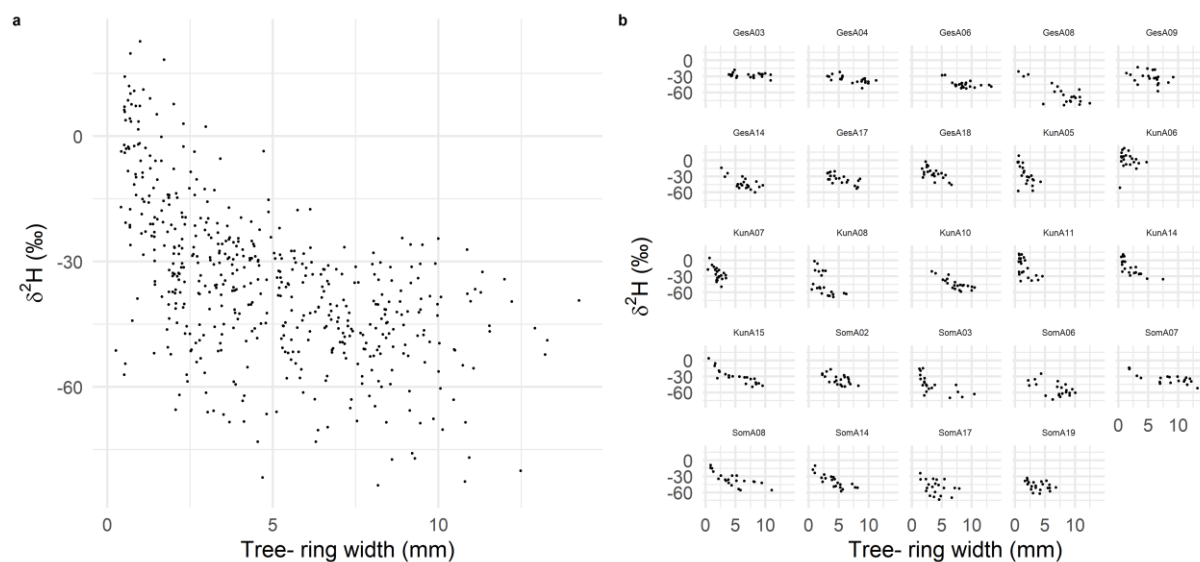
### 4.3. Résultats préliminaires

Les séries temporelles du  $\delta^{13}\text{C}$ , du  $\delta^{18}\text{O}$  et du  $\delta^2\text{H}$  montrent un enrichissement des ratios d'isotopes lors des années sèches : les valeurs de ratios d'isotopes augmentent lorsque le VPD augmente (Figure 10). L'année 2011 n'est cependant pas très marquée en termes de sécheresse pour la plupart des sites (VPD ; Figure 10e) et les ratios d'isotopes ne montrent pas non plus un enrichissement très marqué en 2011.

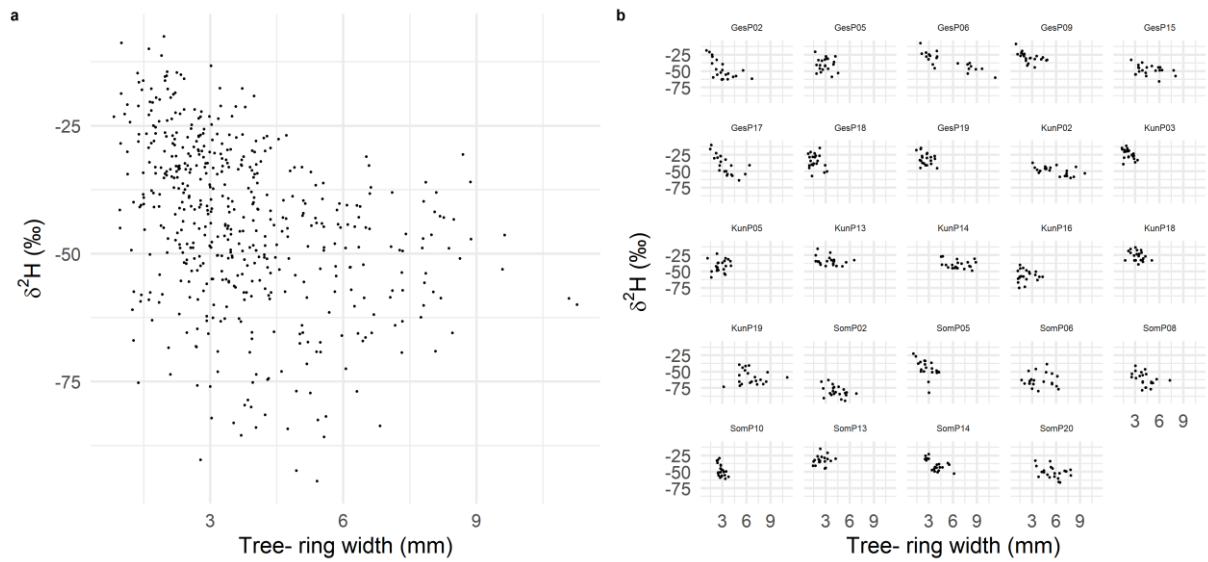


**Figure 10.** Séries temporelles de l'isotope stable (a) du carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ), (b) de l'oxygène ( $\delta^{18}\text{O}$ ), (c) de l'hydrogène ( $\delta^2\text{H}$ ), (d) de la largeur des cernes de croissance (TRW) et (e) du déficit de pression de vapeur (VPD) pour le sapin blanc (à gauche) et le sapin de Douglas (à droite) et pour chaque site. Se référer à la carte en Figure 1 pour la localisation des sites (dénotés par Ges, Kun et Som). Chaque site inclut huit arbres par espèce. Les lignes verticales grises en pointillées marquent les années de sécheresse : 2003, 2011, 2015 et 2018.

Nous pouvons observer une relation négative et non linéaire entre le  $\delta^2\text{H}$  et la largeur des cernes de croissance au niveau des populations de sapin blanc et de sapin de Douglas (Figure 11a et Figure 12a) et dans la plupart des cas au niveau de l'arbre individuel (Figure 11b et Figure 12b).

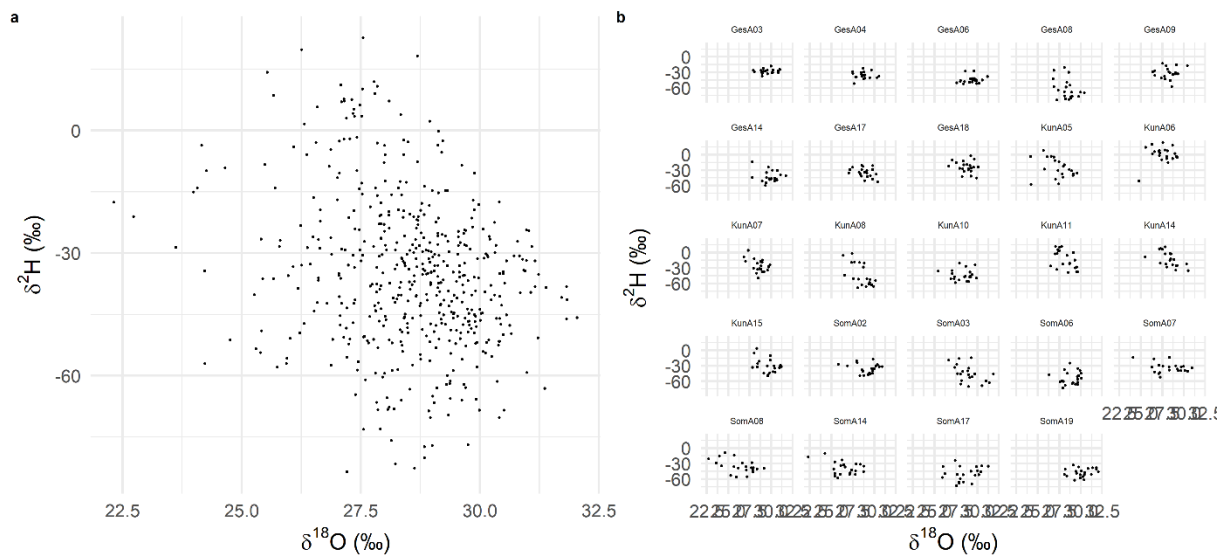


**Figure 11.** Données brutes montrant la relation entre le  $\delta^2\text{H}$  et la largeur des cernes de croissance (TRW – *tree-ring width* en anglais) chez le sapin blanc (a) avec tous les individus des trois sites regroupés et (b) au niveau de l'arbre individuel.

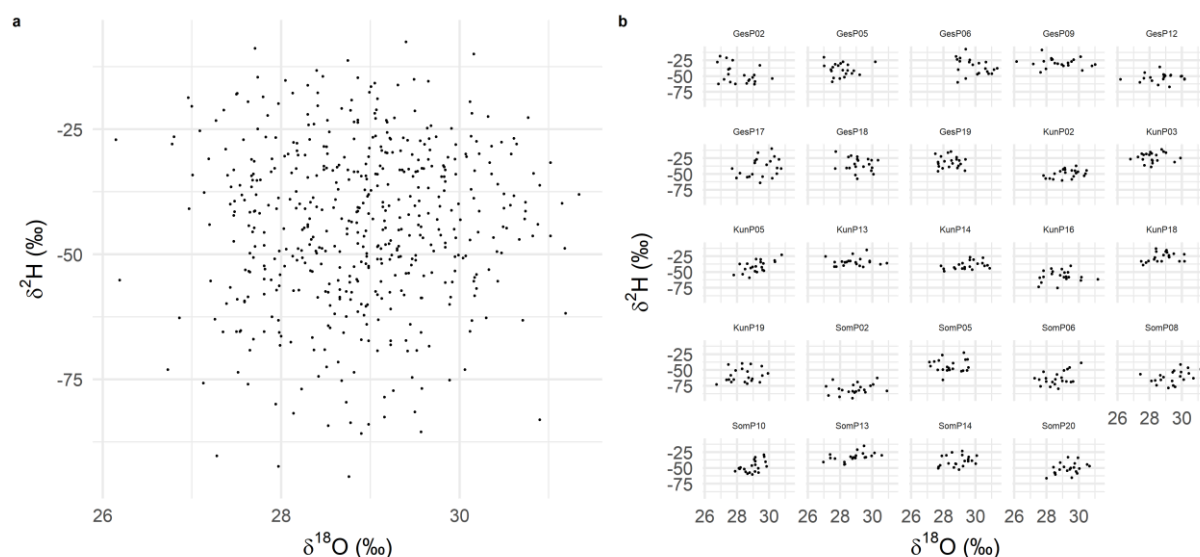


**Figure 12.** Données brutes montrant la relation entre le  $\delta^2\text{H}$  et la largeur des cernes de croissance (TRW – *tree-ring width* en anglais) chez le sapin de Douglas (a) avec tous les individus des trois sites regroupés et (b) au niveau de l’arbre individuel.

La relation entre le  $\delta^2\text{H}$  et le  $\delta^{18}\text{O}$  n’est pas marquée, tant au niveau des populations (Figure 13a Figure 14a) que de l’individu (Figure 13b Figure 14b).



**Figure 13.** Données brutes montrant la relation entre le  $\delta^2\text{H}$  et le  $\delta^{18}\text{O}$  chez le sapin blanc (a) avec tous les individus des trois sites regroupés et (b) au niveau de l’arbre individuel.



**Figure 14.** Données brutes montrant la relation entre le  $\delta^2\text{H}$  et le  $\delta^{18}\text{O}$  chez le sapin de Douglas (a) avec tous les individus des trois sites regroupés et (b) au niveau de l'arbre individuel.

#### 4.4. Discussion préliminaire

Ce chapitre est encore en cours de développement. Les questions de recherche sont globalement définies. Seulement les données brutes sont présentées ici car les analyses sont encore préliminaires. La suite des analyses et la rédaction du troisième chapitre qui sera également soumis à un journal scientifique se dérouleront dans les mois à venir (voir section 7. *Échéances*).

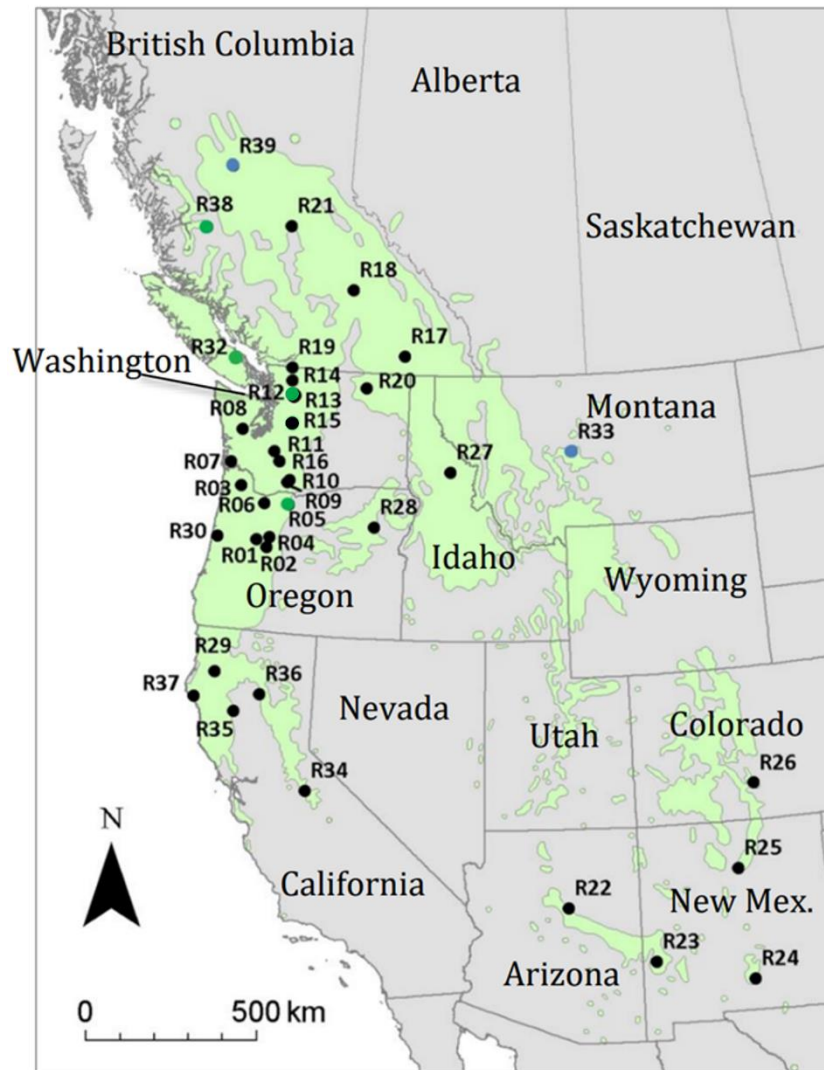
Les résultats de ce chapitre devraient apporter de nouvelles connaissances pour comprendre et interpréter le signal isotopique de l'hydrogène, encore mal compris car sa mesure de façon fiable est relativement récente (Lehmann et al., 2021, 2022; Vitali et al., 2022).

### 5. Analyse génétique de la provenance des sapins de Douglas plantés en Suisse

L'ensemble de ce projet de recherche vise également à étudier la croissance d'espèce native et non native en Suisse. Le sapin de Douglas (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco), originaire de l'Ouest de l'Amérique du Nord, a été introduit et planté en Suisse depuis la fin du 19<sup>ème</sup> siècle. Cependant, les provenances d'origine sont plutôt inconnues dans les populations plantées en Suisse et il est généralement présumé que les arbres proviennent majoritairement de la variété côtière – *Pseudotsuga menziesii* var. *menziesii*. Dans le cadre de cette étude, tous les sapins de Douglas échantillonnées pour les analyses dendrochronologiques (huit sites, Figure 1 ; 161 sapins de Douglas au total) ont été rééchantillonnées à la fin de l'été 2021 pour l'analyse génétique. Deux disques de cambium de 2 cm de diamètre ont été prélevés au pied de l'arbre proche des racines. Tous les échantillons ont ensuite été envoyés au laboratoire de l'institut de sylviculture du BOKU auprès de Dr. Charalambos Neophytou. Les résultats finaux ont été communiqués au mois de mars 2022 et sont détaillés ci-après. Tous les résultats suivants sont tirés d'un rapport non publié rédigé par C. Neophytou.

Les échantillons de cambium conservés déshydratés ont subi différentes étapes de traitement au laboratoire. Tout d'abord, l'ADN (acide désoxyribonucléique) a été extrait puis 13 loci microsatellite (SSR – *Simple Sequence Repeats*) ont été amplifiés par PCR (*Polymerase Chain Reaction*). Le choix de ces loci

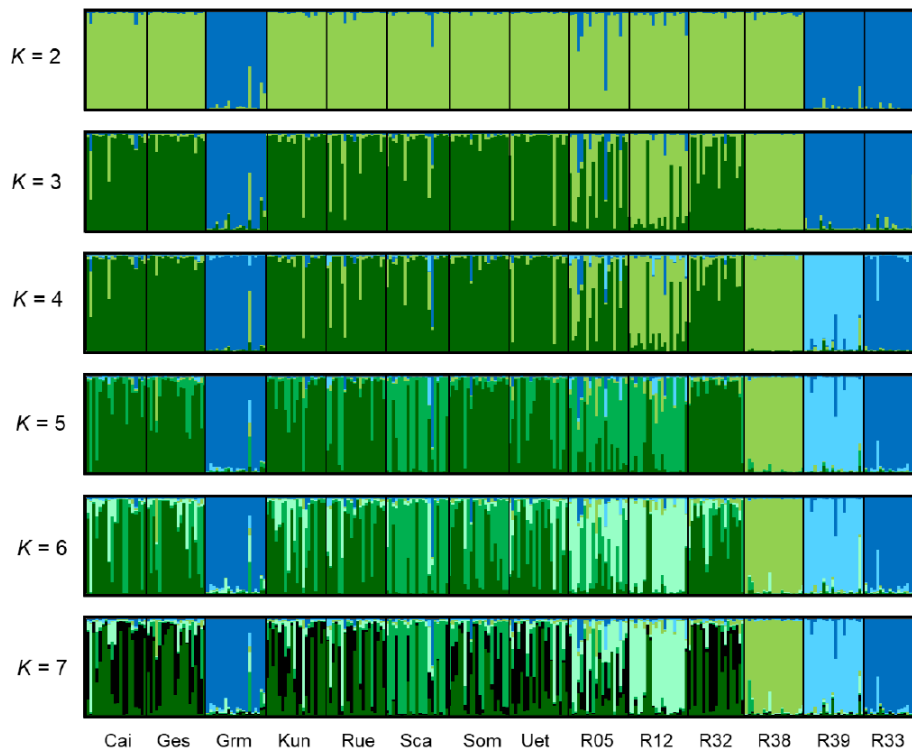
provient de l'étude de (Slavov et al., 2004). Le résultat des PCR a finalement été séparé par électrophorèse capillaire. Par comparaison des 161 individus de sapins de Douglas échantillonnés en Suisse (20 individus dans chacun des 8 sites), ce sont également 126 individus de l'aire géographique d'origine qui ont été inclus dans les analyses (voir Figure 15). Cela a permis de pouvoir attribuer aux populations suisses une population génétique d'origine.



**Figure 15.** Carte de l'aire géographique d'origine du sapin de Douglas dans l'Ouest de l'Amérique du Nord incluant les 6 populations natives de référence (R05, R12, R32, R33, R38 et R39) utilisées dans l'analyse. Ces populations apparaissent en bleu et vert pour les variétés intérieure et côtière, respectivement.

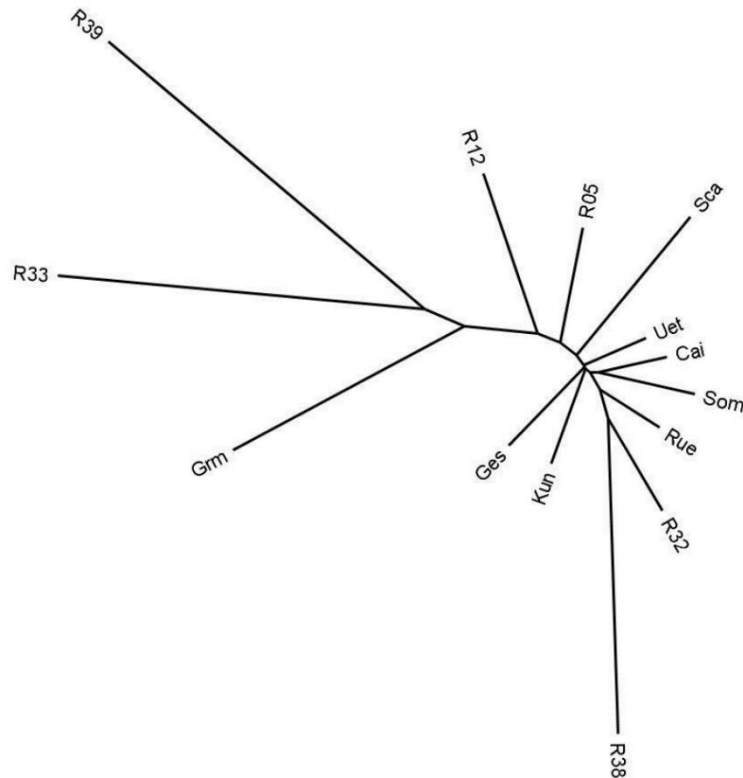
Après plusieurs analyses non détaillées ici par mesure de simplicité (pour de plus amples détails, se référer au rapport de C. Neophytou, 2022), trois groupes génétiques ont pu être identifiés au sein des populations que nous avons échantillonnées en Suisse (Figures 16 et 17). Un premier groupe inclut les populations *Cai*, *Ges*, *Kun*, *Rue*, *Som* et *Uet* (voir la figure 1 pour une carte des sites), c.-à-d. les populations des sites situés sur le plateau et dans le Jura. Ce groupe provient de sapins de Douglas d'origine côtière (var. *menziesii*). Avec un peu moins de confiance, ces populations ont été attribuées à une origine centrale (État de Washington) au sein de la population côtière d'Amérique du Nord. Un deuxième groupe génétique inclut la population *Grm*, dans le Valais. Cette population, très différente génétiquement des populations du premier groupe, s'apparente à la variété intérieure de l'aire géographique d'origine (var. *glauca*) présente dans les Rocheuses. Enfin, un troisième groupe contient la population *Sca*,

du Sud des Alpes, dans le Tessin. Il semblerait que cette population provienne aussi de l'origine côtière (*var. menziesii*) mais cette population est assez distante génétiquement du premier groupe identifié, à savoir les populations du Plateau et du Jura.



**Figure 16.** Résultats de l'analyse par le logiciel STRUCTURE des populations suisses échantillonnées (Cai, Ges, Grm, Kun, Rue, Sca, Som et Uet) et des populations d'origines (R05, R12, R32, R38, R39 et R33) de sapins de Douglas. Chaque groupe dérivé de l'analyse est montré par une couleur différente et chaque individu (161 pour les populations suisses et 126 pour les populations d'origine) est représenté par une barre verticale, montrant les proportions d'appartenance aux différents groupes génétiques. D'après le rapport de C. Neophytou, 2022.

Les résultats génétiques des populations du plateau et du Jura et leurs populations d'origines (c.-à-d. centre de l'État de Washington) rapportés dans ce projet concordent avec les études de Berney (1972) et Stauffer & Adams (1993) qui ont portées sur l'identification de la provenance des peuplements de Douglas près de Bienne (Bözingenberg) et les travaux d'Hintsteiner et al. (2018) en Autriche et en Allemagne. Des analyses supplémentaires incluant davantage de populations d'origine seraient nécessaires pour affiner la provenance des populations suisses, notamment pour les deuxième et troisième groupes (populations *Grm* et *Sca*).



**Figure 17.** Arbre de *neighbour-joining* basé sur les valeurs  $F_{ST}$  (indice de fixation) par paire au sein des populations incluses dans l'étude (suisse et d'origine). Cette figure permet une visualisation de la distance génétique entre les populations. Pour plus de détail sur la méthode, se référer au rapport de C. Neophytou en annexe.

## 6. Implications des résultats

Les résultats de cette étude montrent que, globalement, et contrairement à ce que l'on aurait pensé, le mélange d'espèces influencent peu la croissance interannuelle et la résilience aux sécheresses du sapin blanc, du mélèze et du sapin de Douglas dans différentes régions climatiques à travers la Suisse. Cependant, il est important de noter qu'en aucun cas, nous n'observons d'effets négatifs du mélange d'espèces sur la croissance et la réponse aux sécheresses, et dans certains cas, les effets sont positifs. Compte tenu des autres effets bénéfiques qu'un peuplement mélangé peut apporter à la forêt par rapport à un peuplement pur (p. ex. conservation de la biodiversité, réduction du risque et augmentation de la résilience à certaines perturbations biotiques et abiotiques), il est toujours avantageux de favoriser le mélange d'espèces pour garantir la provision simultanée et pérenne d'un grand nombre de prestations forestières telles que la production de bois, la protection vis-à-vis des dangers naturels, la purification de l'eau et de l'air ou la récréation (Pluess et al., 2016).

D'autre part, les résultats incluant les ratios d'isotopes stables du carbone, de l'oxygène et de l'hydrogène permettent d'approfondir nos connaissances sur la réponse physiologique du sapin blanc et du sapin de Douglas au changement climatique. Notamment, les études incluant l'isotope de l'hydrogène sont encore rares et les mécanismes liés à la fixation de cet isotope dans les cernes de croissance ainsi que les informations physiologiques et climatiques de cet isotope sont encore peu connus. Dans le troisième chapitre de ce projet de recherche (section 4), nous nous concentrons plus en détail sur l'isotope de l'hydrogène. Les résultats préliminaires montrent d'intéressants signaux contenus dans ces données isotopiques d'hydrogène, notamment en relation avec la largeur des cernes de croissance ou avec les

variables climatiques. Ces données devraient permettre de mieux comprendre la physiologie du sapin blanc et du sapin de Douglas en réponse aux aléas climatiques.

## 7. Échéances

Les événements et les échéanciers du projet sont détaillés dans le tableau 3. Le projet de recherche a débuté en septembre 2019, soit trois mois après la date initialement prévue. Toutes les données ont été collectées et sont prêtes à être analysées depuis juin 2022. La dernière phase du projet est en cours et consiste en la rédaction des deuxième et troisième chapitres ainsi que la rédaction finale de la dissertation, prévue pour la fin de l'année 2023 / début 2024. Le projet devrait se prolonger de quelques mois au-delà des quatre années initialement prévues, afin de permettre de finaliser la rédaction. Les trois chapitres publiés ainsi que la dissertation seront communiqués à l'OFEV une fois achevés. Il est également prévu qu'un article résumant la dissertation soit soumis au Journal Forestier Suisse en 2024.

**Tableau 3.** Calendrier détaillé du projet de recherche incluant les événements et les échéanciers prévus.

Évènement	Date prévue	Date réelle/réévaluée
Début du projet	1er juin 2019	9 sept. 2019
Fin du projet	31 mai 2023	<i>Vers fin 2023 / début 2024</i>
Plan de recherche et sélection des sites	Juin 2019 – sept. 2019	Oct. 2019 – juin 2020
Travail de terrain	Oct. 2019 – mai 2020	Juin 2020 – mai 2021
Rapport annuel	Juin 2020	-
Travail de laboratoire cernes de croissance et isotopes	Juin 2020 – mai 2021	Juil. 2020 – apr. 2022
Rapport annuel	Juin 2021	-
Analyses, rédaction et soumission du premier chapitre	Juin 2021 – jan. 2022	Oct. 2021 – jan. 2023
Analyses, rédaction et soumission du deuxième chapitre	Fév. 2022 – sept. 2022	Juil. 2022 – <i>mai 2023</i>
Rapport annuel	Juin 2022	-
Analyses, rédaction et soumission du troisième chapitre	Oct. 2022 – mai 2023	Jan. 2023 – <i>sep. 2023</i>
Fin rédaction dissertation	Oct. 2022 – mai 2023	<i>Oct. 2023 – déc. 2023</i>
Rédaction et publication dans le journal forestier suisse	Oct. 2022 – mai 2023	<i>Courant 2024</i>
Rapport final	Mars 2023	-

## 8. Budget

Le tableau 4 montre les dépenses du projet pour toute sa durée et inclut les coûts de personnels, de matériels, logistiques et d'analyses génétiques et isotopiques. Les coûts totaux du projet sont de 256'685 CHF. La contribution de l'OFEV était de 250'000 CHF et celle du WSL de 3'000 CHF. Les coûts restants 3'685 CHF ont été à la charge de l'ETHZ.

**Tableau 4.** Description des coûts du projet.

Dépenses	Coûts totaux (CHF)	Coûts à la charge de
Salaire étudiante de doctorat		
Année 1	54'612	
Année 2	56'324	
Année 3	57'395	
Année 4	58'704	
	227'035	OFEV
Salaire assistante de recherche à temps partiel pour 2 mois	3'685	ETHZ
Analyse génétique du Douglas	7'726	OFEV
Analyse isotopique	8'100	OFEV
	3'000	WSL
	11'100	
Transport, hébergement, repas, matériels, conférences passées, autres	7'139	OFEV
Total	<b>256'685</b>	<b>250'000 (OFEV)</b> <b>3'000 (WSL)</b> <b>3'685 (ETHZ)</b>

## Références

- Allen, R. G., Pereira, L. S., Raes, D., Smith, M., & others. (1998). *Crop evapotranspiration-Guidelines for computing crop water requirements-FAO Irrigation and drainage paper 56* (p. 300). FAO – Food and Agriculture Organization of the United Nations.
- Berney, J. L. A. (1972). *Studies on the probable origin of some European douglas-fir (Pseudotsuga menziesii [Mirb.] Franco) plantations* [PhD Thesis, University of British Columbia].  
<http://dx.doi.org/10.14288/1.0075390>
- Bonal, D., Pau, M., Toigo, M., Granier, A., & Perot, T. (2017). Mixing oak and pine trees does not improve the functional response to severe drought in central French forests. *Annals of Forest Science*, 74(4), 72.  
<https://doi.org/10.1007/s13595-017-0671-9>
- Brang, P., Pluess, A. R., Bürgi, A., & Born, J. (2016). Potentiel des essences exotiques dans le contexte de l'adaptation aux changements climatiques. In *Forêts et changements climatiques. Eléments pour des stratégies d'adaptation*. (pp. 391–412).
- Bugmann, H., Brang, P., Elkin, C., Henne, P. D., Jakoby, O., Lévesque, M., Lischke, H., Psomas, A., Rigling, A., Wermelinger, B., & Zimmermann, N. E. (2015). Climate change impacts on tree species, forest properties, and ecosystem services. In *CH2014 – Impacts, Toward quantitative scenarios of climate change impacts in Switzerland*. OCCR, FOEN, MeteoSwiss, C2SM, Agroscope, and ProClim.

- Castagneri, D., Vacchiano, G., Hacket-Pain, A., DeRose, R. J., Klein, T., & Bottero, A. (2022). Meta-analysis Reveals Different Competition Effects on Tree Growth Resistance and Resilience to Drought. *Ecosystems*, 25(1), 30–43. <https://doi.org/10.1007/s10021-021-00638-4>
- de-Dios-García, J., Pardos, M., & Calama, R. (2015). Interannual variability in competitive effects in mixed and monospecific forests of Mediterranean stone pine. *Forest Ecology and Management*, 358, 230–239. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.09.014>
- Etzold, S., Sterck, F., Bose, A. K., Braun, S., Buchmann, N., Eugster, W., Gessler, A., Kahmen, A., Peters, R. L., Vitasse, Y., Walthert, L., Ziemińska, K., & Zweifel, R. (2021). Number of growth days and not length of the growth period determines radial stem growth of temperate trees. *Ecology Letters*, ele.13933. <https://doi.org/10.1111/ele.13933>
- Feichtinger, L. M., Siegwolf, R. T. W., Gessler, A., Buchmann, N., Lévesque, M., & Rigling, A. (2017). Plasticity in gas-exchange physiology of mature Scots pine and European larch drive short- and long-term adjustments to changes in water availability: Gas-exchange physiology of mature trees. *Plant, Cell & Environment*, 40(9), 1972–1983. <https://doi.org/10.1111/pce.13008>
- Forrester, D. I., Bonal, D., Dawud, S., Gessler, A., Granier, A., Pollastrini, M., & Grossiord, C. (2016). Drought responses by individual tree species are not often correlated with tree species diversity in European forests. *Journal of Applied Ecology*, 53(6), 1725–1734. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12745>
- Forrester, D. I., Kohnle, U., Albrecht, A. T., & Bausch, J. (2013). Complementarity in mixed-species stands of *Abies alba* and *Picea abies* varies with climate, site quality and stand density. *Forest Ecology and Management*, 304, 233–242. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.04.038>
- Forster, B., & Odermatt, O. (2019). *Augmentation des attaques par les scolytes du sapin. | Les écureuils utilisent l'écorce des arbres pour leur nid.* (No. 2; pp. 1–2). Swiss Federal Institute of Forest, Snow and Landscape Research WSL.
- García, O. (2020). *Siplab: Spatial Individual-Plant Modelling* (1.5) [Computer software]. <https://github.com/ogarciav/siplab/>
- Gazol, A., & Camarero, J. J. (2016). Functional diversity enhances silver fir growth resilience to an extreme drought. *Journal of Ecology*, 104(4), 1063–1075. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12575>
- Gillerot, L., Forrester, D. I., Bottero, A., Rigling, A., & Lévesque, M. (2020). Tree Neighbourhood Diversity Has Negligible Effects on Drought Resilience of European Beech, Silver Fir and Norway Spruce. *Ecosystems*. <https://doi.org/10.1007/s10021-020-00501-y>
- Grossiord, C. (2019). Having the right neighbors: How tree species diversity modulates drought impacts on forests. *New Phytologist*. <https://doi.org/10.1111/nph.15667>
- Lebourgeois, F., Gomez, N., Pinto, P., & Mérian, P. (2013). Mixed stands reduce *Abies alba* tree-ring sensitivity to summer drought in the Vosges mountains, western Europe. *Forest Ecology and Management*, 303, 61–71. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.04.003>
- Lehmann, M. M., Schuler, P., Cormier, M.-A., Allen, S. T., Leuenberger, M., & Voelker, S. (2022). The Stable Hydrogen Isotopic Signature: From Source Water to Tree Rings. In *Stable Isotopes in Tree Rings: Inferring Physiological, Climatic and Environmental Responses* (Vol. 8, p. 331). Springer International Publishing. [https://doi.org/10.1007/978-3-030-92698-4\\_11](https://doi.org/10.1007/978-3-030-92698-4_11)
- Lehmann, M. M., Vitali, V., Schuler, P., Leuenberger, M., & Saurer, M. (2021). More than climate: Hydrogen isotope ratios in tree rings as novel plant physiological indicator for stress conditions. *Dendrochronologia*, 65, 125788. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2020.125788>
- Lévesque, M., Rigling, A., & Brang, P. (2015). Réponse à la sécheresse de conifères indigènes et exotiques: Une étude dendroécologique. *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen*, 166(6), 372–379. <https://doi.org/10.3188/szf.2015.0372>

- Lévesque, M., Rigling, A., Bugmann, H., Weber, P., & Brang, P. (2014). Growth response of five co-occurring conifers to drought across a wide climatic gradient in Central Europe. *Agricultural and Forest Meteorology*, *197*, 1–12. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2014.06.001>
- 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. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.19372.x>
- Maaten-Theunissen, M. van der, Maaten, E. van der, & Bouriaud, O. (2015). pointRes: An R package to analyze pointer years and components of resilience. *Dendrochronologia*, *35*, 34–38. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2015.05.006>
- Maaten-Theunissen, M. van der, Trouillier, M., Schwarz, J., Skiadaresis, G., Thurm, E. A., & Maaten, E. van der. (2021). pointRes 2.0: New functions to describe tree resilience. *Dendrochronologia*, *70*, 125899. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2021.125899>
- Marshall, J. D., Brooks, J. R., & Talhelm, A. F. (2022). Forest Management and Tree-Ring Isotopes. In *Stable Isotopes in Tree Rings: Inferring Physiological, Climatic and Environmental Responses* (pp. 651–673). Springer International Publishing Cham.
- McCarroll, D., & Loader, N. J. (2004). Stable isotopes in tree rings. *Quaternary Science Reviews*, *23*(7–8), 771–801. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2003.06.017>
- Metz, J., Annighöfer, P., Schall, P., Zimmermann, J., Kahl, T., Schulze, E.-D., & Ammer, C. (2016). Site-adapted admixed tree species reduce drought susceptibility of mature European beech. *Global Change Biology*, *22*(2), 903–920. <https://doi.org/10.1111/gcb.13113>
- Mölder, I., Leuschner, C., & Leuschner, H. H. (2011).  $\Delta^{13}\text{C}$  signature of tree rings and radial increment of *Fagus sylvatica* trees as dependent on tree neighborhood and climate. *Trees*, *25*(2), 215–229. <https://doi.org/10.1007/s00468-010-0499-5>
- Oksanen, J., Simpson, G. L., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O'Hara, R. B., Solymos, P., Stevens, M. H. H., Szoecs, E., Wagner, H., Barbour, M., Bedward, M., Bolker, B., Borcard, D., Carvalho, G., Chirico, M., Caceres, M. D., Durand, S., ... Weedon, J. (2022). *vegan: Community Ecology Package*. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Ovenden, T. S., Perks, M. P., Forrester, D. I., Mencuccini, M., Rhoades, J., Thompson, D. L., Stokes, V. J., & Jump, A. S. (2022). Intimate mixtures of Scots pine and Sitka spruce do not increase resilience to spring drought. *Forest Ecology and Management*, *521*, 120448. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2022.120448>
- Pardos, M., del Río, M., Pretzsch, H., Jactel, H., Bielak, K., Bravo, F., Brazaitis, G., Defosse, E., Engel, M., Godvod, K., Jacobs, K., Jansone, L., Jansons, A., Morin, X., Nothdurft, A., Oreti, L., Ponette, Q., Pach, M., Riofrío, J., ... Calama, R. (2021). The greater resilience of mixed forests to drought mainly depends on their composition: Analysis along a climate gradient across Europe. *Forest Ecology and Management*, *481*, 118687. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118687>
- Pluess, A. R., Brang, P., Augustin, S., Schweiz, Bundesamt für Umwelt, & Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, S. und L. (2016). *Forêts et changements climatiques: Éléments pour des stratégies d'adaptation*.
- Pretzsch, H. (2022). Facilitation and competition reduction in tree species mixtures in Central Europe: Consequences for growth modeling and forest management. *Ecological Modelling*, *464*, 109812. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2021.109812>
- Pretzsch, H., Ahmed, S., Jacobs, M., Schmied, G., & Hilmers, T. (2022). Linking crown structure with tree ring pattern: Methodological considerations and proof of concept. *Trees*, *36*(4), 1349–1367. <https://doi.org/10.1007/s00468-022-02297-x>
- Pretzsch, H., Forrester, D. I., & Bausch, J. (Eds.). (2017). *Mixed-Species Forests*. Springer Berlin Heidelberg. <https://doi.org/10.1007/978-3-662-54553-9>

- Pretzsch, H., Schütze, G., & Uhl, E. (2013). Resistance of European tree species to drought stress in mixed *versus* pure forests: Evidence of stress release by inter-specific facilitation. *Plant Biology*, *15*(3), 483–495. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2012.00670.x>
- Rais, A., van de Kuilen, J.-W. G., & Pretzsch, H. (2014). Growth reaction patterns of tree height, diameter, and volume of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* [Mirb.] Franco) under acute drought stress in Southern Germany. *European Journal of Forest Research*, *133*(6), 1043–1056. <https://doi.org/10.1007/s10342-014-0821-7>
- Schwarz, J. A., & Bauhus, J. (2019). Benefits of Mixtures on Growth Performance of Silver Fir (*Abies alba*) and European Beech (*Fagus sylvatica*) Increase With Tree Size Without Reducing Drought Tolerance. *Frontiers in Forests and Global Change*, *2*, 79. <https://doi.org/10.3389/ffgc.2019.00079>
- Siegwolf, R. T. W., Brooks, J. R., Roden, J., & Saurer, M. (Eds.). (2022). *Stable Isotopes in Tree Rings: Inferring Physiological, Climatic and Environmental Responses* (Vol. 8). Springer International Publishing. <https://doi.org/10.1007/978-3-030-92698-4>
- Skomarkova, M. V., Vaganov, E. A., Mund, M., Knohl, A., Linke, P., Boerner, A., & Schulze, E.-D. (2006). Inter-annual and seasonal variability of radial growth, wood density and carbon isotope ratios in tree rings of beech (*Fagus sylvatica*) growing in Germany and Italy. *Trees*, *20*(5), 571–586. <https://doi.org/10.1007/s00468-006-0072-4>
- Slavov, G. T., Howe, G. T., Yakovlev, I., Edwards, K. J., Krutovskii, K. V., Tuskan, G. A., Carlson, J. E., Strauss, S. H., & Adams, W. T. (2004). Highly variable SSR markers in Douglas-fir: Mendelian inheritance and map locations. *Theoretical and Applied Genetics*, *108*(5), 873–880. <https://doi.org/10.1007/s00122-003-1490-y>
- Stauffer, A., & Adams, W. (1993). Allozyme variation and mating system of three Douglas-fir stands in Switzerland. *Silvae Genetica*, *42*(4–5), 254–258.
- Thornton, P. E., Running, S. W., & White, M. A. (1997). Generating surfaces of daily meteorological variables over large regions of complex terrain. *Journal of Hydrology*, *190*(3–4), 214–251. [https://doi.org/10.1016/S0022-1694\(96\)03128-9](https://doi.org/10.1016/S0022-1694(96)03128-9)
- Trotsiuk, V., Babst, F., Grossiord, C., Gessler, A., Forrester, D. I., Buchmann, N., Schaub, M., & Eugster, W. (2021). Tree growth in Switzerland is increasingly constrained by rising evaporative demand. *Journal of Ecology*, *109*(8), 2981–2990. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13712>
- van der Maaten-Theunissen, M., Kahle, H.-P., & van der Maaten, E. (2013). Drought sensitivity of Norway spruce is higher than that of silver fir along an altitudinal gradient in southwestern Germany. *Annals of Forest Science*, *70*(2), 185–193. <https://doi.org/10.1007/s13595-012-0241-0>
- Vannoppen, A., Treydte, K., Boeckx, P., Kint, V., Ponette, Q., Verheyen, K., & Muys, B. (2020). Tree species diversity improves beech growth and alters its physiological response to drought. *Trees*, *34*(4), 1059–1073. <https://doi.org/10.1007/s00468-020-01981-0>
- Vitali, V., Büntgen, U., & Bauhus, J. (2017). Silver fir and Douglas fir are more tolerant to extreme droughts than Norway spruce in south-western Germany. *Global Change Biology*, *23*(12), 5108–5119. <https://doi.org/10.1111/gcb.13774>
- Vitali, V., Forrester, D. I., & Bauhus, J. (2018). Know Your Neighbours: Drought Response of Norway Spruce, Silver Fir and Douglas Fir in Mixed Forests Depends on Species Identity and Diversity of Tree Neighbourhoods. *Ecosystems*, *21*(6), 1215–1229. <https://doi.org/10.1007/s10021-017-0214-0>
- Vitali, V., Martínez-Sancho, E., Treydte, K., Andreu-Hayles, L., Dorado-Liñán, I., Gutierrez, E., Helle, G., Leuenberger, M., Loader, N. J., Rinne-Garmston, K. T., Schleser, G. H., Allen, S., Waterhouse, J. S., Saurer, M., & Lehmann, M. M. (2022). The unknown third – Hydrogen isotopes in tree-ring cellulose across Europe. *Science of The Total Environment*, *813*, 152281. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.152281>
- Vitasse, Y., Bottero, A., Cailleret, M., Bigler, C., Fonti, P., Gessler, A., Lévesque, M., Rohner, B., Weber, P., Rigling, A., & Wohlgemuth, T. (2019a). Contrasting resistance and resilience to extreme drought and late

spring frost in five major European tree species. *Global Change Biology*, gcb.14803.  
<https://doi.org/10.1111/gcb.14803>

Vitasse, Y., Bottero, A., Rebetez, M., Conedera, M., Augustin, S., Brang, P., & Tinner, W. (2019b). What is the potential of silver fir to thrive under warmer and drier climate? *European Journal of Forest Research*, 138(4), 547–560. <https://doi.org/10.1007/s10342-019-01192-4>

Zielonka, T., Holeksa, J., Fleischer, P., & Kapusta, P. (2010). A tree-ring reconstruction of wind disturbances in a forest of the Slovakian Tatra Mountains, Western Carpathians. *Journal of Vegetation Science*, 21(1), 31–42. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2009.01121.x>

## Annexes

**Tableau supplémentaire 1.** Résumé des modèles mixtes décrivant la variabilité interannuelle de la largeur des cernes de croissance du sapin blanc (*silver fir*), du mélèze (*larch*) et du sapin de Douglas (*Douglas fir*). Un modèle mixte a été calculé par espèce. Les noms des variables en anglais correspondent à la Figure 4. VIF correspond au facteur d'inflation de la variance (*variance inflation factor* en anglais) et quantifie la multicollinéarité entre les variables. Les valeurs-p significatives ( $\leq 0.05$ ) sont marquées en gras.

Species	Predictor variable	Estimate	Standard error	P-value	VIF
Silver fir	Intercept	1.137	0.198	< <b>0.001</b>	NA
	Diameter	-0.122	0.060	<b>0.044</b>	1.308
	CWB	0.091	0.008	< <b>0.001</b>	1.007
	Species diversity	-0.012	0.059	0.843	1.226
	Competition	-0.126	0.063	<b>0.047</b>	1.309
	% Competition intrasp.	-0.052	0.057	0.360	1.242
	CWB: Species diversity	0.021	0.009	<b>0.021</b>	1.354
	CWB: Competition	-0.022	0.008	<b>0.005</b>	1.039
	CWB: % Competition intrasp.	0.012	0.009	0.189	1.322
Larch	Intercept	0.400	0.144	<b>0.006</b>	NA
	Diameter	-0.178	0.045	< <b>0.001</b>	1.212
	CWB	0.110	0.012	< <b>0.001</b>	1.045
	Species diversity	0.070	0.047	0.141	1.096
	Competition	-0.108	0.060	0.075	1.257
	% Competition intrasp.	0.034	0.047	0.471	1.155
	CWB: Species diversity	0.000	0.012	0.991	1.127
	CWB: Competition	-0.011	0.011	0.293	1.131
	CWB: % Competition intrasp.	-0.008	0.012	0.505	1.212
Douglas fir	Intercept	1.106	0.134	< <b>0.001</b>	NA
	Diameter	0.035	0.044	0.421	1.273
	CWB	0.098	0.006	< <b>0.001</b>	1.027
	Species diversity	-0.007	0.036	0.851	1.298
	Competition	-0.205	0.047	< <b>0.001</b>	1.317
	% Competition intrasp.	-0.072	0.040	0.073	1.432
	CWB: Species diversity	-0.004	0.007	0.557	1.589
	CWB: Competition	-0.017	0.007	<b>0.024</b>	1.274
	CWB: % Competition intrasp.	-0.017	0.008	<b>0.034</b>	1.789

**Tableau supplémentaire 2.** Résumé des modèles mixtes décrivant la résilience du sapin blanc (*silver fir*), du mélèze (*larch*) et du sapin de Douglas (*Douglas fir*). Un modèle mixte a été calculé par espèce et inclus les années sèches 2003 et 2018 et les années humides 2007 et 2014. Les noms des variables en anglais correspondent à la Figure 5. VIF correspond au facteur d'inflation de la variance (*variance inflation factor* en anglais) et quantifie la multicollinéarité entre les variables. Les valeurs-p significatives ( $\leq 0.05$ ) sont marquées en gras.

Species	Predictor variable	Estimate	Standard error	P-value	VIF
Silver fir	Intercept	-0.009	0.060	0.878	NA
	Diameter	-0.102	0.030	<b>&lt;0.001</b>	1.454
	CWB	0.179	0.028	<b>&lt;0.001</b>	1.005
	Species diversity	0.030	0.025	0.227	1.259
	Competition	-0.073	0.028	<b>0.010</b>	1.526
	% Competition intrasp.	0.004	0.024	0.865	1.308
	CWB: Species diversity	-0.012	0.028	0.673	1.333
	CWB: Competition	-0.038	0.024	0.122	1.084
	CWB: % Competition intrasp.	-0.007	0.028	0.800	1.357
Larch	Intercept	-0.064	0.047	0.170	NA
	Diameter	-0.041	0.020	<b>0.040</b>	1.367
	CWB	0.218	0.021	<b>&lt;0.001</b>	1.006
	Species diversity	0.016	0.016	0.321	1.113
	Competition	-0.019	0.022	0.377	1.419
	% Competition intrasp.	0.023	0.016	0.149	1.159
	CWB: Species diversity	-0.033	0.019	0.080	1.136
	CWB: Competition	-0.036	0.018	<b>0.047</b>	1.098
	CWB: % Competition intrasp.	0.014	0.019	0.450	1.183
Douglas fir	Intercept	-0.018	0.057	0.755	NA
	Diameter	-0.042	0.022	0.058	1.476
	CWB	0.204	0.015	<b>&lt;0.001</b>	1.007
	Species diversity	0.005	0.014	0.700	1.338
	Competition	-0.025	0.019	0.189	1.473
	% Competition intrasp.	-0.036	0.016	<b>0.024</b>	1.477
	CWB: Species diversity	0.029	0.015	0.054	1.575
	CWB: Competition	0.001	0.015	0.940	1.213
	CWB: % Competition intrasp.	0.041	0.016	<b>0.013</b>	1.741

**Tableau supplémentaire 3.** Résumé des modèles mixtes décrivant  $\delta^{13}\text{C}$ ,  $\delta^{18}\text{O}$ ,  $\delta^2\text{H}$  et la largeur des cernes de croissance (TRW) du sapin blanc (silver fir) et du sapin de Douglas (Douglas fir). Un modèle mixte a été calculé par espèce et par variable de cerne ( $\delta^{13}\text{C}$ ,  $\delta^{18}\text{O}$ ,  $\delta^2\text{H}$  ou TRW). Les noms des variables en anglais correspondent aux Figures 8 et 9. VIF correspond au facteur d'inflation de la variance (variance inflation factor en anglais) et quantifie la multicollinéarité entre les variables. Les valeurs-p significatives ( $\leq 0.05$ ) sont marquées en gras.

<b>Silver fir</b>				
<b>Isotope</b>	<b>Predictor variable</b>	<b>Estimate</b>	<b>Standard error</b>	<b>P-value</b>
$\delta^{13}\text{C}$	Intercept	-23.157	0.227	<b>&lt;0.001</b>
	Diameter	-0.012	0.107	0.913
	VPD	0.254	0.028	<b>&lt;0.001</b>
	% Competition intrasp.	-0.004	0.005	0.431
	Competition	-0.636	0.205	<b>0.006</b>
	Species diversity	-0.189	0.157	0.246
	Crown volume	-0.343	0.184	0.080
	VPD:% Competition intrasp.	-0.001	0.001	<b>0.029</b>
	VPD:Competition	0.049	0.023	<b>0.036</b>
	VPD:Species diversity	-0.002	0.019	0.900
	VPD:Crown volume	-0.003	0.022	0.895
$\delta^{18}\text{O}$	Intercept	28.476	0.330	<b>&lt;0.001</b>
	Diameter	-0.173	0.187	0.355
	VPD	0.494	0.084	<b>&lt;0.001</b>
	% Competition intrasp.	0.001	0.006	0.890
	Competition	0.311	0.276	0.275
	Species diversity	-0.107	0.192	0.584
	Crown volume	-0.153	0.234	0.523
	VPD:% Competition intrasp.	-0.004	0.002	<b>0.010</b>
	VPD:Competition	0.173	0.070	<b>0.014</b>
	VPD:Species diversity	-0.104	0.057	0.070
	VPD:Crown volume	0.047	0.068	0.484
$\delta^2\text{H}$	Intercept	-35.504	4.041	<b>&lt;0.001</b>
	Diameter	8.305	2.752	<b>0.003</b>
	VPD	0.604	0.718	0.401
	% Competition intrasp.	0.034	0.080	0.675
	Competition	-3.379	3.881	0.396
	Species diversity	1.768	2.773	0.532
	Crown volume	-5.346	3.266	0.120
	VPD:% Competition intrasp.	0.045	0.014	<b>0.002</b>
	VPD:Competition	-0.023	0.601	0.969
	VPD:Species diversity	0.670	0.492	0.174
	VPD:Crown volume	0.453	0.581	0.436
TRW	Intercept	4.639	1.218	<b>&lt;0.001</b>
	Diameter	0.077	0.590	0.896
	VPD	-0.271	0.099	<b>0.007</b>
	% Competition intrasp.	0.000	0.013	0.992

Competition	-0.115	0.639	0.859
Species diversity	0.079	0.412	0.851
Crown volume	0.222	0.538	0.685
VPD:% Competition intrasp.	-0.002	0.002	0.416
VPD:Competition	0.019	0.083	0.819
VPD:Species diversity	-0.106	0.068	0.118
VPD:Crown volume	-0.045	0.08	0.578

---

**Suite tableau supplémentaire 3.**


---

**Douglas fir**

Isotope	Predictor variable	Estimate	Standard error	P-value
$\delta^{13}\text{C}$	Intercept	-21.903	0.301	<b>&lt;0.001</b>
	Diameter	-0.102	0.131	0.435
	VPD	0.232	0.028	<b>&lt;0.001</b>
	% Competition intrasp.	-0.001	0.004	0.890
	Competition	-0.154	0.142	0.295
	Species diversity	-0.020	0.122	0.870
	Crown volume	0.157	0.156	0.329
	VPD:% Competition intrasp.	0.000	0.001	0.849
	VPD:Competition	0.012	0.019	0.535
	VPD:Species diversity	-0.002	0.017	0.892
	VPD:Crown volume	-0.005	0.019	0.800
$\delta^{18}\text{O}$	Intercept	29.113	0.159	<b>&lt;0.001</b>
	Diameter	-0.054	0.139	0.701
	VPD	0.337	0.065	<b>&lt;0.001</b>
	% Competition intrasp.	-0.005	0.003	0.149
	Competition	0.033	0.107	0.759
	Species diversity	-0.188	0.108	0.098
	Crown volume	0.023	0.145	0.876
	VPD:% Competition intrasp.	-0.001	0.001	0.360
	VPD:Competition	0.028	0.043	0.509
	VPD:Species diversity	-0.050	0.039	0.202
	VPD:Crown volume	-0.075	0.043	0.081
$\delta^2\text{H}$	Intercept	-40.985	4.287	<b>&lt;0.001</b>
	Diameter	1.899	2.478	0.444
	VPD	3.028	0.605	<b>&lt;0.001</b>
	% Competition intrasp.	-0.080	0.092	0.395
	Competition	3.713	2.860	0.211
	Species diversity	1.984	2.741	0.479
	Crown volume	2.356	3.391	0.496
	VPD:% Competition intrasp.	0.002	0.013	0.866
	VPD:Competition	0.252	0.400	0.528
	VPD:Species diversity	-0.235	0.363	0.517

	VPD:Crown volume	0.378	0.401	0.346
TRW	Intercept	3.924	0.420	<b>&lt;0.001</b>
	Diameter	-0.248	0.330	0.453
	VPD	-0.270	0.072	<b>&lt;0.001</b>
	% Competition intrasp.	-0.007	0.009	0.460
	Competition	-0.005	0.281	0.987
	Species diversity	-0.402	0.278	0.167
	Crown volume	0.594	0.368	0.124
	VPD:% Competition intrasp.	0.000	0.002	0.860
	VPD:Competition	0.052	0.048	0.277
	VPD:Species diversity	0.037	0.043	0.397
	VPD:Crown volume	-0.038	0.048	0.428