

Thèse

Présentée par :

Coralie MATHAUX

Soutenue le 30 mars 2017 à Marseille

Pour obtenir le grade de Docteur en Sciences de l'Environnement

Délivré par Aix Marseille Université

École doctorale Sciences de l'Environnement (ED251)

Vivre dans des conditions difficiles en falaise : potentialités et longévité du genévrier de Phénicie (*Juniperus phoenicea* L.)



Jury

M. Paolo CHERUBINI	Senior Research Scientist, WSL, Birmensdorf	Rapporteur
M. Jean-Luc DUPOUEY	Directeur de Recherche, INRA Nancy	Rapporteur
Mme Claire DAMESIN	Professeur de l'Université Paris Sud	Examinatrice
Mme Valérie BERTAUDIÈRE-MONTES	Maître de conférences, LPED, Marseille	Examinatrice
M. Jean-François ASMODÉ	Directeur de l'Office de Génie Écologique, Paris	Membre invité
M. Jean-Paul MANDIN	Société Botanique des Gorges de l'Ardèche	Membre invité
M. Thierry GAUQUELIN	Professeur d'Aix-Marseille Université	Directeur
M. Frédéric GUIBAL	Chargé de Recherche à l'IMBE-CNRS	Co-directeur

Thèse

Présentée par :

Coralie MATHAUX

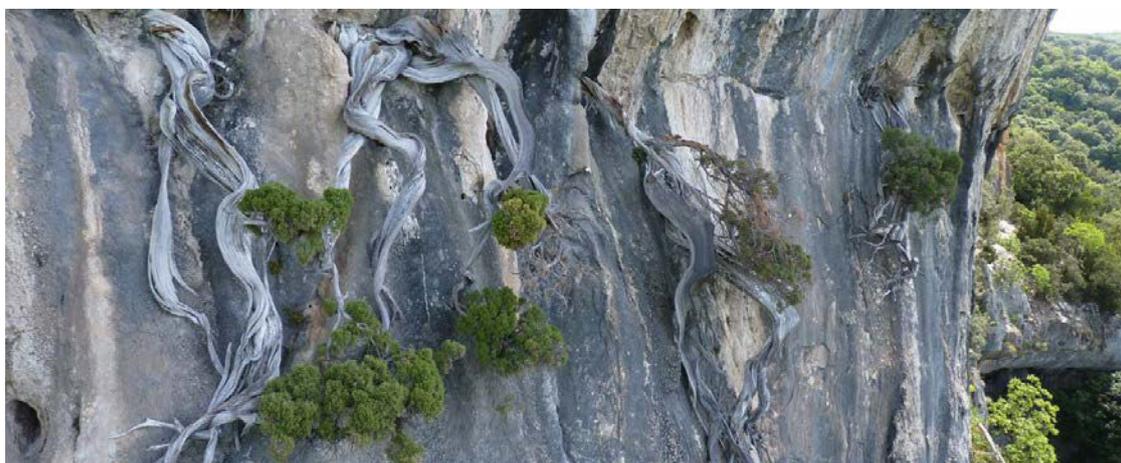
Soutenue le 30 mars 2017 à Marseille

Pour obtenir le grade de Docteur en Sciences de l'Environnement

Délivré par Aix Marseille Université

École doctorale Sciences de l'Environnement (ED251)

Vivre dans des conditions difficiles en falaise : potentialités et longévité du genévrier de Phénicie (*Juniperus phoenicea* L.)



Jury

M. Paolo CHERUBINI	Senior Research Scientist, WSL, Birmensdorf	Rapporteur
M. Jean-Luc DUPOUEY	Directeur de Recherche, INRA Nancy	Rapporteur
Mme Claire DAMESIN	Professeur de l'Université Paris Sud	Examinatrice
Mme Valérie BERTAUDIÈRE-MONTES	Maître de conférences, LPED, Marseille	Examinatrice
M. Jean-François ASMODÉ	Directeur de l'Office de Génie Écologique, Paris	Membre invité
M. Jean-Paul MANDIN	Société Botanique des Gorges de l'Ardèche	Membre invité
M. Thierry GAUQUELIN	Professeur d'Aix-Marseille Université	Directeur
M. Frédéric GUIBAL	Chargé de Recherche à l'IMBE-CNRS	Co-directeur

*« Les données et les automatismes n'ont jamais fait un
humain, mais la conscience, les idées, la créativité, les rêves
et les paradigmes constituent indubitablement notre humanité
Ne laissez aucun système vous les prendre. »*

Idriss J. Aberkane

*Je dédie ce manuscrit à Christophe B.,
Mon âme sœur et mon meilleur ami,*

*Pour ton soutien immense,
ta patiente infinie,
ton amour bien plus grand
& tout ce qui n'appartient qu'à nous.*

Coralie M.

Avant-propos : financements et collaborations

Cette thèse a été réalisée grâce à une allocation de recherche du Ministère de la Recherche. Plusieurs organismes ont appuyé les différents projets de recherche abordés dans le cadre de ce doctorat. Leurs contributions pécuniaires, matérielles et/ou humaines ont été fort appréciées. Par son directeur, Jean-François Asmodé, **l'Office de Génie Écologique (OGE)** s'est impliquée financièrement pour permettre la mise en place du projet, le financement du matériel, des formations indispensables ainsi que des déplacements sur le terrain et certaines expériences. **La Société Botanique de France (SBF)** a également contribué financièrement à la mise en place de certaines expériences sur le terrain. Je tiens à souligner l'implication de **la Réserve Naturelle Nationale des Gorges de l'Ardèche (RNNGA)** et du **Syndicat de Gestion des Gorges de l'Ardèche (SGGA)** dans cette thèse, qui nous ont facilité l'accès au site expérimental, qui nous ont fourni le gîte et également pour la participation active de certains de leurs membres. **Météo France** a soutenu cette thèse en donnant accès à plusieurs années de données météorologiques de la Station de Vallon-Pont-d'Arc. Le **Comité Artémis** a assuré le financement d'un grand nombre de datations radiocarbone. **Le Parc Naturel Régional du Verdon**, par sa coopération, nous a permis de faire les premiers travaux de recherche dans cette zone. Par ses membres, Hervé Sanguin et Robin Duponnois, une collaboration **avec le Laboratoire des Symbioses Tropicales et Méditerranéennes (LSTM)** a permis d'entreprendre un projet exploratoire sur l'activité bactérienne et mycorhizienne au niveau des racines des genévriers de Phénicie des falaises. Le projet exploratoire interdisciplinaire **GFLASH** (Utilisation des Genévriers de Phénicie de FaLaise poussant dans les gorges de l'Ardèche dans la reconstitution des Séismes Historiques) réunissant le **CEREGE** (sismologie) et l'**IMBE** (dendroécologie) a été financé par la fédération **ECCOREV** (Écosystèmes Continentaux et Risques Environnementaux).



Ce doctorat a été réalisé à **l'Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Écologie marine et continentale (IMBE)** au sein de deux équipes : l'équipe de Diversité et Fonctionnement : des Molécules aux Écosystèmes (DFME) et l'équipe de Paléoenvironnements et Paléoécologie (P&P) sous la direction de Thierry Gauquelin et de Frédéric Guibal.



Remerciements

Quelle aventure professionnelle, humaine et sportive exceptionnelle ! Là-haut, sur la falaise, suspendue à 200 m au-dessus d'un précipice rocheux, le temps s'arrête parfois. Alors, j'admire le paysage et les genévriers de Phénicie qui, perchés sur la falaise, défient les lois de la gravité. Une aventure disais-je, qui par-delà le précipice, se partage avec d'autres personnes...

Je souhaite adresser mes premiers remerciements à Thierry Gauquelin et à Frédéric Guibal, mes deux directeurs de thèse pour m'avoir permis de réaliser ce travail de recherche. Thierry, je me demande toujours comment une personne qui a autant le vertige a pu proposer un sujet de thèse sur des arbres qui vivent sur des escarpements rocheux à plusieurs mètres de haut. Un sujet qui allait me faire « prendre de la hauteur ». Je suis heureuse d'avoir pu participer à cette aventure, merci pour votre aide et votre sens de l'humour (la thèse aurait été bien triste sans les fameuses « Gauquelinade ». Gauquelinade : n.f. qui désigne une blague ou un jeu de mot qui vient à point). Merci d'avoir eu confiance en moi et de m'avoir accordé une grande autonomie tout en gardant un œil attentif sur moi. Frédéric, je ne peux que me réjouir de vous avoir rencontré, merci de m'avoir consacré un grand nombre d'heures sur les rondelles de genévriers qui, disons le tout haut, portent bien leur nom de « genêt-vrillé ». Merci pour vos encouragements et votre simplicité qui m'ont toujours permis de me sentir à l'aise. Et soulignons-le, merci de m'avoir accompagnée de nombreuses fois sur le terrain, de vous être levé à 3 h du matin pour remplir les tâches farfelues que j'avais prévues et même d'être venu là sur la falaise harnaché dans un baudrier !

Jean Paul, je me souviens de ces moments, que ce soit dans les gorges de l'Ardèche où j'ai découvert mes premiers genévriers de parois ou dans les gorges du Verdon à 200 m au-dessus du vide où j'ai appris les méthodes du travail « sur le terrain » enfin presque... Je me souviens aussi des moments avec le Li-Cor ou avec l'équipe de télévision, à refaire quatre ou cinq fois la même prise. Rien de tout cela n'aurait été possible, si tu n'avais pas regardé les genévriers de Phénicie de falaise et si tu n'avais pas mis en route tout un tas de projets pour aller rendre visite à ces arbres hauts perchés. Je suis grandement admirative de tes exploits et c'est sans compter la personne que tu es que j'admire tout autant. Un grand merci pour ton aide, ton soutien, ta disponibilité, tes connaissances et ton amitié.

Je remercie Jean-François Asmodé (Directeur de l'OGE) qui a été le porteur des premiers financements de cette thèse. Merci pour votre confiance, votre soutien et votre intérêt pour les vieux arbres.

Je tiens à remercier sincèrement les membres du jury : Paolo Cherubini, Jean-Luc Dupouey, Claire Damesin, Valérie Bertaudière-Montès, Jean-François Asmodé et Jean-Paul Mandin. J'adresse ma reconnaissance à Paolo Cherubini pour m'avoir chaleureusement invitée à Zurich pour présenter mes travaux et pour avoir accepté avec enthousiasme d'évaluer mon travail. Je remercie également Jean-Luc Dupouey pour son intérêt stimulant envers mes travaux. Je remercie Claire Damesin d'avoir accepté d'être la présidente de ce jury. Je souhaite remercier Valérie Bertaudière-Montès d'avoir accepté de faire partie de ce jury et pour sa gentillesse, lorsque perdue dans les anomalies des genévriers, elle a bien voulu « remonter le temps » avec moi.

Je remercie les personnes qui ont accepté de faire partie de mon comité de thèse et qui ont débattu avec moi des priorités : Frédéric Médail, Hervé Sanguin, Bruno Fady, Robin Duponnois, Catherine Fernandez, Jean-François Asmodé, Jean-Paul Mandin et Jean-Philippe Mevy.

Je tiens à remercier pour leur travail et leur engagement Hervé Sanguin, Robin Duponnois, Olivier Bellier et Christine Oberlin.

J'aimerais remercier le personnel de la Réserve Naturelle des Gorges de l'Ardèche et du Syndicat de Gestion des Gorges de l'Ardèche et particulièrement Denis Doublet, Françoise Gonnet-Tabardel, Olivier Peyronel, Nicolas Bazin et Lucas Gleizes. Je remercie également les pompiers des gorges qui ne se sont pas du tout moqués des scientifiques et de leurs machines qui mesurent des trucs bizarres.

Et justement en parlant de cela, je remercie Élena Ormeno-Lafuente, Ilja Reiter, Sylvie Dupouyet et Jean-Philippe Mevy pour m'avoir appris à faire marcher ces machines. Je remercie Sylvie également d'avoir pris grand soin des génévriers et Jean-Philippe pour être venu dans les gorges de l'Ardèche.

Lors de mes premiers pas sur les parois, Christine, Christian et Guilhem m'ont accompagnée et enseigné les bons gestes. Je les remercie pour leur patience et leur pédagogie. Christian, merci pour ton travail sur les coupes minces et ta présence sur le terrain que ce soit en tant que grimpeur ou en tant que caméraman. Je tiens à remercier les personnes suivantes pour m'avoir menée vers d'autres génévriers de falaise. Myette Guiomar, je vous remercie de nous avoir conduit jusqu'aux magnifiques génévriers d'Entrages. Je tenais aussi à remercier Sébastien Della Casa, qui m'a fait visiter les gorges du Verdon.

Il y a des rencontres qui mettent du baume au cœur, je remercie donc Julien Issartel et Ester Artells pour leur soutien et leur sincérité. Julien, merci pour ces moments à parler de tout, de rien et du plus important. Je remercie également Geneviève Mandin pour son accueil et sa gentillesse.

Maryse, je te remercie de m'avoir aidée dans la préparation des rondelles de génévriers, de ta bonne humeur et de ta spontanéité. Je remercie Nathalie Polvani pour les bons de commande, les ordres de mission et toute cette paperasse. Luc Garraud, merci pour ton humour, pour les travaux complémentaires que tu as pu me fournir et pour tes clichés. Je remercie Isabelle Hammad pour sa disponibilité et sa gentillesse. Je voulais également remercier Brigitte Talon, Jacques Rabatier, Nicolas Montès, Franck Torre, Claude Edelin, Françoise Fleury-Blanc, Germain Bounjou, Caroline Lecareux, Philippe Ponel, Roger Notonier, Laurent Hardion, Jérémy Migliore, Jean-Baptiste Perret et Marc Floquet pour leur aide à un moment donné de mon parcours. Je remercie également Bernard Barascud, Julien Issartel, Dorothee Murat, Christine Robles qui ont partagé quelques enseignements avec moi.

Je remercie les scientifiques « des quatre coins du globe » de m'avoir aidée et encouragée : Larson Douglas, Emily Burns Limm et Franco Biondi. Merci à toutes les personnes que j'ai rencontrées au Colloque thurifère à Marrakech pour leur enthousiasme et leur gentillesse Mohamed Alifriqui, Wadi Badri, Mohamed Hafidi, José Miguel Olano, Laurent Lathuillière, Sabine et Georg Miehe, et Martine Gauquelin.

Je remercie Nicolas Pouchard, Marine Florenza, Justine Viros, Clara Tallieu et Alice Boucharrat de m'avoir supportée comme encadrante et de m'avoir appris beaucoup sur moi-même. Nicolas merci pour ta bonne humeur et ton ouverture d'esprit. Marine, merci pour ton grain de folie. Alice, merci pour ta joie de vivre et ta curiosité scientifique, ces moments avec toi étaient très agréables.

Je souhaite également remercier pour leur accueil, les équipes DFME et P&P de l'IMBE et tout le personnel de l'IMBE.

Je remercie les professeurs qui ont fait naître l'intérêt pour la recherche et l'écologie et plus particulièrement Patricia.

Merci à Maman et à mon Maou, mes deux relecteurs assidus. Leur travail est parfait, les erreurs qui restent sont de moi.

Merci à mes proches, ceux qui sont restés, ceux qui ont compris et qui m'ont encouragée, Papa, Maman qui ont toujours été là, Mes Tontons, Mes Tatas et Mes Cousins et Cousines. Merci à Poupinou, pour sa patience quand je rentrais trop tard le soir, pour sa chaleur et son amour.

Au quotidien, sur le terrain, en labo ou ailleurs, pendant ces années tu as toujours été avec moi. Merci pour tout Mon Amour.

Table des Matières

Avant-propos : financements et collaborations	7
Remerciements	9
Table des matières	13
Liste des abréviations, des symboles et des unités	21
Préambule	25
Introduction générale	27
Chapitre 1 : Problématiques, objectifs et plan de thèse.....	29
Chapitre 2 : L'écologie des falaises continentales : état de l'art et revue bibliographique.....	39
1. Qu'est-ce qu'une falaise ?.....	41
1.1. Falaises, parois et escarpements rocheux : la terminologie.....	41
1.2. La falaise : description et géomorphologie.....	41
2. L'environnement physique de la falaise	47
2.1. Le rayonnement	47
2.2. L'humidité de la falaise et les précipitations directes.....	52
2.3. Le vent.....	53
2.4. La température.....	54
2.5. L'orientation de la force de gravité	57
3. La falaise, un désert de pierre ?	58
3.1. La colonisation des parois par la végétation et les processus de succession.....	59
3.2. Les traits fonctionnels des plantes de falaise	61
3.3. La structure de la végétation en falaise et les facteurs qui la contrôlent	62
3.3.1 L'hétérogénéité de la paroi rocheuse	62
3.3.2 La nature de la roche et le pH.....	63
3.3.3 La force de gravité et la pente	63
3.3.4 L'exposition de la paroi rocheuse	64
3.3.5 La lumière, la température et l'humidité	64
3.3.6 La zonation verticale	65
3.4. Un milieu refuge.....	66
3.5. La longévité des plantes en falaise.....	67
4. Les menaces qui pèsent sur les communautés de falaise	69
5. Récapitulatif des études sur les arbres des falaises	70

Première partie : Méthodes spécifiques au milieu, aire d'étude et espèce étudiée..... 83

Chapitre 3 : Le scientifique sur la falaise 85

1. Quelques règles en milieu professionnel 87
2. Le matériel 88
3. L'installation des cordes et les techniques de progression sur cordes 90
4. Les risques et les difficultés engendrés par le milieu vertical 92

Chapitre 4 : Les gorges de l'Ardèche 95

1. Localisation et contexte géologique.....97
2. Le climat.....98
3. Les gorges de l'Ardèche, une zone protégée99
4. Les sites étudiés100
 - 4.1. Les falaises étudiées et le plateau de Saint-Remèze..... 100
 - 4.2. Le site de Gaud : un site modèle 100
5. Les espèces remarquables des parois des gorges de l'Ardèche 103

Chapitre 5 : Présentation du genévrier de Phénicie105

1. Systématique et distribution..... 107
2. Description 109
3. Aire de répartition en France, habitat et écologie 112

Deuxième partie : Longévité et structure de population des genévriers de Phénicie de falaise115

Chapitre 6 : Échantillonnage, préparation du bois et rappel sur le bois.....117

1. Échantillonnage 119
 - 1.1. Prospections et sélections des individus à prélever 119
 - 1.2. Prélèvements des carottes et des troncs en falaise..... 119
 - 1.2.1 Prélèvements des carottes 119
 - 1.2.2 Prélèvements de branches et de souches mortes..... 123
 - 1.3. Mesures dendrométriques 124
2. Préparation des échantillons et acquisition et traitement des données 124
 - 2.1. Préparation des échantillons 124
 - 2.2. Dénombrement des cernes 125
 - 2.3. Correction de l'âge pour les carottes 125
 - 2.3.1 Correction de l'âge pour les carottes dont la moelle est absente..... 125
 - 2.3.2 Correction de l'âge liée à la hauteur du prélèvement 126
3. Le bois du genévrier de Phénicie..... 127
 - 3.1. Rappel sur le bois 127

3.2.	L'anatomie et la structure du bois	128
3.3.	L'odeur	129
4.	Les méthodes de datation du bois	130
4.1.	L'interdatation.....	130
4.2.	La datation au radiocarbone.....	131
4.3.	Le « wiggle-match dating »	132
Chapitre 7 : L'âge des genévriers de Phénicie des falaises : mythe ou réalité ?		135
	Fiche de synthèse.....	137
	Article : Ancient juniper trees growing on cliffs: toward a long Mediterranean tree-ring chronology	139
1.	Introduction	139
2.	Materials and methods.....	140
2.1.	Field study	140
2.2.	Tree sampling	140
2.3.	Morphological and anatomical description	142
2.4.	Crossdating, radiocarbon dating and wiggle-match dating method	142
3.	Results.....	142
3.1.	Morphological and anatomical description	142
3.2.	Radial growth and crossdating.....	143
3.3.	Radiocarbon dating	143
3.4.	Wiggle-match dating	143
4.	Discussion.....	144
4.1.	Tree morphology and longevity	144
4.2.	Anatomical description and crossdating	145
4.3.	Radiocarbon dating	146
4.4.	Wiggle-match dating	146
4.5.	Outstanding tree ages	146
5.	Conclusion.....	146
Chapitre 8 : Structure de population des genévriers de Phénicie des falaises des gorges de l'Ardèche.....		151
	Article : Les falaises : un refuge inattendu pour une forêt ancienne et des vieux arbres	153
1.	Introduction	155
2.	Matériel et méthodes.....	156
2.1.	Site d'étude	156
2.2.	Étude de la longévité et du taux de croissance	158
2.3.	Étude de la structure de population et de la morphologie de <i>J. phoenicea</i> en falaise.....	159
3.	Résultats.....	159
3.1.	Étude de la longévité et du taux de croissance	159

3.2.	Étude de la structure des populations de <i>J. phoenicea</i> vivants des falaises	162
3.3.	Description de la morphologie des arbres et des microsites	164
4.	Discussion.....	165
5.	Conclusion.....	168

Chapitre 9 : Des vieux genévriers un peu partout dans le sud de la France ?175

Article : Des très vieux arbres sur les parois rocheuses verticales du sud de la France		177
1.	Introduction	179
2.	Matériel et méthodes.....	180
2.1.	Choix et présentation des sites d'étude	180
2.2.	Méthodes de repérages des arbres, prélèvements et préparation des échantillons.....	182
3.	Résultats.....	183
4.	Discussion.....	185
5.	Conclusion.....	187

Troisième Partie : Des avantages face à la sécheresse et aux éboulements, causes majeures de mortalité de *Juniperus phoenicea* en falaise195

Chapitre 10 : Les feuilles de *Juniperus phoenicea* : morphologie et absorption d'eau, avantages dans les conditions défavorables de falaise197

Article : Les feuilles de <i>Juniperus phoenicea</i> L.: morphologie et absorption d'eau, avantages dans les conditions défavorables de falaise.....		199
1.	Introduction	201
2.	Matériel et méthodes.....	203
2.1.	Site d'étude	203
2.2.	Morphologie des feuilles	203
2.3.	Conductance stomatique nocturne et transpiration nocturne	204
2.4.	Expérience sur la capacité d'absorption foliaire.....	204
2.5.	Analyses statistiques	206
3.	Résultats	206
3.1.	Conditions environnementales du site.....	206
3.2.	Morphologie des feuilles	208
3.3.	Conductance stomatique nocturne et transpiration nocturne	209
3.4.	Capacité d'absorption foliaire.....	210
4.	Discussion.....	211
5.	Conclusion.....	214

Chapitre 11 : Bénéfices écophysologiques de l'absorption foliaire d'eau pendant une période de sécheresse chez *Juniperus phoenicea*221

Article : L'absorption foliaire d'eau atténue les effets de la sécheresse chez un arbre typique du bassin méditerranéen, <i>Juniperus phoenicea</i> L.	223
1. Introduction	225
2. Matériel et méthodes	227
2.1. Expérience sur la capacité d'absorption foliaire	227
2.2. Expérience d'exposition de la couronne des plants au brouillard	228
2.2.1 Dispositif expérimental.....	228
2.2.2 Suivi temporel des performances écophysologiques	229
2.3. Mesure du changement à court terme du potentiel hydrique et de la teneur en eau des feuilles après une exposition au brouillard	230
2.4. Analyses statistiques	230
3. Résultats.....	231
3.1. Expérience sur la capacité d'absorption foliaire.....	231
3.2. Mesure du changement à court terme du potentiel hydrique et de la teneur en eau des feuilles après une exposition au brouillard	232
3.3. Suivi temporel des performances écophysologiques après une exposition de la couronne des plants au brouillard	233
3.3.1 Suivi des échanges gazeux.....	233
3.3.2 Suivi du potentiel hydrique.....	234
3.3.3 Suivi de la teneur en eau des feuilles et de la fluorescence de la « chlorophylle a ».....	234
4. Discussion.....	238
5. Conclusion.....	240

Chapitre 12 : Mortalité partielle du cambium et de l'appareil aérien de *Juniperus phoenicea* en falaise247

Article : Potentialité du cambium et de l'appareil aérien à mourir partiellement chez <i>Juniperus phoenicea</i> L. : un avantage pour vivre en falaise.....	249
1. Introduction	251
2. Matériel et méthodes	253
2.1. Site d'étude	253
2.2. Mortalité partielle de l'appareil aérien	253
2.3. Mortalité partielle du cambium	254
3. Résultats.....	255
3.1. Description du degré de mortalité de l'appareil aérien	255
3.2. Mortalité cambiale et formes des sections transversales de tronc.....	257
3.3. Nombre de troncs et forme du tronc	259
3.4. Modélisation de la vie d'un arbre à partir d'une section transversale de tronc	259

4. Discussion.....	261
5. Conclusion.....	264
Chapitre 13 : Études préliminaires des communautés mycorhiziennes de <i>Juniperus phoenicea</i> en falaise	271
Fiche de synthèse	273
Quatrième partie : Synthèse, discussion générale, perspectives et conclusion générale ..277	
Chapitre 14 : Synthèse, discussion générale et perspectives.....	279
1. Description morphologique et anatomique des arbres et des sections transversales de tronc (chapitres 7, 8, 9 et 12).....	281
2. Datation et âges des arbres (chapitres 7, 8 et 9)	282
Perspectives (1) : vers une chronologie de 2000 ans sur les <i>Juniperus phoenicea</i> de Méditerranée	283
Perspectives (2) : histoire des falaises à travers les traumatismes des arbres	285
Perspectives (3) : projet d’inventaire et premiers résultats.....	288
3. Absorption foliaire, morphologie des feuilles et mycorhizes (chapitres 10, 11 et 13)	288
Pour aller plus loin (1) : caractéristiques des feuilles à chaque saison	289
Pour aller plus loin (2) : absorption foliaire chez d’autres espèces méditerranéennes	292
Perspectives (4) : devenir de l’eau absorbée par les feuilles	293
4. Survivre sur le temps long en falaise (parties 2 et 3)	294
4.1. L’inaccessibilité des falaises	294
4.2. Le genévrier de Phénicie, une espèce pionnière ?.....	294
Perspectives (5) : histoire des arbres par la génétique	295
4.3. Un faible taux de croissance	295
Perspectives (6) : métabolites secondaires	296
4.4. Ressources et mortalité partielle	296
Perspectives (7) : sectorisation du système vasculaire hydraulique	298
4.5. L’allocation d’énergie et de carbone	299
Perspectives (8) : étude comparative du fonctionnement physiologique des <i>J. phoenicea</i> en fonction du milieu	300
Perspectives (9) : étude comparative de la croissance primaire et de la reproduction	301
Chapitre 15 : Conclusion générale	303
Références bibliographiques	309

Annexes	337
Annexe A : Communication des travaux de recherche	339
Annexe B : Fiche de renseignement des arbres en falaise	343
Annexe C : Typologie architecturale de <i>Juniperus phoenicea</i> en falaise.....	347
Annexe C.1 : Typologie architecturale de <i>Juniperus phoenicea</i> en falaise : exemples d'arbres multicaules	349
Annexe C.2 : Typologie architecturale de <i>Juniperus phoenicea</i> en falaise : le port dressé	350
Annexe C.3 : Typologie architecturale de <i>Juniperus phoenicea</i> en falaise : le port horizontal.....	351
Annexe C.4 : Typologie architecturale de <i>Juniperus phoenicea</i> en falaise : le port inversé	352
Annexe C.5 : Typologie architecturale de <i>Juniperus phoenicea</i> en falaise : le port complètement inversé	353
Annexe C.6 : Typologie architecturale de <i>Juniperus phoenicea</i> en falaise : la torsion du tronc et des branches	354
Annexe D : Typologie morphologique des sections de <i>Juniperus phoenicea</i> en falaise	355
Annexe D.1 : Typologie morphologique des sections de <i>Juniperus phoenicea</i> de falaise. Les sections de formes circulaires et ovoïdes.....	357
Annexe D.2 : Typologie morphologique des sections de <i>Juniperus phoenicea</i> de falaise. Les sections de formes lobées : (a) peu lobée, (b) lobée et (c) en étoile.....	358
Annexe D.3 : Typologie morphologique des sections de <i>Juniperus phoenicea</i> de falaise. Les sections de formes aplaties : (a) aplatie unilatéralement, (b) aplatie bilatéralement et (c) aplatie et repliée sur elle-même.....	359
Annexe E : Expérimentation de l'absorption foliaire de genévriers de Phénicie	361
Annexe E.1 : Matériel nécessaire pour l'expérimentation de l'absorption foliaire de <i>Juniperus phoenicea</i>	363
Annexe E.2 : Protocole expérimental pour la mesure de l'augmentation de la teneur en eau des feuilles et de la quantité d'eau absorbée par unité de surface après immersion dans de l'eau distillée pendant 3h	364
Annexe F : Brouillard et couronne de genévrier de Phénicie mouillée.....	365
Annexe F.1 : Brouillard dans les gorges de l'Ardèche.....	367
Annexe F.2 : Couronne de genévrier de Phénicie mouillée lors d'un brouillard.....	368
Annexe G : Ecology of vertical life in harsh environments: The case of mycorrhizal symbiosis with secular cliff climbing trees (<i>Juniperus phoenicea</i> L.)	369
Annexe H : Brochure pour la recherche des genévriers sur les falaises du sud de la France.....	375
Annexe I : Tableau récapitulatif des sites prospectés ou à prospecter avec la présence ou l'absence de genévriers de Phénicie et de vieux genévriers de Phénicie au niveau des falaises du sud de la France.....	379
Résumé	384

Toutes les figures et les tableaux sont de l'auteure, sauf mention contraire.

Liste des abréviations, des symboles et des unités

Abréviations	Signification en français	Signification en anglais
% LWC	Augmentation de la teneur en eau des feuilles	Increase in leaf water content
^{14}C	Carbone quatorze	Radiocarbon
A	Age de l'arbre	Tree age
AB	Côté abaxial	Abaxial leaf side
AD	Côté adaxial	Adaxial leaf side
A_{\max}	Capacité photosynthétique	Maximum photosynthetic rate
AMS	Spectrométrie de masse par accélérateur	Accelerator Mass Spectrometry
alt / asl	Altitude	Above sea level
C	Carbone	Carbon
cal AD	Après Jésus Christ	After Jesus Christ
cal BC	Avant Jésus Christ	Before Jesus Christ
cal BP	Avant 1950	Before present (1950)
CCMA	Communautés de champignons mychoriziens à arbuscule	Arbuscular mycorrhizal fungal community
CO_2	Dioxyde de carbone	Carbon dioxide
Cs	Chaleur sensible	Sensible heat
Df	Degré de liberté	Degrees of freedom
E	Est	East
E_L	Chaleur latente	Latent heat
EPI	Équipement de protection individuel	Personal protective equipment
$F_v/F_{m_{MD}}$	Efficiencé photochimique à midi	Midday photochemical efficiency
$F_v/F_{m_{PD}}$	Efficiencé photochimique avant l'aube	Predawn photochemical efficiency
g_n	Conductance nocturne	Nocturnal stomatal conductance
g_s	Conductance stomatique	Stomatal conductance
H_2O	Eau	Water
Ha	Hauteur du tronc de l'arbre	Stem height
Hc	Hauteur de carottage	Core height
J.	<i>Juniperus</i>	<i>Juniperus</i>
J. C.	Jésus Christ	Jesus Christ
LWC	Teneur en eau de la feuille	Leaf water content
LWC_{PD}	Teneur en eau de la feuille avant l'aube	Predawn leaf water content
M1, M2, M3, M4	Masse 1, Masse 2, Masse 3, Masse 4	Mass 1, Mass 2, Mass 3, Mass 4
MD	Masse sèche	Dry mass
MEB	Microscope électronique à balayage	Scanning electron microscope
MPAA	Mortalité partielle de l'appareil aérien	Partial mortality of the aerial system

Liste des abréviations, des symboles et des unités

Abréviations	Signification en français	Signification en anglais
MS	Moyenne quadratique	Mean square
N	Nord	North
n	Nombre d'échantillons	Number of samples
N.A.	Non acquis	Not available
Nc	Nombre de cernes comptés	Number of counted rings
P	Valeur p	p-value
PAR	Radiation photosynthétique active	Photosynthetically active radiation
R50	Rayon pour les 50 premiers cernes	Radius for the first 50 rings
R100	Rayon pour les 100 premiers cernes	Radius for the first 100 rings
Ratm	Rayonnement atmosphérique	Atmospheric radiation
Rn	Rayonnement Net	Net radiation
Rs	Rayonnement solaire	Solar radiation
Rsur	Rayonnement de la surface	Surface radiation
RU	Royaume Uni	United Kingdom
S	Sud	South
SE	Écart-type	Standard error
SEM	Erreur type de la moyenne	Standard error of the mean
SP	Surface foliaire projetée	Projected leaf area
SS	Somme des carrés des écarts	Sum squares
ST	Surface foliaire totale	Total leaf area
t	t-test valeur	t-test value
T	Transpiration	Transpiration
Tn	Transpiration nocturne	Nocturnal transpiration
<i>Uptake</i>	Capacité d'absorption foliaire	Foliar uptake
W	Ouest	West
WMD	Wiggle-match dating	Wiggle-match dating
WS	Stressé au niveau des racines	Water-Stressed
WW	Arrosé	Well- Watered
α	Albedo	Albedo
α	Niveau de confiance du test	Significance level
ΔS	Rayonnement de la roche	Rock radiation
Ψ_{MD}	Potentiel hydrique à midi	Midday leaf water potential
Ψ_{PD}	Potentiel hydrique de base (avant l'aube)	Predawn leaf water potential
π	Pi	Pi

Liste des abréviations, des symboles et des unités

Unités	Signification en français	Signification en anglais
°	degré	degree
°C	degré celsius	degree celcius
cal	calorie	calorie
cm	centimètre	centimetre
dm	décimètre	decimetre
g	gramme	gram
h	heure	hour
ha	hectare	hectare
J	joule	joule
K	kelvin	kelvin
km	kilomètre	kilometre
l	litre	litre
m	mètre	metre
MJ	million de joules	megajoule
ml	millilitre	millilitre
mm	millimètre	millimetre
mmol	millimole	millimole
mol	mole	mole
MPa	mégapascal	megapascal
s	seconde	second
W	watt	watt
μmol	micromole	micromole

Préambule

Entretien n°210 : Toujours les mêmes questions !

- Pourquoi êtes-vous suspendue 200 m au-dessus d'un précipice rocheux accrochée à un arbre ?
- Eh bien, le travail que vous allez trouver par la suite m'a conduit à me « balader » en falaise pour comprendre ce milieu spécifique et également les arbres qu'il abrite.
- Mais des arbres il y en a partout ?
- Bien vu, mais ces arbres vivent en falaise, dans un environnement hostile où la place pour se développer est très restreinte et le flux d'eau et de nutriments n'est pas abondant. Laissez-moi plutôt vous conter l'histoire de la découverte des arbres millénaires de falaise.

La découverte

Il y a de cela fort longtemps (en l'an 1980), dans une petite bourgade du Canada, un groupe d'hommes savants a découvert par une suite d'évènements aléatoires, des arbres sur le rebord du célèbre escarpement du Niagara. Ces résineux dépassaient de loin en âge ceux trouvés ailleurs. Intrigués par cette découverte incroyable, ils prirent leur courage en main et allèrent sur les faces accidentées de ces abrupts rocheux. Par la suite, ils visiteront pas moins de 46 escarpements rocheux américains et européens recouverts d'étranges forêts. Avec leur petite taille et leur aspect rabougri, les arbres des falaises constituant ces forêts sont loin de l'image populaire des arbres centenaires et millénaires. Et pourtant, ces forêts seraient parmi les plus anciennes de l'hémisphère nord. En France, dans les gorges du Verdon, un genévrier de Phénicie se distingue avec ses 1140 ans et un tronc de 8 cm de diamètre.

Avis aux curieux

Quelques années après, un professeur botaniste amoureux de sa région d'enfance qui avait toujours regardé ces arbres d'un œil sceptique parcourut la revue de vulgarisation scientifique « La Recherche ». « Crénom d'un arbre, s'écria-t-il. » L'article lui révéla que des chercheurs avaient trouvé sur des falaises des arbres très vieux avec des allures telles qu'on ne leur avait pas prêté attention jusque-là. Le cœur en émoi, il se lança dans une conquête des pentes rocheuses verticales des gorges où serpentait la rivière nommée Ardèche.

Le projet est lancé

S'en suit un véritable programme de recherche qui est amorcé en collaboration avec de grandes institutions comme le Lycée Agricole Olivier de Serres d'Aubenas, la Réserve Naturelle Nationale des Gorges de l'Ardèche, le Conseil Général de l'Ardèche et le Conseil Régional Rhône-Alpes. Et les résultats sont prometteurs, plusieurs arbres millénaires sont identifiés. Le plus vieil arbre de France vient d'être découvert. Il a atteint 1500 ans avant d'être emporté par l'érosion de sa falaise.

Rencontre fortuite

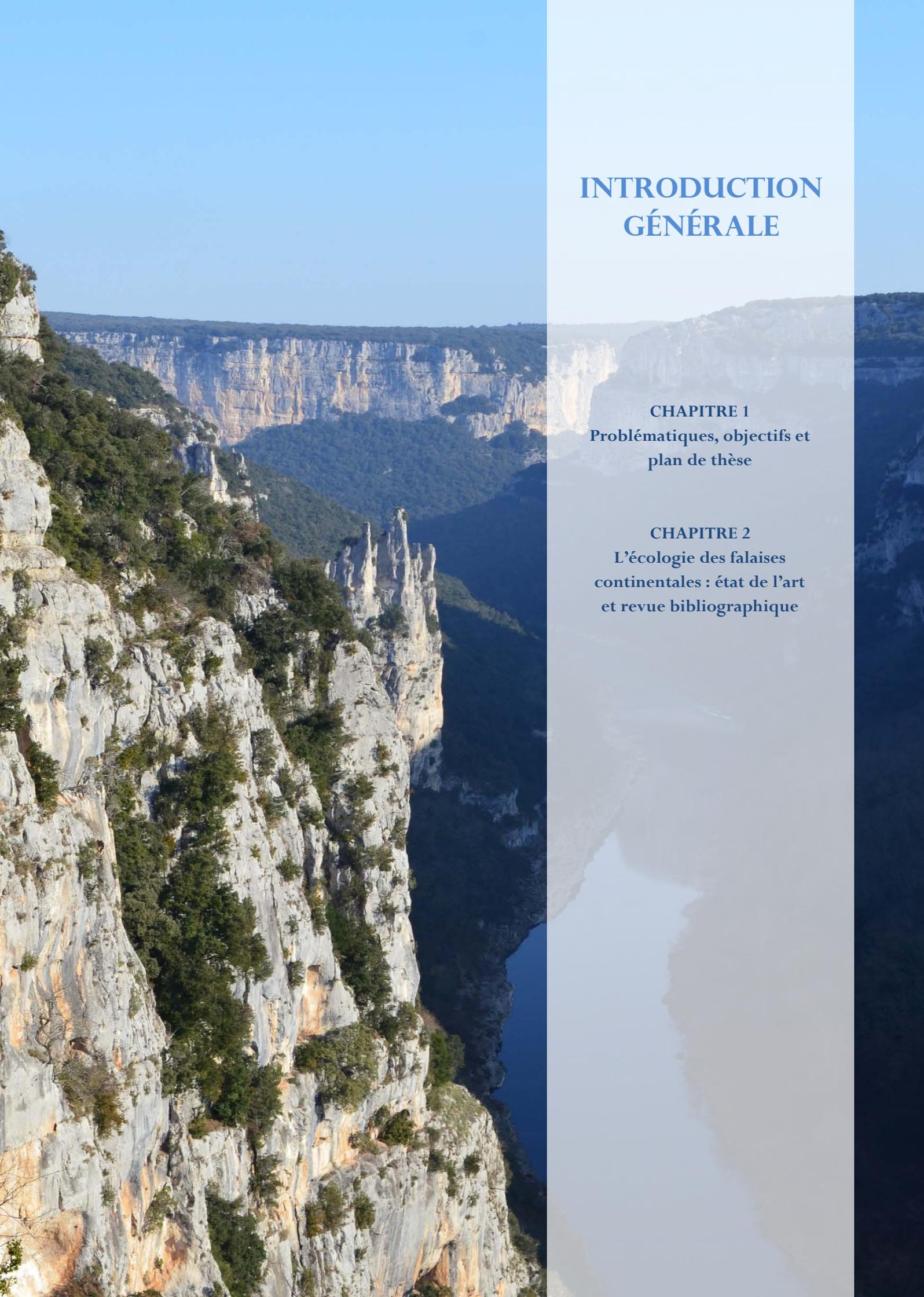
Lors d'un colloque international, une jeune fille encadrée par son mentor, fait la rencontre de « l'homme des Juniperus phoenicea » (Juniperus phoenicea man, JPM pour les intimes et Jean-Paul Mandin dans le bottin). À partir de ce moment, une coopération scientifique sans faille va s'établir pour des aventures toujours plus périlleuses.

C'est parti !!!

Il n'y a pas si longtemps, la jeune fille de notre histoire entama un doctorat à l'Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Ecologie d'Aix-Marseille Université sur ces magnifiques - mais néanmoins biscornus - arbres de falaise. Il y a tant d'anecdotes qui mériteraient leur place ici, mais le temps n'est plus à la prose mais à la science.

Reprenons un peu notre sérieux et plongeons dans les problématiques et les objectifs de mes recherches. Je terminerai sur les mots du Professeur Douglas Larson - l'un des fameux savants du tout début de notre histoire - : **“The strategies used by cliff trees represent a good model for human life: be patient, do not ask for much, be happy.”**.

Bonne lecture



INTRODUCTION GÉNÉRALE

CHAPITRE 1
Problématiques, objectifs et
plan de thèse

CHAPITRE 2
L'écologie des falaises
continentales : état de l'art
et revue bibliographique

1

Problématiques, objectifs et plan de thèse

« Je me rappelai la blague de l'ivrogne qui rentrant tard le soir, cherche ses clés près d'un réverbère — non qu'il les ait perdues à cet endroit, mais parce qu'il y trouve davantage de lumière »

L'Amour en minuscule de Francesc Miralles

Pour Tonton Joé et Tata Mymose

J'adore quand vous racontez les blagues à deux !

Les falaises sont remarquables pour différentes raisons majeures. Tout d'abord, elles sont considérées comme les derniers écosystèmes vierges de la zone tempérée (Larson *et al.*, 1999a ; Larson *et al.*, 2000a ; Larson, 2001). Ensuite, elles représentent un réservoir de biodiversité et un refuge pour de nombreuses espèces végétales (Bunce, 1968 ; Wardle, 1991 ; Cooper, 1997 ; Ursic *et al.*, 1997 ; Larson *et al.*, 1999b ; Larson *et al.*, 2000a ; Larson *et al.*, 2000b) et animales (Ellenberg, 1988 ; Wardle, 1991). Et enfin, elles abritent des plantes souvent longévives (Larson *et al.*, 2000b). Les parois verticales sont des habitats difficiles d'accès, abritant des organismes à faible productivité et une végétation souvent de petite taille, que Larson *et al.* (2000b) qualifient de végétation « en apparence sans prétention ». Probablement pour ces raisons, elles ont longtemps été délaissées par la communauté scientifique.

➡ Le milieu de falaise est encore mal connu de la communauté scientifique. Par conséquent, il est important que le chapitre suivant (**chapitre 2**) synthétise les connaissances sur l'écologie des falaises (surtout les falaises continentales) et sur les études menées sur les espèces végétales qu'elles abritent et plus particulièrement les arbres.

Une étude de 65 parois de la zone climatique tempérée a révélé que celles-ci abritent des individus pluriséculaires de *Thuja occidentalis*, *Juniperus virginiana*, *Juniperus phoenicea* L. et *Taxus baccata* (Larson *et al.*, 1999a). Les arbres interpellent par leur longévité pouvant, de loin, dépasser celle des autres êtres vivants (Dupouey, 2010). En région méditerranéenne, foyer de civilisation humaine depuis 10 000 ans, les environnements ont été façonnés par les humains (Braudel, 1985 ; Pons et Quézel, 1985 ; Butzer, 2005). Les impacts les plus importants de la civilisation humaine comme la déforestation, le pâturage intensif et les incendies (Blondel *et al.*, 2010) expliquent la rareté des populations forestières anciennes et même celle d'arbres isolés atteignant des âges importants. La pression anthropique et la concentration urbaine élevée qui s'exercent dans cette zone constituent des facteurs "agressifs" vis-à-vis des espaces naturels. Dans ce contexte, il est logique que tous les écosystèmes forestiers soient affectés par les civilisations humaines (Farrell *et al.*, 2000) surtout dans les régions les plus peuplées. Pourtant, Larson *et al.* (1999a) découvrent un *J. phoenicea* de 1140 ans dans les gorges du Verdon. Dans les gorges de l'Ardèche, un tronc de *J. phoenicea* tombé au pied d'une falaise est découvert, sur lequel 1500 cernes sont dénombrés (Mandin, 2005). Mandin (2005) reporte également d'autres individus avec des âges importants.

Dans la région méditerranéenne, beaucoup d'espèces ligneuses sont connues pour produire des cernes doubles ou des cernes absents qui faussent la détermination de leur âge réel et entravent la construction de séries dendrochronologiques longues sans interdatation préalable (Cherubini *et al.*, 2003). L'étude de populations abritant de multiples individus d'âges considérables pourrait pallier au manque de données dendrochronologiques de la région méditerranéenne car il existe très peu d'espèces d'arbres de basse altitude qui permettent de construire des longues chronologies (Luterbacher *et al.*, 2012).

Question 1 :

*Les âges obtenus par simple comptage des cernes correspondent-ils aux âges réels de *J. phoenicea* de falaise ?*

Question 2 :

*Est-ce que les séries de cernes de *J. phoenicea* de falaise pourraient permettre la construction de séries chronologiques ?*

Ces arbres d'exception font partie intégrante du paysage et de la biodiversité ardéchoise, constituant à l'échelle des parois, des peuplements arborés remarquables, témoins de l'histoire environnementale des derniers millénaires du sud de l'Ardèche. Néanmoins, ces peuplements sont vulnérables à l'augmentation de la fréquentation touristique de ces espaces naturels et à l'augmentation de la fréquence des feux liés aux changements climatiques. Au vu de leur rareté, il existe un besoin de plus en plus fort de connaître les caractéristiques de ces arbres, la structure et les problèmes de conservation de ces peuplements dans les gorges de l'Ardèche. Bien au-delà de la connaissance scientifique, il s'agit aussi d'aider à la prise de décision pour la valorisation et la conservation de cette richesse patrimoniale et pour la diffusion de l'information auprès du grand public. Il faut également prendre en compte que la zone de répartition du *J. phoenicea* ne se restreint pas aux gorges de l'Ardèche. La prospection de nouveaux sites pouvant abriter des arbres pluri-centenaires et millénaires comme les falaises des gorges de l'Ardèche est donc aussi un point important.

Question 3 :

*Quelle est la structure de population de *J. phoenicea* sur les falaises des gorges de l'Ardèche ?*

Question 4 :

*L'habitat de falaise abrite-t-il de façon régulière de très vieux individus de *J. phoenicea* ?*

La **première partie** de ce mémoire permettra de présenter les particularités du travail en falaise, le milieu d'étude et l'espèce étudiée. Dans l'optique de répondre aux questions 1 à 4,  les méthodes de dendrologie sont les plus adaptées et seront développées dans le **chapitre 6** de la **deuxième partie** de ce mémoire. Les réponses à ces questions seront présentées dans cette même partie dans les **chapitres 7 à 9** sous la forme de trois articles.

Au-delà d'une étude exploratoire sur le potentiel dendrochronologique et l'étude populationnelle de ces arbres, les conditions dans lesquelles ils vivent attirent l'attention. Défi aux lois de la pesanteur, ces arbres, accrochés aux parois rocheuses, constituent aussi un défi aux lois de la physiologie. Les falaises sont reconnues comme des milieux contraignants qui abritent des organismes adaptés à ces conditions de vie difficiles (Davis, 1951 ; Larson *et al.*, 2000b). Le sol est absent ou très réduit sur ces falaises et cela entraîne un apport en eau et en nutriments qui peut être limité (Matthes et Larson, 2006). Pour les arbres de falaise, les principales causes de mortalité sont la sécheresse et les éboulements qui peuvent détruire le houppier ou mettre à nu les racines (Larson, 2001).

La grande question à laquelle la **troisième partie** de ce mémoire tentera de répondre au travers de multiples questions plus ciblées est : **Quels mécanismes permettent à ces arbres de vivre sur les falaises, de survivre aux contraintes et d'atteindre des âges importants ?** 

La disponibilité en eau est un paramètre important pour la survie des plantes dans les régions sèches ou semi-arides, ou dans des environnements périodiquement arides, tels que les régions soumises à un climat méditerranéen (di Castri, 1973 ; Gouvra et Grammatikopoulos, 2003). Ce climat est caractérisé par l'existence d'une période estivale chaude et sèche (Quézel et Médail, 2003) et induit plusieurs stress pour les plantes, avec des températures élevées, un haut niveau de radiation accompagné d'une faible disponibilité en eau dans le sol sur une longue période correspondant à la saison chaude (Munné-Bosch *et al.*, 1999). Les plantes en falaise sont souvent des organismes adaptés à la sécheresse. Les cyanobactéries, les lichens, les mousses et quelques fougères supportent la dessiccation quasi-totale en mettant en veille leurs fonctions vitales. Dès le retour de l'eau, ils se réhydratent et réamorcent leurs activités physiologiques (Ashton et Webb, 1977 ; Dougan

et al., 1995 ; Porembski *et al.*, 1996). Les plantes vasculaires, comme les Ptéridophytes, les Gymnospermes et les Angiospermes, se développent dans les crevasses et les fissures où s'accumulent un peu de terre et d'humidité (Nuzzo, 1996 ; Larson *et al.*, 2000b). Des xérophytes adoptent souvent des stratégies d'économie en eau grâce à des feuilles de tailles réduites, roulées, portant des poils ou ciréuses (Oettli, 1904 ; Lüth, 1993 ; Larson *et al.*, 2000b).

Question 5 :

*Les caractéristiques des feuilles de *J. phoenicea* sont-elles adaptées à ces conditions de vie stressantes ?*

Pendant les périodes de sécheresse, la contrainte hydrique pour les organismes vivant en falaise est exacerbée. Dans un tel environnement, sous un climat méditerranéen générateur de stress hydrique, l'acquisition et la conservation de l'eau sont décisives pour la croissance et la survie de ces organismes. Des études montrent, au niveau d'écosystèmes variés, le rôle des précipitations occultes comme la rosée et les brouillards sur l'absorption d'eau par les feuilles (Duvdevani, 1964 ; Dawson, 1998 ; Martin et von Willert, 2000 ; Burgess et Dawson, 2004 ; Limm *et al.*, 2009 ; Simonin *et al.*, 2009 ; Ebner *et al.*, 2011 ; Berry et Smith 2013 ; Eller *et al.*, 2013 ; Goldsmith *et al.*, 2013 ; Gotsch *et al.*, 2014 ; Li *et al.*, 2014 ; Hill *et al.*, 2015 ; Yan *et al.*, 2015 ; Cassana *et al.*, 2016) et également des petits évènements de pluies qui mouillent le feuillage mais qui ne sont pas suffisants pour augmenter l'humidité en eau du sol (Breashears *et al.*, 2008). Nous avons remarqué que des brouillards étaient fréquents le matin, le soir ou la nuit dans les gorges de l'Ardèche. De plus, pendant les périodes de sécheresse, de brèves averses peuvent mouiller le feuillage des arbres de falaise sans atteindre leurs racines du fait de la verticalité et de la hauteur de la paroi.

Question 6 :

Juniperus phoenicea est-il capable d'absorber de l'eau par les feuilles ?
Si c'est le cas, l'absorption de l'eau par les feuilles induit-elle des bénéfices
écophysiologiques pour la plante pendant une période sèche ?



Les réponses aux questions 5 et 6 sont abordées dans la **troisième partie** de ce mémoire sous la forme de deux articles correspondant aux **chapitres 10 et 11**.

Les sécheresses sporadiques sévères et les éboulements sont les deux principales causes des blessures et de la mort des arbres en falaise (Larson, 2001). Les éboulements peuvent, soit détruire les jeunes plantules (Matthes et Larson, 2006), soit mettre à nu les racines ou détruire une partie du houppier chez les plantes adultes (Mandin, 2005 ; Larson, 2001). Pour Larson et al. (1994), l'une des adaptations à la vie en falaise des individus de *Thuja occidentalis* est la sectorisation, c'est-à-dire la constitution de l'arbre en différentes unités hydrauliques indépendantes les unes des autres, aussi appelées « clones ». Une racine alimente une partie du cambium et un secteur particulier de la couronne. La sectorisation permettrait à l'arbre de survivre dans un environnement très hétérogène et de tolérer les dommages liés aux éboulements et à la sécheresse, puisqu'elle limite la localisation d'événements potentiellement mortels à une partie de l'arbre (racines - secteur cambial - partie de la couronne) avec peu d'effets négatifs pour le reste de l'arbre. Ainsi, lorsque qu'une partie du système racinaire meurt suite à une chute de pierres, seules les branches qui appartiennent au même clone meurent également (Larson et al., 1993). Les expériences de Larson et al. (1994) montrent qu'il n'y a pas de transfert latéral de la sève brute entre les « clones » chez les individus de *Thuja occidentalis*. Des travaux préliminaires de Mandin (2006) montrent que c'est aussi le cas de *J. phoenicea* en pied de falaise. En falaise, les expérimentations pour mettre en évidence la sectorisation sont très compliquées voire impossibles du fait de la difficulté d'accès aux racines et également du problème que pose une technique destructive sur ces arbres vivant en falaise. Nous avons, par conséquent, utilisé deux traits pour mettre en évidence la sectorisation sur les *J. phoenicea* des falaises : le degré de mortalité de l'appareil aérien sur des arbres vivants et la proportion de cambium vivant à différents moments de la vie de l'arbre sur des arbres morts.

Question 7 :

Juniperus phoenicea présente-t-il une mortalité cambiale partielle en falaise ?

Il est difficile d'accéder aux racines des arbres poussant dans les roches calcaires des falaises. Pourtant, déchiffrer la diversité et la structure des communautés mycorhiziennes du genévrier de Phénicie pourrait permettre la mise en évidence des caractéristiques mycorhiziennes liées à l'écologie particulière de ces arbres de falaise. Nous émettons l'hypothèse que la co-évolution à long terme entre les communautés mycorhiziennes à arbuscules et la plante, renforcée par un isolement géographique, peut avoir sélectionné une communauté mycorhizienne spécifique jouant un rôle clé dans l'adaptation du *J. phoenicea* dans cet écosystème particulier de falaise.

Question 8 :

Juniperus phoenicea a-t-il des communautés mycorhiziennes qui lui permettent de survivre dans un environnement tel que les falaises ?



Les réponses aux questions 7 et 8 seront abordées dans la **troisième partie** de ce mémoire dans les **chapitres 12 et 13**.



La **quatrième partie** de ce mémoire est consacrée à la synthèse, à la discussion des résultats et aux perspectives. Dans cette partie, en complément, les résultats préliminaires d'autres expériences sont proposés pour donner de nouveaux éléments de réponse.

Afin de traiter ce sujet de doctorat, le choix de la pluridisciplinarité est fait afin de couvrir un panel de questions sur la physiologie, la structure de populations et l'étude dendroécologique de ces arbres. Tous ces sujets, qui pourraient sembler éloignés les uns des autres, contribuent en fait à comprendre ce milieu de falaise et la vie des arbres qu'il abrite. Tout se rejoint en un sens pour comprendre les stratégies mises en œuvre par ces arbres pour vivre en falaise.



Un récapitulatif des articles et des communications diverses (posters et présentations orales) dont les travaux de thèse ont fait l'objet est consultable en **Annexe A**.

2

L'écologie des falaises continentales : état de l'art et revue bibliographique

1. Qu'est-ce qu'une falaise ?
2. L'environnement physique de la falaise
3. La falaise, un désert de pierre ?
4. Les menaces qui pèsent sur les communautés de falaise
5. Récapitulatif des études sur les arbres des falaises

*« Demain, dès l'aube, à l'heure où blanchit la campagne,
Je partirai. Vois-tu, je sais que tu m'attends.
J'irai par la forêt, j'irai par la montagne.
Je ne puis demeurer loin de toi plus longtemps.*

*Je marcherai les yeux fixés sur mes pensées,
Sans rien voir au dehors, sans entendre aucun bruit,
Seul, inconnu, le dos courbé, les mains croisées,
Triste, et le jour sera pour moi comme la nuit.*

*Je ne regarderai ni l'or du soir qui tombe,
Ni les voiles au loin descendant vers Harfleur,
Et, quand j'arriverai, je mettrai sur ta tombe
Un bouquet de houx vert et de bruyère en fleur. »*

Les Contemplations de Victor Hugo

*À la mémoire de Tata Lydia.
Pour Tonton Gilles, Rachel et Charlie.*

Les habitats rupestres ou rocheux permettent de désigner un ensemble d'habitats dont le substrat rocheux est affleurant comme les éboulis, les dalles rocheuses, les grottes, les pentes rocheuses et les falaises. Les falaises sont présentes sur tous les continents et dans la plupart des pays.

1. Qu'est-ce qu'une falaise ?

1.1. Falaises, parois et escarpements rocheux : la terminologie

Les termes employés pour désigner les escarpements rocheux proches de la verticale suscitent des discordances. Même si le terme falaise, venant du francique¹ *falisa* et signifiant rocher, peut décrire à la fois « un escarpement littoral plus ou moins abrupt dû à l'action érosive de la mer » ou par extension « un escarpement rocheux dans un relief de montagne » (Garnier et Vinciguerra, 2006), il n'est pas toujours bien vu d'employer ce terme pour décrire les escarpements rocheux continentaux. D'ailleurs, Foucault et Raoult (2005) donnent la définition suivante du mot falaise : « Abrupt vertical ou à pente forte visible sur une certaine longueur. En géomorphologie², ce terme est réservé aux formes littorales, et l'on utilise les mots : abrupt, corniche, escarpement, paroi pour désigner des reliefs analogues, situés dans les terres. ». Le terme employé dans la littérature scientifique de langue anglaise pour désigner la falaise est « cliff », qui définit une face rocheuse haute, raide ou en surplomb (Onions, 1968). Toujours en anglais, les termes « bluff » et « precipice » sont également utilisés. D'autres synonymes sont employés tels que : mur, précipice, paroi rocheuse, barre rocheuse et escarpement. Dans la plupart des descriptions des différents milieux rocheux verticaux même continentaux, le terme falaise est utilisé. Regrettons ici combien une définition précise, capable de faire la distinction entre les falaises et d'autres structures fait défaut. **Dans la suite du texte, les termes paroi, abrupt, escarpement et falaise seront utilisés pour désigner ces affleurements rocheux verticaux ou proches de la verticale à l'intérieur des terres.** Une précision sera ajoutée si ces falaises sont littorales ou formées par l'homme.

1.2. La falaise : description et géomorphologie

La description la plus complète de la falaise est donnée par Larson *et al.* (2000b). La falaise, au sens large, est constituée de trois parties (Fig. 2.1). La face de la falaise qui s'approche souvent de la verticale. La partie sommitale au niveau de la rupture de pente est appelée la tête de falaise avec

¹ Le francique est la langue des anciens Francs (www.larousse.fr).

² La géomorphologie est l'étude descriptive et explicative des formes du relief (Foucault et Raoult, 2005).

une distance vers l'arrière qui est arbitraire. La tête de falaise peut être l'extrémité d'un plateau. La partie basale est désignée comme le pédiment ou le pied de la falaise. Le pédiment peut accueillir un talus correspondant à une accumulation de roches, de blocs et de débris arrachés à la face et à la tête de la falaise. Au sens le plus restrictif, seule la face de la falaise est prise en compte.

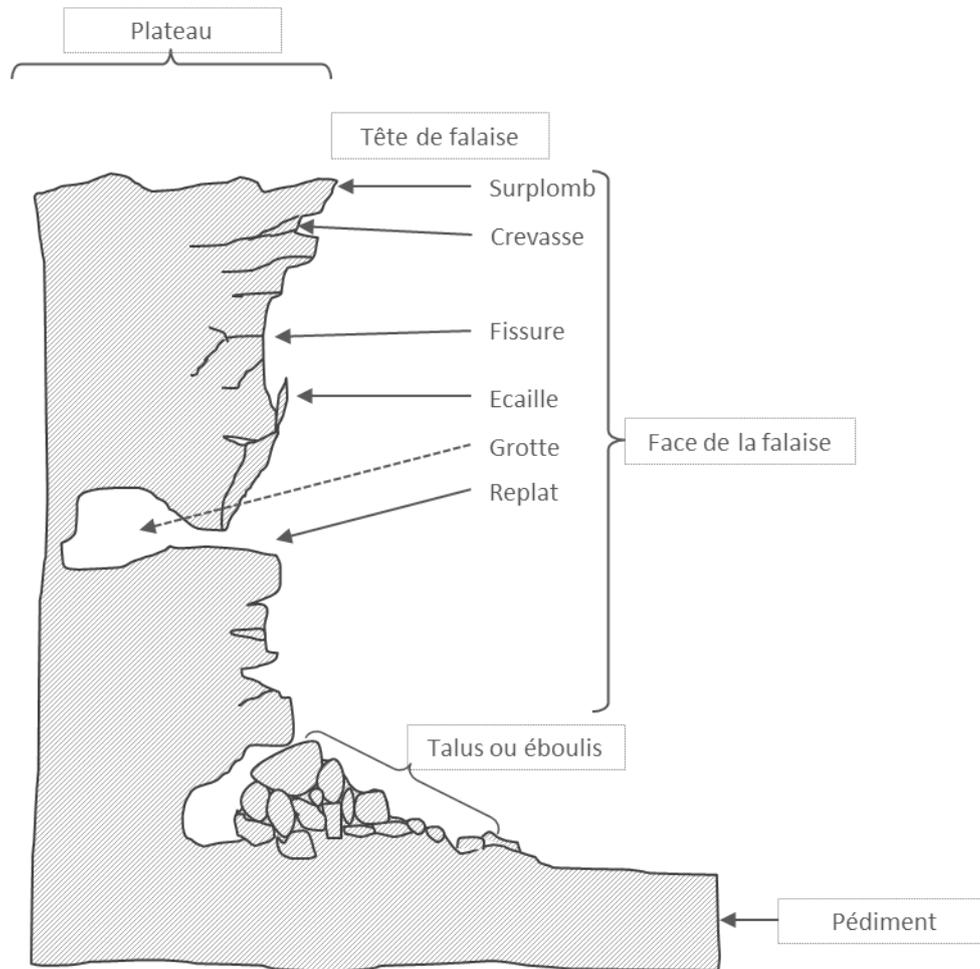


Figure 2.1 : Illustration des caractéristiques des falaises fréquemment rencontrées. La falaise est constituée d'une tête de falaise ou bord, d'une face libre, d'un pied ou pédiment qui peut accueillir un talus. Redessinée et modifiée de [Larson et al. \(2000b\)](#).

La définition de la falaise d'[Onions \(1968\)](#), citée précédemment, fait référence à deux aspects de la falaise : la hauteur et l'angle de la face de la falaise par rapport à l'horizontale. Ces deux paramètres restent soumis à l'appréciation de l'observateur. La hauteur des falaises est très variable. La hauteur minimale dépend surtout de l'espèce considérée. Par exemple, [Larson et al. \(2000b\)](#) estiment que pour un humain la hauteur minimale d'une falaise correspond à « si tu tombes de la falaise, tu meurs » ce qui coïncide avec une hauteur d'au moins 3 à 4 m. [Vergne et al. \(2007\)](#) distinguent trois catégories de falaises en fonction de leur hauteur : les falaises basses (inférieure à 2 m), les falaises moyennes (entre 2 et 10 m) et les falaises hautes (de plus de 10 m). D'autres

auteurs permettent de nuancer cette définition en distinguant les microfalaises (décimétriques), des hautes falaises (entre 100 et 500 m) et des mégafalaises (supérieures à 500 m) (Guilcher, 1966 ; Paskoff, 1998). D'un point de vue écologique, Larson *et al.* (2000b) ajoutent finalement que la hauteur de la falaise ne semble avoir d'influence ni sur sa colonisation, ni sur les organismes qui y vivent. La prise en compte de la hauteur est importante si elle diminue l'inaccessibilité de la falaise. L'inclinaison de la face par rapport à l'horizontale qui permet de définir une falaise, est difficile à appréhender. Il existe des falaises subverticales, dont l'inclinaison est inférieure à 90° mais restent très proches de la verticale, des falaises verticales (Fig. 2.2b) et des falaises surplombantes (Fig. 2.2c), dont l'inclinaison est supérieure à 90° et peut être localement très proche des 180° (Fig. 2.3). Les pentes rocheuses inférieures à 45° seront exclues de la définition de la falaise. En effet, l'angle maximal où des blocs peuvent reposer sur une pente est compris entre 43° et 45°. Pour un angle inférieur, il est fait référence à des éboulis (Holden, 2008). Les falaises avec une inclinaison supérieure à 45° et inférieure à 90° seront qualifiées de falaises à pentes raides (Fig. 2.2a). Plus l'angle d'inclinaison de la falaise est fort plus celle-ci offrira des conditions de vie extrêmes. Les falaises surplombantes sont les plus contraignantes.

Les travaux de thèse menés ici sont effectués sur des parois subverticales, verticales et surplombantes. Finalement, l'inaccessibilité de la falaise à l'homme est le critère essentiel pour distinguer la falaise d'autres structures rocheuses. Les affleurements rocheux dont l'accessibilité ne nécessite pas l'utilisation de matériels techniques pour les travaux en hauteur sur cordes ne sont pas pris en compte.

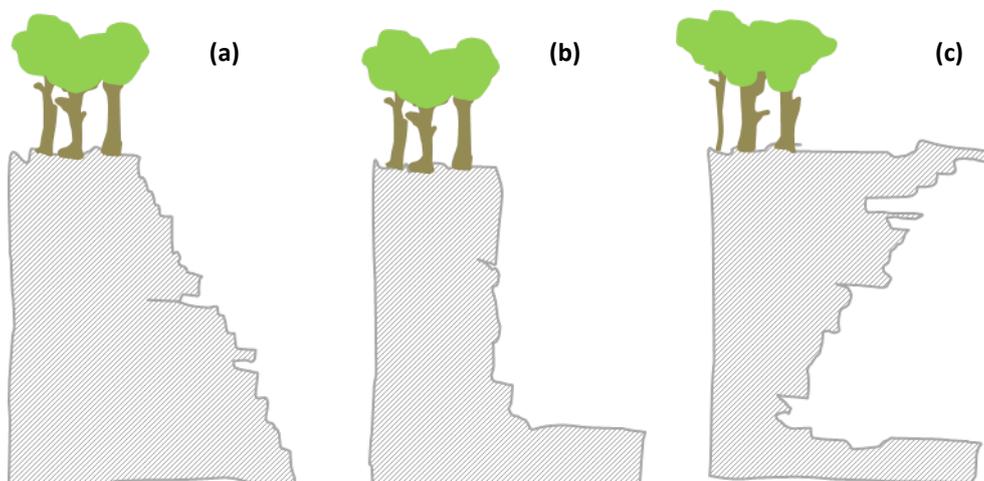


Figure 2.2 : Illustration de l'inclinaison de la face de la falaise. (a) falaise avec une pente raide, (b) falaise verticale et (c) falaise surplombante.

La falaise n'est pas homogène sur toute sa hauteur. Elle peut être constituée par un assemblage complexe de surplombs, de parties verticales, de pentes plus ou moins raides, de replats³, de terrasses, de vires⁴, de crevasses, de fissures et de grottes (Fig. 2.1 et Fig. 2.3).

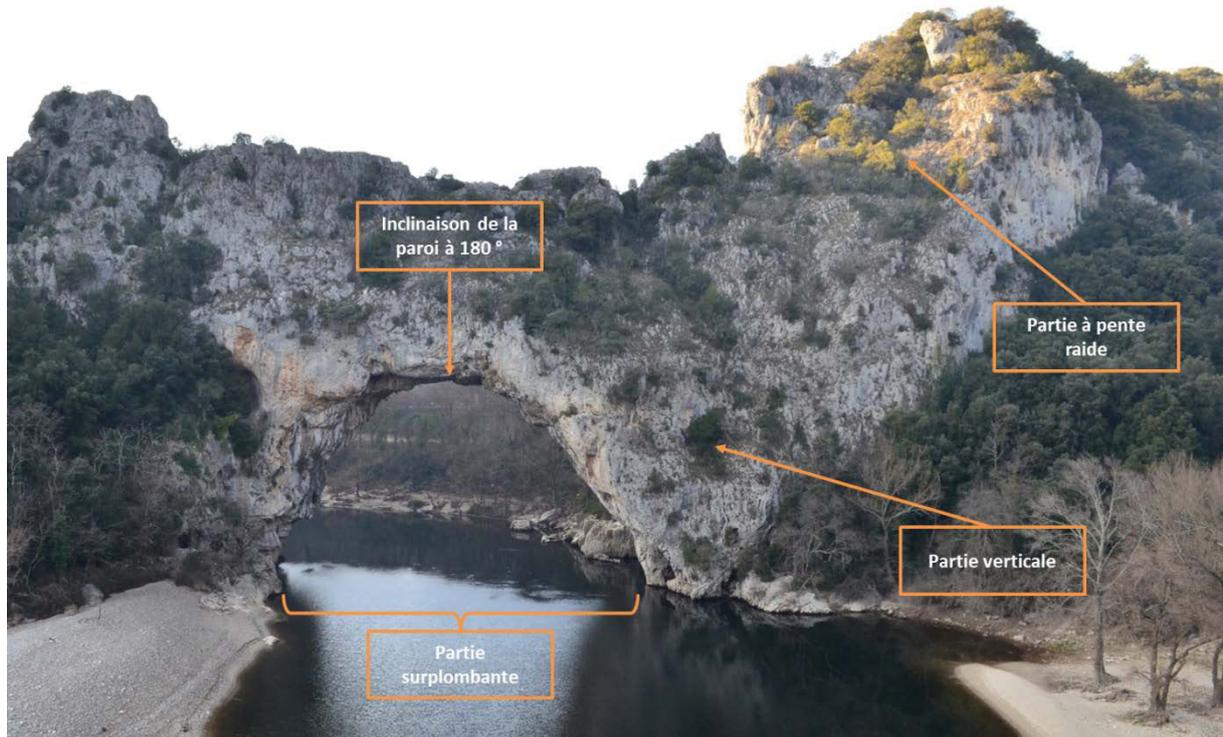


Figure 2.3 : Le pont d'Arc à Vallon-Pont-d'Arc dans les gorges de l'Ardèche présente une multitude d'inclinaisons de pente de la paroi rocheuse avec des pentes raides, des parties verticales, et sous l'arche, une paroi surplombante dont une partie est proche de l'horizontale.

Les trois paramètres précédemment abordés : la hauteur de la falaise, l'inclinaison et l'hétérogénéité de sa face sont dépendantes des processus géomorphologiques. Les processus qui exposent la roche nue dans de nombreux paysages, résultent de l'altération différentielle du substrat rocheux et de l'enlèvement des débris altérés par des processus d'instabilité gravitaire dus à la pente (Huggett, 2007). Ces instabilités gravitaires se produisent, lors de la rupture d'équilibre du bilan de la stabilité mécanique, au moment où la gravité l'emporte sur la résistance mécanique de la roche (Sunamura, 1992 ; Hampton, 2002 ; Giuliano, 2015). Le résultat de ces mouvements gravitaires peut s'observer à la base des parois rocheuses sous la forme de talus d'éboulis, de blocs dispersés et de débris (Daigneault, 2001).

La formation et les formes des falaises sont influencées par un nombre élevé de facteurs. Le type de roche (schiste, dolomie, calcaire, granite, basalte...), sa résistance mécanique, les variations de

³ Replat : Sur un versant, pente plus faible entre deux pentes plus fortes (www.larousse.fr).

⁴ Vire : Terrasse étroite, généralement horizontale, sur la paroi d'une montagne (www.larousse.fr).

résistance au sein de cette roche et les variations de types de roche conditionnent les vitesses de désagrégation et d'érosion (Trenhail, 1990 ; Sunamura, 1992). Ces deux processus fonctionnent de concert. La désagrégation fragmente et décompose la roche en agrégats ou en fines particules. Les agents responsables de l'érosion impliquent un mouvement qui déplace des blocs ou des fragments de roche et des particules par le vent (érosion par enlèvement de débris et érosion par les débris déplacés par le vent), par l'eau (mer, fleuve, rivière, glacier et précipitations) et par la gravité (Holden, 2008). Le climat (notamment les précipitations et les températures) contrôle également la vitesse des processus de désagrégation et d'érosion de la falaise (Fig. 2.4 ; Peltier, 1950 ; Huggett, 2007 ; Holden, 2008). Le degré d'hétérogénéité au sein de la falaise, lié aux types de roche et aux variations de résistance au sein de ces roches, conduit à des vitesses d'érosion plus ou moins fortes dont va dépendre l'hétérogénéité des microsites de falaise.

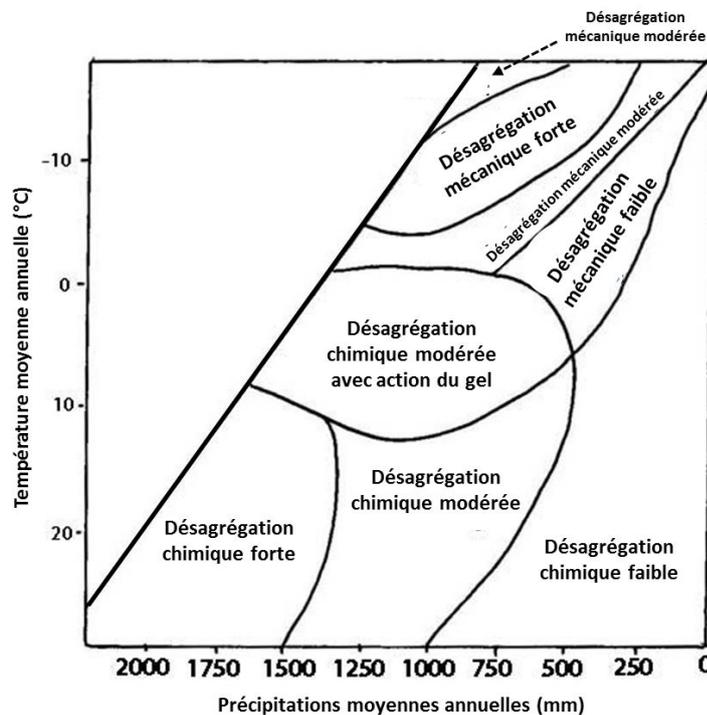


Figure 2.4 : Variations dans le type de désagrégation en fonction de la température moyenne annuelle et des précipitations moyennes annuelles. D'après Peltier (1950).

Les processus de désagrégation peuvent être physiques ou chimiques. Les processus mécaniques réduisent les roches en fragments de plus en plus petits. Les principaux processus de désagrégation mécanique sur la roche sont l'action du gel, le stress thermique causé par les variations de température, le gonflement et le rétrécissement en raison de l'humidification et du séchage, et les pressions exercées par la croissance de cristaux de sel (Huggett, 2007). L'action du gel ou cryoclastie, importante dans les environnements froids, fragilise la roche en développant des micro-fractures lors

des cycles successifs de gel et dégel (Prick, 1997 ; Frayssines et Hantz, 2006 ; Matsuoka et Murton, 2008). Les variations de températures (diurne et nocturne) contribuent à diminuer la résistance des matériaux par contraction/dilatation (Daigneault, 2001). Il a été démontré que les chutes de pierres sont déclenchées par les cycles thermiques (Collins et Stock, 2016). Les cycles d'humidification-séchage induisent la formation de microfissures et l'élargissement des fissures déjà présentes dans les masses rocheuses contenant des argiles (Huggett, 2007). L'haloclastie se produit dans les régions côtières et arides. Elle correspond à la désagrégation granulaire de la roche par la formation de cristaux de sel lors de l'évaporation d'une solution saline (Holden, 2008). La désagrégation chimique décompose et altère la roche et implique six réactions chimiques principales : la dissolution, l'hydratation, l'oxydation, la réduction, la carbonatation, et l'hydrolyse qui agissent ensemble sur de nombreux types de roche sous la gamme complète des conditions climatiques (Huggett, 2007). Ces processus aboutissent à des formes très variées de falaises aussi bien pour des falaises littorales, des falaises continentales ou des canyons (Fig. 2.5).



Figure 2.5 : (a) Millard Canyon dans le Parc national de Canyonlands (Californie, USA). Canyon à parois raides formé par désagrégation graduelle et continue par les eaux souterraines dans des roches calcaires, du grès et du schiste argileux. (b) La falaise massive de 700 m de haut du tepuy (haut plateau de quartzite du bouclier guyanais) de Kukenan au Venezuela dans la Gran Sabana. Les falaises et le plateau sont coupés dans le quartzite. (c) Les reliefs formés de roches granitiques au Mont Sanqingshan dans la province de Jiangxi en Chine sont dominés par de hauts piliers verticaux. (d) Mur vertical et arche développés dans un aileron de grès dans le parc national des Arches (Utah, USA). Photo (a) et (d) de J.C. Dixon, (b) de S.H. Doerret (c) de M.F. Thomas dans Migoí (2010).

La mise à nu de parois rocheuses peut aussi être engendrée par l'action de l'homme. La roche est exposée lors de la construction de voies de circulation ou de l'installation de carrières de roche. Après leur exploitation, les parois rocheuses mises à nu semblent montrer au niveau de la faune, de la flore et de l'écologie des similarités avec les falaises issues de processus naturels (Ursic *et al.*, 1997). Néanmoins, ce sujet ne sera pas abordé dans ce mémoire.

2. L'environnement physique de la falaise

La surface considérée ici est la face de la falaise dont la pente est plus ou moins verticale. L'environnement physique de cette face est affecté par la verticalité de ce milieu et diffère de celui d'une surface horizontale. L'inclinaison de la face de la falaise a un effet sur l'orientation de la force de gravité par rapport à la surface, sur le rayonnement total, sur les précipitations reçues par la surface et son humidité, et sur la vitesse du vent à la surface. La description de ces facteurs est nécessaire car tous influencent la vie sur la falaise.

2.1. Le rayonnement

La verticalité de la falaise a un effet sur la quantité totale de rayonnement solaire direct reçue par la surface. Le rayonnement solaire total sur toute surface dépend directement de l'angle d'incidence des rayons du soleil. L'incidence des rayons varie en fonction de la position du soleil (de façon journalière, saisonnière et en fonction de la latitude), en fonction de l'exposition de la surface (N, E, W et S) et en fonction de la pente (Monteith et Unsworth, 2008). Le rayonnement solaire peut être décomposé en deux types : le rayonnement diffus qui est faible et peu influencé par l'angle d'incidence et le rayonnement direct qui est plus important et dépend de l'angle d'incidence. Plus l'angle incident est proche de 90°, plus la quantité d'énergie reçue est importante (Fig. 2.6).

Le rayonnement solaire direct journalier reçu par une surface varie en fonction de l'angle d'inclinaison de celle-ci et de son exposition (Fig. 2.7). À l'équinoxe, qui correspond à l'égalité de durée du jour et de la nuit, une surface horizontale reçoit, quelle que soit son exposition, la même quantité de rayonnement solaire direct. Les surfaces verticales exposées sud vont recevoir légèrement moins de rayonnement direct qu'une surface horizontale. Par contre les faces nord ne reçoivent aucune insolation directe que la pente soit à 45° ou à 90° alors que les faces verticales exposées à l'est et à l'ouest reçoivent deux fois moins que la surface horizontale. Une pente à 45° exposée sud reçoit un tiers de plus par rapport au sol. Cette même pente exposée à l'est ou à l'ouest subit une insolation directe moins importante qu'une surface horizontale et plus importante qu'une

surface verticale. Les falaises verticales vont recevoir moins de rayonnement solaire direct qu'une pente à 45° ou qu'une surface horizontale quelle que soit leur exposition pour des latitudes moyennes. Ces conclusions sont dépendantes de la latitude de la zone observée. Vers l'équateur les falaises sud reçoivent encore moins de rayonnement que le sol alors qu'aux pôles elles en reçoivent plus que le sol.

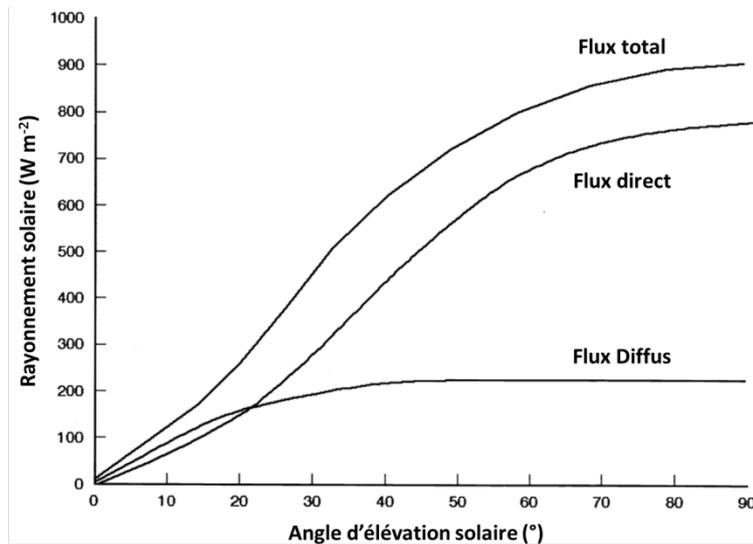


Figure 2.6 : Rayonnement solaire en fonction de l'angle d'élévation solaire pour le flux total, le flux direct et le flux diffus pour une surface horizontale. Les valeurs sont pour une journée sans nuage à 53° N de latitude. Redessiné de [Monteith et Unsworth \(1990\)](#) dans [Larson et al. \(2000b\)](#).

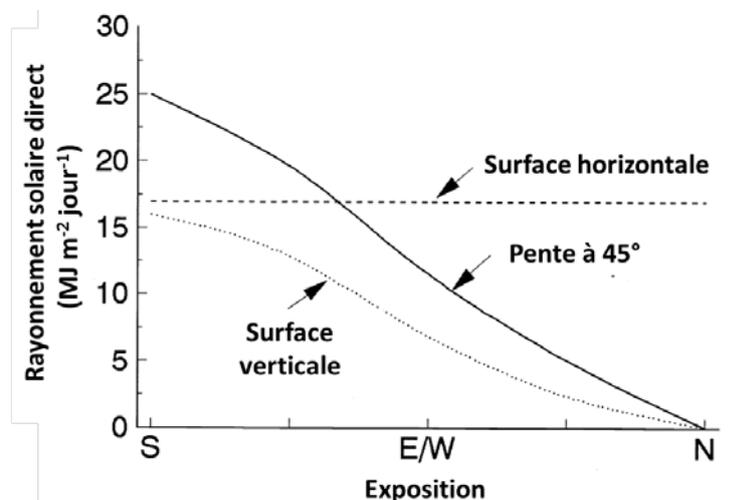


Figure 2.7 : Les effets de différentes pentes et de l'exposition sur le rayonnement direct journalier reçu à 45° N de latitude pour une journée sans nuage à l'équinoxe. Redessiné de [Monteith et Unsworth \(1990\)](#) dans [Larson et al. \(2000b\)](#).

À une latitude de 40° N, la quantité totale possible de rayonnement direct annuel reçue par une falaise verticale est toujours plus faible que celle reçue par une surface horizontale (respectivement 149 746 et 201 947 cal cm⁻² année⁻¹; Fig. 2.8). Une falaise verticale exposée nord ne reçoit que 5 % du rayonnement direct annuel arrivant sur une falaise verticale exposée sud. La plus forte différence a lieu en hiver. Durant un certain laps de temps, la paroi verticale nord n'est atteinte par aucun rayonnement solaire direct (Fig. 2.9a-c).

La figure 2.9 montre que le rayonnement solaire direct reçu par une surface en fonction de l'heure et de la date est affecté par la pente et l'exposition de cette surface pour une latitude de 40° N. Pour toutes les inclinaisons (de 0° à 90°), en face sud, le pic d'insolation est au midi solaire. Les faces sud verticales en été possèdent une valeur du pic d'insolation plus basse par rapport à une surface pentue inférieure à 90° et à une surface horizontale (Fig. 2.9d-e). Par contre, en hiver, la valeur maximale est plus forte pour une falaise sud verticale que pour une surface horizontale (Fig. 2.9a-b). Il faut également prendre en compte la présence ou l'absence de nuages. Les différences de rayonnement entre une paroi verticale et un sol horizontal sont plus fortes dans une zone géographique où les nuages ne sont pas présents (Larson *et al.*, 2000b).

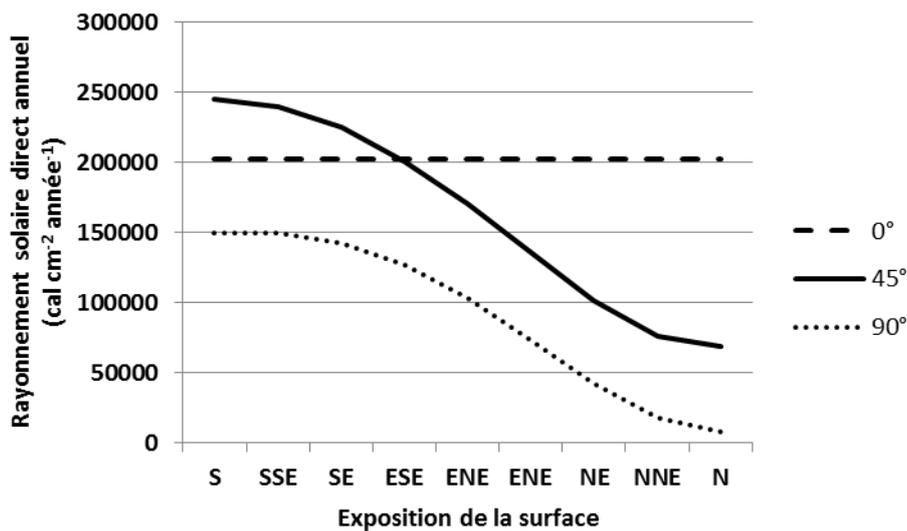
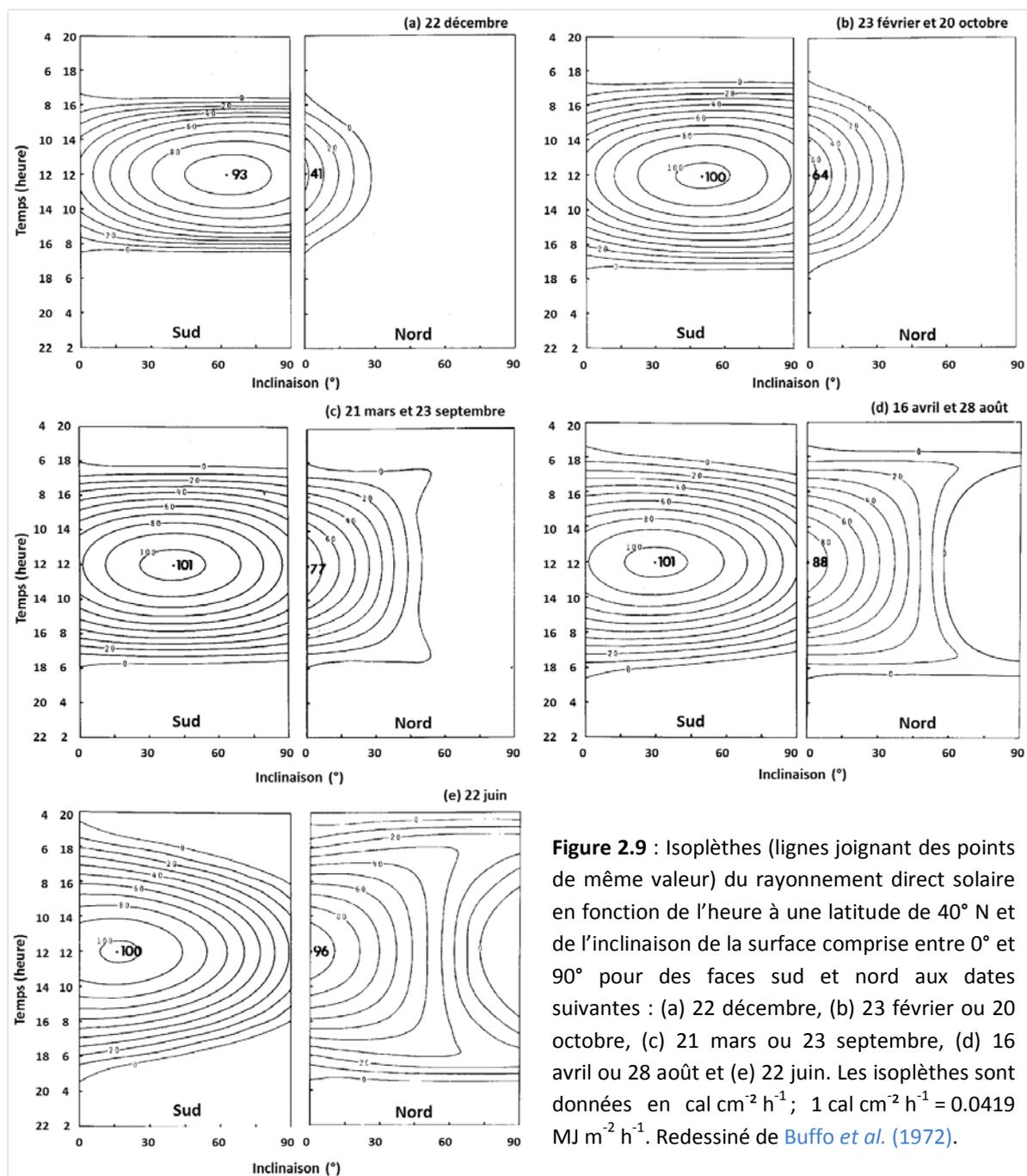


Figure 2.8 : Rayonnement solaire direct annuel en fonction de l'exposition et de l'inclinaison de la surface (0°, 45° et 90°) à 40° N de latitude. Tracé à partir des données de Buffo *et al.* (1972).

Les parois verticales nord et sud reçoivent de façon journalière et saisonnière des quantités différentes de rayonnement solaire direct et leur répartition sur la journée est différente (Fig. 2.9). La falaise verticale nord, le 22 juin, présente deux pics d'insolation répartis le matin et le soir (Fig. 2.9e). En milieu de journée, elle est exposée uniquement au rayonnement diffus. Le rayonnement solaire diffus est constitué d'ondes courtes et peut être une partie importante du rayonnement solaire total

(jusqu'à 40 % pour une latitude moyenne ; [Arya, 2001](#)). Pour des falaises verticales, il serait diminué de moitié si l'on considère que la surface fait face à la moitié du ciel. Néanmoins, les modèles montrent qu'il est difficile de connaître l'effet de la verticalité car l'environnement autour, tel qu'un talus ou d'autres surfaces, peuvent renvoyer ce rayonnement diffus ([Barry, 2008](#)). Le microclimat en falaise verticale nord semble *a priori* hostile. Pourtant ces surfaces ouvertes à un ciel dégagé non exposées directement au soleil sont décrites comme des « open-shade » par [Stoutjesdijk \(1974\)](#). Il conclut que cet environnement ressemble au milieu ombragé sous la canopée plutôt enrichi en lumière bleue (favorable à la photosynthèse des plantes).



Le rayonnement net reçu par une surface est égale à la somme des rayonnements reçus « moins » les rayonnements émis. S'il est positif alors la surface reçoit de l'énergie par rayonnement, s'il est négatif cela signifie qu'elle perd de l'énergie par rayonnement. Le rayonnement net R_n de la surface répond au bilan suivant (Fig. 2.10) :

$$R_n = R_s (1 - \alpha) + R_{atm} - R_{sur} \quad (W \cdot m^{-2})$$

Où :

- **R_s** est le **rayonnement solaire** composé du rayonnement direct et du rayonnement diffus à onde courte.
- **α** est l'**albédo de la surface**. L'albédo est le pourcentage du rayonnement qui est réfléchi directement par la surface. Plus la surface est claire, plus l'albédo est élevé de telle sorte qu'une part plus importante du rayonnement est renvoyée par la surface. Les valeurs de l'albédo pour un sol s'étendent de 0.05 à 0.40 suivant la couleur et l'humidité du sol (Oke, 1987). Certaines roches calcaires de couleur blanche possèdent un albédo de 0.70. Tandis que l'albédo du granite noir est de 0.05 (Rejmánek, 1971). Le type de roche est un facteur important contrôlant la quantité de rayonnement net car jusqu'à 70 % du rayonnement solaire direct reçu peut être renvoyé.
- **R_{atm}** est le **rayonnement diffus à onde longue** provenant de l'atmosphère.
- **R_{sur}** est le **rayonnement réémis par la surface**. Le jour, le rayonnement atmosphérique et la réémission de la surface se compensent et sont d'une magnitude plus faible que le rayonnement solaire (Arya, 2001).

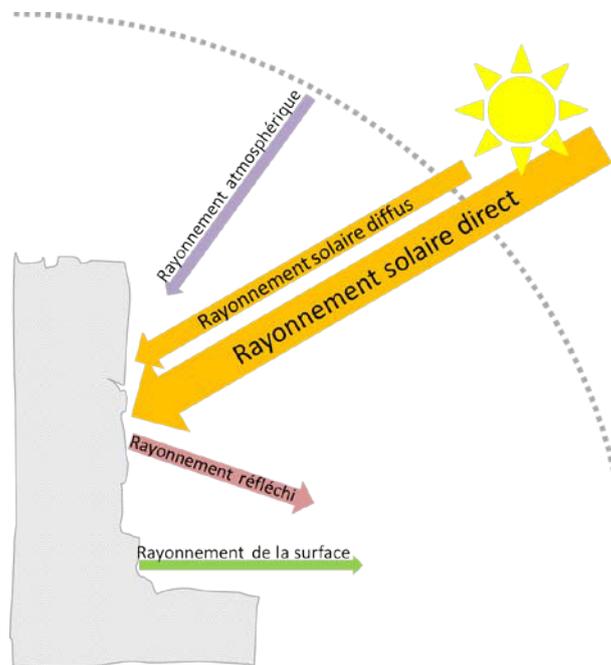


Figure 2.10 : Schéma du bilan radiatif pour une falaise verticale le jour.

2.2. L'humidité de la falaise et les précipitations directes

L'humidité sur la face verticale de la falaise dépend principalement du total de précipitations de la zone géographique où elle se situe, de la répartition saisonnière de ces précipitations et des propriétés de rétention d'eau du substrat (Larson *et al.*, 2000b). La rosée et les brouillards peuvent également permettre un apport en eau pour la surface lorsque celle-ci a une température inférieure au point de rosée (Zehnder, 1953).

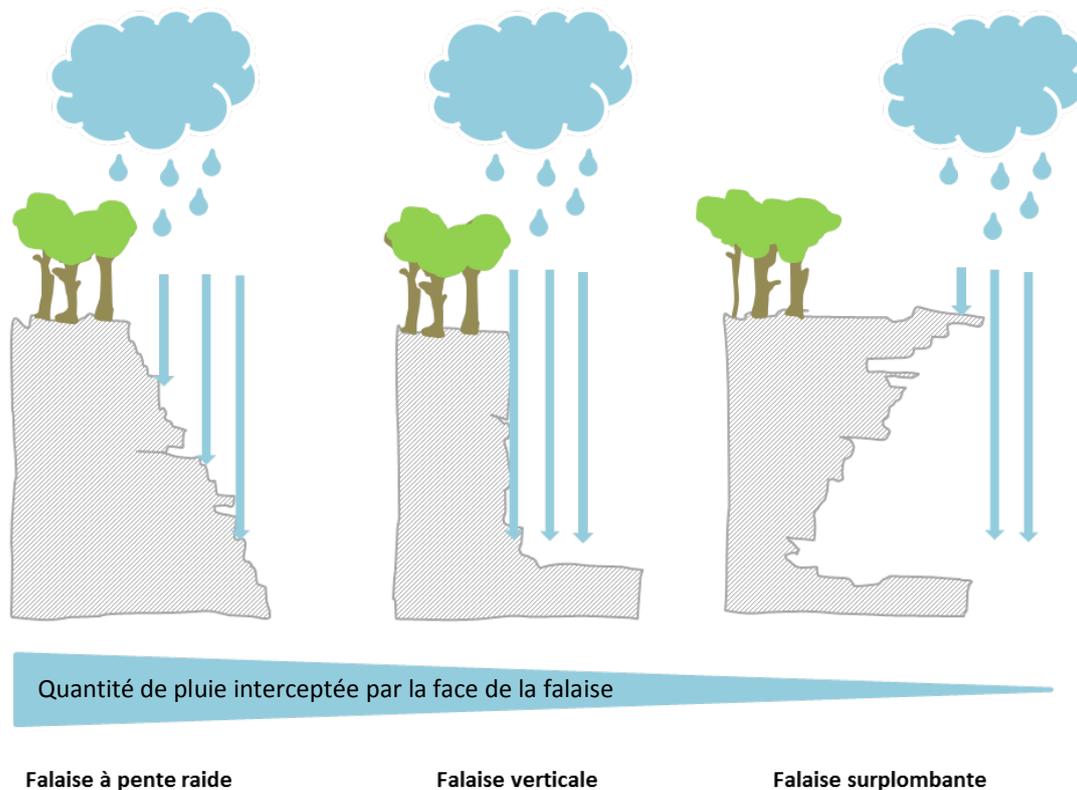


Figure 2.11 : Schéma de l'effet de l'angle d'inclinaison de la face de la falaise sur l'interception de la pluie quand la direction de celle-ci est verticale.

Contrairement à un sol horizontal, la surface verticale rocheuse ne peut pas retenir autant d'eau de précipitation. Cette eau de pluie s'écoule par gravité vers le pied de la falaise et ne peut pas être absorbée progressivement. Du fait de la verticalité, les précipitations directes reçues par la face de la falaise sont toujours moindres par rapport à celles reçues au niveau du sol (surface horizontale). Plus la falaise tend à être surplombante moins la surface recevra d'eau de précipitation par unité de surface (Fig. 2.11). La présence d'un surplomb peut contribuer à diminuer cette quantité voire à la rendre nulle. Le vent, en fonction de sa vitesse et de sa direction, peut permettre à l'eau de pluie d'atteindre la surface rocheuse ou au contraire l'en empêcher. Du fait de ces facteurs et de l'hétérogénéité de la face de la falaise, l'effet de microclimat peut être renforcé. Si les précipitations

sont réparties annuellement alors l'alternance entre une surface sèche et une surface humide est rapide. En revanche, pour des zones où les précipitations sont saisonnières, la surface peut être humide ou sèche sur de longues périodes (Larson *et al.*, 2000b).

L'eau disponible pour les organismes dépend des propriétés de rétention d'eau de la roche, de sa porosité et du nombre de microfissures et de fissures présentes (Schwinning, 2010). L'eau contenue dans la roche est plus faible que celle contenue dans un sol. Par exemple, un sol sableux peut retenir de l'eau jusqu'à 25 % de son volume. Une roche calcaire n'en retient qu'entre 0.09 et 0.28 % et une roche granitique qu'entre 0.13 à 1.2 % (Rejmánek, 1971 ; Jones et Graham, 1993). Cette eau contenue dans la roche est plus facilement accessible aux plantes car le potentiel matriciel de la roche est plus faible de telle sorte qu'elle retient moins l'eau par rapport à un sol (Brady, 1974 ; Estrada-Medina *et al.*, 2013). Des fissures profondes sont parfois alimentées par de l'eau drainée depuis le sommet de la falaise. De plus, dans les fissures et les crevasses peuvent se mettre en place des « embryons » de sol avec des éléments fins (argiles, limons) capables de retenir l'eau et d'accueillir des racines. Des zones de suintements sont également trouvées en falaise. Compte tenu de ces différents paramètres, il est difficile de prévoir l'humidité sur la face de la falaise étudiée.

2.3. Le vent

La falaise peut être considérée comme un obstacle pour le vent. Ses effets sur la vitesse et la direction du vent peuvent être prédits (Arya, 2001 ; Yassin et Al-Harbi, 2013 ; Oke, 1987). Le vent dirigé vers la face de la falaise est accéléré à proximité de la surface par compression du flux d'air (Fig. 2.12b). Il devient plus rapide et plus turbulent en haut de la falaise et peut y être extrêmement

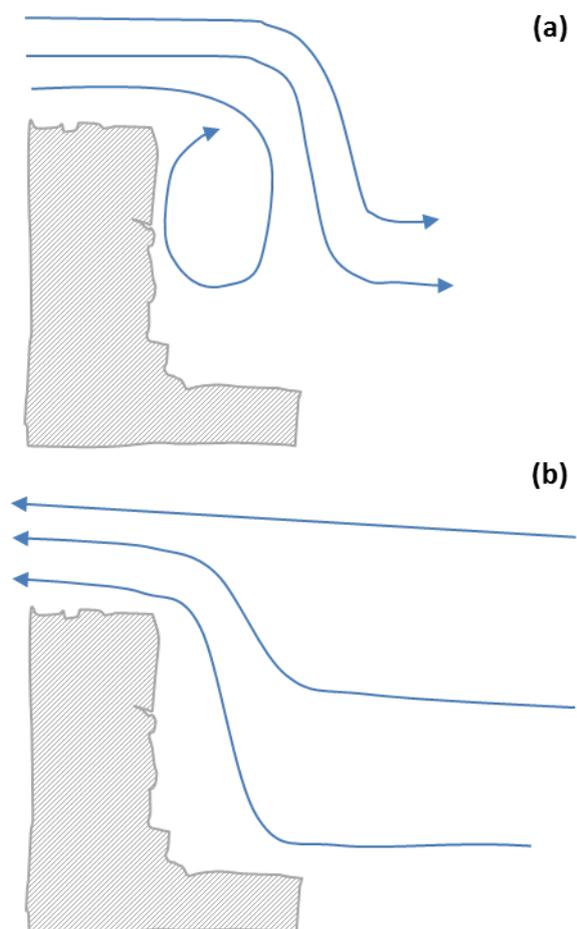


Figure 2.12 : Effets de la falaise sur le vent. (a) turbulence qui apparaît sur le haut de la falaise quand le vent vient du haut de la falaise et (b) direction du vent du bas vers le haut de la falaise quand celui-ci est dirigé vers la falaise. Redessiné d'après Larson *et al.* (2000b).

violent (Hétu, 1992). Il a tendance à se diriger du bas vers le haut à proximité de la face de la falaise (Fig. 2.12a-b). Plus la falaise est large et haute plus ces effets sont importants (Larson *et al.*, 2000b). Dans des gorges ou des canyons, le vent devient plus rapide (Oke, 1987). En effet, le vent de couloir est un vent fortement accéléré par l'effet Venturi induit par le rétrécissement d'une vallée ou d'un canyon. La vitesse du vent étant plus rapide, une paroi humide se refroidira et sèchera plus rapidement en comparaison avec un sol horizontal, inversement, une paroi sèche et froide subira plus facilement une condensation de l'eau présente dans un air chaud et humide (Larson *et al.*, 2000b).

2.4. La température

La température de la surface de la falaise dépend des échanges d'énergie avec l'environnement, c'est-à-dire que la température à la surface de la falaise (et par extrapolation à une distance proche de celle-ci) dépend du bilan radiatif (bilan de l'énergie reçue et perdue) de cette surface, de ses échanges d'énergie avec l'air, la roche, l'eau et la végétation présente sur celle-ci (Arya, 2001 ; Musy *et Soutter*, 1991). D'après le premier principe de la thermodynamique⁵, l'énergie se conserve. L'énergie reçue par la surface est égale à l'énergie perdue par celle-ci (Fig. 2.13). Le bilan énergétique s'écrit :

$$R_n = C_s + \Delta S + E_L$$

Où :

- **R_n** est le **rayonnement net reçu par le système** en $W\ m^{-2}$ ou en $J\ s^{-1}\ m^{-2}$ (cf. 2.1. Le rayonnement).
- **C_s** est la **fraction du rayonnement utilisée sous forme de chaleur sensible**, c'est-à-dire la chaleur qui est transmise par la surface à l'air. Si la température de l'air est plus basse que celle de la surface alors la roche transmet de la chaleur à l'air. Si la température de l'air est plus haute que la température de la surface alors l'air transfère de la chaleur à la roche.
- **ΔS** est la **fraction du rayonnement transportée dans la roche**. L'amplitude et la vitesse de **ΔS** dépendent de facteurs intrinsèques à la roche comme sa chaleur spécifique et sa conductivité thermique. La chaleur spécifique est la quantité d'énergie qu'il faut pour élever d'un degré une masse de un gramme. Ainsi, il faut 4.18 joules pour élever un gramme d'eau d'un degré. La conductivité thermique représente la vitesse à laquelle est transmise la chaleur par unité de surface à l'intérieur de la roche. La chaleur spécifique d'une roche est plus faible que celle d'un sol d'autant plus que le sol est humide. La chaleur spécifique d'une roche sèche est comprise

⁵ Thermodynamique : Branche de la physique qui étudie les propriétés des systèmes où interviennent les notions de température et de chaleur (www.larousse.fr).

entre $0.44 \text{ J g}^{-1} \text{ K}^{-1}$ et $0.68 \text{ J g}^{-1} \text{ K}^{-1}$ alors que pour un sol sec elle est de $0.8 \text{ J g}^{-1} \text{ K}^{-1}$ et elle est de $1.48 \text{ J g}^{-1} \text{ K}^{-1}$ pour un sol sableux humide (Rejmánek, 1971). En conséquence, pour une même masse, une roche est plus rapidement chauffée ou refroidie qu'un sol. La conductivité de la roche est beaucoup plus grande que celle d'un sol quel que soit son contenu en eau (Sellers, 1965 ; Rejmánek 1971). La chaleur transmise à sa surface le jour sera plus rapidement transmise en profondeur.

- E_L est la **fraction du rayonnement utilisée sous forme de chaleur latente**. La chaleur latente est la chaleur échangée lors d'un changement d'état entre la surface et l'eau, généralement, par évaporation ou condensation de l'eau (Calvet, 2003). L'évaporation joue un rôle important pour les sols (Brady 1974). Elle est moins importante pour les roches car elles contiennent moins d'eau.

Dans ce bilan, l'énergie rayonnante qui est absorbée et transformée en énergie chimique par le métabolisme des plantes n'est pas prise en compte car elle ne représente que quelques pourcents du rayonnement net (Musy et Soutter, 1991). De plus, pour les falaises, la couverture végétale est souvent faible (Oosting et Anderson, 1937 ; Davis, 1951 ; Bunce, 1968 ; Larson *et al.*, 2000b).

La température de la roche à sa surface et à l'intérieur dépend des quantités de chaleur reçue et perdue par celle-ci. Le rayonnement net (R_n) en est le principal facteur ce qui explique que la température de la roche varie en fonction du temps (au cours de la journée (cycle jour/nuit), d'un jour à l'autre car les conditions climatiques sont rarement constantes et au cours de l'année en raison des variations saisonnières ; Calvet, 2003). Il a été mentionné précédemment que le rayonnement net dépendait aussi de l'inclinaison de la surface, de son exposition, du type de roche et de sa position géographique. La valeur des composants du bilan énergétique dépend de tous ces facteurs (Arya, 2001).

En règle générale, le jour en présence de lumière solaire, le rayonnement net reçu par la surface est positif. Il se répartit en chaleur échangée avec l'air, avec la roche en profondeur et avec l'eau par évaporation (si elle est présente). Le jour, la surface a tendance à se réchauffer. La nuit, la surface perd de l'énergie par rayonnement. La roche devrait se refroidir. Toutefois, il est possible d'observer le processus inverse si la température de l'air est supérieure à celle de la roche la nuit. En effet, les processus d'échange d'énergie dépendent de la température de l'air et sont complexes. Par exemple, le jour, on considère qu'une surface sombre est plus chaude qu'une surface claire puisqu'ayant un albédo plus faible, elle ne renvoie que très peu de rayonnement solaire direct par rapport à une roche claire. Pourtant, Hall *et al.* (2005) montrent qu'une roche sombre exposée au soleil n'est pas forcément plus chaude qu'une roche claire. Par ailleurs, comme la vitesse du vent est plus forte près

des parois, l'énergie transférée entre l'air et la paroi est augmentée. La surface tend à être refroidie ou réchauffée plus rapidement en fonction des différences de températures entre l'air et la surface (Larson *et al.*, 2000b).

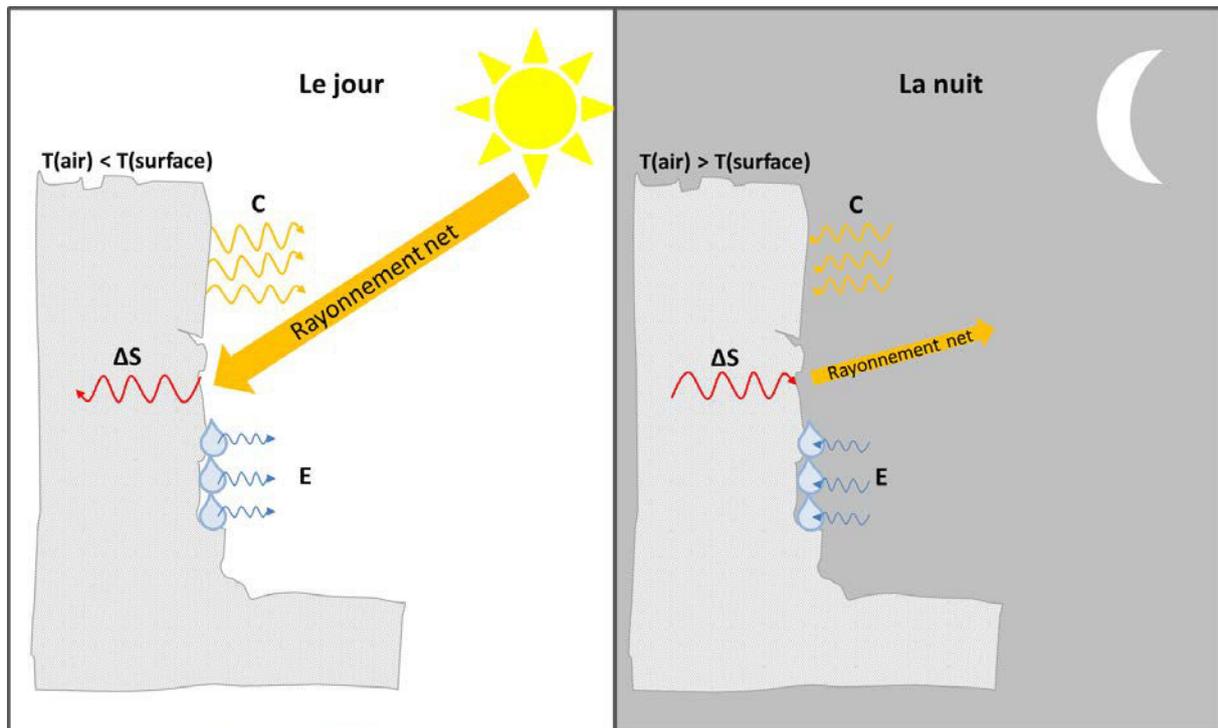


Figure 2.13 : Bilan énergétique de la surface de la falaise le jour et la nuit en fonction de la température de l'air par rapport à la température de la surface. Schéma modifié de Musy et Soutter (1991).

L'angle d'inclinaison de la surface par rapport au rayonnement solaire et l'exposition de la surface semblent être les facteurs les plus importants puisque ce sont eux qui déterminent l'apport d'énergie à la surface par rayonnement. Zehnder (1953) note qu'une falaise exposée sud est 3 °C plus froide qu'une surface horizontale alors que la température de l'air est de 31 °C. Lundqvist (1968) mesure qu'une falaise exposée sud peut avoir une température de 20 °C en été avec une température de l'air de 0.4 °C. En Europe centrale, d'après Ellenberg (1988), le pic de température maximale en été sur des falaises sud n'est que de 35 °C. Williams et Morrill (1995) montrent qu'une falaise verticale exposée sud-ouest est plus froide de 4 °C en moyenne qu'une surface horizontale. Enfin, Burnett *et al.* (2008) comparent des falaises exposées sud à des falaises exposées nord dans un canyon et montrent que les falaises exposées sud sont entre 1.4 et 5.6 °C plus chaudes. Larson *et al.* (2000b) pensent que les falaises tendent, en général, à être plus froides que les surfaces horizontales environnantes. Au vu des résultats précédents, il est possible que ce soit le cas en été. En hiver, par contre, le rayonnement solaire direct étant plus important pour les falaises sud par rapport à un sol horizontal, la face des falaises sud aurait tendance à être plus chaude. Compte tenu du nombre

important de paramètres impliqués, il est difficile de prévoir si les surfaces des falaises sont plus froides ou plus chaudes que celles des sols horizontaux environnants.

2.5. L'orientation de la force de gravité

Le facteur dominant mais invisible qui dirige la vie sur la falaise est la gravité (Hjort *et al.*, 2015). L'orientation de la force de gravité par rapport à la face de la falaise diffère de celle par rapport à une surface horizontale (Fig. 2.14). La force de gravité, orientée parallèlement à la face de la falaise, contribue à la déstabilisation du milieu en entraînant tout ce qui est faiblement attaché (roche, litière, sol, eau, nutriments et scientifiques). Le premier point important conféré par la verticalité de ce milieu est que les perturbations naturelles les plus importantes sont les éboulements de rochers qui peuvent contribuer à éroder la face de la falaise et à perturber les organismes qui y vivent (blessures, blessures mortelles ou enlèvement de l'organisme). Larson *et al.* (2000b) expliquent que le taux de chute de pierres et la taille des particules de roche ont une forte influence sur les organismes qui vivent en falaise. Le deuxième point est que ce milieu instable est drainé, pauvre en nutriments et tend à l'absence ou à la minimisation du sol. L'absence de sol a pour conséquence des écarts de température très importants par rapport à un sol qui chauffe ou se refroidit plus lentement. La végétation est très dispersée sur ces parois et cela contribue également à augmenter les fluctuations de conditions environnementales. Les conséquences de la verticalité de ce milieu sur la végétation sont abordées ci-après.

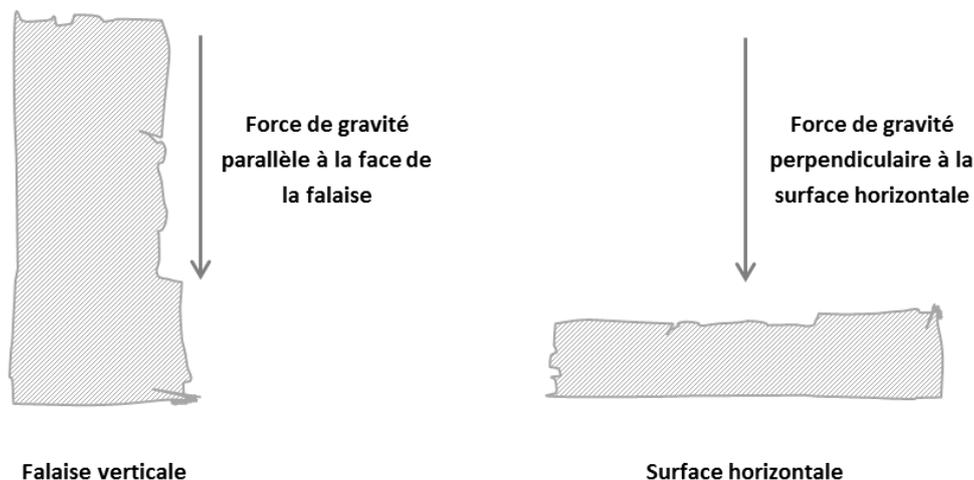


Figure 2.14 : Orientation de la force de gravité par rapport à une surface verticale et à une surface horizontale.

3. La falaise, un désert de pierre ?

Dans ce mémoire, la faune des falaises n'est pas abordée. Il faut toutefois garder à l'esprit que les falaises abritent une faune grandement diversifiée, constituée d'invertébrés, d'amphibiens, de reptiles, d'oiseaux et de mammifères. Les crevasses, les fissures, les replats et les cavités leur fournissent des niches, des lieux de passage ou de vie.

Les falaises sont présentes sur tous les continents à toutes les latitudes et à toutes les altitudes (Larson *et al.*, 2000b). Pourtant, la surface couverte par celles-ci est inconnue étant donné que les surfaces verticales ne sont pas prises en compte par les photos aériennes et les cartes. Durant longtemps, la falaise était considérée, non comme un milieu à part entière, mais plutôt comme une ligne de transition entre les différents milieux qui l'entourent. Elle était qualifiée de milieu peu productif comportant des espèces sans prétention avec une tendance au nanisme (Maycock et Fahselt, 1992 ; Larson *et al.*, 2000b). Ces raisons combinées à l'inaccessibilité des falaises font de leur étude un challenge et une opération chronophage. En conséquence, il y a encore quelques années, elles n'étaient que très peu étudiées. Certaines études étaient menées à distance (Oosting et Anderson, 1937, 1939 ; Cooper, 1984 ; Debrot et de Freitas, 1993), les données récoltées ne sont donc pas toujours représentatives des organismes qu'elles abritent. Pourtant, les falaises font partie des derniers écosystèmes non perturbés de la Terre (Larson *et al.*, 1999a ; Larson *et al.*, 2000a ; Larson, 2001) ou parmi les derniers à avoir été perturbés. Elles contribuent plus à la biodiversité d'une région que leur couverture semble l'indiquer (Davis, 1951 ; Bunce, 1968 ; Jarvis, 1974 ; Phillips, 1982 ; Larson *et al.*, 1989 ; Camp et Knight, 1997 ; Meirelles *et al.*, 1999 ; Larson *et al.*, 2000b). Le récent développement des technologies d'escalade et de spéléologie est partiellement responsable des avancées des recherches sur l'écologie des falaises. De nos jours, les falaises sont reconnues comme étant des réservoirs de biodiversité qui jouent un rôle de refuge pour de nombreuses espèces (Bunce, 1968 ; Wardle, 1991 ; Cooper, 1997 ; Ursic *et al.*, 1997 ; Larson *et al.*, 1999b ; Larson *et al.*, 2000a ; Larson *et al.*, 2000b). Elles présentent des espèces souvent rares, des espèces endémiques et certaines espèces plus communes qui, dans ce milieu uniquement, atteignent des âges importants (Tab. 2.2 et 2.3). Les falaises sont également reconnues pour avoir été un refuge pour la flore du Tertiaire lors de la glaciation du Quaternaire (Tab. 2.2). Il est important de souligner que des études montrent que la richesse et la diversité spécifique ne dépendent pas de l'augmentation de la surface de la falaise (hauteur et longueur), et que les petites falaises sont aussi importantes que les grandes (Haig *et al.*, 2000 ; Graham et Knight, 2004).

3.1. La colonisation des parois par la végétation et les processus de succession

La colonisation de la végétation est influencée par l'état de fissuration de la roche et donc par sa compacité, la taille des fissures et l'intensité de la pente. Sur les parois verticales, le facteur le plus important pour la colonisation par les végétaux est l'état de fissuration (Focquet, 1982). Par exemple, sur les falaises de grès en Tasmanie, la végétation se retrouve dans les poches et le long des crevasses mais est absente des parties lisses et sèches des falaises (Coates et Kirkpatrick, 1992). Pareillement, Ursic *et al.* (1997) ont démontré que la présence de saillies sur les parois verticales des carrières abandonnées augmente de manière significative la richesse en espèces végétales. De même, l'établissement de la végétation ligneuse est fortement associé à des joints rocheux le long des affleurements de granite en Australie, probablement en raison de l'accumulation accrue du sol et de la disponibilité de l'eau dans les fissures (Ashton et Webb, 1977). Il existe deux types de fissures : les fissures capillaires communiquant avec les pores de la roche, colonisées seulement par les lichens et les bryophytes, et les fissures plus larges permettant à des végétaux de plus grande taille de s'installer (Bensettiti *et al.*, 2004). Le taux de recouvrement va dépendre du taux de fissuration du substrat. En général, pour les roches compactes, la végétation est ouverte avec un taux de recouvrement assez faible. Les végétaux qui colonisent ces milieux, appelés chasmophytes, sont adaptés à ces environnements sélectifs qui limitent le développement de communautés végétales présentes dans d'autres habitats réduisant ainsi la compétition (Bensettiti *et al.*, 2004). En effet, l'utilisation de tout l'espace disponible lors de la colonisation des anfractuosités par les racines, empêche l'implantation d'autres végétaux. En général, plus les fissures sont étroites et plus la paroi est verticale, plus la richesse en espèces chasmophytiques est élevée. À l'inverse, les parois dont l'inclinaison est inférieure à 90°, où le développement d'un sol plus riche et plus stable est possible, permettent l'installation d'autres espèces.

Après les cyanobactéries, les lichens sont les premiers à coloniser les falaises nouvellement formées (Maycock et Fahselt, 1992 ; Larson *et al.*, 1989 ; Nuzzo, 1996), et quand les fractures se développent dans les falaises au fil du temps, elles accumulent le sol et les nutriments, conduisant à l'établissement de plantes vasculaires (Nuzzo, 1996) qui sont restreintes aux fractures et aux crevasses (Graham et Knight, 2004). La place pour l'appareil racinaire est limitée et le flux de nutriments est très faible, contribuant à sélectionner la végétation (Matthes et Larson, 2006). Certains arbres possèdent un système racinaire qui pénètre profondément la roche (Lüth, 1993). D'autres comme *Thuja occidentalis* ont des racines relativement peu profondes qui se développent parallèlement à la face de la falaise le long des plans de stratifications (souvent horizontaux) et des

fissures verticales autant vers le haut que vers le bas à partir du point d'insertion ([Matthes-Sears et Larson, 1995](#)). D'après [Oppenheimer \(1956, 1957\)](#), certaines espèces sont apparemment capables de pénétrer activement la roche solide avec leurs racines. En falaise, pour les plantes qui ne peuvent pas pénétrer les strates rocheuses d'autres stratégies sont observées. Les espèces poikilohydriques comme les lichens, certaines fougères et certaines herbacées sont capables de retrouver leurs fonctions vitales après réhydratation et ce, même après une dessiccation prolongée ([Ashton et Webb, 1977](#) ; [Dogan et al., 1995](#) ; [Porembski et al., 1996](#)). D'autres espèces spécialistes survivent uniquement grâce à l'eau superficielle fournie par les précipitations ([Oettli, 1904](#) ; [Lüth, 1993](#) ; [Larson et al., 2000b](#)) et probablement celle fournie par les brouillards et par la rosée.

La falaise est un milieu hautement sélectif caractérisé par des communautés biologiques fermées où le nombre de microsites viables est limité ([Davis, 1951](#)). Dans cet environnement, la succession a une influence majeure uniquement sur de très jeunes falaises et sur des parties de falaises récemment exposées par une perturbation ([Larson et al., 2000b](#)). La majeure partie d'entre elles est constituée par des chutes de blocs, de rochers ou de pans de falaise ([Larson et al., 2000b](#) ; [Larson, 2001](#)). [Nuzzo \(1996\)](#) montre dans une étude de la structure de la végétation de falaise que des groupes distincts composés soit de lichens, soit de fougères et de lichens, soit de lichens et de plantes vasculaires ou uniquement de plantes vasculaires, sont trouvés à des distances très courtes les uns des autres (1 m). La connaissance des processus de désagrégation de la falaise permet de comprendre cette organisation qui dépend de la fracturation de la roche et de la diversité entre des parties de roche fracturée associées à des parties de roche lisse. Lorsque la roche devient très fracturée, des morceaux se décrochent et mettent à nu une roche moins altérée. Les parties récemment exposées possèdent peu de trous et de crevasses alors que celles exposées depuis longtemps sont hautement dégradées avec une microtopographie irrégulière possédant de nombreuses fissures et des trous à sa surface ([Nuzzo, 1996](#)). À petite échelle, sur les zones lisses, seuls les lichens et les mousses s'installent, alors que sur les autres zones la végétation vasculaire est présente. Bien sûr, en fonction du processus de vieillissement de chaque zone, différentes associations sont trouvées. [Ashton et Webb \(1977\)](#) parlent d'un processus de vieillissement correspondant à une succession cyclique et tronquée sur les falaises verticales qui limite le développement des sols et conduit à une distribution hétérogène des groupes de plantes à travers la falaise ([Nuzzo, 1996](#)).

3.2. Les traits fonctionnels des plantes de falaise

En falaise, des organismes de petite taille comme des bryophytes, des lichens, des algues vertes sont trouvés. Des fougères et des graminées sont également observées (Larson *et al.*, 2000b). Les plantes annuelles sont plutôt rares (Davis, 1951 ; Larson *et al.*, 2000b). Beaucoup d'espèces en falaise sont tolérantes à la dessiccation (Larson *et al.*, 2000b). Ces abrupts rocheux abritent également des espèces ligneuses (arbustes et arbres). La végétation des falaises, quels que soient le type de falaise et la région géographique, présente des caractéristiques communes et des genres en commun (Tab. 2.1). Les ligneux qui se retrouvent sur ces falaises ont des caractéristiques communes : ils poussent lentement (leur taille est souvent inférieure à celle des individus de la même espèce poussant sur le sol), sont souvent déformés et sont apparemment vieux (Sealy, 1949 ; Jackson et Sheldon, 1949 ; Davis, 1951 ; Hotchkiss *et al.*, 1986 ; Donahue, 1996 ; Larson *et al.*, 1999a ; Larson *et al.*, 2000b). La mortalité partielle du cambium et l'écorçage des branches sont également communs. Les arbres et arbustes de la famille des Cupressacées (Gymnospermes) et de celle des Taxacées (Gymnospermes) sont retrouvés sur des falaises partout dans le monde avec les genres *Juniperus*, *Cupressus* et *Thuja* pour la première et *Taxus* pour la seconde (Larson *et al.*, 2000b). Ils sont souvent les arbres dominants de la falaise. Notamment, le genre *Juniperus* est retrouvé à travers le monde sur les falaises avec : *J. virginiana* en Amérique du Nord sur des falaises calcaires ou granitiques (Brunton et Lafontaine, 1974 ; Hotchkiss *et al.*, 1986 ; Walker *et al.*, 2010), *J. ashei* au Texas (Walters et Wyatt, 1982), *J. communis* en Europe et en Amérique du Nord-Est (Larson *et al.*, 1999a), *J. phoenicea* en France méditerranéenne (Larson *et al.*, 1999a ; Larson *et al.*, 2000a ; Larson *et al.*, 2000b ; Mandin, 2005) et en Afrique du Nord (Zohari, 1973), et *J. bermudiana* aux Bermudes (Challinor et Wingate, 1971 ; Wingate, 1985 ; Farjon, 2005).

Tableau 2.1 : Genres communément rencontrés sur des falaises tempérées et (en gras) les genres rencontrés sur des falaises tempérées, tropicales et subtropicales. D'après Larson *et al.*, 2000a, 2000b.

	Genres
Ptéridophytes	<i>Polypodium, Pellaea, Asplenium, Adiantum</i> , <i>Cystopteris</i>
Herbacées	<i>Campanula, Geranium, Sedum</i>
Angiospermes ligneuses	<i>Rosa, Hedera, Vitis, Rhododendron, Sorbus, Buxus, Prunus, Fraxinus, Crataegus, Betula, Quercus</i>
Gymnospermes	<i>Juniperus, Cupressus, Thuja, Taxus, Pinus</i>

3.3. La structure de la végétation en falaise et les facteurs qui la contrôlent

Même si certains genres sont retrouvés régulièrement sur les falaises, il existe une grande diversité au sein même de la falaise et entre différentes falaises d'une même région. [Bunce \(1968\)](#) montre que des plantes montagnardes sont retrouvées avec des espèces de plus basse altitude sur les falaises. [Cooper \(1997\)](#) retrouve lui aussi des associations d'espèces avec des écologies contrastées comme des plantes montagnardes, des plantes des milieux littoraux, des plantes de forêts, des plantes calcifuges et des plantes calcicoles. Dans le Colorado, sur des faces sud de falaise, une association de plantes vasculaires xériques et mésiques est trouvée ([Graham et Knight, 2004](#)). Les falaises sont décrites par [Oettli \(1904\)](#) comme une compression de microhabitats dans un petit espace qui conduit à une situation particulière dans laquelle des plantes des zones humides et des plantes tolérantes à la dessiccation peuvent coexister à quelques centimètres les unes des autres. La diversité et la densité de la végétation semblent être liées à des facteurs physiques qui varient considérablement à l'échelle du microsite sur la face de la falaise entraînant des divergences importantes entre les microhabitats sur de courtes distances spatiales ([Hora, 1947](#) ; [Wiser et al., 1996](#) ; [Kuntz et Larson, 2006b](#)). L'hétérogénéité physique de la surface, la composition de la roche, le pH, l'humidité, la pente et l'orientation sont des facteurs qui ont le potentiel d'affecter la diversité floristique. Les effets sur la végétation d'un ou plusieurs facteurs physiques sont compliqués à interpréter car ils peuvent interagir les uns avec les autres. Par exemple, la température, le vent et l'exposition peuvent agir sur l'humidité et vice-versa.

3.3.1 L'hétérogénéité de la paroi rocheuse

L'un des facteurs les plus importants qui contrôle la diversité et la densité de la flore en falaise est la présence d'une hétérogénéité physique de la falaise. Ce facteur est lui-même contrôlé par la composition de la roche ou des roches qui constituent la falaise et les processus d'érosion qui déterminent la présence de l'hétérogénéité et son échelle spatiale ([Oettli, 1904](#) ; [Wunder et Mösel, 1996](#) ; [Cooper, 1997](#)). L'hétérogénéité de la falaise est observée du haut vers le bas, mais également latéralement et ces changements varient d'une falaise à une autre. Le nombre, la taille et l'espacement entre les microsites comme les crevasses, les replats, les corniches, les poches et les plans de fracture influencent fortement la densité et la diversité de la flore ([Oettli, 1904](#) ; [Davis, 1951](#)). Ces nombreuses variations offrent un espace pour l'accumulation de sol et de nutriments créant des niches pour les espèces. L'ensemble crée une végétation différente du paysage alentour ([Larson et al., 2000b](#)). Globalement, plus l'hétérogénéité physique d'une paroi rocheuse est forte, plus la diversité et la densité de la flore sont importantes ([Davis, 1951](#) ; [Brunton et Lafontaine, 1974](#) ;

Morisset *et al.*, 1983) puisque plus grande est la diversité des microsites (Oettli, 1904). Si la roche est compacte et peu altérée, il y aura peu de couverture végétale au niveau de la face libre (Davis, 1951 ; Larson *et al.*, 2000b). Alors que si la falaise est altérée avec la présence de nombreux microsites, il est possible de retrouver des plantes de petite et de grande taille avec des plantes vasculaires, des lichens, des bryophytes... Cette végétation reste, malgré tout, souvent largement espacée (Oosting et Anderson, 1937 ; Davis, 1951 ; Bunce, 1968 ; Larson *et al.*, 2000b). En 2009, Hill démontre que la variation de la composition en espèces est principalement due aux caractéristiques du microsite à petite échelle. Sur l'escarpement du Niagara, le facteur le plus important qui détermine la composition de la végétation est l'hétérogénéité, qu'elle soit microtopographique (Kuntz et Larson, 2006a ; variation à petite échelle de la topographie de la falaise) ou liée à des facteurs physiques à une échelle très petite (Kuntz et Larson, 2006b). Par exemple, l'augmentation du volume de sol est corrélée avec une augmentation de la richesse et de la fréquence des plantes vasculaires et une diminution des bryophytes et des lichens.

3.3.2 La nature de la roche et le pH

Des études montrent que la nature de la roche et son acidité ont peu ou pas d'influence sur la composition floristique (Faegri, 1960 ; Lundqvist, 1968 ; Karlsson, 1973 ; Rohrer, 1982, 1983 ; Walker, 1987 ; Young, 1996) alors que d'autres démontrent l'inverse (Jarvis et Pigott, 1973 ; Lüth, 1993). Larson *et al.* (2000b) suggèrent que cela est lié à l'absence de processus normaux de formation du sol. Cooper (1997) indique que le type de roche semble avoir une influence sur les communautés de lichen. Elle est moindre pour les mousses et très faible pour les plantes vasculaires (des espèces calcicoles sont retrouvées sur des falaises siliceuses). Même si le pH est souvent en relation avec la végétation au niveau des autres milieux, en falaise, ce n'est pas aussi clair (Antonsson, 2012). Une étude sur le pH des sols en falaise montre qu'il varie de façon drastique à de très petites distances au sein d'une même falaise (Hora, 1947). Ces résultats semblent également fournir une explication sur la grande hétérogénéité de microsites et de végétation retrouvée sur les parois rocheuses.

3.3.3 La force de gravité et la pente

La gravité est un facteur important qui peut organiser la vie sur la falaise. Tout d'abord, elle entraîne l'eau, les nutriments, le sol, la roche et les organismes vivants qui sont perdus par le système de falaise. Même si les fissures, les crevasses et d'autres microsites peuvent retenir l'eau et les nutriments, les processus de formation des sols ne sont pas les mêmes que ceux rencontrés sur un sol horizontal (Booth, 1977 ; McKendrick *et al.*, 1980). Par l'action de la gravité, la pente est

également un facteur abiotique qui peut affecter la composition des communautés. En général, plus la paroi est verticale, plus la composition en espèces chasmophytiques est élevée. Ces deux facteurs peuvent agir sur les conditions d'humidité. Plus la pente est importante, moins l'eau est retenue. Dans ce cas, la falaise abrite généralement une flore tolérante à la dessiccation (Larson *et al.*, 2000b). La pente peut affecter le recrutement des espèces en opérant un rôle sur l'accumulation de banque de propagules (les pentes moins raides sont plus susceptibles d'accumuler des débris qui peuvent piéger des propagules).

3.3.4 L'exposition de la paroi rocheuse

L'exposition de la falaise, quant à elle, ne joue qu'un rôle secondaire dans la distribution des plantes comparé à celui de l'hétérogénéité de la falaise. Néanmoins, certaines tendances sont observées dans la différence de composition des falaises exposées sud et celles exposées nord (Ursic *et al.*, 1997 ; Larson *et al.*, 2000b). En France, *Tilia cordata* L. est limité aux falaises orientées vers le nord dans la partie méridionale de son aire de répartition. Cependant, ces arbres ne montrent pas d'affinité pour cette exposition dans les régions du centre et du nord de leur aire de répartition (Pigott et Pigott, 1993). Sur les escarpements du Niagara, Larson et Kelly (1991) et Kelly *et al.* (1994) rapportent que l'orientation de la falaise n'a pas d'impact sur le nombre, la forme, la taille et l'âge des *Thuja occidentalis*. Néanmoins, ils constatent que sur les falaises orientées vers le nord, le taux de croissance des arbres est supérieur à celui des arbres sur les falaises avec une exposition différente. Cela correspond à la préférence de cette espèce pour des habitats restant froids et humides sur de plus longues périodes (Walker, 1987 ; Larson *et al.*, 2000b).

3.3.5 La lumière, la température et l'humidité

La lumière, la température et l'eau sont peu étudiées comme facteurs contrôlant les communautés en falaise. L'humidité peut jouer un rôle dans la composition des communautés végétales et leur distribution dans la falaise. La disponibilité de l'eau sur les falaises est déterminée par un certain nombre de facteurs, comme le climat, l'hétérogénéité de la surface de la roche, et l'exposition au rayonnement incident. Il est possible de rencontrer des roches suintantes qui permettent l'établissement de plantes de milieu humide ou spécifiques à ce milieu (Pires *et al.*, 2015). Des températures plus élevées à la surface de la roche et des conditions venteuses sur les roches exposées peuvent augmenter les taux d'évaporation, ce qui entraîne des conditions sèches et une forte sélection pour les espèces tolérantes à la dessiccation (Phillips, 1982). Des communautés différentes sont observées entre des falaises calcaires et des falaises d'andésite uniquement pour les

sites xériques où l'eau est limitante principalement en raison de différences dans la composition des espèces de lichen. Au contraire, les communautés sur les sites hygriques présentes sur du calcaire et de l'andésite sont statistiquement indiscernables (Aho *et al.*, 2014). La sécheresse semble jouer un rôle important pour les stades de développement précoce de certaines plantes (Matthes et Larson, 2006 ; De Micco et Aronne, 2012). La lumière semble surtout être un facteur important pour les espèces ne poussant que dans un environnement où la lumière est extrêmement faible comme les caves, les grottes et les crevasses en falaise (Larson *et al.*, 2000b ; Weakley, 2008). La mesure du rayonnement en condition réelle sur les plantes pose des problèmes méthodologiques en milieu vertical. Par exemple, le rayonnement reçu va être différent entre un lichen et un arbre. De plus, l'hétérogénéité de la face de la falaise entraîne des conditions différentes de lumière pour une même espèce. Quelques études proposent quand même des résultats comme Tang *et al.* (2004) qui rapportent que le rayonnement n'est pas le facteur responsable de la distribution restreinte de *Taihangia rupestris* (herbacée) sur les falaises verticales en Chine. Sur des affleurements rocheux dans l'est des États-Unis, Baskin et Baskin (1988) ont constaté que l'exigence de niveaux de lumière élevés était la caractéristique commune la plus importante aux espèces endémiques herbacées.

3.3.6 La zonation verticale

Il est possible d'observer une zonation verticale qui peut dépendre d'un nombre important de facteurs physiques. Les niveaux de lumière, en combinaison avec d'autres gradients physiques, peuvent conduire à la zonation verticale de la végétation dans certains systèmes de falaise (Yarranton et Green, 1966 ; Smith, 1998). Sur les faces rocheuses et les murs de carrières abandonnées le long de l'escarpement du Niagara, la base de la face de la falaise accueille une communauté différente avec des plantes tolérantes à l'ombre (Ursic *et al.*, 1997). Les parties inférieures des faces rocheuses, en particulier dans des gorges étroites, sont souvent moins exposées aux régimes de vent et à la lumière, et sont donc plus humides que les parties supérieures de la falaise. Par exemple, Smith (1998) a déterminé que la composition des espèces varie le long d'un gradient vertical dans une région caractérisée par des pentes raides dans des gorges (Caroline du Nord). La sensibilité des plantes à certaines perturbations (broutage, feu...) peut également jouer un rôle dans la zonation verticale. Debrot et de Freitas (1993) indiquent que certaines plantes sont présentes uniquement dans les zones inaccessibles aux gros herbivores.

3.4. Un milieu refuge

Les falaises sont un refuge de biodiversité végétale (Bunce, 1968 ; Wardle, 1991 ; Cooper, 1997 ; Ursic *et al.*, 1997 ; Larson *et al.*, 1999b ; Larson *et al.*, 2000a ; Larson *et al.*, 2000b). Ces habitats rocheux sont connus pour abriter un nombre important d'espèces de plantes endémiques⁶ et de plantes en danger dans le bassin Méditerranéen (Gómez-Campo, 1985 ; Lozano *et al.*, 1996 ; Médail *et Verlaque*, 1997). La concentration d'espèces rares⁷ ou restreintes à la falaise reflète leur sensibilité aux perturbations anthropiques (surpâturage, déforestation), aux feux, à la prédation par de grands herbivores, aux changements climatiques et/ou leur sensibilité à la compétition (Davis, 1951 ; Bunce, 1968 ; Jarvis, 1974) et leur tolérance à des conditions environnementales difficiles (Larson *et al.*, 2000b). Baskin *et Baskin* (1988) soutiennent l'idée que la présence d'espèces rares est facilitée par un faible niveau de perturbation couplé à des conditions abiotiques uniques en falaise.

Les espèces sont restreintes à la falaise parfois à cause de leur sensibilité à une perturbation. Par exemple, Manders (1986) montre que la réduction de la distribution de *Widdningtonia cedarbergensis* aux falaises reflète l'absence de feux sur ces affleurements rocheux. En effet, les falaises sont souvent épargnées par les feux car elles manquent de combustible puisque la végétation est éparse et qu'il a peu ou pas de litière.

Les falaises subissent, comme le paysage environnant, les changements climatiques mais elles semblent avoir la propriété d'atténuer les événements climatiques extrêmes comme lors des glaciations (Larson *et al.*, 2000b). Davis (1951) soutient l'idée que les falaises offrent un refuge aux plantes lorsque les conditions climatiques sont défavorables. Cet environnement semble jouer un rôle majeur dans la dynamique biogéographique de certains végétaux (Larson *et al.*, 2000b). En effet, les contextes géomorphologiques comme les falaises ou les gorges sont des habitats qui ont été partiellement épargnés par les glaciations du Quaternaire (surtout le Würm) et ont joué un rôle de refuge pour certaines espèces reliques du Tertiaire (Médail *et Verlaque*, 1997 ; Quézel *et Médail*, 2003). Vogel *et al.* (1999) affirment qu'un grand nombre d'espèces rupicoles constituent des paléoendémiques du Tertiaire qui témoignent de l'ancienneté de ces refuges.

La falaise est un environnement qui, à cause de ses conditions abiotiques extrêmes, engendre une pression de sélection intense pour les espèces qui s'y développent (Snogerup, 1971). La présence d'espèces des habitats environnants est souvent limitée sur la falaise à des microsites où

⁶ Plante endémique : espèce ayant une localisation géographique très limitée. (www.inpn.mnhn.fr)

⁷ Plante rare : en écologie, on distingue trois formes de rareté qui peuvent se combiner : la rareté géographique (espèces localisées), la rareté démographique (populations peu denses) et la rareté écologique (dépendance à un habitat ou une ressource elle-même rare). (www.inpn.mnhn.fr)

existe un sol plus profond. Ces contraintes permettent le développement d'une végétation adaptée à cet environnement comme des plantes chasmophytes et explique le grand nombre d'espèces endémiques. Ces espèces sont souvent peu compétitives, c'est pour cette raison qu'elles sont retrouvées dans des habitats extrêmes où la compétition interspécifique est limitée (Médail et Verlaque, 1997). Le tableau 2.2 fait la synthèse des espèces rares, menacées, endémiques, restreintes à la falaise, ou ayant un statut de relique glaciaire inventoriées sur les falaises.

3.5. La longévité des plantes en falaise

La longévité des êtres vivants est un sujet qui a toujours passionné les naturalistes et les chercheurs. Déjà dans la Grèce Antique, au IV^e siècle avant J.C., Aristote s'intéresse à la longévité des organismes vivants dans « De la longévité et de la vie brève ». La longévité peut être définie comme l'âge maximal que peut atteindre un individu d'une espèce donnée dans des conditions de vie particulières. Elle diffère de la notion d'espérance de vie qui correspond à la moyenne de la durée de vie attendue d'un groupe. La longévité semble dépendre de l'espèce mais également des facteurs environnementaux. Concernant les végétaux, l'absence de perturbations anthropiques et de feux permet la continuité temporelle de leurs habitats, condition préalable à l'épanouissement d'individus avec des âges considérables.

Une stratégie de survie adoptée par les plantes en falaise semble être une longue durée de vie des individus et une croissance lente, caractéristiques de la stratégie de type K. Cette stratégie fait de la falaise un système semi-fermé qui limite ou exclut l'immigration et l'établissement de nouvelles espèces (Booth et Larson, 1998). Le premier point en faveur de cette assertion est que les plantes annuelles sont rarement rencontrées. Davis (1951) l'explique par le faible nombre de sites favorables à l'établissement de plantes et par le fait que ces sites sont souvent déjà occupés. Les escarpements rocheux sont des milieux où l'installation est difficile car les niches possibles de recrutement des semis et d'établissement des plantules sont très limitées (en nombre et du fait de l'absence de sol réellement développé). Larson *et al.* (2000b) expliquent également que les espèces qui dépendent d'un taux de recrutement annuel élevé ne sont pas sélectionnées en falaise au contraire des espèces faiblement exigeantes en matière de recrutement ou avec une capacité de recrutement par à-coups. D'autres études confirment que l'étape de recrutement des semis et les stades précoces de développement sont les plus critiques pour la survie de la plante en falaise (Matthes-Sear et Larson, 1999 ; Larson *et al.*, 2000b ; De Micco et Aronne, 2012). Par exemple, une investigation sur les populations de *Primula palinuri* dans le sud de l'Italie montre que la plupart des plants rencontrés sont des vieux individus alors que les germinations et les stades de développement précoce sont

rare (De Micco et Aronne, 2012 ; Aronne *et al.*, 2014a). Le développement de cette plante en falaise est lent. La faible disponibilité des ressources et une protection limitée contre la sécheresse posent problème lors des stades juvéniles où la plante est le plus vulnérable. De Micco et Aronne (2012) estiment ainsi que la limitation des réserves en eau et en amidon et l'absence d'accumulation de composés phénoliques chez les individus juvéniles par rapport aux plantes adultes réduisent leur succès d'établissement.

Des études montrent que, pour une même espèce, les individus vivant en falaise sont plus longévifs que ceux vivant dans d'autres environnements. Cette caractéristique touche aussi bien les ligneux que les herbacées. Certaines plantes, comme *Geranium robertianum*, persistent plusieurs années en falaise alors qu'ailleurs elles sont annuelles (Larson *et al.*, 2000b). Avant les études des falaises du Niagara, *Thuja occidentalis* était considéré comme un arbre avec une durée de vie relativement courte (80 ans) pouvant atteindre très rarement 400 ans. Les prospections sur les falaises montrent que sa durée de vie généralement enregistrée est de 500 ans dans ce milieu et peut atteindre 1890 ans (Larson, 2001).

Le tableau 2.3 fait la synthèse des études rapportant des âges importants pour des espèces vivant en falaise. Ces âges correspondent à l'âge le plus élevé rapporté pour ces espèces quel que soit le milieu. Il est à noter que les arbres les plus vieux sont tous de la famille des Gymnospermes (Cupressacées et Taxacées), à l'exception de *Tilia cordata*. Ces ligneux présentent souvent des âges bien supérieurs à ceux des herbacées qui peuvent tout de même vivre plusieurs centaines d'années. Pour ces herbacées, l'estimation de l'âge n'est pas obtenue par comptage des cernes comme chez les ligneux mais il existe des méthodes de datations variées (Schweingruber et Poschlod, 2005). Par exemple pour *Primula palinuri*, l'étude des rhizomes montre une démarcation colorée annuelle qui indique l'âge de la plante (De Micco et Aronne, 2012). La morphologie de la tige d'*Androsace pyrenaica* présente des discontinuités et des nœuds révélateurs de la formation de nouvelles feuilles. Il est possible de déduire l'âge de ces plantes en connaissant le nombre de feuilles formées annuellement (García *et al.*, 2002). García et Antor (1995) ont développé une méthode dite des "tubes morts". Les tiges aériennes annuelles des plantes du genre *Borderea* ont la particularité de laisser des cicatrices à la surface du tube permettant d'estimer leur âge minimal. Les études qui s'intéressent à la longévité des plantes en falaise semblent toutefois limitées en nombre et restreintes à la zone tempérée à l'exception de celle de Côte d'Ivoire.

4. Les menaces qui pèsent sur les communautés de falaise

La falaise est un écosystème peu étudié à l'échelle mondiale. Les connaissances des menaces qui pèsent sur elles sont sporadiques. Grâce à leur inaccessibilité, les falaises ont été longtemps largement préservées des perturbations anthropiques. Ces environnements ont cependant souvent un potentiel attractif fort pour les régions avec des enjeux multiples qui intègrent les sphères touristiques, économiques, environnementales, culturelles, sportives et éducatives (Vergne *et al.*, 2007). Depuis les années 60, aux États-Unis, et plus récemment dans les années 80 en France, l'escalade connaît un essor considérable consécutif aux progrès technologiques réalisés sur le matériel d'escalade et à la médiatisation de ce sport (www.ffme.fr). Des études soulignent que l'escalade est une activité qui a un impact négatif sur les communautés végétales de falaise (Clark et Hessel, 2015 ; Holzschuh, 2016). Ces impacts sont résumés dans le tableau 2.4. Il met en évidence le faible nombre d'études qui sont limitées à quatre lieux différents aux États-Unis, à l'Ontario au Canada, à un site en France et à plusieurs sites localisées dans le Jura. Pourtant la pratique de l'escalade est mondiale. Sur le site climbingaway.fr, il est fait référence en 2016 à plus de 6400 sites d'escalades dans 108 pays. De plus, la plupart de ces études comparent des falaises escaladées à des falaises non escaladées. Vergne *et al.* (2007) et Wezel (2007) sont les seuls à regarder l'évolution de la végétation avant et après équipement. D'autres activités récréatives de plein air peuvent également avoir un impact sur la végétation des falaises (via-ferrata, randonnée...).

Dans les Alpes-Maritimes, une étude montre qu'une espèce rare et endémique, *Pinguicula reichenbachiana*, est menacée par la présence d'une espèce invasive (*Pinguicula hirtiflora*) qui colonise le milieu des falaises suintantes et rejette aux marges l'espèce indigène (Pires *et al.*, 2015). Une autre étude met en évidence l'augmentation d'introduction d'espèces invasives sur les falaises en relation avec la fréquentation croissante de ces affleurements rocheux (Lonsdale, 1999). D'autres études mettent en exergue que l'augmentation d'espèces exotiques est liée à une surface des replats et un nombre de crevasses plus important (permettant la formation d'un sol ; Kuntz et Larson, 2006b), et, le plus souvent, sur des sites fréquentés par les grimpeurs (McMillan et Larson, 2002).

Larson *et al.* (2000b) ont remarqué la disparition d'arbres sur les falaises des escarpements du Niagara. En effet, il existe une pratique qui consiste à prélever des vieux arbres ayant une architecture particulière pour en faire collection comme bonsaï. Cela a conduit à la quasi-disparition de tous les arbres accessibles des falaises du Japon (Koreshoff, 1984). Les impacts de cette pratique ne sont toutefois pas mesurés et par ailleurs difficilement quantifiables.

Les falaises sont les derniers habitats vierges d'Europe. Elles abritent une flore avec des espèces rares, endémiques, menacées, reliques ou restreintes à la falaise ainsi que des plantes aux âges élevés. Leur préservation des activités humaines est donc une priorité pour leur conservation.

5. Récapitulatif des études sur les arbres des falaises

Même s'il existe de nombreuses études qui examinent les communautés de plantes présentes en falaise souvent pour mettre en évidence la diversité et la richesse spécifique, la composition et les impacts de l'escalade sur ces communautés, peu d'études approfondissent les connaissances pour comprendre les fonctionnements des plantes elles-mêmes. Par exemple, très peu d'études s'intéressent à la physiologie de la plante, aux réponses des plantes aux contraintes spécifiques de cet habitat ou aux structures d'âge des populations de falaise. Sur l'ensemble des travaux, neuf concernent des plantes herbacées. Ils traitent de la pollinisation, de la dispersion des graines (García *et al.*, 2012 ; Bailey, 2013 ; Barone Lumaga *et al.*, 2016), de la morphologie des organes sexuels (Aronne *et al.*, 2014a ; Barone Lumaga *et al.*, 2016), du recrutement, de la croissance et de la morpho-anatomie (De Micco et Aronne, 2012), et de la génétique (Sato, 1985 ; Colas *et al.*, 1997 ; Liu *et al.*, 2007 ; Bailey, 2013 ; Silva *et al.*, 2015). Hormis les études réalisées dans le cadre de ce doctorat, 23 études considèrent des arbres ou arbustes. 18 de ces études sont localisées sur l'escarpement du Niagara au Canada et portent uniquement sur *Thuja occidentalis*. Ces recherches étaient menées par une équipe canadienne à l'époque spécialisée dans les travaux sur les falaises. Une autre de leurs études a mis en évidence d'autres falaises de la zone tempérée abritant d'autres espèces ligneuses. Les trois études les plus récentes sont localisées en France, en Italie et en Chine. Le tableau 2.5 présente ces études avec leurs principales conclusions classées par ordre chronologique. Il existe également des études qui ont été menées sur la tête de la falaise et le talus mais elles n'ont pas été incluses dans ce tableau.

Tableau 2.2 : Récapitulatif des études informant de la présence d'espèces : Ra : rare, Men : Menacée, End : endémique, Rel : relique glaciaire et/ou Rf : restreinte à la falaise.

Référence	Localisation	Nom scientifique	Statut
Abbas <i>et al.</i> (2010)	Pakistan	<i>Cadaba heterotricha</i>	Ra (Pakistan), Men
Aronne <i>et al.</i> (2014b)	Italie	<i>Primula palinuri</i> et 12 autres espèces	Ra, Men, End, Rf
Bailey (2013)	Arizona, États-Unis	<i>Erigeron lemmonii</i>	Ra, Men, End, Rf
Barone Lumaga <i>et al.</i> (2016)	Italie	<i>Eokochia saxicola</i>	Ra, Men, End, Rf
Bomanowska <i>et al.</i> (2014)	Pologne	Sept espèces	Ra (local), Men (local)
Bunce (1968)	Pays de Galles	<i>Silene acaulis</i> et <i>Saxifraga oppositifolia</i>	Ra, Rel
Camp et Knight (1997)	Californie, États-Unis	<i>Pinus monophylla</i> et <i>Quercus cornelius-mulleri</i>	Rf (local)
Campbell et Husband (2007)	Région des Lacs, États-Unis et Canada	<i>Hymenoxys herbacea</i>	Ra, End, Rf
Challinor et Wingate (1971) ; Wingate (1985)	Bermudes	<i>Juniperus bermudania</i> , <i>Peperomia</i> , <i>Cassine laneanum</i> , <i>Zanthoxylum flavum</i>	End
Coates et Kirkpatrick (1992)	Tasmanie	<i>Blechnum vulcanium</i>	Rf
Colas <i>et al.</i> (1997)	Sud de la France	<i>Centaurea corymbosa</i>	Ra, Men, End, Rf
Crawford (1989)	Royaume-Uni	<i>Umbilicus rupestris</i>	Ra (RU), Rf
De Lange et Norton (2004)	Nouvelle Zélande	<i>Kunzea sinclairii</i>	Ra, End, Rf
Della Casa <i>et al.</i> (2005)	Gorges du Verdon, France	<i>Asplenium jahandiezii</i> et <i>A. petrarche</i> , <i>Moehringia intermedia</i> , <i>Sedum fragrans</i> et <i>Scandix stellata</i>	Men, End, Rf
Everett et Robson (1991)	Washington, États-Unis	<i>Petrophyton cinerascens</i> et <i>Erigeron basalticus</i>	Ra
Faegri (1960)	Norvège	<i>Phyllitis scolopendrium</i> et <i>Taxus baccata</i>	Rf (Norvège)
Farris <i>et al.</i> (2009)	Sardaigne, Italie	<i>Centaurea horrida</i>	Ra, Men, End, Rf
Fatemi et Gross (2009)	Australie	<i>Bertya ingramii</i>	Ra, Men, End
García <i>et al.</i> (2002) ; García (2003)	Pyrénées, Espagne	<i>Borderea chouardii</i> , <i>Petrocoptis pseudoviscosa</i> , <i>Petrocoptis montsiccian.</i>	Ra, Men, End, Rf
Garrido <i>et al.</i> (2012)	Sardaigne, Italie	<i>Aquilegia nugorensis</i>	Ra, Men, End, Rf
Graham (1973)	Cuba et Porto Rico	<i>Gaussia</i>	Rf

Tableau 2.2 (suite)

Référence	Localisation	Nom scientifique	Statut
Hambler (1961, 1964) ; Bonardi (1966)	Côte d'Ivoire, Afrique	<i>Afrotrilepis pilosa</i>	Ra
Henderson (1939) ; Chin (1977) ; Whitmore (1984)	Péninsule de la Malaisie	<i>Boea, Chirita, Monophyllaea, Vitex, Paraboea</i>	Ra, Rf
Hepburn (1943)	Cornwall, Pays de Galles	<i>Crithmum maritimum, Limonium binervosum</i>	Rf
Herter (1996) ; Stärr <i>et al.</i> (1995) ; Ficht <i>et al.</i> (1995)	Allemagne	<i>Hieracium franconicum</i>	Ra
Hill (2005)	Illinois et Indiana, États-Unis	Nombreuses plantes	Ra, Men, End, Rf
Hurtrez-Boussès (1996)	Corse, France	<i>Brassica insularis</i>	Ra, Men, End, Rf (Corse)
Jones (1994)	Australie	<i>Microstrobos fitzgeraldii</i>	Ra, Men
Karlsson (1973)	Suède	<i>Rosa majalis</i>	Ra (Suède)
Kiviati, 1988	Montagnes Shawangunk, New-York, États-Unis	<i>Asplenium montanum f. shawangunkense</i> et <i>Corema conradii</i>	Ra (local et national)
Larson <i>et al.</i> (1999b)	Escarpeement du Niagara, Canada	<i>Polypodium virginianum, Asplenium ruta-muraria, Asplenium viride, Pallaea glabella</i>	±Rf
Larson <i>et al.</i> (1999b)	Escarpeement du Niagara, Canada	<i>Primula mistassinica, Pinguicula vulgaris, Hymenoxys herbacea</i>	Ra
Larson <i>et al.</i> (2000b)	Royaume-Uni	<i>Adiantum cappilus-veneris, Dianthus gratianopolitanus, Sorbus domestica, Pyrus cordata</i>	Ra (RU), Rf
Larson <i>et al.</i> (2000b)	Écosse	<i>Primula scotica</i>	End (RU)
Lavranos (1995)	Oman	<i>Aloe</i>	Ra
Lindsay <i>et al.</i> (2010)	Thaïlande	<i>Adiantum membranifolium</i>	Ra, End, Rf
Lucchese (1993)	Italie	<i>Campanula reatina</i>	Ra, End, Rf
Manders (1986)	Afrique du Sud	<i>Winddringtonia cedarbergensis</i>	Ra, Men, End
McMillan et Larson (2002)	Escarpeement du Niagara, Canada	<i>Caloplaca citrini, Acrocordia coidea</i>	Ra, Rf
Médail et Diadema (2009)	Bassin méditerranéen	<i>Woodwardia radicans</i>	Rel
Médail et Verlaque (1997)	Bassin méditerranéen	32 espèces	Men (5), End
Montmollin et Strahm (2005)	Bassin méditerranéen	Espèces d'îles méditerranéennes	Ra, Men

Tableau 2.2 (suite)

Référence	Localisation	Nom scientifique	Statut
Müller <i>et al.</i> (2006)	Jura, Suisse	<i>Dianthus gratianopolitanus</i> , <i>Daphne cneorum</i> , <i>Kernera saxatilis</i>	Ra, Men, Rel
Nobles, comm. pers. dans Larson <i>et al.</i> (2000)	Australie	<i>Woolemia nonilis</i>	Ra, Men, End, Rel
Nuzzo (1995)	Midwest, États-Unis	<i>Solidago sciaphila</i>	End, Rf
Prentice <i>et al.</i> (2003)	Espagne	<i>Silene hifacensis</i>	Ra, Men, End, Rf
Pires <i>et al.</i> (2015)	Alpes-Maritimes, France	<i>Pinguicula reichenbachiana</i>	Ra, Men, End, Rf
Rich <i>et al.</i> (2005)	Pays de Galles	<i>Sorbus leptophylla</i> , <i>Sorbus leyana</i> , <i>Sorbus minima</i>	Ra, Men, End, Rf
Rich <i>et al.</i> (2008)	Pays de Galles	<i>Hieracium cyathis</i>	Ra, Men, End, Rf
Richard (1972)	Jura, France	<i>Campanula cochleariifolia</i>	Rel
Rusterholz <i>et al.</i> (2012)	Jura, Suisse	<i>Alyssum montanum</i>	Men, Rel, Rf
Silva <i>et al.</i> (2015)	Ouest du Bassin méditerranéen	<i>Sonchus masquindalii</i> , <i>Sonchus fragilis</i> et <i>Sonchus pustulatus</i>	Ra, Men, End, Rf
Soper (1954) ; United State Fish and Wildlife Service (1993)	Escarpement du Niagara, Canada	<i>Asplenium ruta-muraria</i> , <i>Phyllitis scolopendrium</i>	Ra (Amérique du Nord)
Tang (2004)	Chine	<i>Taihangia rupestris</i>	Ra, End, Rf
Tang <i>et al.</i> (2015)	Montagnes du Daba, Chine	<i>Thuja sutchuenensis</i>	Ra, Rel
Van Jaarsveld (2011)	Sud de l'Afrique	220 espèces	Ra, Rf
Van Jaarsveld et Van Wik (2006)	Namibie, Afrique du Sud	<i>Aloe challisii</i>	Ra, End, Rf
Vogler et Reisch (2011, 2013)	Europe Centrale	<i>Draba aizoides</i>	Ra, Men, Rel, Rf
Wagner <i>et al.</i> (1994)	Hawaii	<i>Schiedea attenuata</i>	Ra, Men, End, Rf
Wezel (2007)	Jura, Allemagne	<i>Draba aizoides</i> et <i>Saxifraga paniculata</i>	Ra, Men, Rel, Rf
Wiser (1994)	Sud des montagnes des Appalaches, États-Unis	48 plantes dont <i>Selaginella tortipila</i> , <i>Scirpus caespitosus</i> , <i>Campanula rotundifolia</i> , <i>Asplenium</i> , <i>Juniperus communis</i> var. <i>depressa</i>	Ra, Men, Rf (local)
Yates <i>et al.</i> (2011)	Australie	<i>Thetratheca</i>	End, Rf

Tableau 2.3 : Récapitulatif des études rapportant des âges importants pour des espèces vivant en falaise.

	Nom scientifique	Localisation	Type de falaise	Age maximal	Référence
Herbacées	<i>Afrotrilepis pilosa</i>	Côte d'Ivoire	Inselberg	> 200 ans	Porembski <i>et al.</i> (1996) Bonardi (1966)
	<i>Androsace pyrenaica</i>	Pyrénées (Espagne)	Falaise accessible	> 30 ans	García <i>et al.</i> (2002)
	<i>Borderea chouardii</i>	Pyrénées (Espagne)	Falaise accessible	> 300 ans	García <i>et al.</i> (2002)
	<i>Campanula calaminthifolia</i>	Région méditerranéenne	NA	âge plus élevé en falaise	Davis (1951)
	<i>Campanula heterophylla</i>	Région méditerranéenne	NA	âge plus élevé en falaise	Davis (1951)
	<i>Campanula saxatilis</i>	Région méditerranéenne	NA	âge plus élevé en falaise	Davis (1951)
	<i>Primula palinuri</i>	Italie	Falaise de mer	Plusieurs dizaines d'années	De Micco et Aronne (2012) Aronne <i>et al.</i> (2014a)
Ligneux bas	<i>Hormathophylla macrocarpa</i>	France (Ariège)	Falaise	> 40 ans	Vergne <i>et al.</i> (2007)
Arbres	<i>Juniperus communis</i>	Finlande	Falaise	> 1000 ans	Kallio <i>et al.</i> (1971)
	<i>Juniperus phoenicea</i>	Gorges du Verdon (France)	Face de la falaise	1025 ans et 1140 ans	Larson <i>et al.</i> (1999a, 2000a, 2000b)
	<i>Juniperus phoenicea</i>	Gorges de l'Ardèche (France)	Face de la falaise	> 1467 ans	Mandin (2005)
	<i>Juniperus virginiana</i>	« Obled Wild and Scenic river gorge », Tennessee (États-Unis)	Pied de la falaise -Talus	767 ans	Walker <i>et al.</i> (2010)
	<i>Juniperus virginiana</i>	« Obled Wild and Scenic river gorge », Tennessee (États-Unis)	Pied de la falaise -Talus	863 ans	Walker et Parrisher (2004)
	<i>Taxus baccata</i>	(Royaume-Uni)	Face de la falaise	> 1052 ans	Larson <i>et al.</i> (2000b)
	<i>Taxus baccata</i>	Isère (France)	Face de la falaise	> 721 ans	François Lannes (comm. pers.)
	<i>Thuja occidentalis</i>	Escarpement du Niagara (Canada)	Face de la falaise	1890 ans	Larson et Kelly (1991)
	<i>Tilia cordata</i>	(Royaume-Uni)	Falaise accessible	> 1000 ans	Pigott et Hutley (1978) Pigott (1989)

Tableau 2.4 : Résumé des études publiées examinant l'effet de l'escalade sur la végétation de falaise. Modifié d'après [Clark et Hessler \(2015\)](#).

Référence	Lieu	Type de Roche	Variables étudiées	Utilisation	Degré de difficulté	Nombre de faces	Impact de l'escalade
Adams et Zaniewski (2012)	Péninsule de Sibley, Ontario, Canada	Grès	Lichens : composition, couverture et richesse	Escaladée vs non-escaladée	Débutant à Expérimenté	12	Réduction de la richesse en lichen, du couvert et différence de composition
Baur <i>et al.</i> (2007)	Jura, Suisse	Calcaire	Lichens : richesse spécifique, densité, couverture, composition / associations de lichens avec des escargots	Escaladée vs non-escaladée, intensité de l'escalade	Débutant à Expert (plutôt intermédiaire)	10	Pas de différence dans le total d'espèces de lichen, la densité, le couvert / l'escalade réduit la fréquence et la composition en espèce de lichens épiphitiques
Camp et Knight (1998)	Joshua Tree, Californie, États-Unis	Quartz monzonite	Plantes vasculaires : richesse spécifique, fréquence, couverture	Pas d'escalade, escalade modérée, escalade intense	NA	18	Réduction de la richesse spécifique et de la densité avec l'augmentation de l'utilisation pour l'escalade
Clark et Hessler (2015)	Gorges de New River, ouest de la Virginie, États-Unis	Grès	Plantes vasculaires, lichens, bryophytes : richesse spécifique, abondance, composition	Escaladée vs non-escaladée, intensité de l'escalade	Débutant à Expert	111	Réduction de la richesse spécifique et de la densité surtout sur les lichens ; pas de différence dans la composition
Farris (1998)	Minnesota, États-Unis	Quartzite, basalte et rhyolite	Plantes vasculaires, lichens, bryophytes : couverture	Escaladée vs non-escaladée	NA	3	Réduction de la couverture végétale
Kelly et Larson (1997b)	Escarpement du Niagara, sud de l'Ontario, Canada	Calcaire dolomitique	Densité des arbres et structure d'âge	Escaladée vs non-escaladée	Débutant	7	Densité d'arbres réduite. Classes d'âge réduites pour les plus jeunes et les plus vieux. Dommages visibles sur les arbres
Kuntz et Larson (2006a)	Escarpement du Niagara, sud de l'Ontario, Canada	Calcaire dolomitique	Plantes vasculaires, lichens, bryophytes : richesse spécifique, abondance, composition	Escaladée vs non-escaladée	Intermédiaire à Expert	24	Les différences dans la végétation sont modérées par la microtopographie et ne sont pas reliées à l'escalade

Tableau 2.4 (suite)

Références	Lieu	Type de Roche	Variables étudiées	Utilisation	Degré de difficulté	Nombre de face	Impact de l'escalade
McMillan et Larson (2002)	Escarpement du Niagara, sud de l'Ontario, Canada	Calcaire dolomitique	Plantes vasculaires, lichens, bryophytes : richesse spécifique, fréquence, couverture	Escaladée vs non-escaladée	Débutant	50	Réduction de la densité des plantes vasculaires mais pas de différence en pourcentage de couverture, de réduction dans la diversité des vasculaires et des bryophytes ; pas de différences chez les lichens
Müller <i>et al.</i> (2004)	Nord du Jura, Suisse	Calcaire	Couverture végétale et espèces, distance par rapport aux voies d'escalade	Escaladée vs non escaladée	NA	12	Couverture végétale réduite près des voies d'escalades.
Nuzzo (1995)	Nord de l'Illinois, États-Unis	Dolomite	Position en falaise de <i>Solidago</i> , fréquence/abondance et taxonomie	Utilisée activement, précédemment utilisée, jamais ou rarement utilisée	NA	3	Réduction de la densité de <i>Solidago</i>
Rusterholz <i>et al.</i> (2004)	Jura, Suisse	Calcaire	Plantes vasculaires : couverture, diversité, composition	Escaladée vs non-escaladée	NA	4	Réduction de la couverture des plantes, de la densité spécifique et de la diversité ; pas de différence dans la composition des espèces
Vergne <i>et al.</i> (2007)	Ariège, France	Calcaire, Gneiss et Granite	Couverture végétale et relevé d'espèces	Étude avant et après équipement et un an après	NA	9	Diminution de la richesse spécifique lors de l'installation puis « reconquête »
Vogler et Reisch (2011)	Jura, Allemagne	Calcaire	<i>Draba aizoides</i> (rare) : structure de la population et variation génétique	Escaladée vs non escaladée ; densité des routes	NA	13	Réduction de la taille et de la fréquence; réduction de la variation génétique
Wezel (2007)	Jura, Allemagne	Calcaire	Plantes reliques glaciaires : <i>Saxifraga paniculata</i> et <i>Draba aizoides</i>	Escaladée vs non escaladée	NA	28	Effet de l'escalade positif sur <i>Draba aizoides</i> mais cela reste une menace

Tableau 2.5 : Résumé des études examinant la physiologie, l’anatomie, la morphologie et/ou la dendrologie des arbres et des arbustes poussant en falaise.

Référence, Localisation	Études	Principales conclusions
Briand <i>et al.</i> (1991) Escarpement du Niagara, Canada	Comparaison de l'architecture de <i>Thuja occidentalis</i> entre falaise et marécage : mesures de la hauteur, du diamètre basal et du diamètre de la couronne, de l'orientation du tronc à la base et à l'apex, du nombre d'axes, et du nombre de points de contact avec le substrat.	<ul style="list-style-type: none"> • Il n'y a aucune différence biométrique des arbres entre les sites et entre les habitats (marécage et falaise).
Larson et Kelly (1991) Escarpement du Niagara, Canada	Échantillonnage de populations de <i>Thuja occidentalis</i> sur les falaises (dont neuf sites échantillonnés de façon intensive). 872 arbres prélevés (1254 carottes ou sections).	<ul style="list-style-type: none"> • Les falaises des escarpements du Niagara supportent des écosystèmes forestiers parmi les plus vieux, les plus vastes et les plus intacts d'Amérique du Nord.
Matthes-Sear et Larson (1991) Escarpement du Niagara, Canada	Comparaison des habitats (falaise et marécage) : mesures de l'augmentation annuelle de la hauteur du diamètre basal, mesure de la photosynthèse et des nutriments contenus dans les feuilles (azote, magnésium, potassium, phosphore et calcium) de <i>Thuja occidentalis</i> .	<ul style="list-style-type: none"> • Les niveaux de nutriments sont au-dessus des valeurs considérées comme limitantes. • Différences entre les sites (photosynthèse, nutriments, croissance). • Le facteur contrôlant la croissance de <i>Thuja occidentalis</i> n'est pas l'habitat mais le site, donc pas de différenciation d'écotype.
Kelly <i>et al.</i> (1992) Escarpement du Niagara, Canada	Morphologie de <i>Thuja occidentalis</i> sur les falaises. Mesure du taux de croissance, de l'âge et de la mortalité cambiale.	<ul style="list-style-type: none"> • Peu d'arbres ont leur cambium intact après 100 ans et la plupart ont perdu la moitié de leur cambium entre 130 et 280 ans. • Les caractéristiques de ces arbres sont similaires à celles de <i>Pinus longaeva</i>. • Une chronologie de 344 ans a pu être construite.
Matthes-Sear <i>et al.</i> (1992) Escarpement du Niagara, Canada	Comparaison entre les marécages et les falaises et entre deux espèces (<i>Thuja occidentalis</i> et <i>Acer saccharum</i>). Mesures des nutriments contenus dans les feuilles (azote, magnésium, potassium, phosphore et calcium) et de la colonisation des mycorhizes.	<ul style="list-style-type: none"> • Il y a des différences entre les espèces mais pas entre les habitats. • L'absence d'<i>Acer saccharum</i> sur le haut des falaises et la présence de <i>Thuja occidentalis</i> ne sont pas dues à des limitations imposées par les macronutriments ou le manque de mycorhizes.
Briand <i>et al.</i> (1993) Escarpement du Niagara, Canada	Étude de l'âge et du taux de croissance sur l'anatomie des cernes chez <i>Thuja occidentalis</i> .	<ul style="list-style-type: none"> • La plasticité du diamètre radial des trachéides est un dispositif de sécurité qui réduit les risques d'embolie des arbres poussant sur des sites xériques.

Tableau 2.5 (suite)

Référence, Localisation	Études	Principales conclusions
Larson <i>et al.</i> (1993) Escarpement du Niagara, Canada	Étude de la mortalité partielle du cambium et de la mortalité des tiges chez <i>Thuja occidentalis</i> .	<ul style="list-style-type: none"> • Mise en évidence d'une architecture hydraulique sectorisée radialement. • Cette sectorisation favorise la survie de la plante dans un environnement hostile où les ressources sont éparpillées.
Kelly <i>et al.</i> (1994) Escarpement du Niagara, Canada	Analyses dendrochronologiques sur des <i>Thuja occidentalis</i> morts ou vivants de falaise et de talus.	<ul style="list-style-type: none"> • Réalisation d'une chronologie de 1397 années. • La croissance de <i>Thuja occidentalis</i> est corrélée négativement avec les valeurs des températures de l'année précédente (notamment les températures maximales de juillet et d'août). • <i>Thuja occidentalis</i> est une espèce intéressante pour les reconstructions dendroclimatiques étant donnée sa longévité.
Matther-Sear <i>et al.</i> (1995) Escarpement du Niagara, Canada	Étude chez <i>Thuja occidentalis</i> de la photosynthèse, d'élongation, de la croissance de la surface photosynthétique et de la croissance radiale en fonction de la disponibilité en eau et en nutriment (supplémentation en eau et en nutriment). Mesures de la biomasse, de la longueur des racines et des nutriments dans les feuilles.	<ul style="list-style-type: none"> • Le supplément en eau n'affecte pas <i>Thuja occidentalis</i>. • L'addition de nutriments affecte toutes les mesures de productivité (le phosphore est le nutriment qui a l'effet le plus important). • L'amplitude de ces effets est plutôt faible. Il doit exister d'autres facteurs limitants sur les falaises. • Les différences entre les individus ne sont pas expliquées par les caractéristiques des microsites.
Matthes-Sear et Larson (1995) Escarpement du Niagara, Canada	Extraction de <i>Thuja occidentalis</i> de la falaise. Mesures des paramètres des racines et des microsites. Mesure du taux de croissance des arbres.	<ul style="list-style-type: none"> • Les arbres poussent dans la roche où il y a peu ou pas de sol. • L'enracinement est peu profond. • Les racines ont été trouvées presque exclusivement dans les fissures de roches tendres, plus altérées, pénétrant les couches plus dures grâce à des crevasses. • L'absence ou la présence de sol n'affectent ni la croissance, ni la biomasse mais affectent le déploiement des racines. • La plasticité des racines sans perte d'efficacité d'absorption des nutriments est une des caractéristiques permettant à <i>Thuja occidentalis</i> de persister sur les falaises.

Tableau 2.5 (suite)

Référence, Localisation	Études	Principales conclusions
Larson et Melville (1996) Escarpement du Niagara, Canada	Comparaison de la structure du bois de <i>Thuja occidentalis</i> entre des arbres vivants et des arbres morts exposés à l'air ou submergés.	<ul style="list-style-type: none"> • L'impact du temps et de l'environnement sur le bois est plus faible qu'attendu. • Le bois de l'Holocène peut être utilisé pour augmenter les séries dendrochronologiques déjà bâties à partir des escarpements du Niagara.
Kelly et Larson (1997a) Escarpement du Niagara, Canada	Analyse de la structure d'âge et de la dynamique de la population de <i>Thuja occidentalis</i> sur les falaises.	<ul style="list-style-type: none"> • La densité d'arbres vivants est de 1003 individus par hectare. • Les arbres peuvent être très vieux et les arbres morts peuvent rester en place longtemps. • La structure d'âge ne montre aucune perturbation. Les falaises sont des habitats localement stables.
Matthes-Sear et Larson (1999) Escarpement du Niagara, Canada	Étude de la relation entre l'espace pour les racines, l'apport en nutriments, la croissance et la survie de jeunes plants de <i>Thuja occidentalis</i> .	<ul style="list-style-type: none"> • Il y a un découplage entre la croissance et la survie dans un environnement où il n'y a pas de compétition intraspécifique. • La survie des arbres n'est pas reliée à la croissance ; elle est d'abord contrôlée par l'opportunité de trouver un site sûr avec assez de volume pour les racines.
Larson <i>et al.</i> (1999a, 2000a) Lieux divers de la zone tempérée	Étude des falaises et des âges des arbres présents (espèces variées dont <i>Juniperus</i> , <i>Thuja</i> , <i>Taxus</i> , <i>Pinus</i> et <i>Quercus</i>)	<ul style="list-style-type: none"> • Les falaises dans les zones tempérées sont caractérisées par la présence de forêts anciennes vierges.
Matthes <i>et al.</i> (2002) Escarpement du Niagara, Canada	Étude de la présence et de la formation des bandes de tronc (« stem strips ») chez <i>Thuja occidentalis</i> en fonction de l'âge, du taux de croissance et de l'habitat	<ul style="list-style-type: none"> • La présence de bande de tronc est liée à l'âge mais pas au taux de croissance, ni à l'habitat. • La cavitation des trachéides est impliquée dans la formation des bandes de tronc. • Construction d'un modèle pour la formation de la bande de tronc pour les arbres grandissant dans des habitats hétérogènes.

Tableau 2.5 (suite)

Référence, Localisation	Études	Principales conclusions
Buckley <i>et al.</i> (2004) Escarpement du Niagara, Canada	Reconstruction des précipitations d'été du sud de l'Ontario en utilisant <i>Thuja occidentalis</i> .	<ul style="list-style-type: none"> Sept chronologies ont été développées, dont l'une remonte à 798 avant J.C.
Mandin (2005) Gorges de l'Ardèche, France	Exploration des falaises des gorges de l'Ardèche afin de récolter des troncs de <i>Juniperus phoenicea</i> morts.	<ul style="list-style-type: none"> Découverte de troncs morts de <i>Juniperus phoenicea</i> localisés sur des falaises inaccessibles dont le dénombrement de cernes donne les résultats suivants : 115, 290, 315, 465, 1200 et 1467 cernes.
Matthes et Larson (2006) Escarpement du Niagara, Canada	Étude de la dynamique de population en fonction des microsites et des conditions climatiques chez <i>Thuja occidentalis</i> .	<ul style="list-style-type: none"> Les microsites et le climat jouent un rôle sur l'émergence et la survie de jeunes plants. Peu de jeunes plants survivent au-delà de cinq ans. Plus la plante grandit, moins le climat est important pour la survie. La sécheresse et les chutes de pierres sont les causes les plus importantes de mortalité. Le nombre de sites sûrs est limité et cela contrôle les changements démographiques de la population dans le temps.
Matthes <i>et al.</i> (2008) Escarpement du Niagara, Canada	Prévoir les âges de <i>Thuja occidentalis</i> en fonction des variables des sites et des traits morphologiques.	<ul style="list-style-type: none"> Modèle qui peut prédire l'âge des arbres sans analyse des cernes à 78 %. Le but est l'utilisation de ce modèle pour la préservation des arbres.
Matthes et Larson (2009) Escarpement du Niagara, Canada	Étude de la formation des bandes de tronc ("stem strips") suite à la coupure ou l'excavation d'une partie du système racinaire de <i>Thuja occidentalis</i> vivant en falaise	<ul style="list-style-type: none"> L'excavation partielle de racine augmente la fréquence de formation des bandes de tronc contrairement à la coupe de racine. La majorité des arbres ne forment pas de bandes de tronc après le traitement des racines malgré une perte importante de racines (la durée d'observation s'étendant jusqu'à sept ans). L'atteinte aux racines permet d'expliquer la formation de la mortalité partielle du cambium mais d'autres mécanismes de formation des bandes de tronc doivent être impliqués.

Tableau 2.5 (suite)

Référence, Localisation	Études	Principales conclusions
Mandin (2013) Gorges de l'Ardèche, France	Étude du sexe de <i>Juniperus phoenicea</i> et de leur changement de sexe en fonction des conditions environnementales. Comparaison de falaise, de talus et de plateau.	<ul style="list-style-type: none"> • Les arbres peuvent être femelles ou bisexués mais aucun n'est mâle à long terme. Dans les conditions les plus difficiles, les populations sont plus mâles et plus instables. L'âge n'a pas d'influence sur le sexe.
Ciccarelli <i>et al.</i> 2015 Ile d'Elbe, Italie	Étude morphologique et écophysiological en réponse à l'environnement et aux saisons de 6 espèces dont <i>Myrtus communis</i> , <i>Quercus ilex</i> et <i>Rhamnus alaternus</i> .	<ul style="list-style-type: none"> • La combinaison des facteurs induisant un stress par une forte irradiance, de hautes températures et de faibles précipitations est intensifiée par le sol mince dont la capacité de stockage de l'eau est faible. • En hiver, le fort rayonnement solaire et les faibles températures n'affectent pas les performances des espèces étudiées.
Tang <i>et al.</i> (2015) Montagnes Daba, Chine	Étude de la structure d'âge et de la régénération de <i>Thuja sutchuenensis</i> .	<ul style="list-style-type: none"> • Taux de croissance de 0.5 à 1.1 mm par an. • Le plus vieil arbre avait 293 ans. • Espèce tolérante au stress mais pas à l'ombre.



PREMIÈRE PARTIE

Méthodes spécifiques au milieu, aire d'étude et espèce étudiée

CHAPITRE 3
Le scientifique sur la falaise

CHAPITRE 4
Les gorges de l'Ardèche

CHAPITRE 5
Présentation du genévrier de Phénicie

Photographie au dos de Guilhem Trouillas

Clues de Chabrières, Alpes de Haute Provence, 2012

3

Le scientifique sur la falaise



1. Quelques règles en milieu professionnel
2. Le matériel
3. L'installation des cordes et les techniques de progression sur cordes
4. Les risques et les difficultés engendrés par le milieu vertical

Le travail sur le terrain nécessite une préparation préalable. Le travail en milieu vertical ne fait pas exception. Nous aborderons les notions de base concernant le milieu vertical. Celles-ci ne sont pas suffisantes pour évoluer dans ce milieu sans une formation adéquate, des coéquipiers de confiance et une bonne dose de courage. L'utilisation de cordes permet d'accéder à des sites difficiles ou impossibles d'accès sans celles-ci, on parle alors de travaux en hauteur. Les techniques de progression sur cordes utilisées pour les travaux en hauteur sont relativement récentes (fin des années 1970). Elles suivent l'apparition des techniques de spéléologie alpine (Sounier, 2007). Les techniques de travaux en hauteur sont déployées sur des milieux artificiels, naturels ou mixtes. Elles diffèrent en fonction de ces milieux. Dans le cas de milieux naturels (falaise, talus et cavité souterraine), les techniques d'évolution sur corde et l'équipement vont ressembler à ceux de spéléologie.



Figure 3.1 : Formation cordiste avec mise en pratique du secours à une personne suspendue (21/02/2013). © Thierry Gauquelin

1. Quelques règles en milieu professionnel

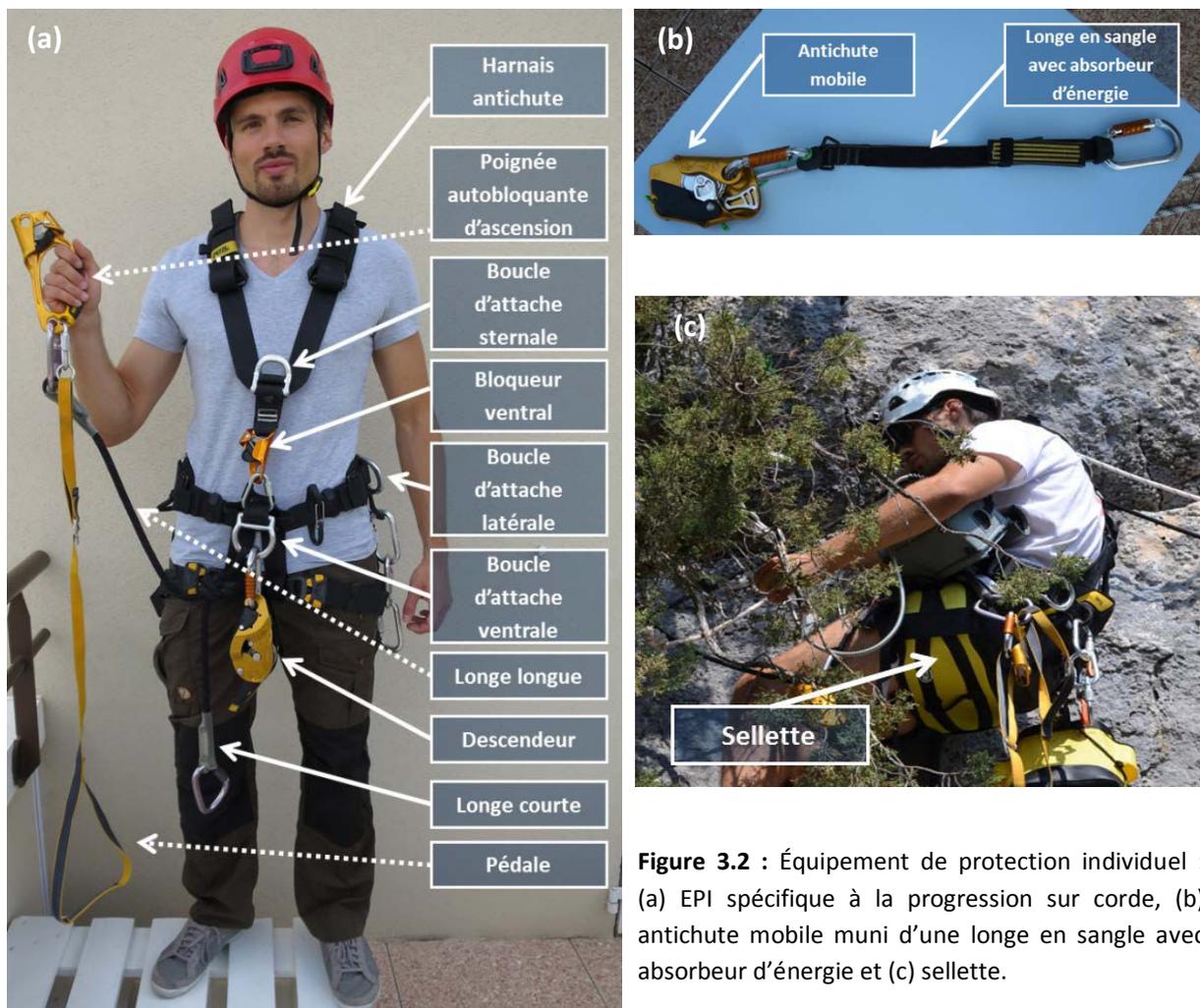
En milieu professionnel, les cordistes doivent maîtriser les techniques utilisées pour les travaux sur cordes. Pour cela, ils doivent suivre une formation permettant de valider leurs compétences. Durant la formation, les notions suivantes sont abordées : l'aptitude à l'équipement et au déséquipement, l'aptitude à la progression et au déplacement sur cordes et l'aptitude à secourir et à dé-suspendre une personne suspendue (Fig. 3.1). Le travail se réalise au minimum en binôme pour qu'une personne en difficulté puisse être secourue à temps. Les sangles du harnais peuvent rapidement

causer sur une personne inconsciente ou incapable de bouger des troubles de la circulation sanguine et conduire à une issue fatale. Le passage de l'inconscience à la mort s'opère en quelques minutes.

2. Le matériel

Pour progresser sur les cordes et pour protéger le cordiste contre les risques susceptibles de menacer sa santé et son intégrité physique, il doit avoir à disposition un équipement de protection individuel (EPI) et du matériel individuel spécifique aux travaux sur corde. L'EPI spécifique aux travaux sur cordes se compose (Fig. 3.2) :

- d'un **harnais antichute**. En plus de son rôle de siège, il joue un rôle majeur dans la sécurité. Il lie la quasi-totalité de l'équipement spécifique aux travaux en hauteur aux cordes et/ou aux sangles.
- d'un **descendeur**. Comme son nom l'indique, il permet de descendre le long de la corde. Il est fixé à la boucle d'attache ventrale du harnais à l'aide d'un mousqueton.



- d'un **bloqueur ventral** aussi appelé Croll®. Cet objet permet de se déplacer uniquement dans le sens de la montée et bloque tout mouvement vers le bas.
- d'une **poignée autobloquante d'ascension**. Elle se déplace dans le sens de la montée. Elle est reliée au harnais grâce à la longe longue (système de sécurité).
- d'une **pédale**. Elle est associée à la poignée autobloquante d'ascension et permet de mettre son pied lors de la montée sur corde. La remontée sur corde s'effectue avec les trois derniers éléments.
- d'une **longe courte** et d'une **longe longue** qui sont reliées à la boucle ventrale du harnais. Elles s'utilisent pour franchir des points de fractionnement et pour évoluer sur des mains courantes.
- d'un **antichute mobile** muni d'une longe en sangle avec absorbeur d'énergie (absorption d'une partie du choc). Il se déplace dans les deux sens et constitue un système d'arrêt de chute puisqu'il se bloque en cas de mouvement rapide vers le bas. Ce système de sécurité est placé sur une seconde corde.
- de divers **mousquetons**. Ils sont utilisés pour relier les divers équipements entre eux, installer les cordes, etc.
- d'une **sellette**. Elle permet d'apporter un confort lors d'un travail statique en position assise en diminuant l'effet des sangles sur la circulation sanguine au niveau des cuisses.

Le reste de l'équipement individuel, non spécifique aux travaux sur cordes, est constitué d'un casque, de chaussures de sécurité, de gants, de lampes frontales, etc. L'utilisation de cordes semi-statiques (de diamètre de 10 à 11.5 mm en accord avec le descendeur utilisé), de cordelettes et de sangles est indispensable. Les cordes sont souvent installées sur les parois à l'aide de mousquetons reliés à un dispositif d'ancrage composé de plusieurs éléments possibles : chevilles, goujons, broches, plaquettes (Fig. 3.3). Sur les falaises, les ancrages naturels sont fréquents (arbres, bracelet dans la roche, etc.). Ils permettent d'amarrer une corde sans percer la roche, à l'aide de sangles et de mousquetons. Dans certains milieux, il est important de ne laisser aucune trace du passage de l'Homme. Dans ce cas, les ancrages naturels et les ancrages non définitifs sont préférables. L'amarrage est constitué du système d'ancrage et du mousqueton sur lequel la corde est fixée grâce à un nœud. Les nœuds diffèrent en fonction des situations. Tous les équipements et les outils (appareils de mesures, stylo,

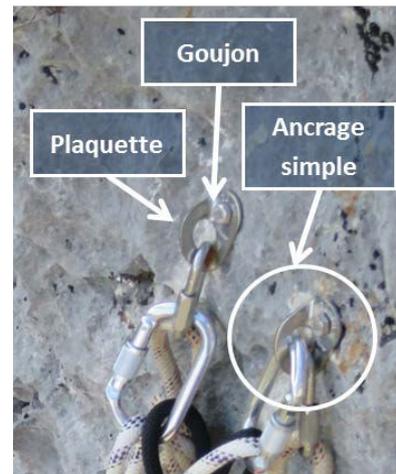


Figure 3.3 : Système d'ancrage simple composé d'une plaquette et d'un goujon. © Christophe Buquet

calepin, scie...) doivent être attachés par un moyen approprié pour éviter toute chute. Les parties tranchantes des outils doivent être isolées pour ne pas entrer en contact avec la corde.

3. L'installation des cordes et les techniques de progression sur cordes

L'installation des cordes doit permettre une évolution dans le milieu vertical en toute sécurité. Pour cela, il faut appliquer quelques règles simples. L'amarrage principal ou de tête doit être double (Fig. 3.4a). Les mousquetons doivent travailler toujours dans le sens de la longueur et être complètement fermés. Il faut éviter tous les frottements qui peuvent endommager la corde. Des ancrages intermédiaires doivent être utilisés pour empêcher les frottements ou rétablir la verticalité. Dans certains cas, ils seront eux aussi doublés. Lors de frottement, l'utilisation de protège corde est fortement

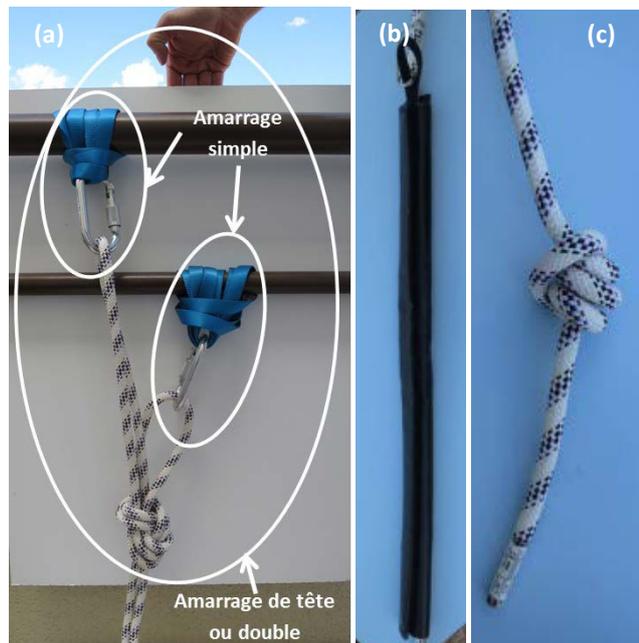


Figure 3.4 : (a) l'amarrage de tête, (b) le protège corde, (c) le nœud d'arrêt.

conseillé (Fig. 3.4b). Il faut installer une corde de sécurité pour l'antichute mobile. Sur l'extrémité de la corde à l'opposé de l'amarrage, un nœud d'arrêt est réalisé à cette extrémité pour éviter toute sortie de corde qui provoquerait une chute lors de la descente (Fig. 3.4c).

Dans notre cas, les techniques utilisées pour se déplacer dans les falaises sont la descente et la montée sur corde et la progression sur main courante. Pour la **descente**, la corde doit être placée correctement dans le descendeur. Le descendeur est ensuite refermé. Une main va actionner la poignée du descendeur (poignée qui permet de descendre plus ou moins vite et de bloquer et sécuriser sa position stationnaire). L'autre main saisit la corde en aval du descendeur pour relâcher la tension du brin de corde aval (Fig. 3.5a). Le descendeur glisse sur la corde uniquement si l'utilisateur met son poids dans le harnais.



Figure 3.5 : (a) Descente sur corde avec un descendeur l’D S (© Christophe Buquet), (b) et (c) montée sur corde, (b) la poignée est en bout de bras et la jambe dans la pédale est pliée et (c) le bloqueur ventral est remonté jusqu’à la poignée et la jambe dans la pédale est tendue.

Pour la **montée**, le bloqueur ventral, la poignée autobloquante et la pédale sont utilisés. La poignée autobloquante est engagée sur la corde. Elle est remontée pour être en bout de bras. La corde est insérée dans le bloqueur ventral et le pied est introduit dans la pédale. Un mouvement simultané créé par la poussée sur la pédale et la traction sur la poignée va permettre de supprimer la tension sur le bloqueur ventral (Fig. 3.5b-c). Il va pouvoir coulisser sur la corde afin d’arriver au même niveau que la poignée. Il sera à nouveau en tension sur la corde. Ce mouvement est répété autant de fois que nécessaire.



Figure 3.6 : Progression sur une main courante. © Jérémie Bruneau

Pour la **progression sur main courante**, les deux longes, la courte et la longue sont utilisées (Fig. 3.6). À tout moment, au moins l'une des deux longes doit être accrochée à la main courante. En complément, le cordiste peut utiliser la poignée autobloquante et la pédale quand la main courante est légèrement ascendante ou lors d'un passage difficile.

4. Les risques et les difficultés engendrés par le milieu vertical

Évoluer en milieu vertical comporte des risques. Les principaux sont les chutes de personnes et les chutes de projectiles (pierres, blocs, etc.). Pour comprendre les conséquences que peut avoir **la chute d'une personne**, il faut connaître deux notions :

- La force de choc ou force maximale d'interception. Elle correspond à la force subie par la personne au moment de l'arrêt de sa chute. Elle dépend de la nature de la corde (statique, semi-statique ou dynamique), du facteur de chute et du poids de la personne. Le rôle de la corde consiste à absorber une partie de l'énergie de la chute et ainsi diminuer la force de choc. Dans le cadre des travaux en hauteur, l'utilisation de cordes dynamiques qui peuvent subir un allongement important n'est pas possible. Cet allongement provoque des mouvements de « yoyo » qui rendent difficile la remontée sur corde. Le choix se porte sur des cordes semi-statiques qui ne sont pas aussi performantes pour amortir les chutes mais permettent une remontée sur corde efficace.
- Le facteur de chute. C'est le rapport entre la hauteur de chute de la personne et la longueur de corde utilisée pour enrayer la chute (Sounier, 2007). Ce facteur est compris entre 0 et 2. Au mieux un grimpeur se situe sous le point d'ancrage avec la corde tendue. La hauteur de chute est alors nulle ainsi que le facteur de chute. Au pire, le grimpeur est au-dessus du point d'ancrage avec une corde tendue. Dans ce cas, la hauteur de chute est égale à deux fois la longueur de corde et le facteur de chute vaut 2. C'est cet élément que le cordiste doit prendre en compte lors de son évolution en milieu vertical. Il est recommandé de limiter ce facteur de chute à 0.3 avec des cordes semi-statiques. En pratique, il doit veiller à ne jamais se retrouver au-dessus du point d'ancrage de la corde et travailler au maximum en tension sur la corde.

Le cordiste doit également rester le plus possible à la verticale de son point d'ancrage. Par exemple, si l'angle par rapport à la verticale est trop important et qu'il glisse, il est entraîné dans un mouvement pendulaire qui va le ramener sur l'axe de la verticale. Cela peut avoir de graves conséquences en fonction du facteur de chute, de la présence d'obstacle ou de zones dangereuses.

Les chutes de projectiles peuvent causer des dommages importants à la personne et au matériel. Le casque doit être porté en toute circonstance et équiper également les personnes qui travaillent en contrebas de la falaise. Un caillou qui tombe sur une corde au sol peut l'endommager et la rendre inutilisable. Une vérification du matériel est obligatoire pour la sécurité. Il est conseillé de vérifier le départ des cordes et d'enlever tous les éclats de roche désolidarisés de la paroi. Il est préférable de ne pas travailler sur la même verticale qu'une autre personne ou bien d'avoir recours à des délais appropriés entre les personnes. Et si malgré toutes les précautions, des projectiles tombent de la paroi, il faut se plaquer contre celle-ci et ne pas relever la tête.

Au-delà de ces risques, l'environnement limite les déplacements, les mouvements et les manipulations ainsi que leur durée. La gravité ne joue pas en votre faveur « sur » ce milieu. Vous serez inexorablement ramené à la verticale. Au contraire, les pieds dans le vide, toute poussée produite dans un sens vous écartera de votre objectif. Par conséquent, il faudra souvent adopter des positions jusqu'alors inconnues et prendre quelques secondes pour admirer les fabuleux paysages qui s'offrent à vous.

Maintenant que vous êtes familiarisé avec le milieu vertical et les travaux en hauteur, je vous donne rendez-vous dans les gorges de l'Ardèche.

4

Les gorges de l'Ardèche

1. Localisation et contexte géologique
2. Le climat
3. Les gorges de l'Ardèche, une zone protégée.
4. Les sites étudiés
5. Les espèces remarquables des parois des gorges de l'Ardèche

« On ne voit bien qu'avec le cœur. L'essentiel est invisible pour les yeux. »

Le Petit Prince d'Antoine de Saint-Exupéry

Pour papa, qui, à la lumière des étoiles me contait des histoires.

Pour Maman qui fait toujours des gâteaux.

1. Localisation et contexte géologique

Les gorges de l'Ardèche sont situées dans le sud-est du département de l'Ardèche (Fig. 4.1). L'Ardèche a incisé un canyon méandrique qui s'étire sur plus de 29 km entre Vallon-Pont-d'Arc et Saint-Martin-d'Ardèche (Pascal *et al.*, 1989 ; Mocochain *et al.*, 2009). Les parois rocheuses bordant l'Ardèche forment un profond canyon creusé dans les calcaires du Crétacé inférieur du plateau de Saint-Remèze formant un faciès Urgonien (Pascal *et al.*, 1989 ; Mandin, 2005 ; Mocochain *et al.*, 2009). Toutes les falaises du canyon qui bordent l'Ardèche appartiennent à ce faciès (Mandin, 2005). Les parois sont verticales, plus ou moins étagées avec des corniches et peuvent atteindre jusqu'à 300 m de hauteur totale (Cirque de Gaud ; Pascal *et al.*, 1989). Mocochain *et al.* (2006 ; 2010) attribuent à la crise messinienne l'intégralité du creusement du canyon de l'Ardèche. Le canyon comporte de nombreux méandres et ses parois renferment d'innombrables cavités naturelles (Pascal *et al.*, 1989). L'occupation de certains de ces sites par l'Homme remonte au Paléolithique moyen (Pascal *et al.*, 1989).

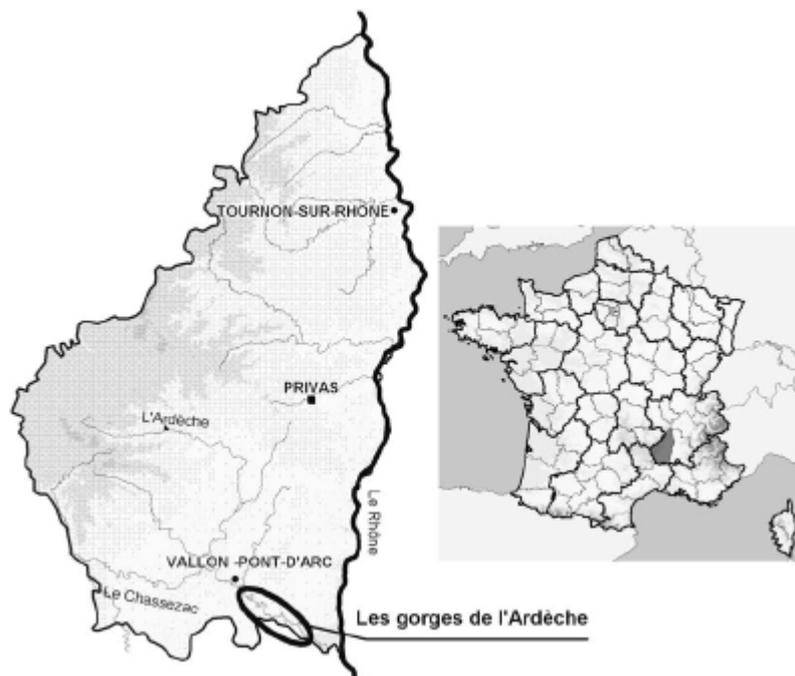


Figure 4.1 : Localisation des gorges de l'Ardèche. D'après Celle et Hugonnot (2012). La distance entre Privas et Vallon-Pont-d'Arc est de 40 km. Sur la carte du département de l'Ardèche, 1 cm représente 15 km.

2. Le climat

Le sud de l'Ardèche est en limite septentrionale du climat méditerranéen. Dans les gorges de l'Ardèche, c'est un climat à caractère méditerranéen qui règne, avec une sécheresse estivale marquée et un pic de précipitations automnal (Fig. 4.2). L'ensoleillement important est dû aux effets du mistral (Mandin et Peyronel, 2014). À l'Orgnac-l'Aven (alt. 230 m, sud des gorges), les précipitations moyennes annuelles et les températures moyennes annuelles entre 1970 et 1998 sont respectivement de 925.3 mm et de 13.3 °C.

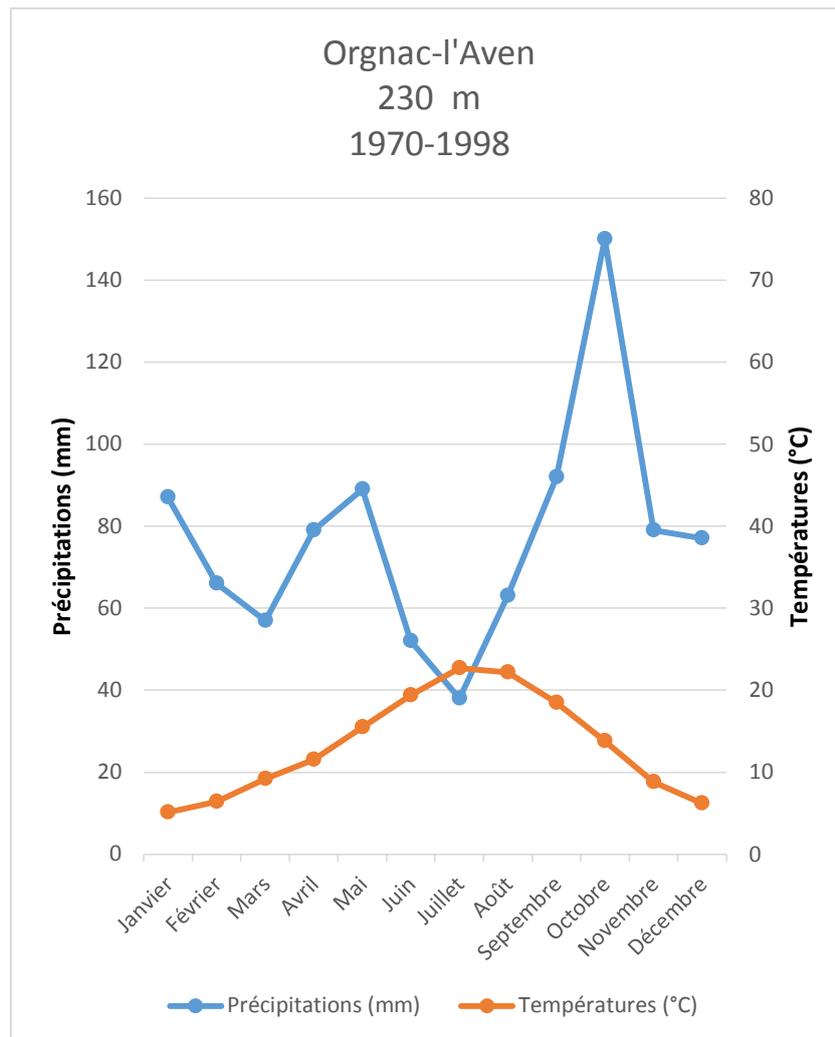


Figure 4.2 : Diagramme ombrothermique de l'Orgnac l'Aven de 1970 à 1998 à partir des données météorologiques de Météo France.

3. Les gorges de l'Ardèche, une zone protégée

La majeure partie des gorges de l'Ardèche fait partie de la Réserve Naturelle Nationale des Gorges de l'Ardèche (RNNGA). Cette réserve a été créée, en 1980, dans le but de préserver les espèces animales et végétales, leurs habitats et les formations géologiques remarquables car cette zone attirait de plus en plus de touristes pendant la période estivale. La RNNGA s'étend sur 1575 hectares (Fig. 4.3). En 1982, le site du Pont d'Arc a été classé à l'inventaire des monuments naturels de France (Mandin et Peyronel, 2014). La RNNGA est gérée par le Syndicat de Gestion des Gorges de l'Ardèche (SGGA).

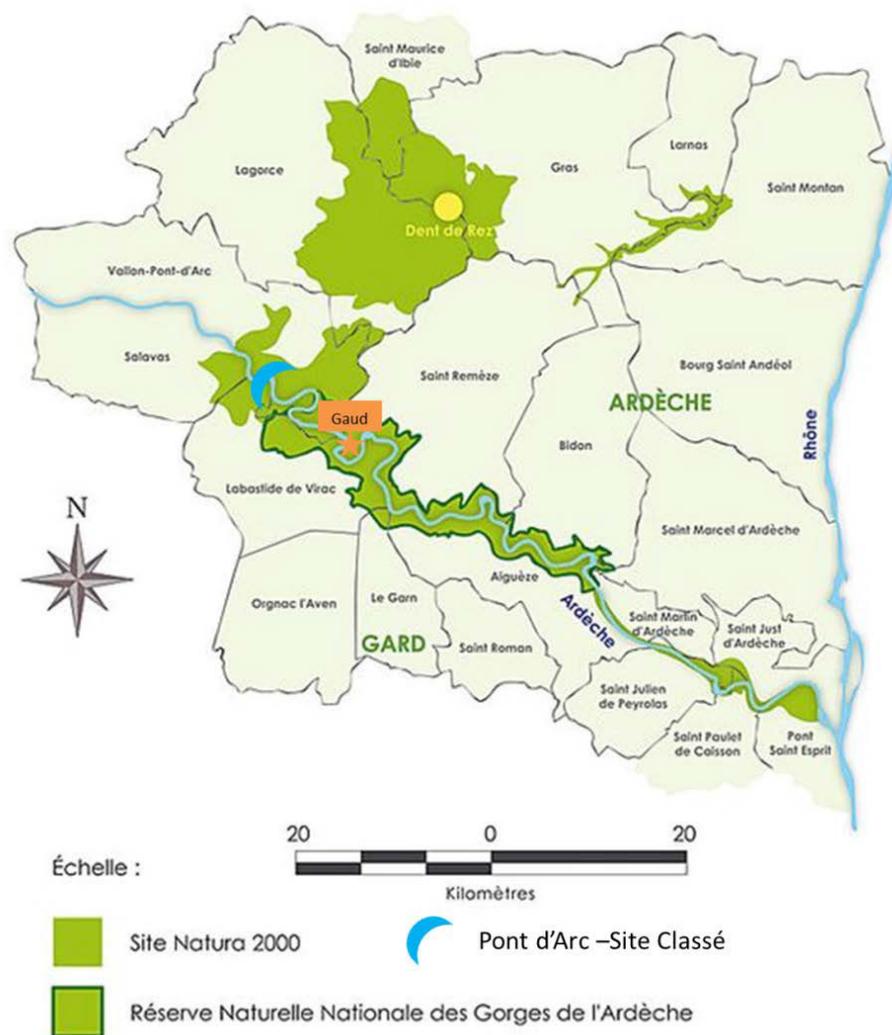


Figure 4.3 : Localisation dans les gorges de l'Ardèche des sites qui bénéficient d'une protection et du site d'étude de Gaud. Modifié d'après www.gorgesdelardeche.fr et Mandin et Peyronel, 2014.

4. Les sites étudiés

4.1. Les falaises étudiées et le plateau de Saint-Remèze

Les études menées dans les gorges de l'Ardèche ont nécessité d'évoluer sur quinze falaises différentes portant les noms de Huguenots, Pont d'Arc, Blachas, Grand Charmasson, Ebbo, Gaud sud, Gaud ouest, Autridge, Autridge sud, Morsanne, Manteau Royal, Cirque de la Madeleine, Templiers, Maladrerie, et la Rouvière

Le plateau de Saint-Remèze situé au nord des gorges de l'Ardèche (Fig. 4.3) est utilisé dans différentes expériences comme site témoin car il bénéficie d'un sol plus profond. Des prélèvements pour une étude de la croissance radiale comparée entre *Juniperus phoenicea* et *Buxus sempervirens* ont été aussi réalisés sur ce plateau de Saint-Remèze (les résultats ne sont pas présentés dans ce rapport).

4.2. Le site de Gaud : un site modèle

Le site de Gaud sud est choisi comme site modèle pour nos études. Il se trouve au cœur de la RNNGA (Fig. 4.3). En début de thèse, des plaquettes amovibles (pouvant être retirées après les expériences pour ne pas laisser de trace de notre passage) ont été installées pour permettre l'équipement de la falaise et la mise en place des cordes à chaque session de terrain. L'accès aux parois rocheuses et leur équipement est soumis à une réglementation. Les études scientifiques et techniques sont encouragées dans la RNNGA, mais nécessitent un accord du SGGA. Il nous a été permis à titre exceptionnel d'équiper cette paroi. Le prélèvement d'échantillons sur les arbres (rameaux, carottes) a fait l'objet d'une demande d'autorisation au préfet de l'Ardèche.

Les critères qui ont permis le choix de ce site sont les suivants. Le site possède les caractéristiques requises pour travailler en toute sécurité sur la falaise, l'équipement des cordes avant chaque session de terrain est pratique. L'accessibilité au site, à proximité d'un chemin qui rejoint la route principale des gorges de l'Ardèche permet d'acheminer le matériel facilement. Ce chemin descend jusqu'à l'Ardèche et au bivouac de Gaud. La falaise de Gaud sud abrite un grand nombre de genévriers de Phénicie et au pied de la falaise, cette espèce est également retrouvée dans des conditions où le sol est présent et plus profond. Cette falaise fait partie d'un étage de falaises entrecoupées de corniches plus ou moins larges. Les arbres au pied de la falaise étudiée sont présents sur une corniche très large (15-20 m) et légèrement pentue à certains endroits (Fig. 4.4). Pour plus de facilité, cet espace est nommé talus. La falaise étudiée a une hauteur comprise entre 15 et 30 m. Le plan des individus échantillonnés en falaise et sur le talus est illustré en figure 4.5. Les *J.*

phoenicea de falaise sont nommés avec la lettre « S » suivi d'un numéro et ceux de talus sont désignés par la lettre « T » suivi d'un numéro. L'exposition du site est prise en compte dans nos critères de sélection. La falaise et le talus sont exposés sud, ce qui entraîne des conditions de températures et d'ensoleillement plus stressantes pour les plantes par rapport à d'autres expositions. Le coût humain et temporel pour étudier d'autres sites et d'autres expositions était bien trop coûteux.

Les autres espèces arborées ligneuses présentes sur ce site en paroi sont *Buxus sempervirens*, *Pistacia terebinthus*, *Amelanchier ovalis* et en talus sont *Buxus sempervirens*, *Cercis siliquastrum*, *Juniperus oxycedrus*, *Phillyrea latifolia*, *Pistacia terebinthus*, *Quercus ilex* et *Quercus pubescens*.



Figure 4.4 : Falaise et talus du site de Gaud.

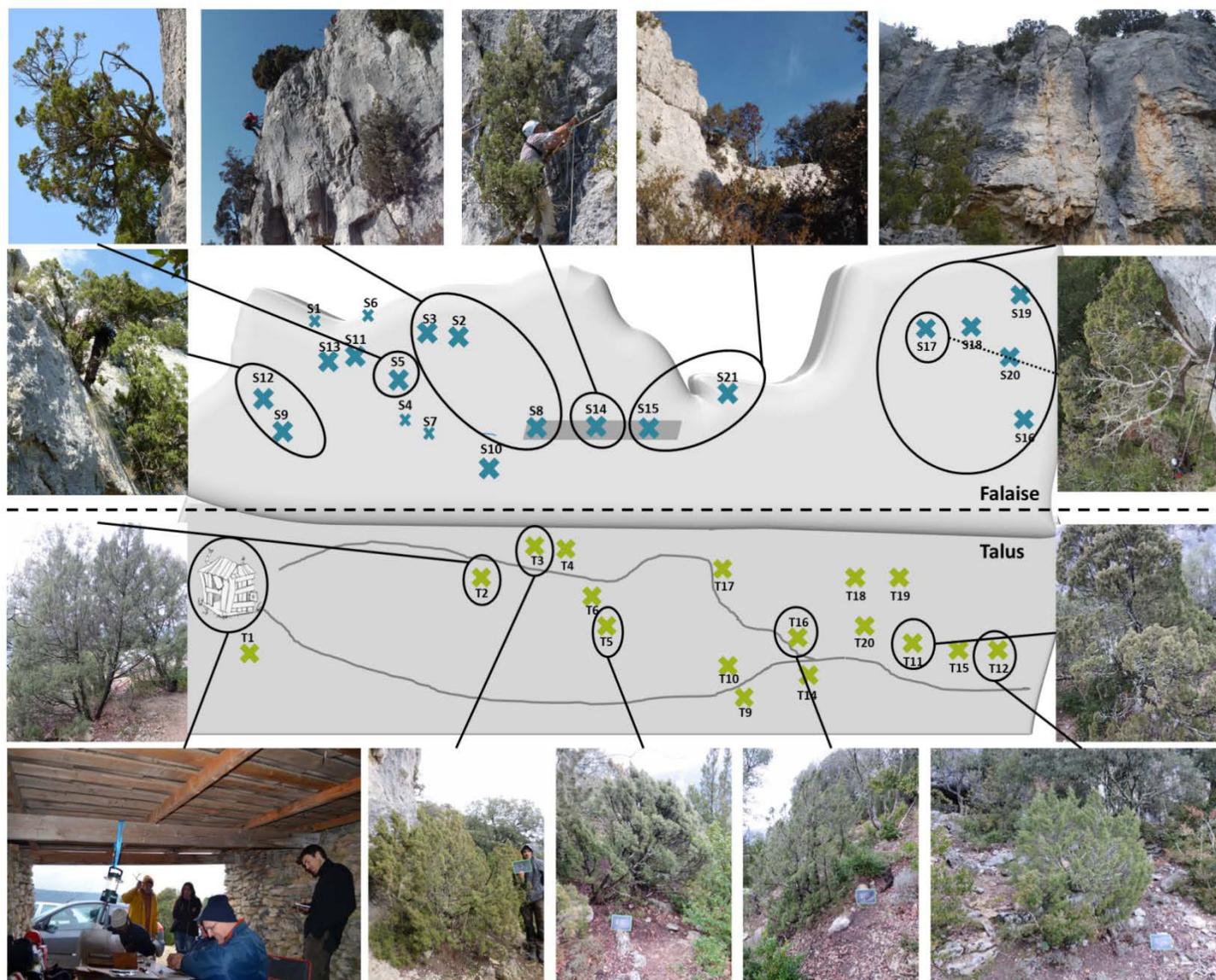


Figure 4.5 : Plan avec localisation des genévriers de Phénicie sur le site de Gaud sud (gorges de l'Ardèche). S : arbres de falaise (en bleu) et T : arbres de talus (en vert). La longueur de l'aire d'étude est de 100 m et la hauteur maximale de la falaise est de 30 m.

5. Les espèces remarquables des parois des gorges de l'Ardèche

Outre *J. phoenicea*, d'autres espèces remarquables se trouvent sur les parois des gorges de l'Ardèche :

- *Hormathophylla macrocarpa* est un petit chamaephyte qui est protégé sur l'ensemble du territoire français (Fig. 4.6). Il fait l'objet d'un suivi de population sur des falaises qui ont subi des perturbations liées à l'aménagement de la route et à la stabilisation de la falaise dans les gorges de l'Ardèche.
- *Biscutella cichoriifolia* se retrouve sur les parois des gorges de l'Ardèche. Elle est protégée en région Rhône-Alpes (Mandin et Peyronel, 2014).
- *Ephedra distachya* : il existe six individus dans la région Auvergne-Rhône-Alpes qui sont tous dans la région des gorges de l'Ardèche (Fig. 4.6). Il n'existe aucun individu femelle parmi eux (J.-P. Mandin, comm. pers.).
- *Asplenium petrarchae*, elle se retrouve dans les crevasses, les fissures des parois. Elle est rare en Ardèche.



Figure 4.6 : Falaise du Tunnel dans les gorges de l'Ardèche : à gauche *Hormathophylla macrocarpa* et à droite *Ephedra distachya*. © Marie Mathaux.

5

Présentation du genévrier de Phénicie

1. Systématique et distribution
2. Description
3. Aire de répartition en France, habitat et écologie

« - N'oublie jamais, celui qui croit savoir n'apprend plus. »

Le Pacte des MarchOmbres, Tome 1 : Ellana de Pierre Bottero

*Pour Roudzy, Léo, Aldo, Firsty et Junior
Mes compagnons de vie qui m'ont appris bien des choses.*

1. Systématique et distribution

Les genévriers sont des Gymnospermes qui appartiennent à la famille des Cupressacées et au genre *Juniperus* qui compte environ 67 espèces et 37 variétés (Adams *et al.*, 2010). À travers l'hémisphère nord, le genre *Juniperus* est un élément majeur des écosystèmes arborescents et arbustifs plutôt arides et semi-arides (Thorne, 1972 ; Adams, 2008 ; Farjon, 2005). *Juniperus phoenicea* L. appartient à la section *Sabina* comme le genévrier thurifère (*Juniperus thurifera* L.) et le genévrier sabine (*Juniperus sabina* L.).

La distribution de *J. phoenicea* couvre l'ensemble du bassin méditerranéen avec à l'ouest, le Portugal sur les côtes atlantiques et les montagnes de l'Atlas (Maroc ; jusqu'à 2400 m d'altitude). Elle est limitée à l'est par la Jordanie, la péninsule du Sinaï et l'Arabie Saoudite (le long de la mer rouge). Entre ces limites est et ouest, il se trouve en Espagne (dont les îles Baléares), en France (dont la Corse), en Algérie, en Italie (dont la Sicile et la Sardaigne), en Tunisie, en Lybie, en Croatie, en Grèce (dont la Crète), en Turquie, et à Chypre (Fig. 5.1 ; Adams *et al.*, 2014). Il est également trouvé en Macaronésie avec l'archipel de Madère et les îles Canaries (Farjon, 2005 ; Adams *et al.*, 2014).

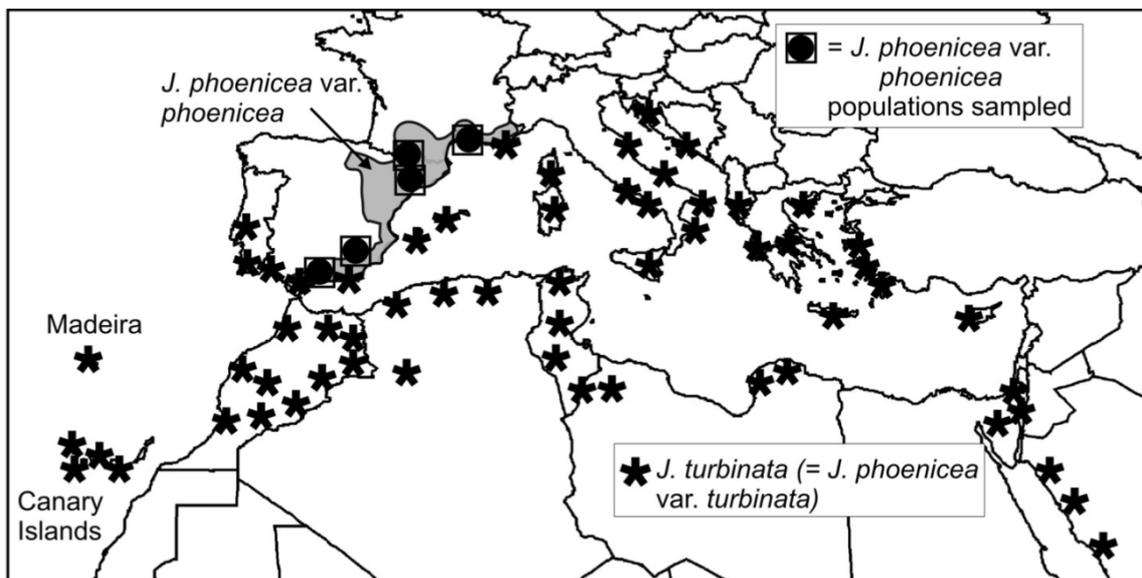


Figure 5.1 : Distributions de *J. phoenicea* sous espèce *phoenicea* et *turbinata* (adapté de Adams (2014) et de Lebreton et de Paz (2001)). La zone ombrée de gris montre la distribution générale de *J. phoenicea* (sous espèce *phoenicea*) et les cercles pleins à l'intérieur des carrés montrent les cinq populations de *J. phoenicea* échantillonnées dans l'étude d'Adams *et al.* (2014).

Juniperus phoenicea comprend deux sous-espèces avec une distribution propre. Les deux sous-espèces semblent se distinguer par le diamètre des cônes femelles aussi appelés galbules, le nombre de graines par galbule et la teneur en prodelphinidine au niveau des feuilles (Lebreton et Thivend,

1981 ; Lebreton et Rivera, 1988 ; Lebreton et de Paz, 2001). De récentes études génétiques viennent compléter la répartition des deux sous-espèces de *Juniperus phoenicea* :

- *J. phoenicea* L. subsp *phoenicea* est présent en France et en Espagne moyennes continentales. Il est dépourvu de prodelphinidine foliaire (Lebreton et de Paz, 2001). Les galbules ont un diamètre inférieur à 1 cm (entre 6-10 mm ; Rameau et al., 2008) et contiennent six à neuf graines d'après Rameau et al., (2008) et sept à dix graines d'après Pavon (2014). Dzialuk et al, (2011) et Adams et al. (2014) grâce à des études génétiques montrent également que la sous-espèce *phoenicea* est localisée dans le sud de la France et en Espagne (Fig. 5.2).

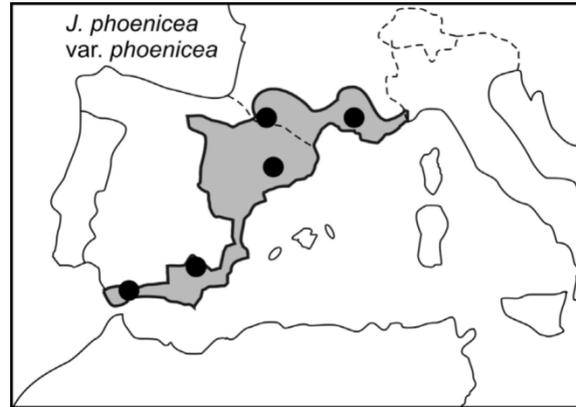


Figure 5.2 : Distribution de *J. phoenicea* sous espèce *phoenicea* (populations échantillonnées (cercles fermés)) d'après Adams et al. (2014)

- *J. phoenicea* L. subsp *turbinata*, où la prodelphinidine est présente (Lebreton et de Paz, 2001), possède des galbules avec un diamètre de 1 cm ou plus (12 mm ; Rameau et al., 2008) qui contiennent deux à quatre graines d'après Rameau et al., (2008) et quatre à sept graines d'après Pavon (2014). Il se retrouve sur l'ensemble de l'aire de répartition décrit précédemment pour la distribution de *Juniperus phoenicea*. Il coexiste avec la sous-espèce *phoenicea* en France et au sud de l'Espagne (Fig. 5.1 ; Lebreton et de Paz, 2001 ; Adams et al., 2014). En Espagne, Arista et al. (1997) avaient déjà constaté leur coexistence en distinguant les périodes de dispersion du pollen des deux sous-espèces.

En France, la sous-espèce *phoenicea* a une distribution continentale (ex. : dans les gorges de l'Ardèche) et la sous-espèce *turbinata* est plutôt littorale (Lebreton et de Paz, 2001).

Le nom du genévrier de Phénicie résulte d'une traduction erronée. Ce genévrier n'est pas originaire de la Phénicie qui est l'actuel Liban. Le terme « *phoenicea* » vient du grec « *phoenikeos* » qui signifie « rouge pourpre » et fait référence à la couleur à maturité des cônes femelles de cet arbre (Mandin et Peyronel, 2014). Le genévrier de Phénicie est également appelé genévrier rouge ou cade endormi. En anglais, le nom utilisé est « Phoenician juniper ». La majorité des flores utilise le nom vernaculaire genévrier de Phénicie. Il en sera de même dans la suite de ce mémoire de doctorat.

2. Description

Le genévrier de Phénicie est un arbre ou un arbuste de 1 à 8 m de haut (Fig. 5.3 ; Rameau *et al.*, 2008) pouvant atteindre jusqu'à 12 m de haut (Farjon, 2005). La forme arbustive développe un grand nombre de tiges à proximité du sol. Il est en général très ramifié avec des rameaux à section cylindrique. La couronne est dense, plus ou moins conique chez les jeunes arbres. Elle s'élargit et devient irrégulière chez les arbres plus vieux (Farjon, 2005). Le bois est protégé par une écorce lisse brune rougeâtre ou grise qui se desquame en bandes étroites (Fig. 5.4 ; Farjon, 2005 ; Eckenwalder, 2009).



Figure 5.3 : Genévrier de Phénicie

Son feuillage est sempervirent⁸ avec, chez les jeunes individus, la présence possible de deux types de feuilles : en aiguilles (feuilles aciculaires ; Fig. 5.5 et Fig. 5.6) et en écailles (feuilles squamiformes ; Fig. 5.6 et Fig. 5.7). Chez les individus matures, les feuilles sont toutes, ou presque toutes, de type squamiforme. Les écailles sont de petite taille (de 1 à 2 mm de long ; Eckenwalder, 2009), très étroitement imbriquées, décussées par paire ou en verticille⁹ de trois (Vidakovic, 1991). Elles sont plaquées contre la tige, ovales et obtuses au sommet, bombées et sillonnées sur le dos (Fournier, 2000 ; Rameau *et al.*, 2008). La face dorsale de la feuille est glanduleuse (Rameau *et al.*, 2008).

Les cônes mâles aussi appelés chatons sont ovoïdes avec une taille comprise entre 4 et 6 mm (Fig. 5.7 ; Caudullo et de Rigo, 2016). Les cônes femelles sont globuleux, possèdent des écailles charnues et sont d'un brun rouge orangé à maturité. La maturité des galbules est atteinte au bout de deux ans (8-15 mm ; Fig. 5.7 ; Caudullo et de Rigo, 2016). Les cônes femelles en début de première année sont rose-violacé et ne dépassent pas 1 à 2 mm (Fig. 5.7). Les graines sont petites et pourvues

⁸ Se dit des plantes qui portent des feuilles vertes toute l'année (www.larousse.fr).

⁹ Disposition d'au moins trois feuilles au même niveau.

d'un sillon (Coste, 1937). L'expression sexuelle du genévrier de Phénicie est complexe. Il est décrit comme monoïque et parfois dioïque (Rameau *et al.*, 2008). Pourtant, une étude sur six années révèle que cette espèce varie d'un état annuel particulier de trioécie (appelé trimonoécie) à un état pluriannuel particulier de gynodioécie (appelé gynomonoécie ; Fig. 5.8 ; Mandin, 2013). La dispersion des graines se fait par un vecteur animal (oiseaux, fouine ; Fig. 5.9). Les graines présentent une dormance tégumentaire levée par le passage dans le tube digestif d'un animal (Mandin, 2007).



Figure 5.4 : Tronc de genévrier de Phénicie avec son écorce



Figure 5.5 : Jeune genévrier de Phénicie avec des feuilles en aiguilles



Figure 5.6 : Jeune genévrier de Phénicie avec des feuilles en aiguilles et en écailles



Cône femelle mature (fin de deuxième année)

Cône femelle non mature (début de première année)

Cône mâle en cours d'ouverture

Feuilles en écailles



Figure 5.7 : Branches de genévrier de Phénicie portant des cônes mâles et femelles en février (à gauche) et des cônes femelles matures (à droite). © Christophe Buquet et Coralie Mathaux

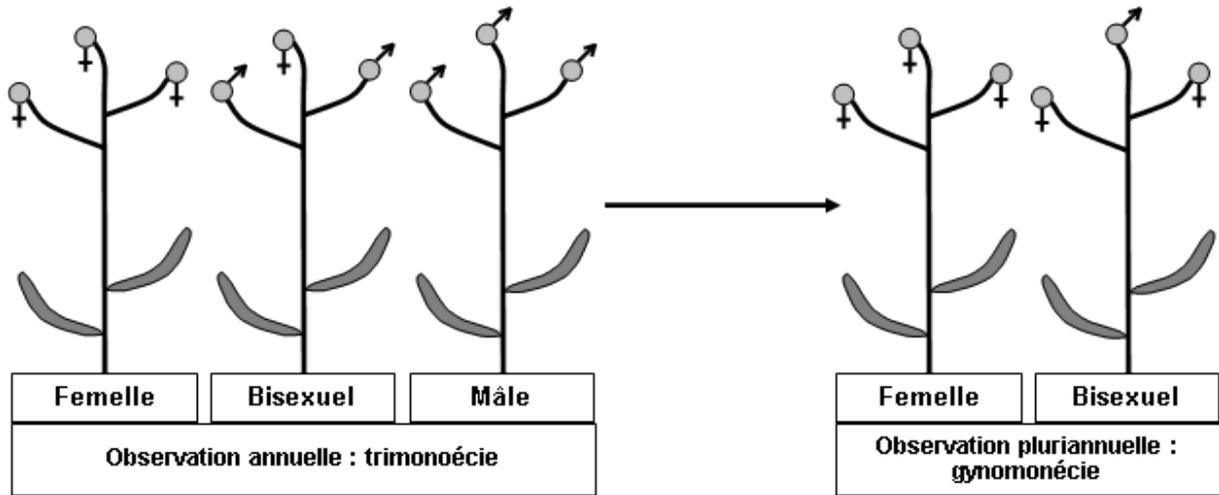


Figure 5.8 : Stratégie sexuelle de *Juniperus phoenicea*. Annuellement, la trimonoécie est observée. C’est un mélange constitué d’individus mâles, femelles et bisexués portant des fleurs séparées (à la différence de la trioécie dont les individus bisexués sont remplacés par des hermaphrodites où les fleurs mâles et femelles ne sont pas séparées). Pluriannuellement est observée la gynomonécie avec des arbres femelles et des arbres bisexués. Les observations montrent qu’il n’y a pas de mâle permanent. D’après [Mandin \(2013\)](#).

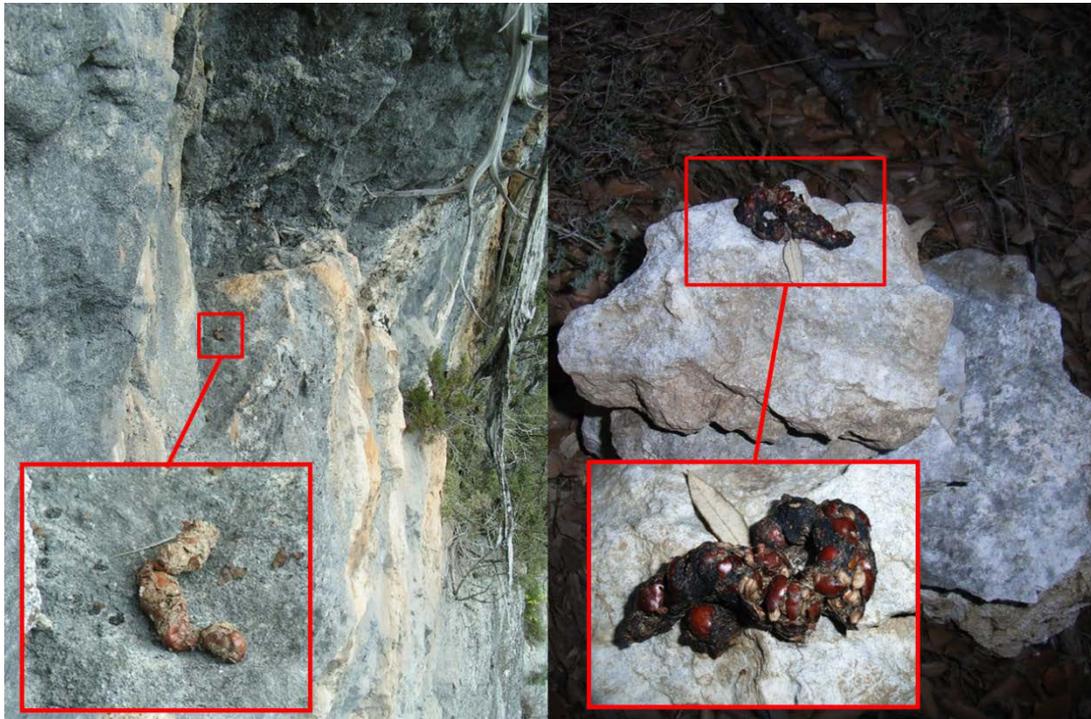


Figure 5.9 : Déjections de fouine (*Martes foina*) en falaise (à gauche) et sur des cailloux au sol (à droite). Elles contiennent des galbules de *Juniperus phoenicea*. © Jean-Paul Mandin

3. Aire de répartition en France, habitat et écologie

En France, l'espèce est localisée dans une partie de la moitié sud du territoire métropolitain du fait de son caractère thermophile (Fig. 5.10) et se rencontre jusqu'à 1200 m d'altitude (Rameau *et al.*, 2008). Le genévrier de Phénicie est une espèce qui se développe principalement sous un climat méditerranéen caractérisé par l'existence d'une période estivale chaude et sèche (Quézel et Médail, 2003). Dans le sud de la France, il est limité vers le nord par les basses températures et le manque de chaleur car c'est une espèce héliophile, xérophile et thermophile (Rameau *et al.*, 2008). En Ardèche, il se trouve en limite nord de son aire de répartition et pousse dans les garrigues chaudes et sur les parois du sud du département (Mandin, 2005).



Figure 5.10 : Aire de répartition de *Juniperus phoenicea* en France. D'après Vergne *et al.* (2007) ; Rameau *et al.* (2008) et www.tela-botanica.org.

Plante saxicline c'est-à-dire liée à un sol rocheux (Garraud, 2003), parfois squelettique, le genévrier de Phénicie est capable de se développer au niveau des fissures de rochers, des corniches, des falaises, des rochers littoraux, et dans des garrigues rocailleuses (Fig. 5.11 ; Rameau *et al.*, 2008 ; Farjon, 2005). Il affectionne plus particulièrement les substrats calcaires mais il est aussi observable sur le granite, le grès, la serpentine, les roches volcaniques ou encore sur les dunes de sable (Farjon, 2005).



Figure 5.11 : Genévrier de Phénicie dans un trou, dans la roche ou dans une fissure.



DEUXIÈME PARTIE

Longévité et structure de population des genévriers de Phénicie de falaise

CHAPITRE 6

Échantillonnage, préparation du bois et rappel sur le bois

CHAPITRE 7

L'âge des genévriers de Phénicie des falaises : mythe ou réalité ?

CHAPITRE 8

Structure de population des genévriers de Phénicie des falaises des gorges de l'Ardèche

CHAPITRE 9

Des vieux genévriers un peu partout dans le sud de la France ?

Photographie au dos de Guilhem Trouillas

Clues de Chabrières, Alpes de Haute Provence, 2012

6

Échantillonnage, préparation du bois et rappel sur le bois

1. Échantillonnage
2. Préparation des échantillons et acquisition et traitement des données
3. Le bois du genévrier de Phénicie
4. Les méthodes de datation du bois

*« Le seul, le vrai, l'unique voyage,
c'est de changer de regard »*

Marcel Proust

*À Samir, Tiffany, Claire et Claire,
mes amis d'enfance*

1. Échantillonnage

1.1. Prospections et sélections des individus à prélever

Dans le cadre de ce doctorat, différentes méthodes sont utilisées pour les expériences et les études menées. Même s'il est communément admis que le choix des individus doit être aléatoire, les individus sont sélectionnés en fonction des contraintes liées à leur accessibilité et au milieu, sur des parois autorisant un bon équipement en corde semi-statique, là où la roche est assez stable. Les prélèvements sur les parois sont effectués à l'aide d'un équipement pour les travaux en hauteur sur cordes (cf. chapitre 2). Le matériel utilisé pour les prélèvements, comme la scie et la tarière, doit être accroché au baudrier, pour éviter qu'il ne tombe dans le vide. Pour étudier l'âge et l'anatomie des cernes des arbres, il est prélevé :

- soit un tronc ou une branche de bois sur des arbres morts ou des organes morts d'arbres vivants. Ils sont extraits de la falaise puis sciés afin d'obtenir des sections transversales de bois.
- soit une ou plusieurs carottes sur un arbre vivant lorsque tout autre prélèvement s'avère impossible.

1.2. Prélèvements des carottes et des troncs en falaise

1.2.1 Prélèvements des carottes

La tarière est l'instrument utilisé pour prélever une carotte de bois (cylindre de bois formé à l'intérieur de la tarière lors de la pénétration de l'arbre) notamment pour étudier l'âge ou le taux de croissance de l'arbre. Les échantillons sont recueillis à l'aide d'une tarière de Pressler à deux filets d'une longueur de 30 cm qui permet d'extraire des carottes d'un diamètre de 5 mm. La tarière comprend trois pièces (Fig. 6.1). (1) Un manche pivotant muni d'un loquet qui permet de bloquer la



Figure 6.1 : Composition de la tarière de Pressler : (1) le manche, (2) la mèche et (3) la cuillère.

mèche. (2) Une mèche qui est un cylindre creux résistant à la torsion qui se visse dans le tronc grâce à son filetage frontal (De Martin, 1974). Cette extrémité présente deux ou trois filets. Une tarière à deux filets diamétralement opposés est appropriée pour le sondage des bois durs : la vitesse de pénétration et le couple de torsion qu'il faut exercer pour l'enfoncer à une profondeur donnée sont réduits d'un tiers par rapport aux tarières à trois filets conçues pour des bois tendres (Perrin, 1984), d'où une diminution de la fatigue de l'opérateur. (3) Une cuillère qui permet de retirer la carotte de la mèche ou de la bloquer à l'intérieur de la mèche (Fig. 6.2). Lors de la pénétration de l'arbre, une main est placée tout près de la vrille et permet de diriger la sonde et l'autre main est au milieu du manche (Fig. 6.3a). Le bois étant très dur, il faut également utiliser un guide pour assurer la prise de la partie filetée de la tarière dans le tronc (Fig. 6.3b). Les prélèvements sont réalisés perpendiculairement au tronc à proximité du collet. La hauteur de prélèvement est déterminée par plusieurs facteurs :

- Pouvoir tourner le manche de la tarière, car les arbres sont souvent très tourmentés et proches de la paroi,
- Éviter les zones de compression du bois, les nœuds et les cicatrices,
- Éviter le cordon de bois vivant sur les arbres dont le tronc ne possède qu'une petite partie en vie, pour ne pas condamner l'arbre (Fig. 6.3c).



Figure 6.2 : Prélèvement d'une carotte sur un arbre de falaise des clues de Chambrière (Entrages, Alpes de Haute-Provence) à l'aide d'une tarière de Pressler et mise en place de la cuillère. © Frédéric Guibal



Figure 6.3 : Prélèvement d'une carotte à l'aide d'une tarière de Pressler : (a) position de carottage avec une main placée tout près du filetage frontal, (b) guide de carottage, (c) cordon de bois vivant sur un arbre de falaise et (d) position de carottage en falaise. © Christophe Buquet et Coralie Mathaux

La position pour le carottage doit être la plus confortable possible pour ne pas dévier la tarière et pour pouvoir déployer suffisamment de force pour enfoncer le filetage (Fig. 6.3d). C'est pour cette raison qu'est utilisé un accélérateur également nommé démarreur (Fig. 6.4). Il permet de placer les deux mains sur le manche et procure une stabilité et un bon alignement de la tarière. Sur les falaises, cet outil permet d'exercer une poussée du corps sur la tarière. Quand on ne peut pas poser les pieds sur la paroi et qu'on est complètement suspendu, il faut s'attacher à l'arbre pour ne pas reculer quand on pousse sur la tarière. Cela peut faire la différence entre l'obtention d'une carotte et un échec cuisant après 30 minutes de carottage. Enfin, pour préserver l'arbre des attaques éventuelles par des insectes et des champignons, le trou laissé par la tarière est généralement colmaté avec du mastic cicatrisant. Sur des individus souvent très vieux au bois très dense, des problèmes récurrents sont rencontrés : la détérioration de la tarière ou l'impossibilité de faire pénétrer la tarière dans le tronc. Pour cette raison, une mèche plus solide (« Dry wood borer », Rinntech) montée sur un perforateur à batterie est utilisée sur ces arbres (Fig. 6.5). La carotte obtenue offre un diamètre de 6 mm et subit moins de torsion.



Figure 6.4 : Prélèvement d'une carotte sur un arbre de falaise à l'aide d'une tarière de Pressler et d'un accélérateur sur la falaise de Gaud Ouest dans les gorges de l'Ardèche.

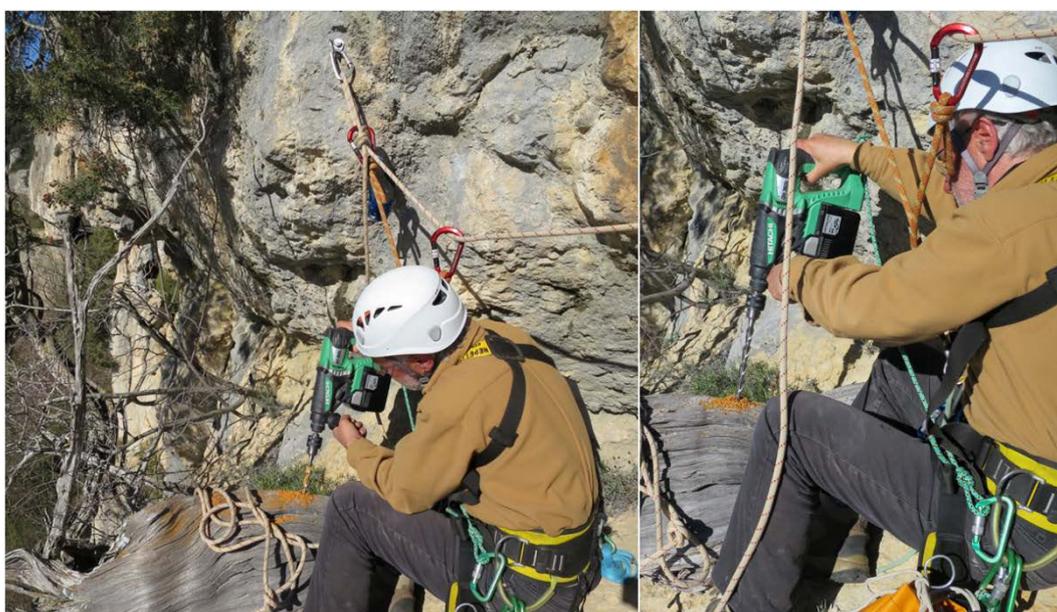


Figure 6.5 : Prélèvement d'une carotte sur un arbre de la falaise des Tunnels (gorges de l'Ardèche) à l'aide d'une mèche montée sur un perforateur.

Dans le chapitre 8, les morphologies des sections transversales de tronc et l'excentricité de la moelle seront abordées. Ces caractéristiques permettent d'expliquer pourquoi les carottes sur les genévriers de Phénicie des falaises sont souvent de mauvaise qualité. Sauf pour quelques individus peu déformés, les carottes traversent rarement tous les cernes et passent exceptionnellement par la moelle. Les meilleurs échantillons sont les disques de troncs ou de branches sur lesquels le dénombrement des cernes est plus facile. Néanmoins, sur des arbres vivants le prélèvement d'un tronc est impossible et le carottage reste la seule possibilité pour estimer l'âge. Les carottes et les sections transversales de tronc sont identifiées en fonction de la date et de la falaise de prélèvement. Les carottes sont rangées dans des pailles pour être transportées. Une perforation de la paille avec une épingle permet à l'air de circuler et évite la formation de moisissures. Le séchage des carottes se fait à l'air libre sur du carton ondulé ou sur une réglette de bois munie d'une gouttière sous presse afin d'éviter les déformations entraînées par le retrait du bois.

1.2.2 Prélèvements de branches et de souches mortes

Il faut tout d'abord sangler le tronc ou la branche que l'on veut prélever avant de les scier. Pour récupérer les troncs dont la taille et la masse sont élevées (Fig. 6.6), une technique de travaux sur cordes pour le déplacement de charge est mise en œuvre. Les cordes servent aux déplacements des troncs pour les hisser ou les descendre selon l'accès à la falaise. Il faut arrimer le tronc afin de



Figure 6.6 : Prélèvement d'un tronc mort sur la falaise de la Madeleine dans les gorges de l'Ardèche.

répartir sa masse. Pour le hisser, un système de poulie-frein est utilisé (Sounier, 2007). Ce système utilise une ou plusieurs poulies qui permettent de faire glisser la corde dans un sens ou dans l'autre et un bloqueur pour éviter que le tronc ne redescende quand on le hisse. Grâce à ce système, il est possible de stopper la progression de la charge à tout moment (Sounier, 2007). Des sections transversales sont ensuite prélevées. Les sections transversales de tronc constituent les échantillons les plus favorables au dénombrement des cernes car l'anatomie de l'espèce est complexe et présente des anomalies de croissance.

1.3. Mesures dendrométriques

Pour étudier ces arbres des falaises, différentes variables stationnelles et dendrométriques sont mesurées : le nombre, la forme et la torsion du ou des troncs, la hauteur de l'arbre, la circonférence et le diamètre au collet, la circonférence et le diamètre au point de carottage, le pourcentage de partie vivante de l'arbre. Tous les arbres ne subissent pas un carottage ou un prélèvement de branche ou de tronc mort, les plus petits sont uniquement mesurés. Lors du prélèvement, le type est répertorié (carottage, branche ou tronc). Pour tous les arbres, le microsite dans lequel ils sont insérés est précisé (fissure verticale, oblique ou horizontale, vire, replat, ou un trou). Toutes ces informations sont renseignées sur une fiche (**Annexe B**).

2. Préparation des échantillons et acquisition et traitement des données

2.1. Préparation des échantillons

Les échantillons de bois prélevés sont poncés afin de rendre lisibles les cernes d'accroissement annuel des arbres. Pour une meilleure lisibilité, les cellules axiales doivent être perpendiculaires au plan d'observation : les carottes et les sections de tronc sont positionnées pour que les cernes d'accroissement apparaissent contrastés sur le plan transversal (Stokes et Smiley, 1968).

Certaines carottes abîmées lors de l'extraction sont reconstituées. Toutes les carottes sont collées sur des réglettes de bois munies d'une gouttière centrale puis mises sous presse pour sécher sans se vriller. Pour obtenir un plan transversal bien lisible, les carottes et les sections transversales de tronc sont poncées à l'aide d'une ponceuse à bande statique en utilisant les grains 40, 80 ou 120 selon la fragilité de l'échantillon. Pour améliorer la lisibilité des cernes, elles sont polies avec des

papiers abrasifs de finesse croissante, du grain 80 jusqu'au grain 400. Ensuite, si la lisibilité n'est pas suffisante, on utilise la ponceuse vibrante avec des grains de 600, 800, 1000 voire 1200. Quand on passe à un grain plus fin, les stries du grain précédent doivent être au préalable impérativement effacées sinon elles demeurent visibles sur le plan transversal et gênent la lecture et le dénombrement des cernes.

2.2. Dénombrement des cernes

Le dénombrement des cernes est effectué sous loupe binoculaire à un grossissement allant de 40x à 240x. La lecture est faite de la moelle vers l'écorce et permet une estimation de l'âge des arbres. Les caractéristiques de ces cernes sont abordées dans le chapitre 7.

2.3. Correction de l'âge pour les carottes

Pour déterminer l'âge de l'arbre étudié le plus précisément possible à partir d'une carotte, il existe deux corrections à apporter au comptage de cernes. Chaque correction se justifie par un biais de mesure. Le premier biais est lié à l'absence de la moelle de l'arbre sur la carotte, le deuxième, à la hauteur à laquelle est effectué le carottage.

2.3.1 Correction de l'âge pour les carottes dont la moelle est absente

Lors du carottage, l'expérimentateur cherche à atteindre la moelle. Pour cela, il est en général conseillé de viser le centre géométrique du tronc. Le problème est que la moelle (centre anatomique) et le centre géométrique du tronc ne se confondent pas forcément. Dans ce cas, la moelle et les cernes à son voisinage sont absents de la carotte. Il est possible dans certains cas d'estimer la position de la moelle et donc le nombre de cernes manquants. Pour cela, est appliquée une méthode graphique basée sur les travaux de [Duncan \(1989\)](#). Une image avec échelle de la carotte est réalisée avec un scanner. Les cernes autour de la moelle sont supposés être circulaires avec une croissance radiale constante. À l'aide du logiciel ImageJ (v. 1.47r, National Institutes of Health, USA), plusieurs cercles ajustés sur les arcs de cercles représentés par les cernes présents sur la carotte sont dessinés. Grâce à cela, un centre moyen qui correspond à la position estimée de la moelle est obtenu. La distance manquante entre la carotte et la moelle estimée est mesurée. Cette distance est multipliée par le taux de croissance des cernes visibles les plus proches de la moelle (Fig. 6.7). Le nombre de cernes manquants jusqu'à la moelle est obtenu. Celui-ci est ajouté au nombre total de cernes visibles dénombrés sur la carotte.

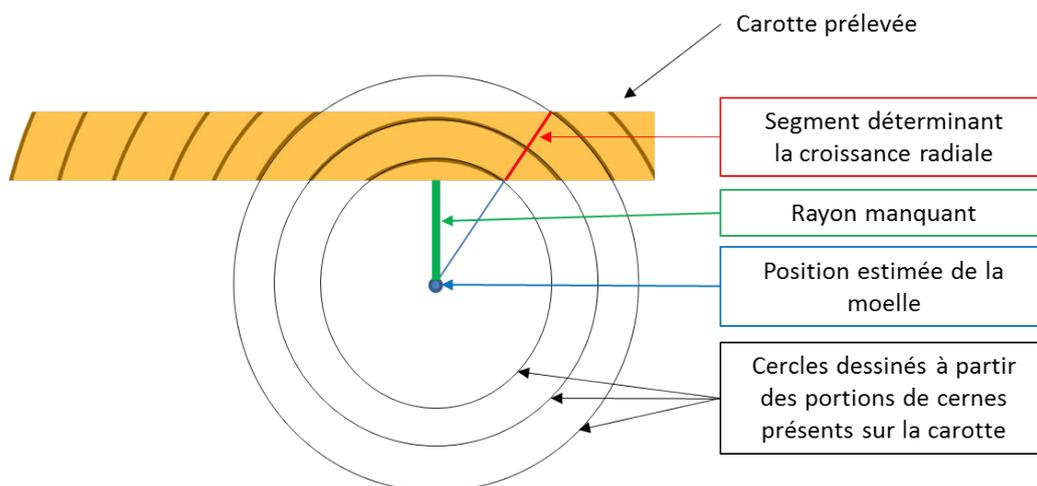


Figure 6.7 : Méthode graphique pour déterminer le nombre de cernes manquants jusqu'à la moelle lorsque celle-ci est absente.

2.3.2 Correction de l'âge liée à la hauteur du prélèvement

Une correction de l'âge est nécessaire car le carottage en falaise présente des difficultés techniques qui ne permettent pas toujours de faire un carottage proche du collet. Pour obtenir le nombre maximal de cernes et donc l'âge de l'arbre, le carottage devrait être effectué à ce niveau. La hauteur de carottage peut avoir un impact important sur le nombre de cernes obtenus sur la carotte. Dans le cas où la hauteur de carottage est supérieure à 5 % de la hauteur totale de l'arbre, il est important d'utiliser le facteur de correction de la hauteur pour corriger les cernes manquants (Kelly et Larson, 1997b). En supposant que la croissance apicale est constante, l'âge d'un arbre (A) est estimé à partir de la formule suivante (Fig. 6.8) :

$$A = Nc \times Ha / (Ha - Hc)$$

Où :

- **Nc** est le nombre de cernes comptés sur la carotte
- **Hc** est la hauteur de carottage
- **Ha** est la hauteur du tronc de l'arbre

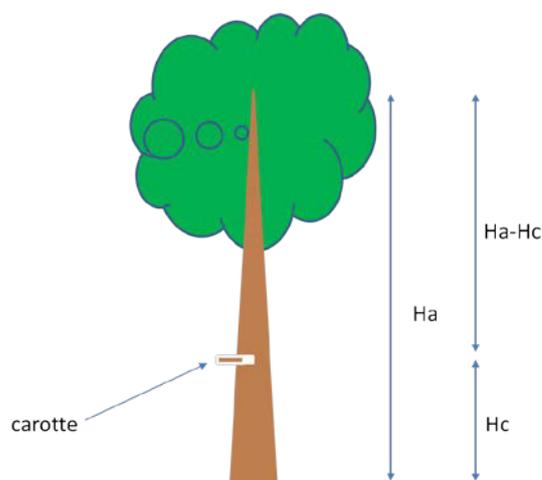


Figure 6.8 : Correction de l'âge de l'arbre par la hauteur.

3. Le bois du genévrier de Phénicie

3.1. Rappel sur le bois

Les renseignements sur la structure et l'anatomie du bois sont obtenus à l'aide de trois plans de référence : le plan transversal, le plan tangentiel et le plan radial (Fig. 6.9). Ils permettent de voir les différents éléments cellulaires constituant le bois et leur organisation.

La structure générale d'un tronc d'arbre est présentée dans la figure 6.10. En partant du centre (la moelle) et en allant jusqu'à la partie externe du bois (l'écorce), cinq zones sont observées : le duramen, l'aubier, le cambium, le phloème et l'écorce. La partie la plus interne du bois, appelée duramen, est la plus anciennement formée. Chez le genévrier de Phénicie, sa couleur varie d'un brun-rougeâtre à un brun-noirâtre ; il est constitué de cellules mortes dont les parois secondaires sont imprégnées de composés secondaires qui lui confèrent sa couleur. Entre l'écorce et le duramen se trouve l'aubier, composé des cernes les plus récents ; sa couleur est blanchâtre (Fig. 6.10).

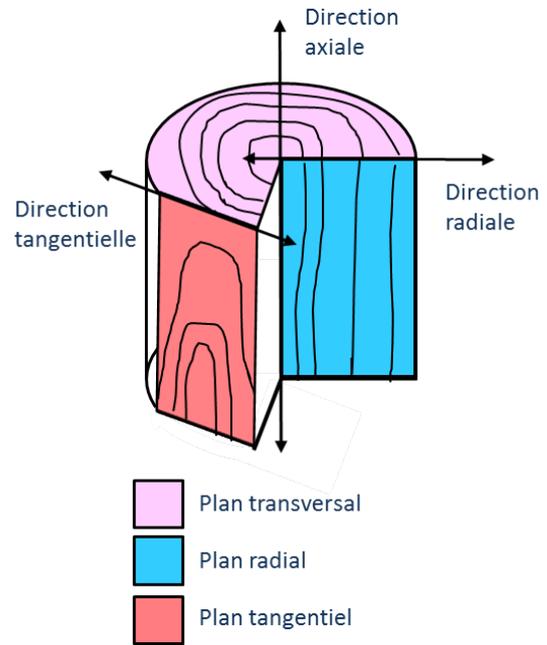


Figure 6.9 : Les trois plans de référence du bois sur un rondin de bois.

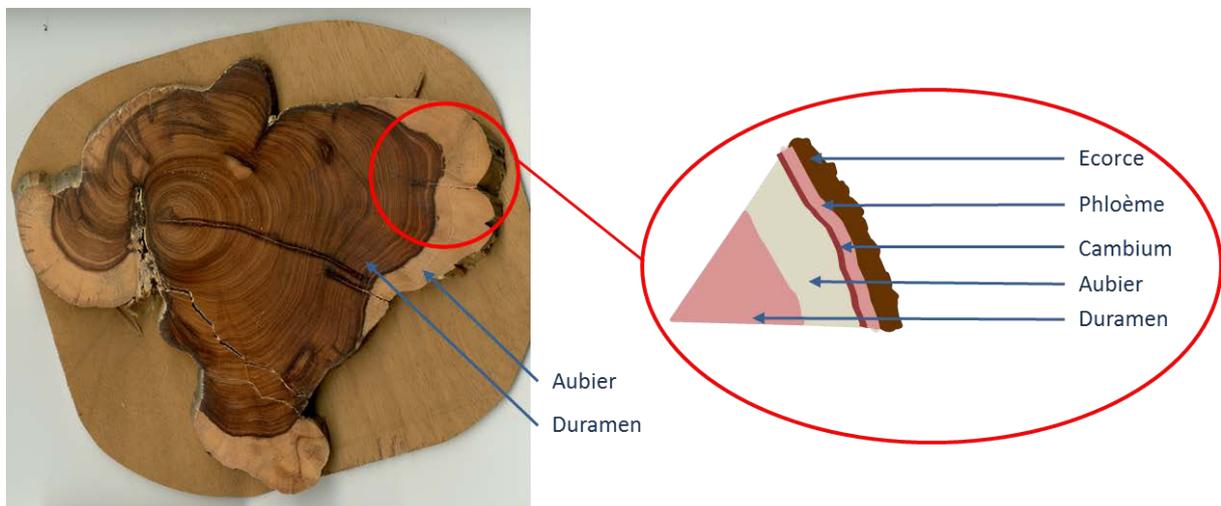


Figure 6.10 : Structure générale du tronc de l'arbre en section transversale.

3.2. L'anatomie et la structure du bois

90 % du bois des résineux est constitué par des trachéides axiales¹ (Fig. 6.11) qui remplissent le rôle de conduction de la sève brute et le rôle de soutien mécanique (Trouy, 2015). Le bois du genévrier de Phénicie est homoxylé² à duraminisation³ visible. Sa densité est égale à 0.855 kg dm⁻³ en maquis (Lavisci, *et al.*, 1989). En falaise, sa densité est voisine ou supérieure à 1 kg dm⁻³ selon l'âge de l'arbre (Mandin, 2007). Le cerne est divisé en deux compartiments (Fig. 6.11) : le bois initial et le bois final. Le bois initial, formé en début de saison de croissance, est constitué de trachéides à large diamètre et aux parois dont la faible épaisseur permet des échanges transmembranaires facilités par la présence de ponctuations aréolées (Fig. 6.12). Le bois final est formé plus tard et constitué de trachéides à petit diamètre et aux parois épaisses qui voient la fonction d'échange pratiquement disparaître. Elles ont un rôle de soutien pour l'arbre. La limite entre deux cernes est nette car la transition est abrupte. L'absence de canaux résinifères dans le bois est une caractéristique du plan transversal chez le genre *Juniperus* (Venet et Keller, 1987), retrouvée chez *J. phoenicea*.

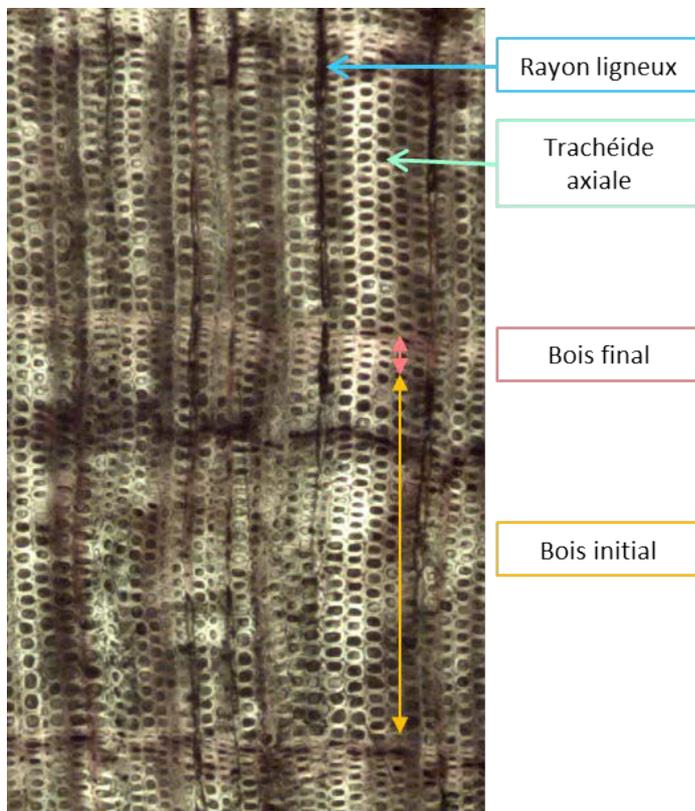


Figure 6.11 : Coupe transversale du bois de genévrier de Phénicie. © Christian Marschal

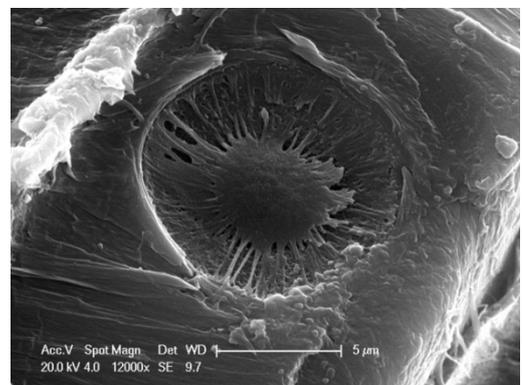


Figure 6.12 : Ponctuation aréolée de genévrier de Phénicie au MEB. © J.P. Mevy et C. Mathaux



Figure 6.13 : Cernes discontinus de bois de genévrier de Phénicie.

¹Trachéides axiales : cellules du bois les plus longues chez les gymnospermes. En coupe transversale, elles sont disposées en files radiales

² Homoxylé : bois constitué de cellules axiales homogènes, c'est à dire uniquement des trachéides et des cellules de parenchyme.

³ Duraminisation : processus de formation du duramen (www.larousse.fr)

L'accroissement du bois est souvent irrégulier et l'assise cambiale peut ne fonctionner que partiellement durant un certain temps : cela correspond à des cernes discontinus, partiellement absents (Fig. 6.13 ; Lemoine, 1966). Le bois des genévriers de Phénicie est caractérisé par plusieurs types de cellules : (1) les trachéides axiales citées précédemment sont des cellules allongées, fusiformes, effilées qui communiquent entre elles par les ponctuations aréolées situées sur leurs faces tangentielle et radiales (Lemoine, 1966) ; (2) les cellules de parenchyme axial et horizontal ; (3) un élément sécréteur caractéristique et fréquent chez les genévriers est le parenchyme vertical (Fig. 6.14) dont les cellules révèlent, en coupe transversale, des inclusions de résine dans leur lumen, ce qui leur donne une couleur foncée qui les fait ressortir sous forme de lignes tangentielle dans le cerne (Lemoine, 1966). À l'intérieur d'un cerne, deux, plus rarement trois lignes de cellules parenchymateuses peuvent être observées. L'examen du plan radial permet de distinguer les ponctuations simples, de forme cupressoïde, situées au niveau des champs de croisement, à l'intersection des trachéides axiales et des rayons ligneux (Lemoine, 1966 ; Fig. 6.15).

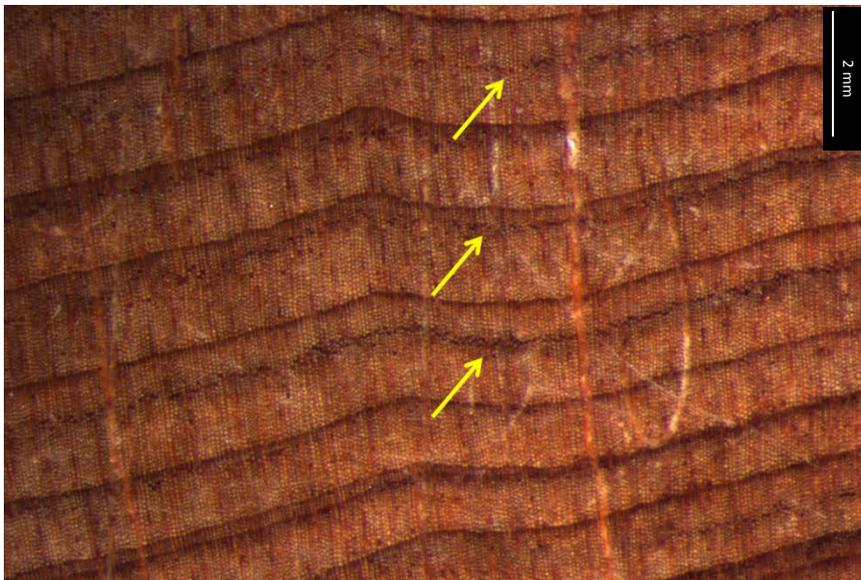


Figure 6.14 : Cellules de parenchyme vertical de bois de genévrier de Phénicie signalées par des flèches jaunes.

3.3. L'odeur

Le bois de genévrier de Phénicie est très odorant à cause de la présence d'oléorésine au niveau du parenchyme vertical (Rameau *et al.*, 2008). Cette odeur est prononcée et différente de l'odeur de la résine (Trouy, 2015). Cette propriété organoleptique aide à reconnaître l'essence à laquelle appartiennent des arbres morts.

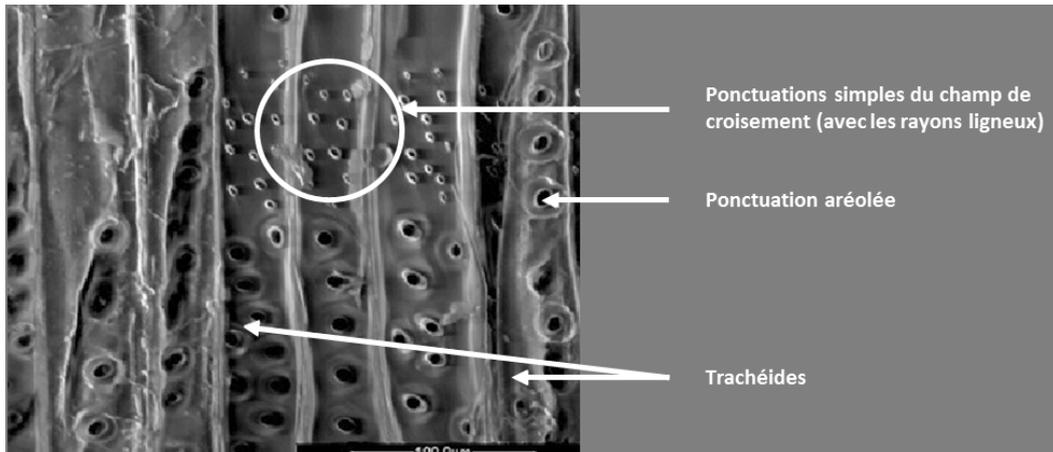


Figure 6.15 : Exemple de ponctuations simples du champ de croisement entre les rayons ligneux et les trachéides axiales sur un plan radial de bois d'épicéa. D'après [Huber, 2011](#).

4. Les méthodes de datation du bois

L'âge des arbres peut être obtenu en comptant le nombre de cernes présents sur une carotte ou une section de tronc. Néanmoins cette méthode dépend de l'espèce étudiée et peut parfois donner des résultats qui s'avèrent erronés. En effet, certaines espèces présentent des cernes doubles, des cernes absents ou partiellement absents. Les méthodes expliquées par la suite permettent la datation précise d'un échantillon de bois. Il est également fréquent de combiner ces différentes méthodes.

4.1. L'interdatation

Le principe d'interdatation repose sur l'utilisation de cernes caractéristiques (ou diagnostiques) dont la croissance a été marquée par des conditions environnementales particulières (locales ou plus vastes ; [Delwaide et Filion, 2010](#)). Ces cernes permettent de synchroniser des séries de cernes sur un ou plusieurs individus et de déceler la présence de cernes absents ou de cernes doubles qui nuisent notamment à la détermination de l'âge des arbres. Ces cernes caractéristiques peuvent présenter une croissance très faible ou très forte correspondant souvent à des événements climatiques (sécheresse, froids importants ou fortes pluies...). Il peut aussi s'agir de cernes pâles (l'épaississement des parois cellulaires du bois final est limité ce qui lui confère une teinte pâle), de cernes de gelée (les trachéides constituant les cellules du bois seront déformés lors d'une gelée qui survient pendant la saison de croissance), de faux cernes (le bois initial normalement constitué de cellules avec un diamètre de grande dimension et une paroi cellulaire fine peut contenir une ou plusieurs assises de cellules avec un diamètre moins important et des parois plus épaisses) et de cernes localement absents.

4.2. La datation au radiocarbone

Les explications qui suivent sont issues du livre « Radiocarbon Dating An Archaeological Perspective » de Taylor (1987) et d'un document explicatif produit par la CIRAM-Art (www.ciram-art.com).

Le carbone 14 (^{14}C) ou radiocarbone est un isotope radioactif du carbone dont la période radioactive (ou demi-vie) est égale à 5730 ans. Un organisme vivant assimile le carbone sans distinction isotopique, la proportion de ^{14}C par rapport au carbone total étant la même que celle existant dans l'atmosphère du moment. La datation par carbone 14 se fonde ainsi sur la présence, dans tout organisme vivant, de radiocarbone en infime proportion (environ un pour 10^{12} atomes de C). À partir de l'instant où un organisme meurt, les échanges avec l'extérieur cessent, la quantité de radiocarbone qu'il contient décroît au cours du temps selon une loi exponentielle connue (désintégration naturelle des atomes de carbone 14). Un échantillon de matière organique issu de cet organisme peut donc être daté en mesurant le rapport $^{14}\text{C}/\text{C}$ (C étant le carbone total). Ce rapport est mesuré directement par spectrométrie de masse. Cette méthode permet de dater des échantillons petits (moins d'un milligramme) et en un minimum de temps (en moins d'une heure).

L'âge carbone 14 conventionnel d'un échantillon de matière organique, exprimé en années « before present » (BP), est calculé en considérant les deux éléments suivants : (1) la période de désintégration du carbone 14 a été établie vers 1950 à 5568 ans ; or, depuis, des expériences plus précises ont été réalisées et donnent une période de 5730 ans ; (2) la date de référence à partir de laquelle est mesuré le temps écoulé depuis la mort de l'organisme a été fixée à 1950 par Libby.

Dès le début des années 1960, certaines divergences systématiques ont été observées, sur les mêmes échantillons, entre l'âge issu de la datation au carbone 14 et celui estimé par l'archéologie ou la dendrochronologie. En effet, il s'avère que suite aux variations du champ magnétique terrestre, le taux de production du radiocarbone naturel a varié au cours du temps. Par conséquent, les conventions choisies par Libby n'étant pas satisfaisantes, et la quantité globale de carbone 14 total dans la biosphère n'étant pas constante dans le temps, il est devenu nécessaire de construire des courbes de calibration en confrontant les datations obtenues par carbone 14 et celles données par d'autres méthodes telles que la dendrochronologie. Ainsi, on transforme à l'aide de ces courbes, l'âge BP en âge calibré ou calendrier exprimé sous forme d'intervalles chronologiques associés à un pourcentage de probabilité.

4.3. Le « wiggle-match dating »

La courbe de calibration du radiocarbone exprime la relation non linéaire entre l'âge ^{14}C et l'âge calendaire. Les variations de la teneur de l'atmosphère en ^{14}C au cours des temps géologiques se marquent sous la forme d'oscillations dans la courbe de calibration du radiocarbone. Ces multiples fluctuations affectent l'allure rectiligne de la courbe et allant jusqu'à la possible formation de plateaux. Dans ce cas, la date obtenue sera particulièrement peu précise car elle va correspondre à une multitude de dates possibles de notre calendrier. Pourtant, ces oscillations peuvent être un marqueur chronologique particulier (Guibal et Guiot, 2013). Ces oscillations (appelées en anglais « wiggles ») sont mises en correspondance grâce à une multiplication de dates ^{14}C sur une même section d'un tronc. Chaque datation est obtenue sur des segments contenant un ou plusieurs cernes et est séparée par un nombre de cernes connu. Cela permet par la méthode du WMD (Pearson, 1986) d'améliorer considérablement la précision de la datation par radiocarbone. En d'autres termes, le WMD, au lieu de calibrer séparément les dates radiocarbone obtenues, permet d'établir une correspondance graphique en recherchant le meilleur ajustement entre l'allure de cette série de dates ^{14}C et les variations de la courbe d'étalonnage d'où une datation plus précise.

7

L'âge des genévriers de Phénicie des falaises : mythe ou réalité ?

Le chapitre 7 correspond à un article accepté le 3 décembre 2015 et paru dans la revue n° 37 de *Dendrochronologia* en 2016.

En annexe C et D se trouvent les photographies complémentaires pour les typologies morphologiques des arbres et des sections de bois.

« Indubitablement, il y avait quelque chose de magique dans le sol de cette zone vallonnée, accidentée, qu'on connaissait – à cause de l'étrange coloration que prenait la flore locale – sous le nom de pays de l'herbe octarine. Par exemple, c'était l'une des rares régions du Disque à produire des variétés de plantes rétroannuelles.

Les plantes rétroannuelles sont celles qui poussent à rebrousse-temps. Vous les semez cette année et elles poussent l'année dernière.

[...]

Les cultivateurs rétroannuels étaient d'ordinaire des hommes costauds, sérieux, portés sur l'introspection et l'étude vigilante du calendrier. »

Les Annales du Disque-Monde, Tome 4 : Mortimer de Terry Pratchett

***Pour Tonton Yves et Tata Michèle
Merci de toujours nous prêter une oreille attentive***

Fiche de synthèse

Objectifs

Dater précisément les genévriers de Phénicie poussant sur les falaises des gorges de l'Ardèche et déterminer le statut annuel d'un cerne.

Méthodologie

Trois méthodes sont utilisées : **(1)** l'interdatation, menée sur différents rayons de la même section transversale de bois et sur différentes sections (cf. chapitre 6), **(2)** la datation au radiocarbone (^{14}C) de la moelle de six arbres pour déterminer l'âge de l'arbre (cf. chapitre 6). Cette méthode permet aussi la datation des segments de bois utilisés pour le « wiggle-match dating » (WMD). **(3)** La méthode du WMD permet de tester la différence entre le nombre de cernes comptés et les dates radiocarbone (cf. chapitre 6) obtenues par spectromètre de masse couplé à un accélérateur. Le WMD est mis en œuvre sur quatre sections (six à sept datations par section). La position relative de chaque datation dans la séquence de cerne complète est donnée par un comptage des cernes sur chaque disque. Ce qui a permis d'obtenir des datations faites à des intervalles de cernes bien définis.

Principaux résultats et discussions

(1) Quatre caractéristiques du bois empêchent l'interdatation qui permet de déterminer un âge précis : une croissance radiale annuelle très faible, la présence de zones noircies par la présence de métabolites secondaires, de fréquentes fluctuations intra-annuelles de densité, la présence en grand nombre de faux cernes et de cernes partiellement absents. **(2)** Les datations au ^{14}C obtenues s'étendent entre 2520 ans et 295 ans avant le présent et sont très différentes de l'âge obtenu par le comptage des cernes. La différence minimale entre le nombre de cernes compté et l'âge calibré le plus récent est comprise entre au moins 15 ans et 1792 ans. **(3)** La différence entre la datation au ^{14}C et le comptage des cernes est faible pour la méthode du WMD. L'incertitude sur le nombre de cernes est faible. Les cernes absents sont possibles mais ils ne surviennent qu'en nombre limité.

Principales conclusions

La formation des cernes est annuelle et la croissance radiale est faible, donnant de vieux arbres rabougris. Il y a un nombre élevé de vieux arbres dans plusieurs populations de falaise d'Ardèche. De tels arbres sont peu communs dans le bassin méditerranéen particulièrement à basse altitude. Ils pourraient permettre de construire une chronologie d'un grand intérêt pour reconstruire le climat et l'environnement passés au moins au cours des 2000 dernières années.



Original article

Ancient juniper trees growing on cliffs: toward a long Mediterranean tree-ring chronology



Coralie Mathaux^{a,*}, Jean-Paul Mandin^b, Christine Oberlin^c, Jean-Louis Edouard^d,
Thierry Gauquelin^a, Frédéric Guibal^a

^a Aix Marseille Université – IMBE (Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Ecologie Marine et Continentale) – UMR 7263 CNRS AMU IRD UAPV, 3 Place Victor Hugo, 13331 Marseille Cedex 03, France

^b Société Botanique de l'Ardèche, Réserve Naturelle Nationale des Gorges de l'Ardèche, 2649 Route de St. Paulet, 30760 St. Julien-de-Peyrolas, France

^c Centre de Datation par le Radiocarbonate—UMR 5138 CNRS Université Claude Bernard Lyon I, 40 Boulevard Niels Bohr, 69622 Villeurbanne Cedex, France

^d Aix Marseille Université, CNRS, Ministère de la Culture et de la Communication, CCJ UMR 7299, 13094 Aix-en-Provence, France

ARTICLE INFO

Article history:

Received 6 July 2015

Received in revised form 25 October 2015

Accepted 3 December 2015

Available online 18 December 2015

Keywords:

Radiocarbon

Wiggle-matching

Extreme longevity

Cliff

Juniperus phoenicea

Stunted trees

ABSTRACT

Juniperus phoenicea is a tree that can grow on vertical cliff faces in dry and warm Mediterranean climate conditions. These trees are adapted to extreme growing conditions where the main constraints are verticality, compact hard limestone, and low water supply. They respond to these constraints via various specific features and high longevity. The objective of this study is to confirm whether or not their tree-rings are annual in order to specify growth strategies and accurately date these trees. Trunk morphology, anatomical wood anomalies and radial growth were analyzed on 53 trees in the Ardèche canyon. Crossdating of the ring widths using traditional dendrochronological techniques was unsuccessful, so radiocarbon dating of tree pith was used to assess tree age, and wiggle-match dating was used to test for differences between number of rings counted and radiocarbon dates. Radiocarbon dates span the period 2520–685 BP. Minimal difference between radiocarbon dates and ring counts was apparently small—missing rings occur, but not in large numbers. Tree-ring formation is annual and radial growth is low, which creates stunted old trees. Such old living trees are uncommon in the Mediterranean basin, especially at low elevation. They can provide long tree-ring chronologies back to 792–524 cal BC. Results from the radiocarbon dating indicate that accurate annual dating of these rings may be possible by cross-dating. *J. phoenicea* growing on cliffs offer a valuable model to better understand cliff population ecology and the functional responses of trees that can live in harsh environmental conditions.

© 2016 Published by Elsevier GmbH.

1. Introduction

Most forest ecosystems have been impacted by human civilizations on both spatial and temporal scales (Blondel and Aronson, 1999), but work by Larson et al. (1999, 2000) shows that cliffs support ancient, primary or virgin woodland, as cliff face habitats are too inaccessible to support anthropogenic disturbances. Trees that are able to grow on cliff faces have to support high abiotic constraints such as a limited root space, a low water storage capacity, and recurrent rockfalls (Larson et al., 1993; Matthes and Larson, 2006), but in turn they benefit from the absence of logging, fires, grazing, and competition from more aggressive level-ground vegetation. A study of 65 different temperate climate-zone cliffs

reported exceptional longevity in some treelike cliff species such as *Thuja occidentalis*, (Northern USA), *Juniperus virginiana* (USA), *Taxus baccata* (United Kingdom), *Juniperus phoenicea* (Verdon canyon, France), which can reach ages of over 1000 years (Larson et al., 2000). Other studies confirm this site-specific longevity: a 1890-year *Thuja occidentalis* was discovered in the Niagara Escarpment (Southern Ontario, Canada; Larson, 2001) and a 1500-growth-layer *J. phoenicea* was found in Ardèche canyon (South of France, Mandin, 2005).

J. phoenicea L. (family Cupressaceae) is a treelike shrub or small evergreen tree growing up to twelve meters tall (Farjon, 2005). Its geographic range extends from the Canary Islands and the Atlas mountains in Africa in the West, to Jordan and Saudi Arabia in the East (Dzialuk et al., 2011), where it thrives under Mediterranean climate. It is a heliophilous, xerophilous and thermophilous species (Rameau et al., 2008) of saxicline plant that is found on rocky soils or orthent in the Mediterranean region (Garraud, 2003). Two sub-

* Corresponding author.

E-mail address: coralie.mathaux@imbe.fr (C. Mathaux).

species are identified, *J. phoenicea* subsp. *turbinata* in populations of the coastal maritime areas and *J. phoenicea* subsp. *phoenicea* in all the other populations growing in hinterland landscapes up to 2500 m asl, such as on the slopes of the Atlas Mountains. It is a drought-tolerant, light-demanding tree characterized by pioneer properties (Quézel and Pesson, 1980; Quézel and Médail, 2003). The Ardèche marks the northern limit of its distribution on the right bank of the Rhône.

In the French Mediterranean region, populations of *J. phoenicea* tree can also grow on vertical and exposed limestone cliffs. These trees are adapted to extreme growing conditions where the main constraints are verticality and compact hard limestone that place strong mechanical stress on roots, which effectively limits both their growth and nutrients and water supply in dry and warm Mediterranean climate conditions. *J. phoenicea* tree colonizing these very harsh sites respond to these constraints via various specific features, one of which is a deformed gross architecture with slow and often asymmetric growth and a high proportion of strip-bark where trunk dieback is caused by partial cambium mortality. Stem or trunk stripping is known to occur in angiosperms and gymnosperms but is most common in the *Cupressaceae* family (Matthes et al., 2002). It is possible that this significant partial cambial mortality is triggered by hydraulic pathway sectoriality. Sectoriality means that there is no radial sap flow, i.e., each root only supplies the radial part of the crown to which it is connected (Mandin, 2006).

Trees can reach exceptional lifespans (Mandin, 2005). In the Mediterranean region, a major problem in achieving long tree-ring chronologies is the scarcity of long-lived trees which often results of anthropogenic impact (Luterbacher et al., 2012). A further problem is that a majority of the few long-lived trees in the Mediterranean Basin are evergreens that produce anatomical anomalies such as double rings (Cherubini et al., 2003), features that make cross-dating very difficult. However, some authors have proposed that tree rings of long-lived Mediterranean evergreens, such as *Juniperus* sp. and *Quercus ilex* L. can nevertheless be dated and used for dendrochronological studies (Cherubini et al., 2003; Campelo et al., 2007).

J. phoenicea demonstrates especially remarkable longevity and are abundant in the cliffs of the Ardèche valley. The longevity of these trees in such habitats potentially offers very long tree-ring series, but as with many other *Cupressaceae* species, there is persistent uncertainty over the annual status of a ring (Lemoine, 1966; Abdoun et al., 2005; Couralet et al., 2005). However, in another

evergreen cliff species in Canada, a 1397-year tree-ring chronology has been built, and radial increment was negatively correlated with the previous year's maximum summer temperature (Kelly et al., 1994).

The objectives of this study were to accurately date *J. phoenicea* growing on cliffs and determine the representativeness of a ring. For this purpose, three techniques are used: cross-dating, radiocarbon dating on the tree pith to determine the age, and wiggle-match dating to test for differences between number of rings counted and radiocarbon dates.

2. Materials and methods

2.1. Field study

This study was performed on vertical cliffs (altitude range 50–300 m) in the protected nature reserve of Ardèche canyon in Southeast France (Fig. 1) and its surroundings. Ardèche canyon (1575 ha) was classified as a nature reserve in 1980. This reserve encompasses eight towns, with Vallon-Pont d'Arc (118 m asl) upstream. Downstream of Vallon-Pont-d'Arc, the river Ardèche turns eastwards through the reserve to cross a vast plateau of Cretaceous Urgonian limestone, forming a meandering 300 m-deep 29 km-long canyon (Mocochain et al., 2009). All the cliffs along the river Ardèche form this deep limestone canyon. The plateau is covered by coppices and garrigue dominated by holm oak (*Q. ilex* L.) and box tree (*Buxus sempervirens* L.).

The study area is submitted to a Mediterranean climate with a pronounced summer drought and autumn rainfall peak. At Orgnac (230 m asl, south of Ardèche canyon), average annual precipitation and mean annual temperatures are respectively 925 mm and 13.3 °C (1970–1998).

2.2. Tree sampling

The fieldwork was carried out in two steps. First, the trees were surveyed using binoculars to locate potentially very old trees. The most important criterion to find ancient *J. phoenicea* is inaccessibility to humans, which has preserved these rocky cliffs against disturbances such as deforestation for centuries. The second criterion is the presence of very compact rock enabling trees to remain in place. The third criterion in a Mediterranean climate is the absence of slope at the foot of the cliff, which could expose tree to pow-

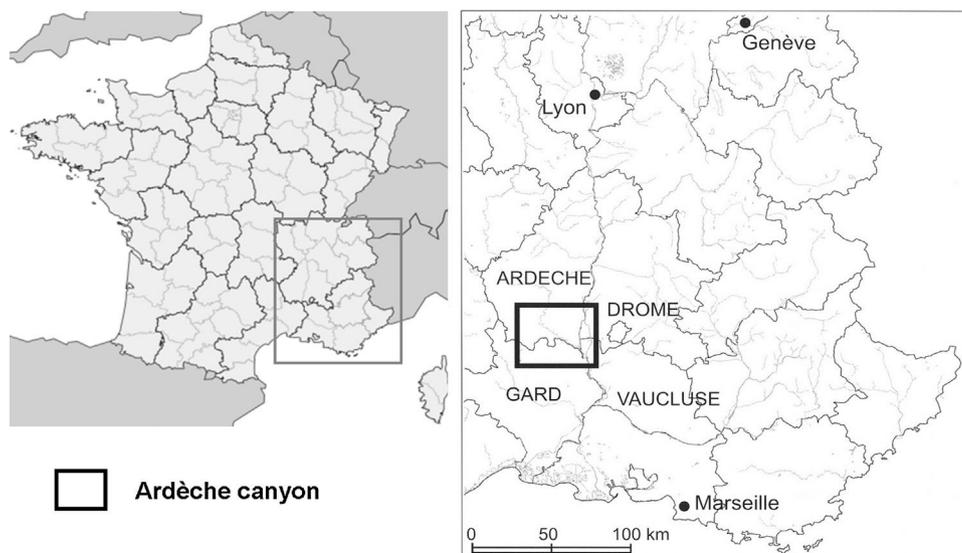


Fig. 1. Location of the Ardèche canyon (France). Courtesy of Christophe Gauchon.



Fig. 2. Tree morphology of *Juniperus phoenicea* growing on cliffs. (a) erect; (b) horizontal; (c) inverted; (d) inverted with roots growing upwards.

erful hot air convection in the event of severe forest fire (Mandin, 2005). Outside these criteria, Schweingruber (1993) argued that in different species, the oldest trees can be recognized by their appearance, size and shape. Matthes et al. (2008) later confirmed this hypothesis on *T. occidentalis* growing on cliffs by modelling the relationships between age, morphology, growth rate and environment. Mandin (2005) showed that old *J. phoenicea* have typical morphological characteristics. Aside from a large basal diameter compared with height, old trees can be detected by three criteria: (i) stem is often horizontal or inverted (Kelly et al., 1992) and even sometimes completely inverted with roots growing upwards (Mandin, 2005), (ii) stem and branches are very twisted (Mandin, 2005), and (iii) strip-bark is prominent (Matthes et al., 2008). Indeed, on very old trees, the only functional part of the wood is restricted to a string

protected by bark tissue (Larson et al., 1993; Esper, 2000; Mandin, 2005). These criteria were used to identify the trees to be sampled in the second step.

The second step was to collect cross-sections on 52 dead and one living juniper from five sites along the Ardèche canyon, and to core 50 living trees. On the cliffs, dead trunks and branches were sampled by rappelling using specific rock-climbing equipment. Morphological and environmental variables were determined to each tree. Stem disks were collected using a hand-saw. In the lab, the disks were sanded down to a 1200 grit band using a belt sander, then 12 stem disks were selected based on high ring count, ring visibility, wood color and radius length.

2.3. Morphological and anatomical description

Careful observation of individuals in several populations of cliff-growing *J. phoenicea* revealed a number of trunk morphologies that we recorded to illustrate the varied tree forms. As the shape of the trunks collected conditioned the shape of the cross-sections, we classified the most frequent tree and cross-section morphologies and described the anatomical features of these sections.

2.4. Crossdating, radiocarbon dating, and wiggle-match dating method

First we attempted to crossdate different radii of a single stem and different stems under a binocular microscope to get an accurate estimate of tree age (Stokes and Smiley, 1968; Fritts, 1976). We then applied radiocarbon dating in two ways. First, the pith area of six trees was dated. Second, wiggle-match dating (WMD) (Pearson, 1986) was applied on four disks presenting an appropriate number of rings. One of these disks had never previously been pith-¹⁴C dated so was selected for WMD due to the long ring series it offers. WMD combines tree-ring analysis and radiocarbon dates obtained from multiple tree-ring samples of known relative order over an exact number of years. This sequence of ¹⁴C dates can then be fitted to time variations of past atmospheric radiocarbon levels recorded in the radiocarbon calibration curve to yield high-precision dating estimates for a given year in the tree-ring sequence (Pearson, 1986; Ramsey et al., 2001; Bayliss and Tyers, 2004). WMD is usually performed for dating of tree-ring sequences when dendrochronology is impossible (Galimberti et al., 2004). Here we used WMD to test for differences between radiocarbon dates and ring counts. Six to seven 12-year segments of tree-rings were sampled on each of four disks; exact ring counts gave relative positional segment sequence on each slice. We selected 12-year segments for wiggle-matching as most of the samples include periods of extremely narrow rings offering limited samplable material. We thus obtained a series of closely sequentially spaced ¹⁴C dates. The AMS date sequences for each sample were wiggle-matched using OxCal 4.2.3 (Ramsey, 2009) and compared against the IntCal13 radiocarbon calibration curve (Reimer et al., 2013). We obtained seven ¹⁴C dates on three disks with pith (03AUT5, 02PTT1, 03TEM6) and six ¹⁴C dates on a disk without pith (01HUG1b).

3. Results

3.1. Morphological and anatomical description

J. phoenicea growing on cliffs tends to present a small, stunted and distorted gross morphology (Fig. 2a–d). Trunks have variable orientation. Tree morphology can be erect (Fig. 2a), horizontal (Fig. 2b) or inverted (Fig. 2c) and sometimes completely inverted with roots growing upwards (Fig. 2d). Many Phoenician junipers are branched from the bottom and multistemmed. Trunks are often twisted (Fig. 2d). Many individuals apparently show discontinuous cambium function that produces a very irregular trunk contour and asymmetric radial growth of the shoot.

The first rings are often concentric, after which ring geometry often becomes eccentric. The stem cross-sections can be divided into three types of shape: more or less circular or oval (Fig. 3a), slightly to deeply lobed (=star-shaped) (Fig. 3b), and flattened. Among the flattened shapes, some can be unilaterally flattened from the pith, some bilaterally flattened from the pith (Fig. 3c), and others refolded (Fig. 3d). Some stems combine varied geometries, such as flattened then lobed. Given that very complex morphologies were predominant in our sample, we decided to use only stem disks rather than cores where a large number of rings could be lost.

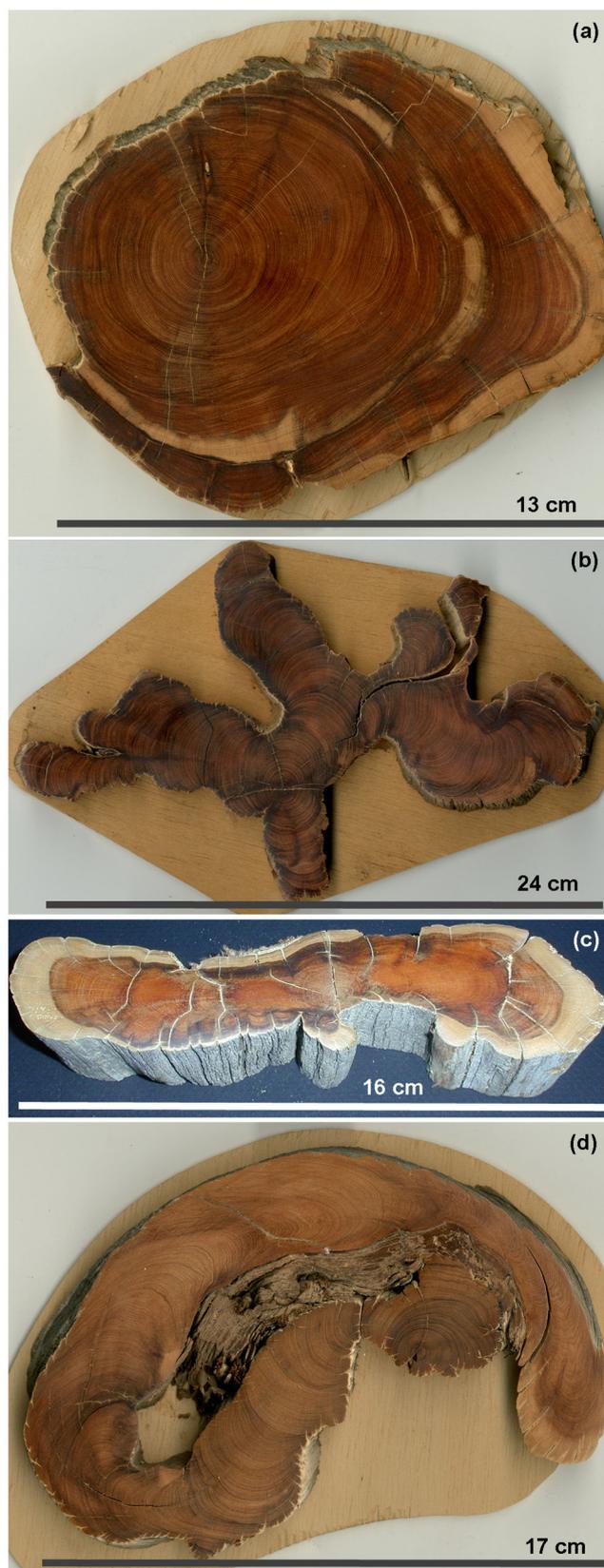


Fig. 3. Stem cross-sections of *Juniper phoenicea* growing on cliffs. (a) more or less circular or oval; (b) star-shaped; (c) flattened; (d) refolded.

3.2. Radial growth and crossdating

In terms of secondary growth, in these harsh growing conditions, some trees can get very old. Nevertheless, tree age was simply assessed by counting growth layers. Precise age remains unknown as nothing is known on the seasonality of a growth layer. Indeed, there are many anatomical anomalies. Both false and partially missing rings (=wedging rings) are visible under the microscope (Fig. 4a) to such an extent that there is persistent uncertainty about the periodicity of ring formation, making it very difficult to crossdate by skeleton plot technique. Furthermore, annual radial growth is very low (Fig. 4b) and varies according to radius, some areas are darkened by the presence of secondary metabolites in the wood tissue (Fig. 4c), and intra-annual density fluctuations are frequent (Fig. 4d). The complex morphology of the trunks combined with these many anatomical anomalies impede the fundamental crossdating stage, which is a prerequisite for the determination of an accurate age.

3.3. Radiocarbon dating

Given the failure to crossdate, we decided to test the hypothesis that observed growth layers are annual rings by achieving radiocarbon dating in the pith area of five trees. Samples 03TEM6, 02PTT1, 02PTT2, 03AUT4a were collected from dead trees and sample 03AUT5 was from a living tree. The radiocarbon dates span the period 2520–685 BP (Table 1). Radiocarbon dating pointed to ages that diverged widely from the ages assessed by ring counting. Minimal difference between the number of counted rings and the most recent calibrated date was between 1792 years (Tree 03TEM6) and at least 15 years (Tree 03AUT5). For example, Tree 03TEM6 was sampled in 2003, the minimal difference between ring count and calibrated age was calculated as follows: [(year of tree sampling (2003) – (number of counted rings (735)) – (youngest calibrated age (–524))] = 1792 years. The outer part of this trunk was weathered which may explain that difference. For the other three dead trunks, the minimal difference between ^{14}C age and ring count was relatively low, even though ring counting underestimated the age compared to ^{14}C age. The trunk of the living tree has a ^{14}C age of 1190 ± 30 BP (calibrated age 730–936 AD) while the number of rings counted is only 1052.

3.4. Wiggle-match dating

WMD was applied on four trees from cliffs of the Ardèche valley with ring counts of 652 (02PTT1) up to 1234 (01HUG1b). The ^{14}C dates obtained for disks 03AUT5, 02PTT1, 01HUG1b spanned 600, 500 and 650 years, respectively. The results are shown in Fig. 5a–d with the fit to the calibration curve provided by the OxCal program. The fit is good although some segments of tree-rings are slightly more scattered than one might expect based on the chi-square values (see Fig. 6a–d). As regards 03TEM6, the overall agreement is poor due to a few plateaux on the calibration curve. For 03AUT5, it appears that the difference between ring count and ^{14}C dates is small for the first six dates but higher for the seventh date. Accordingly, the uncertainty of our counting appears moderate. The gap appears to arise from rings that are totally missing, although such missing rings appear fairly uncommon. For 02PTT1 and 01HUG1b, there were a few outliers due to plateaux in the calibration curve, over 1450–1600, 1750–1800, and 800–900, 1450–1600, respectively.



Fig. 4. Anatomical anomalies visible on *Juniperus phoenicea* growing on cliffs. (a) partially missing rings; (b) extremely narrow rings (13 rings in 500 µm); (c) darkened areas due to secondary metabolites; (d) intra-annual density fluctuations.

Table 1
Radiocarbon dates done in the pith of five *Juniperus phoenicea*.

No.	Tree	Sampling date	Number of rings	Reference	¹⁴ C years (BP)	Calibrated date
1	03TEM6	2003	735	Ly-4105 (SacA)	2520 ± 35	792–524 cal BC
2	02PTT1	2002	652	Ly-4103 (SacA)	835 ± 30	1159–1262 cal AD
3	02PTT2	2002	506	Ly-4104 (SacA)	685 ± 30	1273–1385 cal AD
4	03AUT4a	2003	1225	Ly-4102 (SacA)	1770 ± 35	136–376 cal AD
5	03AUT5	2003	1052	Ly-4101 (SacA)	1190 ± 30	730–936 cal AD

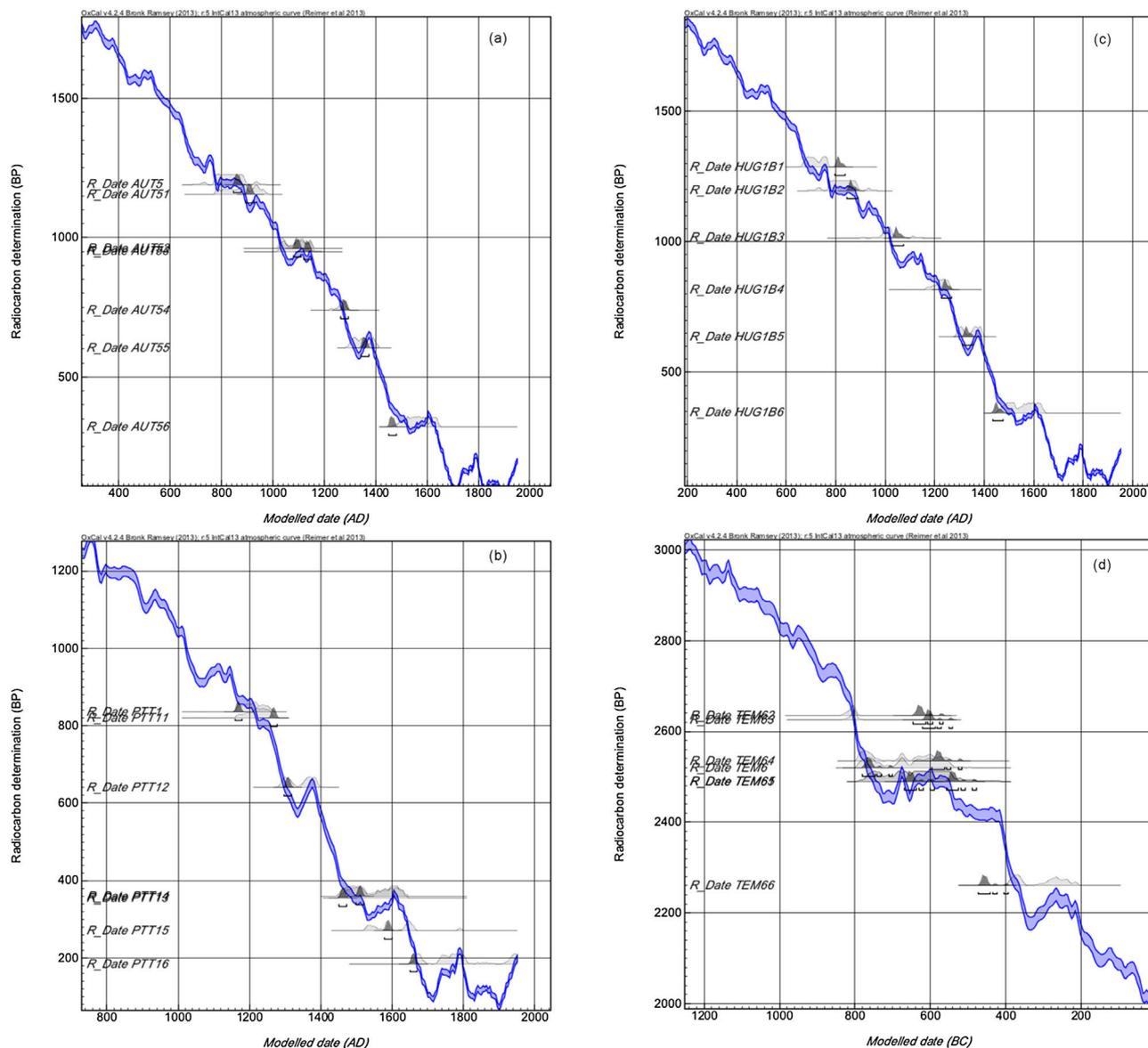


Fig. 5. Wiggle-match plot of sample ((a) 03AUT5, (b) 02PTT1, (c) 01HUG1b, (d) 03TEM6) against INTCAL13 calibration dataset (Reimer et al., 2013).

4. Discussion

4.1. Tree morphology and longevity

These juniper trees growing on cliffs tend to be small, stunted, and morphologically deformed, with slow growth rates yet great ages. Such trees are found on other very severely environmentally-constrained sites (Beasley and Klemmedson, 1973; Klötzli, 1991; Swetnam and Brown, 1992; Kelly et al., 1992). For conifers such as *Pinus longaeva* (Schulman, 1954), *Pinus aristata* (LaMarche, 1969), *Juniperus communis* (Ward, 1982), *T. occidentalis* (Matthes-Sears

and Larson, 1995), and angiosperms like *Zelkova abelicea* (Fazan et al., 2012), growing in adverse and rocky sites, being small does not mean being young. They show extremely slow radial growth and reach a greater longevity.

In the genera *Pinus*, *Cupressus*, and *Juniperus*, some individuals frequently show morphological distortion and asymmetric radial growth of the shoot due to partial cambial mortality (Larson et al., 1993). Trunk morphology distortion, eccentric pith, and star-shaped or other deformed-shape cross-sections seem connected to two phenomena: asymmetric cambial growth and partial cambial mortality. Sectoriality is associated with irregular radial

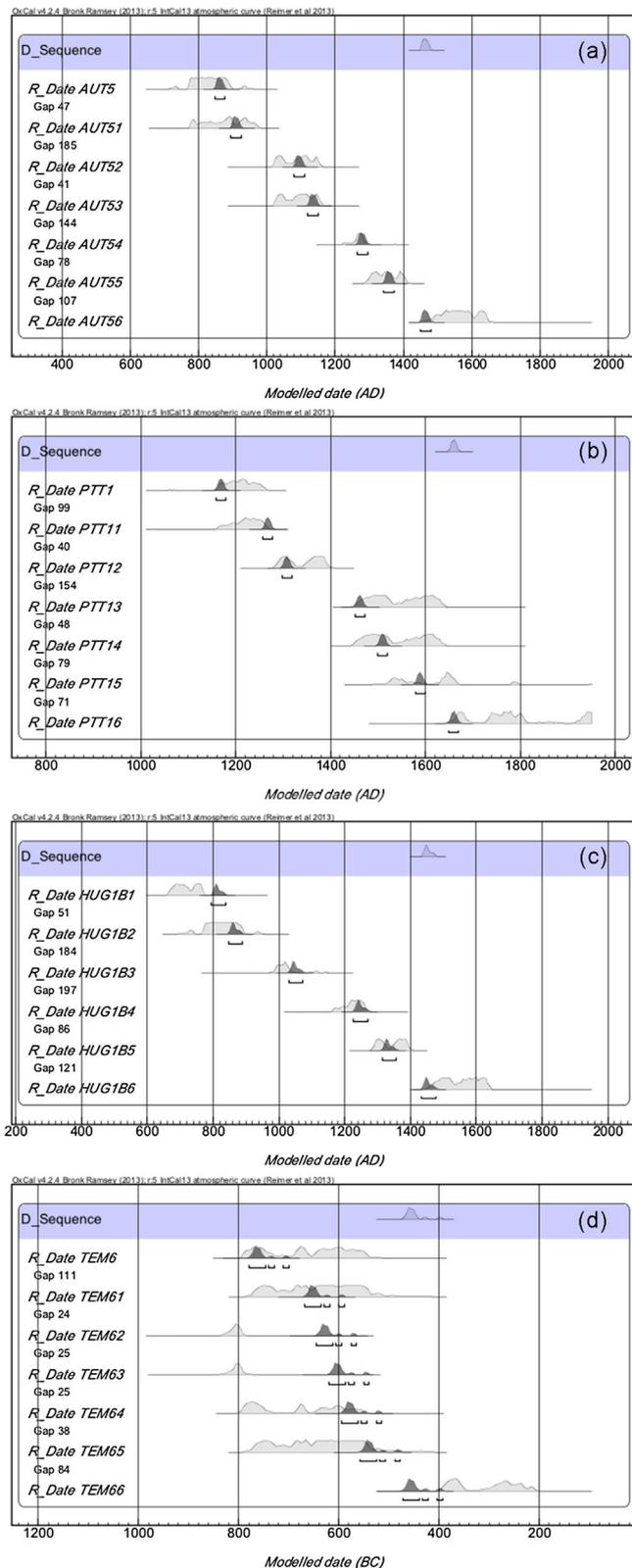


Fig. 6. Composite probability plot of the radiocarbon-dated decades calculated for sample ((a) 03AUT5, (b) 02PTT1, (c) 01HUG1b, (d) 03TEM6) wiggle-matched using OxCal 4.2.3 (Ramsey 2009) and the INTCAL13 calibration dataset (Reimer et al., 2013). Unshaded (hollow) background histograms show total dating probability for each sample in isolation, while black (solid) histograms show the same but for each decade as a part of the wiggle-match.

growth (Larson et al., 1994; Mandin, 2006) and allows partial cambial mortality. Cambial activity varies significantly around the circumference of the trunk. Cambial asymmetry is caused by the autonomous stem sub-units that grow differently according to water and nutrient supply at root-system scale (Larson et al., 1994; Cherubini et al., 2003). Cambial mortality, or 'strip-bark' morphology, was first reported by Schulman (1954) in *P. longaeva*. This process involves the death of the cambium over part of the stem circumference and results in strips of dead exposed wood extending up and down the bole of the tree, alternating with strips of living cambium and bark (Matthes et al., 2002). For *Juniperus*, the main driver of high cambial mortality seems to be mechanical damage due to rockfall (Esper, 2000). Species that exhibit strip-bark morphology often grow in adverse climatic conditions are long-lived (LaMarche, 1969) with very slow and asymmetric growth (Matthes et al., 2002). In this harsh environment, sectoriality is thought to be a mechanism allowing trees to live to high ages. Mandin (2006) showed that sectoriality could help trees survive in a highly constraining environment and tolerate rockfall and drought-induced damages. Sectoriality could thus keep the impact of potentially deadly events to one part of the tree with few negative effects on the rest of the tree. Furthermore, partial cambial mortality reduces the constraints of gravity by reducing the accumulation of biomass. Bertaudière et al. (2001) postulate that the multi-stemmed type in *Juniperus thurifera* could offer an adaptive advantage for surviving environments made harsh by topography, soil and climatic conditions. It has been shown in other species that the development of several stems in the same individual, more or less independently, optimized access to water and nutrients (Danin, 1983). For *J. phoenicea*, these benefits could be added to those provided by sectoriality.

Low radial growth would indicate low investment in primary metabolism, probably to the benefit of secondary metabolism. Cliffs are poor habitats with little competition between widely-spaced trees as there are so few favorable microsites (Matthes and Larson, 2006). In these conditions, trees do not reach a large size and therefore do not have to mobilize a large fraction of their resource budget for primary productivity. Given the small stand density and low competition in both belowground (Matthes-Sears and Larson, 1995) and aboveground organs, fast growth is not necessary. In contrast, in forest ecosystems with no prevailing limiting factor, primary productivity is much higher. For instance, in rainforests, trees have resources to defend themselves. They can achieve great sizes and reach very great ages. In cliffs, the low primary productivity makes resources available for defense mechanisms and reproduction. Loehle (1988, 1996) showed that long-lived, slow-growing trees appear to have effective defense mechanisms against attack from fungi, bacteria and insects. These trees have developed a chemical barrier by allocating a part of their resources to the production of secondary metabolites that are inhibitory or toxic to pathogens (Merrill, 1992). The presence of dark areas in *Juniperus* wood reflects these compounds. The slow growth rate means that tree-rings have a high latewood percentage, thus a higher content of lignin and a higher wood density that combine to develop a physical barrier (Venet and Keller, 1986) and make the wood resistant to fungal attack. The combination of high wood density and reduced size decreases net mechanical stress (Larson, 2001) and shortens the surface exposed to rockfall, ultimately enabling the trees to survive on the cliffs for several centuries.

4.2. Anatomical description and crossdating

The shape of the section leads to strong heterogeneity in radial growth and anomalies in the rings. A high frequency of double rings in the genus *Juniperus* has been evidenced in *J. scopulorum*, *J. deppeana*, *J. monosperma*, *J. osteosperma* (Herman, 1956), *J. virginiana*

(Kuo and Mac Ginnes, 1973), *J. excelsa* (Fisher, 1994) and *J. thurifera* (Bertaudière, 1999). Missing rings were found in *J. thurifera* (Rozas et al., 2008) and *J. excelsa* (Couralet et al., 2005; Sass-Klaassen et al., 2008). The complex morphology of the trunks combined with these many anatomical anomalies impede the fundamental crossdating stage, which is a prerequisite for the determination of an accurate age (Stokes and Smiley, 1968). However, in several geographic areas, crossdating has proven successful on some species of *Juniperus* such as *J. thurifera* (Bertaudière, 1999), *J. excelsa* and *J. turkestanica* (Esper, 2000), and *J. procera* (Wils et al., 2011). Camarero et al. (2014) found significant relationships between several annually-resolved tree-ring variables and climatic factors during the second half of the 20th century across a network of Iberian *J. thurifera* forests. They showed that higher values of minimum wood density are related to drier spring conditions, particularly in the most xeric sites. As regards *J. phoenicea*, crossdated trees made it possible to reconstruct annual rainfall back to 1432 in north and central Sinai (Waisel and Liphshitz, 1968). In southern Jordan, at an elevation of 1100–1400 m asl, a chronology of *J. phoenicea* spans 1600–1995 (Touchan et al., 1999).

4.3. Radiocarbon dating

Radiocarbon dating revealed ages that were different from those estimated by ring counts. We can conclude that ring counting underestimates rather than overestimates actual age. For Tree 03TEM6, this minimal difference can be explained by three factors: (i) the alteration of the external part of the trunk by weathering and erosion (wind, water, rockfall), so an unknown number of rings is missing, (ii) the visual ring count underestimates the actual age of the tree due to a high number of completely missing rings following the cessation of cambium functioning in some years, and (iii) the tree staying in place over many centuries after its death (snags). Larson (2001) showed the presence of totally intact coarse woody debris of *T. occidentalis* persisting on cliffs for about 3700 years. The wood of *Cupressaceae* is very durable and resistant; the molecules responsible for the durability of the wood are tropolones (Haluk and Roussel, 2000) and the chemicals in *J. phoenicea* are typically beta-Thuyaplicins and Nootkatins (Runeberg, 1960). Ring counts and calibrated age for Tree 03AUT4a show a minimal difference of 402 years for a calibrated age between 136 and 376 AD. Accordingly, the trunk is eroded and there may be relatively many missing rings and/or the tree has remained in place for 400 years at most. Ring counts and calibrated age for Tree 03AUT5 show a minimal difference of at least 15 years for a calibrated age between 730 and 936 AD. The tree was alive at the time of sampling, so the difference probably reflects the number of missing rings.

4.4. Wiggle-match dating

As regards 03TEM6, the large differences between radiocarbon dates and ring counts are due to the shape of the radiocarbon calibration curve, which features several plateaux. This could have been avoided if we had sampled a living tree, as rings with a high probability of having been formed during a plateau period would have been ruled out.

The fit is good for the other trunks, and the overall agreement with the calibration curve passes a Chi-square test. Minimal difference between radiocarbon dates and ring counts is small. Accordingly, uncertainty over the ring count is low. Clearly, some rings are totally missing, but there are relatively few of them, which means that dendrochronology methods can be applied. This, combined with the high number of old trees in several Ardèche cliff populations (Mathaux et al., in prep.), suggests it will soon be feasible to crossdate juniper trees growing on cliffs and to build up a long chronology from this long-lived species. This connects back

to Grissino-Mayer (1993) who stated that *J. phoenicea* is a species known to crossdate between cores from the same tree as well as between trees from the same site. The time interval between two consecutive radiocarbon dates is rather high, so results could be improved by increasing the resolution of segments in WMD.

4.5. Outstanding tree ages

Results obtained in the Ardèche cliffs are consistent with ages evidenced by Larson et al. (2000) in Verdon canyon. *J. phoenicea* can reach ages of 1500 years, as attested by a juniper found on Man-teau Royal cliff, thus providing the longest tree-ring series for the Mediterranean area. In the Mediterranean region, Luterbacher et al. (2012) cites the oldest Morocco cedars (*Cedrus atlantica*) as aged 1081 years in the Atlas Mountains. *J. phoenicea* growing on cliffs are probably the oldest trees in France and in the Mediterranean. The literature contains reports of higher ages (1500 years) in oaks and olive trees, but most such reports are only based on assessments (Dupouey, 2010). Indeed, for a number of very old trees (oaks, olive trees), most of the heartwood had collapsed and a lot of rings are lost. The central trunk cavity rules out any attempt to sample any material for radiocarbon dating, so an estimation is proposed based on mean width of the innermost rings and diameter of the trunk, which will yield rather approximate results. In all cases, the papers only report individual very old trees, in contrast to the whole populations of *J. phoenicea* growing on cliffs. The main interest of these junipers is that they have the characteristics of ancient, primary or virgin woodland with a large number of multi-centennial-to-millennial trees and an absence of human disturbance (Larson et al., 1999, 2000). Indeed, the bare rock surfaces of these cliffs have never been used or modified by man. These cliff-face junipers appear to represent the most extensive undisturbed old-growth forest in the Mediterranean area.

The longevity of *J. phoenicea* growing on cliffs prompts questions about the life strategies they have developed. We are currently investigating intra-annual growth study to elucidate the ring formation patterns. In the Mediterranean region, such old trees are uncommon. Another advantage is that intact coarse woody debris is particularly decay-resistant and can remain in place for centuries. For these reasons, such trees can provide very long tree-ring chronologies back to 792–524 cal BC representative of lowland Mediterranean climate (in an altitude range of 50–300 m asl). Meanwhile, most of the long chronologies built up so far in the Mediterranean involve trees growing at high elevation. Pines (*Pinus heldreichii* Christ.) in Albania at elevation higher than 1800 m asl date back to AD 617 (Seim et al., 2010). In southwest Turkey (asl > 1700 m), absolute chronologies of *Juniperus excelsa* span 1017–2001 (Touchan et al., 2007). The Atlas Mountains have yielded long chronologies of *C. atlantica* (1049–2001) at elevations above 2100 m asl (Esper et al., 2007). In the North Aegean, Griggs et al. (2007) have built up chronologies (*Quercus* sp.) spanning the years from 1089 to 1989. The Cyprus mountains (1200 m asl) supplied a 1412–2009 *Cedrus brevifolia* chronology (Rich et al., 2012). Similar data on *J. phoenicea* exist for southern Jordan at elevations of 1100–1400 m asl over 1600–1995 (Touchan et al., 1999).

5. Conclusion

In ancient trees growing on vertical cliffs, the key question is whether or not the rings are annual. Here we showed that the minimal difference between the radiocarbon dates and ring counts rings is low, proving that missing rings occur but not in any large number. This suggests that accurate annual dating of the tree rings from Ardèche canyon is possible by crossdating, which leads to added confidence in the results of further attempts.

J. phoenicea growing on cliffs are of high interest in terms of their functioning in past and present cliff ecosystems. On top of providing insights into past cliff population ecology, old junipers are of high value for past climate reconstruction. Crossdating ring-width series will probably prove a complex challenge but one that could be achieved by using other tree-ring variables such as wood micro-density (Schweingruber et al., 1978; De Micco et al., 2007) or stable isotope content of wood cellulose (Leavitt and Long, 1982; Battipaglia et al., 2010).

In this harsh environment, *J. phoenicea* shows annual tree-ring formation with low and asymmetric radial growth that result in stunted old trees. These trees offer a very promising model for understanding the functioning of trees living in severely environmentally-constrained conditions.

Acknowledgments

The authors thank the Réserve naturelle des Gorges de l'Ardèche consultative committee for authorizing us to collect samples, and the Syndicat de Gestion des Gorges de l'Ardèche for facilitating the fieldwork. Artemis Committee funded the radiocarbon dating, and the Office de Génie Ecologique provided financial support. We owe particular thanks to the editor and two anonymous reviewers for their critical and valuable comments on our manuscript.

References

- Abdoun, F., Jull, A.J.T., Guibal, F., Thion, M., 2005. Radial growth of the Sahara's oldest trees: *Cupressus dupreziana* A. Camus. *Trees* 19, 661–670.
- Battipaglia, G., De Micco, V., Brand, W.A., Linke, P., Aronne, G., Saurer, M., Cherubini, P., 2010. Variations of vessel diameter and $\delta^{13}\text{C}$ in false rings of *Arbutus unedo* L. reflect different environmental conditions. *New Phytol.* 188, 1099–1112.
- Bayliss, A., Tyers, I., 2004. Interpreting radiocarbon dates using evidence from tree rings. *Radiocarbon* 46, 957–964.
- Beasley, R.S., Klemmedson, J.O., 1973. Recognizing site adversity and drought-sensitive trees in stands of bristlecone pine (*Pinus longaeva*). *Econ. Bot.* 27, 141–146.
- Bertaudière, V., 1999. Dendroécologie du genévrier thurifère (*Juniperus thurifera* L.) dans la Haute Montagne Méditerranéenne (Haut-Atlas, Maroc) et dans une station xérotérique des Pyrénées Centrales. Université Paul Sabatier, Toulouse.
- Bertaudière, V., Montès, N., Badri, W., Gauquelin, T., 2001. La structure multicale du genévrier thurifère: avantage adaptatif à un environnement sévère? *Comptes Rendus de l'Acad. des Sci.—Ser. III—Sci. de la Vie* 324, 627–634.
- Blondel, J., Aronson, J., 1999. *Biology and Wildlife of the Mediterranean Region*. Oxford University Press, Oxford.
- Camarero, J.J., Rozas, V., Olano, J.M., 2014. Minimum wood density of *Juniperus thurifera* is a robust proxy of spring water availability in a continental Mediterranean climate. *J. Biogeogr.* 41, 1105–1114.
- Campelo, F., Gutierrez, E., Ribas, M., Nabais, C., Freitas, H., 2007. Relationships between climate and double rings in *Quercus ilex* from northeast Spain. *Can. J. For. Res.* 37, 1915–1923.
- Cherubini, P., Gartner, B.L., Tognetti, R., Braker, O.U., Schoch, W., Innes, J.L., 2003. Identification, measurement and interpretation of tree rings in woody species from Mediterranean climates. *Biol. Rev.* 78, 119–148.
- Courel, C., Sass-Klaassen, U., Sterck, F., Bekele, T., Zuidema, P.A., 2005. Combining dendrochronology and matrix modelling in demographic studies: an evaluation for *Juniperus procera* in Ethiopia. *For. Ecol. Manag.* 216, 317–330.
- Danin, A., 1983. *Desert Vegetation of Israel and Sinai*. Cana Publishing House, Jerusalem.
- De Micco, V., Saurer, M., Aronne, G., Tognetti, R., Cherubini, P., 2007. Variations of wood anatomy and $\delta^{13}\text{C}$ within-tree rings of coastal *Pinus pinaster* showing intra-annual density fluctuations. *IAWA J.* 28, 61–74.
- Dupouey, J.L., 2010. Le plus vieux arbre. *Revue Forestière Française* 62, 671–680.
- Dzialuk, A., Mazur, M., Boratynska, K., Montserrat, J.M., Romo, A., Boratynski, A., 2011. Population genetic structure of *Juniperus phoenicea* (Cupressaceae) in the western Mediterranean Basin: gradient of diversity on a broad geographical scale. *Ann. For. Sci.* 68, 1341–1350.
- Esper, J., 2000. Long-term tree-ring variations in *Juniperus* at the upper timber-line in the Karakorum (Pakistan). *Holocene* 10, 253–260.
- Esper, J., Frank, D., Buntgen, U., Verstege, A., Luterbacher, J., Koplaki, E., 2007. Long-term drought severity variations in Morocco. *Geophys. Res. Lett.* 34.
- Farjon, A., 2005. *A Monograph of Cupressaceae and Sciadopitys*. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Fazan, L., Stoffel, M., Frey, D.J., Pirintso, S., Kozlowski, G., 2012. Small does not mean young: age estimation of severely browsed trees in anthropogenic Mediterranean landscapes. *Biol. Conserv.* 153, 97–100.
- Fisher, M., 1994. Is it possible to construct a tree-ring chronology for *Juniperus excelsa* (Bieb.) subsp. *polycarpus* (K. Koch), Takhtajan from the northern mountains of Oman. *Dendrochronologia* 12, 119–127.
- Fritts, H.C., 1976. *Tree Rings and Climate*. Academic Press, London.
- Galimberti, M., Ramsey, C.B., Manning, S.W., 2004. Wiggle-match dating of tree-ring sequences. *Radiocarbon* 46, 917–924.
- Garraud, L., 2003. *Flore de la Drôme: atlas écologique et floristique*. Conservatoire Botanique National Alpin de Gap-Charance, Gap.
- Griggs, C., DeGaetano, A., Kuniholm, P., Newton, M., 2007. A regional high-frequency reconstruction of May–June precipitation in the north Aegean from oak tree rings, AD 1089–1989. *Int. J. Climatol.* 27, 1075–1089.
- Grissino-Mayer, H.D., 1993. An updated list of species used in tree-ring research. *Tree Ring Bull.* 53, 17–43.
- Haluk, J.P., Roussel, C., 2000. Characterization and origin of tropolones responsible for the cupressales natural durability: potential application to wood preservation. *Ann. For. Sci.* 57, 819–829.
- Herman, F.R., 1956. Growth and phenological observations of Arizona junipers. *Ecology* 37, 193–195.
- Kelly, P.E., Cook, E.R., Larson, D.W., 1992. Constrained growth, cambial mortality, and dendrochronology of ancient *Thuja occidentalis* on cliffs of the Niagara Escarpment: an eastern version of bristlecone pine? *Int. J. Plant Sci.* 153, 117–127.
- Kelly, P.E., Cook, E.R., Larson, D.W., 1994. A 1397-year tree-ring chronology of *Thuja occidentalis* from cliff faces of the Niagara Escarpment, Southern Ontario, Canada. *Can. J. For. Res.* 24, 1049–1057.
- Klötzli, F.A., 1991. In: Esser, G., Overdieck, D. (Eds.), *Niches of Longevity and Stress, Modern Ecology*. Elsevier, Amsterdam, pp. 97–110.
- Kuo, M., Mac Ginnes, E.A., 1973. Variations of anatomical structure of false rings in eastern redcedar. *Wood Sci.* 5, 205–210.
- LaMarche, V.C., 1969. Environment in relation to age of Bristlecone pine. *Ecology* 50, 53–59.
- Larson, D.W., 2001. The paradox of great longevity in a short-lived tree species. *Exp. Gerontol.* 36, 651–673.
- Larson, D.W., Doubt, J., Matthes-Sears, U., 1994. Radially sectorial hydraulic pathways in the xylem of *Thuja occidentalis* as revealed by the use of dyes. *Int. J. Plant Sci.* 155, 569–582.
- Larson, D.W., Matthes, U., Gerrath, J.A., Nekola, J.C., Walker, G.L., Porembski, S., Charlton, A., Larson, N.W.K., 1999. Ancient stunted trees on cliffs. *Nature* 398, 382–383.
- Larson, D.W., Matthes, U., Gerrath, J.A., Larson, N.W.K., Gerrath, J.M., Nekola, J.C., Walker, G.L., Porembski, S., Charlton, A., 2000. Evidence for the widespread occurrence of ancient forests on cliffs. *J. Biogeogr.* 27, 319–331.
- Larson, D.W., Matthes-Sears, U., Kelly, P.E., 1993. Cambial dieback and partial shoot mortality in cliff-face *Thuja occidentalis*—evidence for sectorial radial architecture. *Int. J. Plant Sci.* 154, 496–505.
- Leavitt, S.W., Long, A., 1982. Stable carbon isotopes as a potential supplemental tool in dendrochronology. *Tree Ring Bull.* 42, 49–55.
- Lemoine, C., 1966. Les bois des *Juniperus* Essai. d'anatomie écologique de quelques espèces. *Bot. Rhedonica* 2, 37–86.
- Loehle, C., 1988. Tree life-history strategies—the role of defenses. *Can. J. For. Res.* 18, 209–222.
- Loehle, C., 1996. Optimal defensive investments in plants. *Oikos* 75, 299–302.
- Luterbacher, J., García-Herrera, R., Akcer-On, S., Allan, R., Alvarez-Castro, M.-C., Benito, G., Booth, J., Buntgen, U., Cagatay, N., Colombaroli, D., Davis, B., Esper, J., Felis, T., Fleitmann, D., Frank, D., Gallego, D., Garcia-Bustamante, E., Glaser, R., Gonzalez-Rouco, F.J., Goosse, H., Kiefer, T., Macklin, M.G., Manning, S.W., Montagna, P., Newman, L., Power, M.J., Rath, V., Ribera, P., Riemann, D., Roberts, N., Sicre, M.-A., Silenzi, S., Tinner, W., Tzedakis, P.C., Valero-Garcés, B., van der Schrier, G., Vannièr, B., Vogt, S., Wanner, H., Werner, J.P., Willett, G., Williams, M.H., Xoplaki, E., Zerefos, C.S., Zorita, E., 2012. A Review of 2000 Years of Paleoclimatic Evidence in the Mediterranean. In: Lionello, P. (Ed.), *The Climate of the Mediterranean Region: From the Past to the Future*. Elsevier, Oxford, pp. 87–185.
- Mandin, J.P., 2005. Découverte de très vieux genévriers de Phénicie (*Juniperus phoenicea* L.) dans les gorges de l'Ardèche (France). *J. Bot.* 29, 53–62.
- Mandin, J.P., 2006. Morphologie des très vieux genévriers de Phénicie (*Juniperus phoenicea* L.) en parois rocheuses (gorges de l'Ardèche, France). III Coloquio Internacional sobre los sabinars y enebrales (Género *Juniperus*): Ecología y Gestión Forestal Sostenible, Soria (España), 24–26 May 2006, vol. 1, 303–310.
- Matthes, U., Kelly, P.E., Larson, D.W., 2008. Predicting the age of ancient *Thuja occidentalis* on cliffs. *Can. J. For. Res.* 38, 2923–2931.
- Matthes, U., Kelly, P.E., Ryan, C.E., Larson, D.W., 2002. The formation and possible ecological function of stem strips in *Thuja occidentalis*. *Int. J. Plant Sci.* 163, 949–958.
- Matthes, U., Larson, D.W., 2006. Microsite and climatic controls of tree population dynamics: an 18-year study on cliffs. *J. Ecol.* 94, 402–414.
- Matthes-Sears, U., Larson, D.W., 1995. Rooting characteristics of trees in rock: a study of *Thuja occidentalis* on cliff faces. *Int. J. Plant Sci.* 156, 679–686.
- Merrill, W., 1992. Mechanisms of resistance to fungi in woody plants: a historical perspective. In: Blanchette, R.A., Biggs, A.R. (Eds.), *Defense Mechanisms of Woody Plants Against Fungi*. Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 1–12.
- Mocochain, L., Audra, P., Clauzon, G., Bellier, O., Bigot, J.Y., Parize, O., Monteil, P., 2009. The effect of river dynamics induced by the Messinian Salinity Crisis on karst landscape and caves: example of the lower Ardeche river (mid Rhone valley). *Geomorphology* 106, 46–61.

- Pearson, G.W., 1986. Precise calendrical dating of known growth-period samples using a curve fitting technique. *Radiocarbon* 28, 292–299.
- Quézel, P., Médail, F., 2003. *Ecologie et biogéographie des forêts du bassin méditerranéen*. Elsevier, Paris.
- Quézel, P., Pesson, P., 1980. Biogéographie et écologie des conifères sur le pourtour méditerranéen. In: *Actualités d'écologie forestière*. Gauthier-Villars, Paris, pp. 205–255.
- Rameau, J.C., Mansion, D., Dumé, G., Gauberville, C., 2008. *Flore forestière française: Région Méditerranéenne*. Institut pour le Développement Forestier, Paris.
- Ramsey, B.C., 2009. Bayesian analysis of radiocarbon dates. *Radiocarbon* 51, 337–360.
- Ramsey, B.C., van der Plicht, J., Weninger, B., 2001. 'Wiggle matching' radiocarbon dates. *Radiocarbon* 43, 381–389.
- Reimer, P.J., Bard, E., Bayliss, A., Beck, J.W., Blackwell, P.G., Ramsey, C.B., Buck, C.E., Cheng, H., Edwards, R.L., Friedrich, M., Grootes, P.M., Guilderson, T.P., Hafflidason, H., Hajdas, I., Hatte, C., Heaton, T.J., Hoffmann, D.L., Hogg, A.G., Hughen, K.A., Kaiser, K.F., Kromer, B., Manning, S.W., Niu, M., Reimer, R.W., Richards, D.A., Scott, E.M., Southon, J.R., Staff, R.A., Turney, C.S.M., van der Plicht, J., 2013. IntCal13 and marine13 radiocarbon age calibration curves 0–50,000 years cal BP. *Radiocarbon* 55, 1869–1887.
- Rich, S., Manning, S.W., Degryse, P., Vanhaecke, F., Van Lerberghe, K., 2012. Strontium isotopic and tree-ring signatures of *Cedrus brevifolia* in Cyprus. *J. Anal. At. Spectr.* 27, 796–806.
- Rozas, V., Olano, J.M., DeSoto, L., Bartolome, D., 2008. Large-scale structural variation and long-term growth dynamics of *Juniperus thurifera* trees in a managed woodland in Soria, central Spain. *Ann. For. Sci.* 65.
- Runeberg, J., 1960. The chemistry of the natural order cupressales: 31. heartwood constituents of *Juniperus phoenicea* L. *Acta Chem. Scand.* 14, 1995–1998.
- Sass-Klaassen, U., Leuschner, H.H., Buerkert, A., Helle, G., 2008. Tree-ring analysis of *Juniperus excelsa* from the northern Oman mountains. *Tree Rings Arch. Climatol. Ecol.* 6, 99–108.
- Schulman, E., 1954. Longevity under adversity in conifers. *Science* 119, 396–399.
- Schweingruber, F.H., 1993. *Trees and Wood in Dendrochronology: Morphological, Anatomical and Tree-Ring Analytical Characteristics of Trees Frequently Used in Dendrochronology*. Springer-Verlag, Berlin.
- Schweingruber, F.H., Fritts, H.C., Bräker, O.U., Drew, L.G., Schär, E., 1978. The X-ray technique as applied to dendroclimatology. *Tree Ring Bull.* 38, 61–91.
- Seim, A., Treydte, K., Büntgen, U., Esper, J., Fonti, P., Haska, H., Herzig, F., Tegel, W., Faust, D., 2010. Exploring the potential of *Pinus heldreichii* CHRIST for long-term climate reconstruction in Albania. *Tree Rings Arch. Climatol. Ecol.* 8, 75–82.
- Stokes, M.A., Smiley, T.L., 1968. *An Introduction to Tree-Ring Dating*. University of Chicago Press, Chicago.
- Swetnam, T.W., Brown, P.M., 1992. Oldest known conifers in the Southwestern United States: temporal and spatial patterns of maximum age, Old Growth Forests in the Southwest and Rocky Mountain Regions. USDA Forest Service General Technical Report RM-213, pp. 24–38.
- Touchan, R., Akkemik, U., Hughes, M.K., Erkan, N., 2007. May–June precipitation reconstruction of Southwestern Anatolia, Turkey during the last 900 years from tree rings. *Quat. Res.* 68, 196–202.
- Touchan, R., Meko, D., Hughes, M.K., 1999. A 396-year reconstruction of precipitation in southern Jordan. *J. Am. Water Resour. Assoc.* 35, 49–59.
- Venet, J., Keller, R., 1986. Identification et classement des bois français. 2ème édition revue par R. Keller, École nationale du génie rural, des eaux et des forêts, Nancy.
- Waisel, Y., Liphshitz, N., 1968. Dendrochronological studies in Israel II. *Juniperus phoenicea* of north and central Sinai. *La Yaaran* 18, 67–69.
- Ward, L.K., 1982. The conservation of Juniper—longevity and old-age. *J. Appl. Ecol.* 19, 917–928.
- Wils, T.H.G., Robertson, I., Eshetu, Z., Touchan, R., Sass-Klaassen, U., Koprowski, M., 2011. Crossdating *Juniperus procera* from North Gondar, Ethiopia. *Trees-Struc. Funct.* 25, 71–82.

8

Structure de population des genévriers de Phénicie des falaises des gorges de l'Ardèche

Ce chapitre correspond à un article qui sera soumis à la revue « **Conservation Biology** ».

« — Un fruit très nourrissant, la banane, monsieur Stibon.
— Oui, monsieur. Même si, bizarrement, ce n'est pas un fruit, monsieur.
— Ah bon ?
— Oui, monsieur. Sur le plan botanique, c'est une espèce de poisson, monsieur. Selon moi, en fonction de la théorie du cladisme, elle est associée à l'aiguille de mer krullienne, monsieur, qui est elle aussi jaune, bien entendu, et se déplace par bancs, comme des régimes.
— Et vit dans les arbres ?
— Ben, pas habituellement, monsieur. La banane exploite manifestement une nouvelle niche écologique. »

*Les Annales du Disque-Monde, Tome 20 :
Le Père Porcher de Terry Pratchett*

À Jean-Paul, le botaniste et l'ami, dont la curiosité nous a menés sur la voie des genévriers des falaises.

À Geneviève qui nous a accueillis à bras ouvert.

Les falaises : un refuge inattendu pour une forêt ancienne et des vieux arbres

Cliffs: an unexpected refuge for old growth forest and old trees

Coralie Mathaux^{1*}, Jean-Paul Mandin², Thierry Gauquelin¹, Frédéric Guibal¹

¹ Aix Marseille Université – IMBE (Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Ecologie marine et continentale) – UMR 7263 CNRS – 3, Place Victor Hugo – 13331 Marseille Cedex 03, France ;

² Société Botanique de l'Ardèche, Réserve Naturelle Nationale des Gorges de l'Ardèche, 2649 Route de St Paulet - 30760 St Julien-de-Peyrolas.

*Auteure pour la correspondance. E-mail : coralie.mathaux@hotmail.fr

Résumé

Dans le bassin méditerranéen, la rareté des populations forestières anciennes et naturelles et même celle d'arbres isolés qui atteignent des âges importants s'explique par l'existence d'une pression anthropique forte depuis environ 10 000 ans. L'existence dans le sud de la France de très vieux *Juniperus phoenicea* installés sur les falaises a été mise en évidence. Notre étude a pour but de déterminer la longévité et la durée de vie de *Juniperus phoenicea* en falaise, d'établir une relation entre l'âge et des paramètres morphologiques de l'arbre et de déterminer la structure des populations en falaise. Nos résultats montrent que les populations de *Juniperus phoenicea* des parois rocheuses présentent des individus de toutes les classes d'âges, y compris des individus millénaires. Il existe une relation significative entre l'âge de l'arbre et son diamètre maximal. Les « forêts de falaise » sont parmi les derniers écosystèmes totalement vierges en milieu terrestre et présentent les caractéristiques d'une forêt ancienne. Encore récemment, ces populations étaient soumises uniquement aux perturbations naturelles comme la sécheresse et les éboulements. Cependant, certaines activités de loisirs menacent l'intégrité des populations anciennes de *Juniperus phoenicea*.

Mots-clés

Juniperus phoenicea, forêt ancienne, structure de population, longévité, conservation, bassin méditerranéen, habitat vierge, escarpement rocheux

1. Introduction

Une priorité pour la conservation est de trouver et de protéger des sites qui représentent les meilleurs exemples de système sous le contrôle de processus naturels qui peuvent jouer un rôle de refuge (Whitney, 1987 ; Hunter, 1989). En région méditerranéenne, les activités humaines ont altéré et façonné les habitats naturels et la distribution spatiale des espèces depuis environ 10 000 ans (Blondel et Aronson, 1999 ; Thompson, 2005 ; Blondel, 2006). Dans cette région fortement peuplée, les impacts de cette pression anthropique comme la déforestation, les pratiques culturelles, le pâturage intensif et les incendies (Blondel *et al.*, 2010), sont autant de facteurs agressifs qui expliquent la rareté des populations forestières anciennes et/ou naturelles (Bengtsson *et al.*, 2000) et même celle d'arbres isolés qui atteignent des âges importants. La situation des forêts anciennes et des individus très âgés les rend encore plus précieux (Stanners et Bourdeau, 1995). De plus, les forêts anciennes jouent un rôle clé dans le maintien de la biodiversité et sont irremplaçables pour sa viabilité à long terme (Gibson *et al.*, 2011 ; Knorn *et al.*, 2013).

En Amérique du Nord, l'une des zones boisées refuges les moins perturbées et les plus stables dans le temps correspond à une forêt d'arbres rabougris et clairsemés sur les falaises calcaires des escarpements du Niagara (Larson et Kelly, 1991 ; Kelly et Larson, 1997 ; Larson *et al.*, 2000a). Les parois verticales sont des habitats très difficiles d'accès qui ont été peu étudiées. Elles étaient considérées non comme un milieu à part entière mais plutôt comme une ligne de transition entre les milieux qui l'entourent avec des organismes à faible productivité et de petites tailles (Larson *et al.*, 2000b). Ces escarpements rocheux sont aujourd'hui considérés comme les derniers écosystèmes vierges de la zone tempérée (Larson *et al.*, 1999 ; Larson *et al.*, 2000b ; Larson, 2001) qui, malgré leur valeur patrimoniale, sont souvent menacés par un nouveau type de perturbations anthropiques comme certaines activités de loisirs et autres sports de nature (Krajick, 1999 ; Vogler et Reisch, 2011 ; Clark et Hessler, 2015).

Juniperus phoenicea L. est un arbre ou un arbuste de 1 à 8 m de haut (Rameau *et al.*, 2008) pouvant atteindre jusqu'à 12 m de haut (Farjon, 2005). Son feuillage est sempervirent avec, chez les jeunes individus, la présence possible de deux types de feuilles : en aiguilles (feuilles aciculaires) et en écailles (feuilles squamiformes). Chez les individus matures, les feuilles sont toutes, ou presque toutes, de type squamiforme. C'est une espèce qui se développe principalement sous un climat méditerranéen caractérisé par l'existence d'une période estivale chaude et sèche (Quézel et Médail, 2003 ; Gauquelin *et al.*, 2016). Dans le sud de la France, elle est limitée vers le nord par les basses températures et se rencontre jusqu'à 1200 m d'altitude (Rameau *et al.*, 2008). Cet arbre se retrouve sur des sols rocheux pouvant être squelettiques, voire absents lorsqu'il s'agit de parois rocheuses

verticales. Des études rapportent la présence d'individus pluri-centenaires et millénaires chez cette espèce méditerranéenne lorsqu'elle pousse dans le milieu très contraignant de falaise. En France, [Larson et al. \(1999\)](#) découvrent un *J. phoenicea* de 1140 ans dans les gorges du Verdon. Dans les gorges de l'Ardèche, un tronc de *J. phoenicea* est découvert sur lequel 1500 cernes sont dénombrés ([Mandin, 2005](#) ; [Mathaux et al., 2015](#)). [Mathaux et al. \(2016\)](#) ont montré l'existence dans les gorges de l'Ardèche de très vieux *J. phoenicea* (entre 506 et 1225 ans) qui ont des caractéristiques communes : tronc et branches torsadés, diamètre basal important par rapport à la hauteur de l'arbre, mortalité élevée de l'appareil aérien et développement horizontal ou vers le bas du tronc. Ces arbres comptent probablement parmi les dernières populations vierges de France et du bassin méditerranéen abritant des individus millénaires ([Mathaux et al., 2016](#) ; [Sanguin et al., 2016](#)).

À des fins de conservation, la connaissance d'une part, de l'âge maximal pouvant être atteint par des individus, et d'autre part, de la structure de population qu'ils constituent, est d'une grande importance ([Wirth et al., 2009](#)). Alors que les autres études citées précédemment ne concernent que des individus isolés, le but de notre étude est de préciser la longévité de *J. phoenicea* en falaise, d'établir une relation entre l'âge et des paramètres comme la circonférence et le diamètre maximal du tronc, et de déterminer la structure des populations en falaise. Les caractéristiques morphologiques de ces arbres et les microsites où ils sont trouvés sont étudiés. Notre hypothèse est qu'à l'échelle des falaises des gorges de l'Ardèche ces arbres constituent une population ancienne et naturelle.

2. Matériel et méthodes

2.1. Site d'étude

L'Ardèche a incisé un canyon méandriforme qui s'étire sur plus de 29 km entre Vallon-Pont-d'Arc et Saint-Martin-d'Ardèche ([Pascal et al., 1989](#) ; [Mocochain et al., 2009](#) ; Fig. 8.1). Les parois rocheuses bordant l'Ardèche forment un profond canyon creusé dans les calcaires du Crétacé inférieur du plateau de Saint-Remèze formant un faciès Urgonien ([Pascal et al., 1989](#) ; [Mandin, 2005](#) ; [Mocochain et al., 2009](#)). Les parois sont verticales, plus ou moins étagées avec des corniches et peuvent atteindre jusqu'à 300 m de hauteur totale (Cirque de Gaud ; [Pascal et al., 1989](#)). Dans les gorges de l'Ardèche règne un climat à caractère méditerranéen avec une sécheresse estivale marquée et un pic de précipitations automnal. À l'Orgnac-l'Aven (alt. 230 m, sud des gorges), les précipitations

moyennes annuelles et les températures moyennes annuelles entre 1970 et 1998 sont respectivement de 925.3 mm et de 13.3 °C.

Les études menées dans les gorges de l'Ardèche ont nécessité d'évoluer sur quinze falaises différentes portant les noms de Huguenots, Pont d'Arc, Blachas, Grand Charmasson, Ebbo, Gaud sud, Gaud ouest, Autridge, Autridge sud, Morsanne, Manteau Royal, Cirque de la Madeleine, Templiers, Maladrerie, et la Rouvière (Fig. 8.1). Ces falaises étaient suffisamment stables pour assurer la sécurité des travailleurs. Le nombre d'échantillons ou d'informations sur chaque site varie à cause de la variabilité spécifique des sites comme le nombre d'arbre présents ou la facilité d'accès à la face de la falaise.

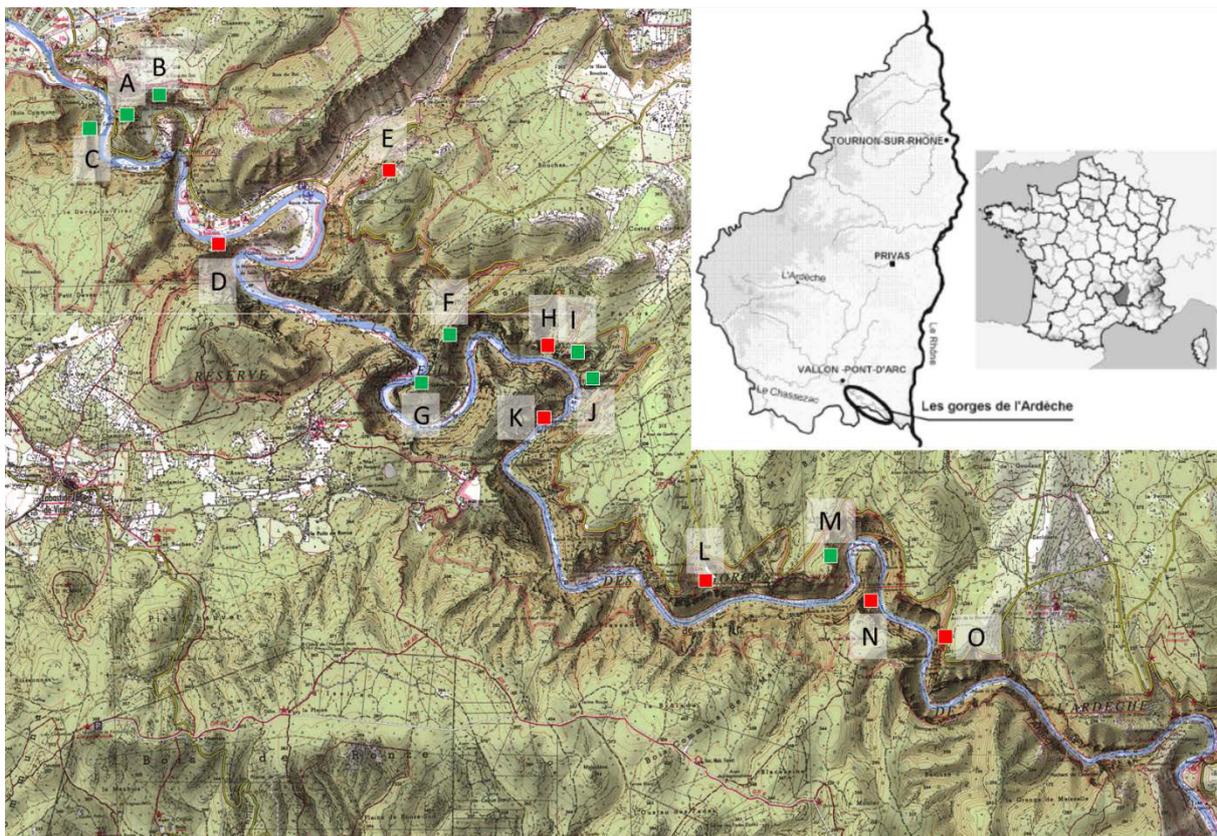


Figure 8.1 : Localisation des falaises où les *J. phoenicea* sont étudiés. Sur tous les sites des arbres morts sont prélevés (carré rouge et carré vert). Les sites pour l'étude de la structure de population sont marqués avec un carré vert. A : Huguenots, B : Pont d'Arc, C : Blachas, D : Ebbo, E : Grand Charmasson, F : Gaud sud, G : Gaud ouest, H : Autridge, I : Autridge sud, J : Morsanne, K : Manteau Royal, L : Cirque de la Madeleine, M : Templiers, N : Maladrerie et O : la Rouvière.

2.2. Étude de la longévité et du taux de croissance

Pour étudier la longévité et le taux de croissance, seuls des arbres morts sont prélevés. Sur 102 individus de *J. phoenicea*, l'âge, le diamètre maximal du tronc, la circonférence du tronc et le taux de croissance radiale sont mesurés. La hauteur des arbres n'est pas mesurée car un grand nombre d'échantillons avaient subi des blessures sur leur appareil aérien et souffert des aléas du temps. L'âge obtenu sur des sections transversales de troncs d'arbres morts nous permet de déterminer la longévité et la durée de vie moyenne de cette espèce en falaise. La longévité peut être définie comme l'âge maximal que peut atteindre un individu d'une espèce donnée dans des conditions de vie particulières. Elle diffère de la notion d'espérance de vie qui correspond à la moyenne de la durée de vie attendue d'un groupe.

Pour prélever un tronc, il faut tout d'abord sangler la section que l'on veut scier pour la remonter. Quand la taille et la masse des troncs sont élevées une technique de travaux sur cordes pour le déplacement de charge est mise en œuvre. Les troncs sont, soit hissés, soit descendus selon l'accès à la falaise. Des sections transversales sont ensuite débitées et poncées afin de rendre lisibles les cernes d'accroissement annuel des arbres. Pour une meilleure lisibilité, les cellules axiales doivent être perpendiculaires au plan d'observation, les sections de tronc sont positionnées pour que les cernes d'accroissement apparaissent contrastés sur le plan transversal (Stokes et Smiley, 1968). Le dénombrement des cernes est effectué sous loupe binoculaire. La lecture est réalisée de la moelle vers l'écorce et permet une estimation de l'âge des arbres. D'après Mathaux *et al.* (2016), le statut du cerne de *J. phoenicea* poussant en falaise est annuel donc l'estimation de l'âge par comptage des cernes est fiable.

Le taux de croissance radial moyen du bois de chaque arbre est calculé en divisant la distance radiale entre l'intérieur du premier cerne vers la moelle et l'extérieur du cerne le plus proche du cambium par le nombre de cernes comptés. Le rayon maximal pour les 50 premiers cernes (R50) et les 100 premiers cernes (R100) est mesuré sur 77 et 81 individus respectivement. Les résultats de longévité et de taux de croissance sont présentés sous forme de distribution de fréquences. Des régressions linéaires sont effectuées et les coefficients de détermination (R^2) sont calculés pour identifier quels paramètres expliquent le mieux l'âge des arbres.

2.3. Étude de la structure de population et de la morphologie de *J. phoenicea* en falaise

Pour étudier la structure de population, différentes variables stationnelles et dendrométriques sont mesurées sur des arbres vivants installés sur huit falaises : le nombre, la forme et la torsion du ou des troncs, la hauteur de l'arbre, la circonférence et le diamètre maximal basal du tronc et le pourcentage de partie morte de l'appareil aérien de l'arbre. Pour chaque arbre, le microsite dans lequel il se développe est répertorié.

Le diamètre maximal basal est représenté sous forme d'une distribution de fréquence en fonction de la classe de diamètre pour les huit populations dont au total 390 arbres ont été mesurés. Les classes sont différenciées tous les 5 cm et les individus dont le diamètre est inférieur à 1 cm sont également mis en évidence. Les distributions de classes de diamètre sont utilisées pour interpréter la structure et la dynamique des populations. Une comparaison deux à deux de la distribution de fréquence des huit populations est faite à l'aide du test de Kolmogorov et Smirnov. Tous les tests sont effectués à l'aide du logiciel R (v. 0.99.467, R Development Core Team, 2012).

3. Résultats

3.1. Étude de la longévité et du taux de croissance

Juniperus phoenicea est l'arbre dominant pour l'ensemble des falaises des gorges de l'Ardèche. Les mesures de durée de vie, du taux de croissance, du diamètre maximal et de la circonférence du tronc sur les sections transversales d'arbres morts sont résumées dans le tableau 8.1. Les résultats de longévité de *J. phoenicea* poussant sur les falaises des gorges de l'Ardèche montrent que 25 % des individus dépassent 522 ans et 50 % atteignent un âge supérieur à 324 ans. Sept arbres ont vécu plus de 1000 ans (Fig. 8.2a). L'espérance de vie de *J. phoenicea* en falaise est de 407 années (Tab. 8.1). L'arbre le plus vieux possédait 1467 cernes avant d'être emporté par un éboulement de falaise en 2002 (Fig. 8.3). L'âge de cet arbre est supérieur à 1500 ans car la moelle est absente de l'échantillon. Aucun des arbres échantillonnés aux alentours des falaises, dans des conditions édaphiques plus favorables, n'excède 246 ans.

Les cernes de ces individus sont souvent très minces. Le taux de croissance radiale de ces arbres est exceptionnellement faible. Il est compris entre 0.1 et 1.4 mm par an (Fig. 8.2b). Le taux de croissance médian est inférieur à 0.297 mm par an. Les sections transversales de tronc de *J.*

phoenicea en falaise présentent des formes particulièrement originales. Sur les 102 sections étudiées, 72 % des individus possèdent une moelle excentrée et 50 % des individus présentent des sections avec une forme plus ou moins fortement lobée, 48 % sont de forme à tendance ovoïde, 31 % sont à tendance diamétralement aplaties et 7 % des sections sont aplaties et s'enroulent sur elle-même (**Annexe D**). Une section peut présenter plusieurs formes par exemple être lobée et aplatie avec une moelle excentrée.

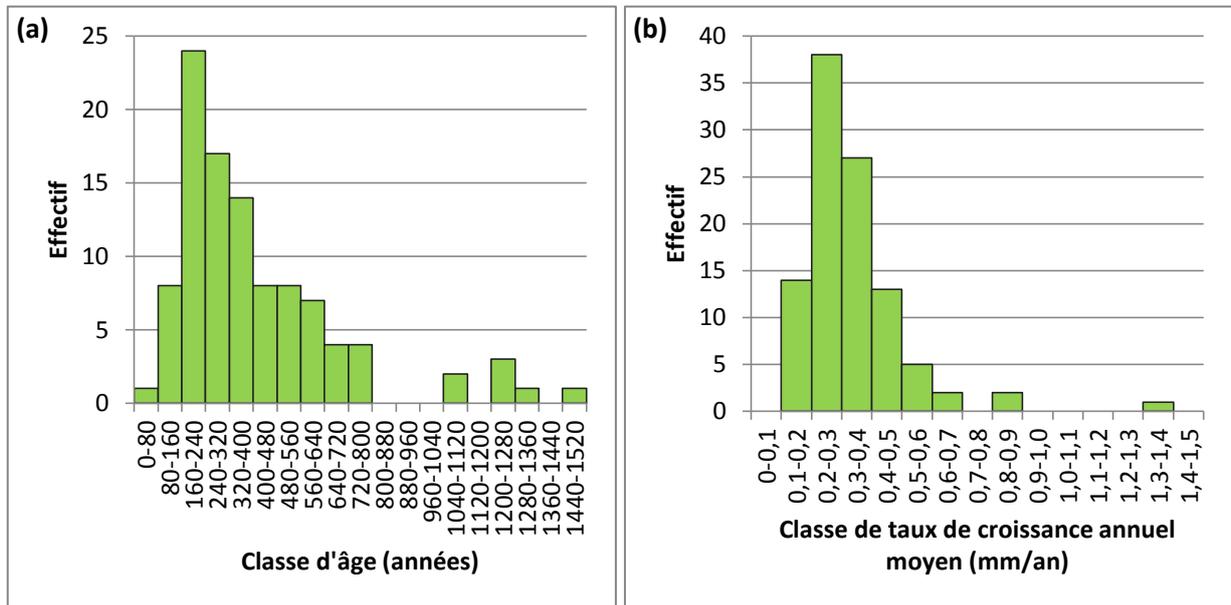


Figure 8.2 : (a) Fréquence de distribution de classe d'âge des *J. phoenicea* morts échantillonnés sur les falaises des gorges de l'Ardèche (n = 102) (b) Fréquence de distribution de classe de taux de croissance radial moyen des *J. phoenicea* échantillonnés sur les falaises des gorges de l'Ardèche (n = 102).

L'âge et le diamètre maximal sont plutôt bien corrélés compte tenu des formes variées des sections de tronc d'arbre de *J. phoenicea* ($P < 0.001$). Ces deux paramètres sont liés par l'équation, $\text{Log}(\hat{\text{Âge}}) = 1.599 + 0.835 * \text{Log}(\text{Diamètre maximal})$, avec un coefficient de détermination $R^2 = 0.52$. C'est également le meilleur coefficient de détermination que nous ayons trouvé parmi l'ensemble des paramètres morphologiques des sections testés pour une corrélation avec l'âge. Le diamètre maximal sera donc utilisé par la suite comme mesure sur les arbres vivants pour construire la dynamique des populations en falaise. La corrélation est représentée sur la figure 8.4a. Le coefficient de détermination de l'âge en fonction de la circonférence du tronc a pour valeur $R^2 = 0.46$ et pour équation, entre l'âge et la circonférence, $\text{Log}(\hat{\text{Âge}}) = 1.398 + 0.684 * \text{Log}(\text{Circonférence})$ ($P < 0.001$; Fig. 8.4b). Le coefficient de détermination de l'âge en fonction de la surface totale de la section sur laquelle les cernes ont été comptés a également donné de bons résultats ($R^2 = 0.50$) mais comme ce critère n'est pas facilement mesurable sans détruire l'arbre nous n'avons pas tenu à le présenter.

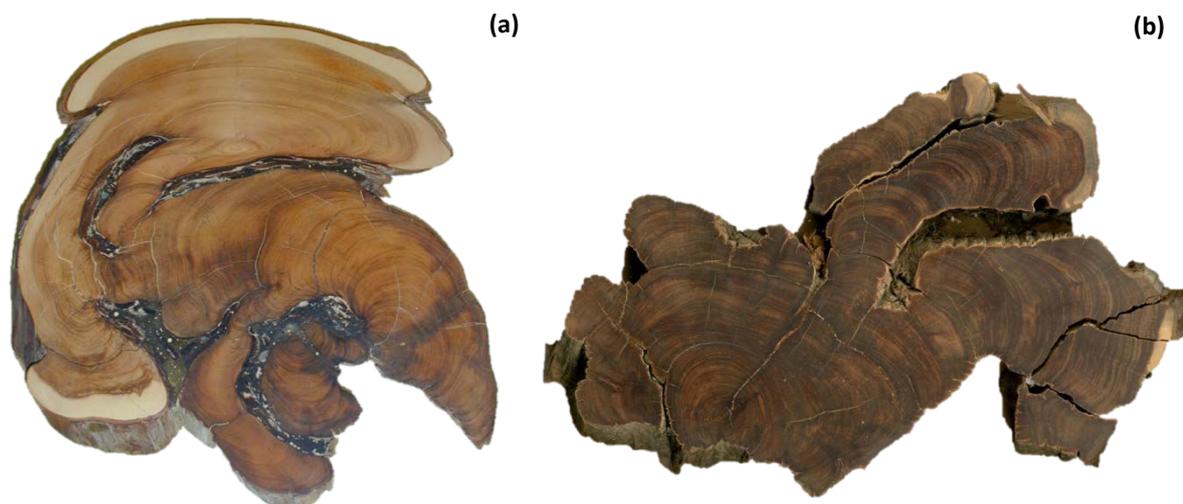


Figure 8.3 : Exemple de sections transversales de tronc de *J. phoenicea* millénaire poussant en falaise : (a) 1467 cernes pour un diamètre maximal de 16 cm et (b) 1074 cernes pour 17 cm de diamètre maximal.

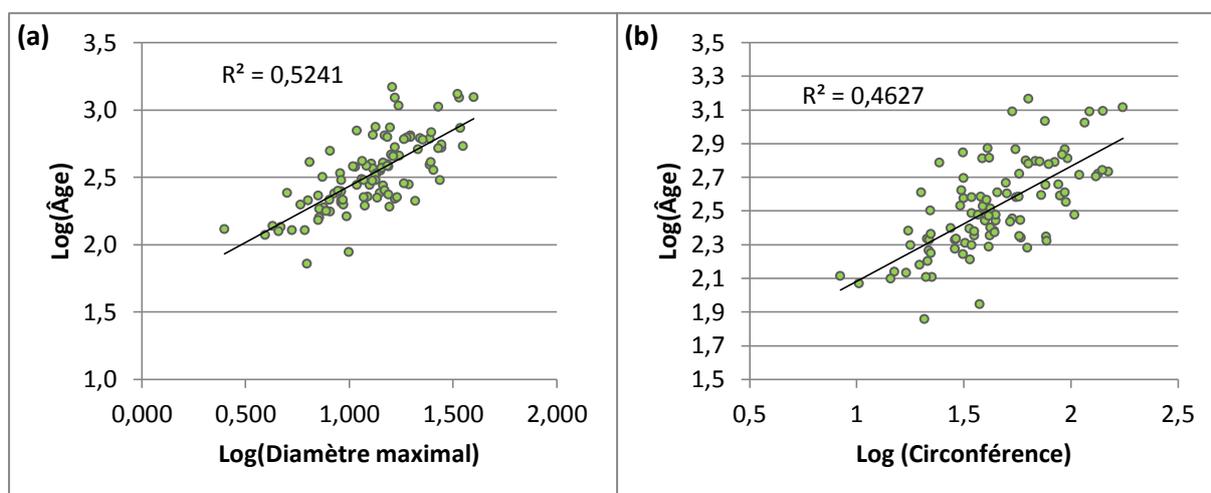


Figure 8.4 : (a) Âge de l'arbre en fonction du diamètre maximal. (b) Âge de l'arbre en fonction de la circonférence.

Dans l'ensemble le diamètre basal varie entre 0.2 et 60 cm (Tab. 8.1). Même si certains arbres de gros diamètre ont un âge inférieur à ce que nous pouvions attendre et que certains petits peuvent être au contraire plus vieux, l'âge et le diamètre maximal sont significativement corrélés. Il est donc possible d'appréhender la structure et la dynamique des populations de *J. phoenicea* en falaise à l'aide de la mesure du diamètre basal.

Tableau 8.1 : Résumé des caractéristiques de durée de vie, de taux de croissance, de diamètre basal maximal, de circonférence basale maximale et du rayon maximal pour les 50 premiers cernes (R50) et les 100 premiers cernes (R100) pour des arbres morts de *J. phoenicea*. Pour les arbres vivants, la hauteur maximale de l'arbre, le diamètre basal et la circonférence basale sont donnés. Pour chaque caractéristique le minimum, le maximum, la moyenne, l'écart-type, le nombre d'observation (Nb.) et l'erreur type de la moyenne sont renseignés (SEM).

	Minimum	Maximum	Moyenne	Écart-type	Nb.	SEM
<i>Arbres morts</i>						
Durée de vie (années)	72	1467	407.3	281.9	102	27.9
Taux de croissance (mm/an)	0.119	1.364	0.335	0.171	102	0.017
Diamètre basal maximal (cm)	2.50	39.80	14.65	7.67	102	0.76
Circonférence basale maximale (cm)	8.40	174.80	53.22	34.20	102	3.39
R50 (cm)	0.31	4.18	1.365	0.836	77	0.095
R100 (cm)	0.83	8.30	3.05	1.54	81	0.17
<i>Arbres vivants</i>						
Hauteur de l'arbre (cm)	5	500	130.0	79.5	754	2.9
Diamètre basal (cm)	0.2	60	9.89	8.71	724	0.32
Circonférence basale (cm)	1	200	30.03	24.3	639	0.96

3.2. Étude de la structure des populations de *J. phoenicea* vivants des falaises

Pour l'étude de la structure des populations sont utilisées les valeurs des rayons mesurés pour les 50 premiers cernes et les 100 premiers cernes qui donnent des valeurs médianes de 1.2 cm et 2.7 cm respectivement (Tableau 8.1). Ces valeurs nous permettent de déduire les classes de diamètre qui accueilleront des individus avec un âge inférieur à 50 et à 100 ans. La figure 8.5 représente la distribution de la fréquence du diamètre du tronc de 390 *J. phoenicea* sur huit sites différents, nos relevés comprennent au minimum 34 individus pour Pont d'Arc, et de 67 à 150 individus pour les autres populations. Les individus dont le diamètre ne dépasse pas 1 cm sont considérés comme des individus ayant moins de 50 ans en général et les individus avec un diamètre de moins de 5 cm correspondent à des individus âgés de moins de 100 ans.

D'après les tests statistiques, deux groupes ont des distributions de la fréquence des individus qui sont significativement différentes. Le premier groupe comporte les populations des falaises de Morsanne, d'Autridge sud et de Gaud sud et le deuxième correspond aux populations des Templiers, des Blachas, de Gaud ouest, des Huguenots et du Pont d'Arc (Fig. 8.5). Les populations des falaises de Morsanne, d'Autridge sud et de Gaud sud montrent une distribution inverse en J suggérant qu'il y a eu une régénération active avec un recrutement continu de juvéniles (Fig. 8.5). L'absence d'arbre

avec un diamètre basal important montre aussi une absence d'individus âgés pour ces populations. Ces populations présentent une proportion très importante d'individus de petit diamètre avec une fréquence très élevée de très jeunes dont le diamètre est inférieur à 1 cm avec 8.2 % pour Morsanne, 13.2 % pour Autridge sud et 7.5 % pour Gaud sud. Ces populations étaient d'ailleurs les seules sur le terrain qui nous ont semblé avoir beaucoup de jeunes individus. Par rapport à Gaud sud et à Morsanne, Autridge n'abritait que très peu d'individus très âgés dont aucun ne présentait une morphologie typique des arbres très vieux comme décrit dans [Mathaux et al. \(2016\)](#). Pour Morsanne, les individus les plus gros et probablement les plus vieux sont isolés alors que les petits sont regroupés. Tous les arbres sont localisés sur des zones de fractures. Après observations sur le terrain, ces falaises semblent avoir subi des éboulements assez récents mettant la roche à nu. Dans ces populations, les très jeunes individus ayant encore les feuilles de jeunesse aciculaires sont localisés dans des endroits particuliers tel que sous de gros arbres et dans des fissures assez profondes, garnies de matière organique et assez humides. Il semble que des conditions particulières soient nécessaires à leur développement.

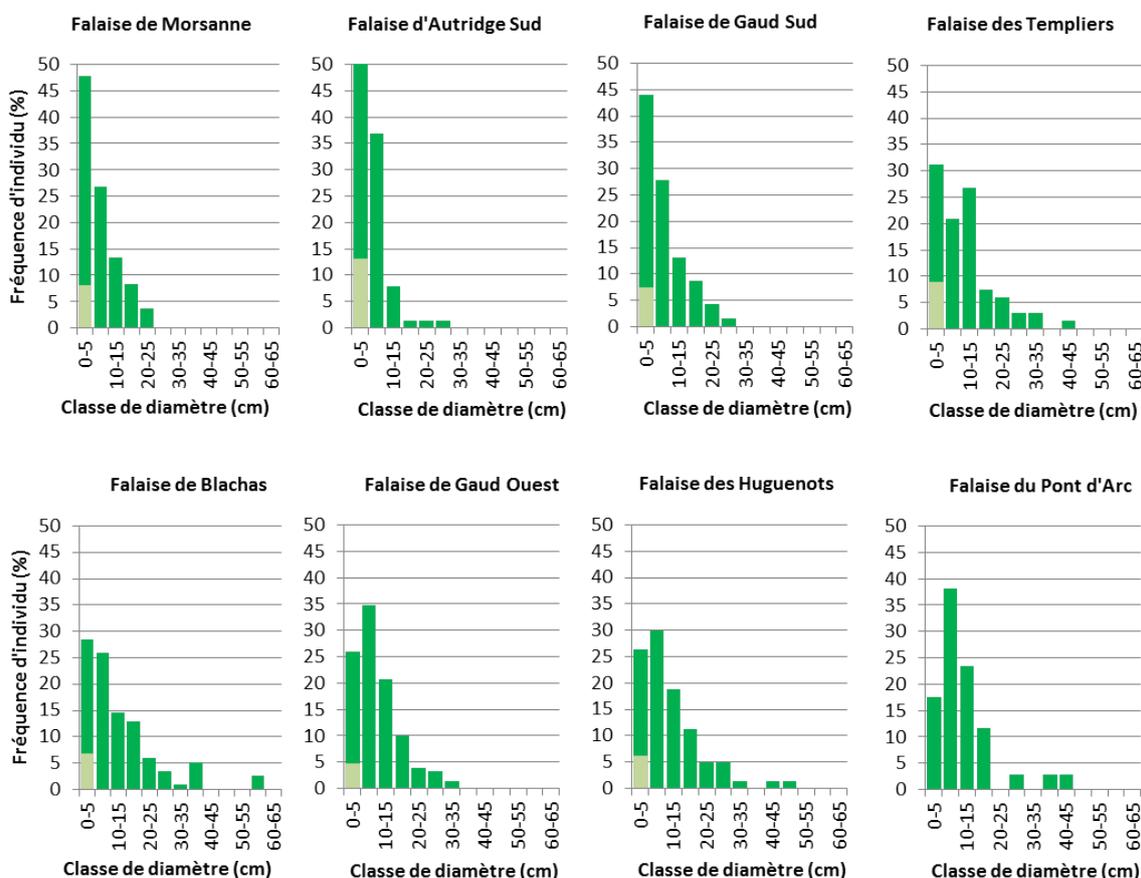


Figure 8.5 : Fréquence de distribution des classes de diamètre de *J. phoenicea* vivants échantillonnés sur huit falaises différentes des gorges de l'Ardèche. La partie en vert claire représente les individus appartenant à la classe de diamètre de 0 à 1 cm.

Les autres populations présentent une proportion beaucoup plus faible d'individus jeunes dont les diamètres sont compris entre 0.1 et 5 cm et une proportion plus importante pour des classes de diamètres élevées (Fig. 8.5). Pour les populations des Blachas, de Gaud ouest et des Huguenots, il a été trouvé un nombre important d'arbres avec de gros diamètres. Sur le terrain, nous avons observé de nombreux arbres présentant des morphologies typiques de vieux individus. La falaise des Huguenots est remarquable par son déficit important en jeunes et par les nombreux arbres à gros diamètre et à morphologie typique des vieux arbres. Le Pont d'Arc se distingue par l'absence d'individus dans la classe de diamètre de 0 à 1 cm.

3.3. Description de la morphologie des arbres et des microsites

Dans toutes les populations les arbres montrent un certain degré de mortalité partielle de l'appareil aérien qui suggère la présence de mortalité partielle du cambium. Les valeurs des mesures de la hauteur de l'arbre, du diamètre basal et de la circonférence basale du tronc des arbres vivants sont résumées dans le tableau 8.1. La hauteur moyenne des *J. phoenicea* poussant sur les parois rocheuses verticales est de 130 cm et le maximum trouvé est de 500 cm. Si on observe la distribution de ces valeurs, 75 % des arbres ne dépassent pas 180 cm et 50 % ne dépassent même pas 115 cm. Le diamètre et la circonférence à la base des arbres sont également peu élevés pour la majorité des arbres. 75 % des arbres ont un diamètre qui ne dépasse pas 13.5 cm et une circonférence qui ne dépasse pas 40 cm. La moitié des arbres observés présente un tronc unique et l'autre moitié présente de deux à dix troncs. 62 % des arbres présentent un tronc qui est plutôt cylindrique et 47 % des troncs sont torsadés (Fig. 8.6).



Figure 8.6 : Exemple de *J. phoenicea* en falaise avec des troncs torsadés (gorges de l'Ardèche). © Jean-Paul Mandin.

Les arbres poussent dans des microsites dont la plupart sont très difficiles d'accès et se trouvent au milieu de grandes parois verticales ou surplombantes. Les types de microsites répertoriés sont les fissures verticales, obliques ou horizontales, les vires, les replats, et les trous. Les replats semblent être les microsites les moins favorables à l'établissement de *J. phoenicea* en falaise ou d'autres espèces rencontrées. Les fissures verticales, les vires et les trous sont les microsites dans lesquels nous avons observé le plus de *J. phoenicea*.

4. Discussion

Notre étude met en évidence la longévité exceptionnelle de *J. phoenicea* poussant sur les falaises avec des individus pluriséculaires et millénaires. Cette longévité semble liée à l'espèce *J. phoenicea* mais également aux facteurs environnementaux. *J. phoenicea* est considéré comme une espèce pionnière, c'est-à-dire une espèce capable de coloniser des milieux instables aux conditions édaphiques et climatiques difficiles. Au sol, il est vite concurrencé par d'autres espèces plus compétitrices. Cependant, à côté de son caractère pionnier, cette espèce affiche une présence quasi-systématique et durable dans ces habitats rocheux et escarpés de falaise comme le montrent nos résultats. La falaise est un milieu hautement sélectif caractérisé par des communautés biologiques fermées où le nombre de microsites viables est limité (Davis, 1951). Le manque de microsites favorables, dû à la compacité du substrat et à l'absence de sol, rend les phénomènes de compétition moins importants ou même inexistantes (Larson *et al.*, 2000b). L'absence de perturbations anthropiques, de feux et de compétition permet le développement et la persistance d'habitats anciens pouvant abriter des individus aux âges très élevés comme *J. phoenicea*. Cette espèce en falaise semble faire partie des arbres les plus vieux de France, voire d'Europe. Dans la littérature, il est fait mention d'âges bien supérieurs aux 1500 ans que nous avons mesurés mais la plupart de ces âges sont des estimations (Dupouey, 2010). En effet, chez beaucoup d'arbres très âgés (chênes, oliviers, etc.), le cœur de l'individu a disparu et il manque un grand nombre de cernes. Les résultats d'un dénombrement des cernes ou d'une datation au carbone 14 ne livrent pas l'âge réel de l'arbre. Les âges révélés sont donc des estimations en fonction de la largeur des cernes présents et du diamètre de l'arbre. À notre connaissance, l'âge de plus de 1500 ans déterminé pour *J. phoenicea* sur une falaise des gorges de l'Ardèche est le plus élevé réellement mesuré de France. Schweingruber et Wirth (2009), à partir de différentes sources (Old-list, Rocky Mountain Tree-Ring Research (<http://www.rmtr.org/oldlist.htm>), et Tree-ring data-bank (<http://www.wsl.ch>), Dendrochronological laboratories of P. Gassmann, Neuchatel, Switzerland, and H. Egger, Boll, Switzerland) récapitulent les âges maximaux atteints par différentes espèces d'arbres à travers le

monde. D'après cette liste, il apparaît que *J. phoenicea* en falaise fait partie des plus vieux arbres répertoriés avec ces 1467 cernes.

Les individus des parois révèlent des taux de croissance radiale particulièrement faibles avec une moyenne de 0.34 mm par an. Ces résultats sont comparables à ceux trouvés par [Larson et al. \(1999\)](#) dont la moyenne du taux de croissance radiale moyen est de 0.40 mm par an pour *Thuja occidentalis* en falaise. Ces taux de croissance très faibles semblent avoir divers avantages. [Loehle \(1988, 1996\)](#) a accompli différents travaux sur les facteurs pouvant contribuer à la longévité de certains arbres. Beaucoup d'individus longévifs ont une croissance lente ([Schulman, 1954](#) ; [Melvin, 2004](#) ; [Pederson, 2005](#) ; [Black et al., 2008](#)) et semblent être efficaces dans les mécanismes de défense qui limitent les agressions causées par les champignons, les bactéries et les insectes ([Loehle, 1988, 1996](#)). Ces arbres ont développé une barrière chimique par allocation d'une partie de leurs ressources dans la production de métabolites secondaires tels que les substances inhibitrices ou toxiques pour les pathogènes ([Merrill, 1992](#)). L'odeur puissante et la présence de taches foncées sur les sections de bois de *J. phoenicea* témoignent de ces composés. Le faible taux de croissance des arbres poussant en falaise dû, selon [Matthes et al. \(2002\)](#), à des contraintes mécaniques au niveau des racines qui ne peuvent pas croître suffisamment, permet le développement d'une barrière physique en augmentant la dureté du bois et la résistance mécanique de celui-ci par rapport à des arbres à croissance rapide ([Venet et Keller, 1987](#)). Il conduit aussi à des individus de plus petite taille, diminuant ainsi sur eux les contraintes liées à la gravité et la prise au vent. La combinaison de la résistance mécanique et d'une taille réduite procure une diminution de la contrainte mécanique ([Larson, 2001](#)) qui leur permet de persister sur les falaises pendant plusieurs siècles.

La morphologie des *J. phoenicea* en falaise est particulière avec des arbres de taille modeste dépassant rarement deux mètres, des parties importantes de l'appareil aérien qui sont mortes, des troncs parfois inversés et la présence d'arbres possédant plusieurs troncs. Pour [Bertaudière et al. \(2001\)](#), la structure de type multicaule chez *Juniperus thurifera* présente un avantage adaptatif pour survivre dans des environnements sévères causés par des conditions topographiques, édaphiques et climatiques difficiles. Il a été démontré chez d'autres espèces que le développement de plusieurs troncs sur le même individu, de façon plus ou moins indépendante, optimisait l'accès aux ressources hydriques et aux nutriments ([Danin, 1983](#)). La mortalité partielle de l'appareil aérien suggère une mortalité cambiale également partielle bien distincte sur les sections de bois. Ce phénomène est permis par la sectorisation du système hydraulique de la plante c'est-à-dire la constitution de l'arbre en différentes unités hydrauliques indépendantes les unes des autres ([Kelly et al., 1992](#) ; [Larson et al., 1993](#) ; [Larson et al., 1994](#)). En falaise, la sectorisation et la structure de type multicaule pourraient permettre de survivre dans un environnement très contraignant et de tolérer les

dommages liés aux éboulements et à la sécheresse, en limitant la localisation d'événements potentiellement mortels à une partie de l'arbre avec peu d'effets négatifs pour le reste de l'arbre (Matthes *et al.*, 2002).

Nos résultats montrent que les populations de *J. phoenicea* des parois rocheuses présentent des individus de tous âges. Leur renouvellement semble effectif. Sur certaines zones de falaise se concentrent un nombre important de vieux arbres et sur d'autres zones les falaises accueillent de nombreux individus jeunes. Ces populations semblent être soumises uniquement aux perturbations naturelles comme la sécheresse et l'érosion de la falaise qui provoque des chutes de pierres ou un éboulement d'un pan de falaise pouvant entraîner avec lui les arbres présents. Des études mettent en évidence que la majeure partie des perturbations en falaise est due à des chutes de blocs, de rochers ou de pans de falaise (Larson *et al.*, 2000b ; Larson, 2001 ; Matthes *et al.*, 2002). De fait, les résultats obtenus suggèrent que la structure de population de *J. phoenicea* sur les parois dépend surtout de l'histoire de celle-ci (la plupart des résultats montrent la présence d'individus de même classe d'âge spatialement regroupés). Il est probable que les recrutements de jeunes arbres ne peuvent se faire que si des microsites sont disponibles et la simple présence d'arbres déjà en place exclut, en général, la possibilité qu'un nouvel individu s'installe car les racines tendent à occuper tout l'espace disponible (Matthes et Larson, 2006). Des éboulements sont donc nécessaires pour libérer des espaces d'installation. Dans le cas d'un éboulement important, une grande partie de la paroi est libérée et de nombreux microsites sont alors disponibles pour de nouveaux individus. Dans cet environnement, la succession a une influence majeure uniquement sur de très jeunes falaises et sur des parties de falaises récemment exposées par une perturbation (Larson *et al.*, 2000b). Ashton et Webb (1977) parlent d'un processus de vieillissement correspondant à une succession cyclique et tronquée sur les falaises verticales. Il apparaît probable que, du fait de la longévité des arbres et de la faible fréquence d'éboulements mortels pour les arbres, la régénération est très épisodique et se fait par à-coups. Ce mécanisme a aussi été mis en évidence par Matthes-Sears et Larson (1999) sur les *Thuja occidentalis* des falaises du Niagara. Cela explique pourquoi nous avons mis en évidence des populations plutôt jeunes et des populations plus âgées.

Même si la présence d'individus isolés très vieux est remarquable, elle n'indique pas automatiquement une forêt ancienne (Schweingruber et Wirth, 2009). C'est pourquoi, l'intérêt majeur d'une formation végétale contenant toutes les classes d'âges, y compris des individus millénaires, est bien supérieur à l'éventuel « record » d'un individu. Ces découvertes d'arbres pluriséculaires et millénaires nous ont conduits à modifier la vision que nous avons de ces petits arbres rabougris clairsemés sur un substrat vertical souvent inaccessible. Ces arbres qui sont de véritables monuments sont les témoins d'habitats d'une grande stabilité apparente au cours du

temps. Ces populations de *J. phoenicea* en parois rocheuses constituent des « forêts » clairsemées d'arbres de petites tailles qui seraient parmi les plus anciennes de l'hémisphère Nord (Larson *et al.*, 2000a). En ce qui concerne la notion de forêt, visuellement, le taux de recouvrement de la face d'une falaise n'est pas toujours supérieur à 10 %. Pourtant, nous avons observé que la quasi-totalité des microsites disponibles pour les arbres sont occupés. Ces arbres atteignent rarement une hauteur de 5 m en falaise puisque la compacité du substrat et la verticalité sont deux facteurs qui ne permettent ni le développement ni la survie d'arbres de taille trop élevée. En effet, le rapport de taille entre l'appareil souterrain et l'appareil aérien joue un rôle dans le maintien de ces arbres en falaise. Les grandes parois n'ont jamais été parcourues ou transformées par l'Homme et elles peuvent donc d'après la définition de Peterken (1996) être qualifiées de forêts vierges. Les « forêts de falaise » sont parmi les derniers écosystèmes totalement vierges en milieu terrestre. La durée de vie moyenne élevée des individus, leur longévité importante, la structure de population de *J. phoenicea* en falaise et la présence de bois mort mis en évidence par Mathaux *et al.*, 2016 indiquent la présence de populations âgées avec un stade de développement mature, qui d'après les critères exposés par Mosseller *et al.* (2003) et Wirth *et al.* (2009), caractérise une forêt ancienne. Alors que les forêts anciennes sont considérées comme des foyers de biodiversité élevée comportant des arbres vieux de taille et de diamètre élevés, les populations de *J. phoenicea* en falaise ne comportent pas d'individus de taille et diamètre importants. C'est cette originalité qui peut conduire à négliger ces arbres d'un point de vue de la conservation (Fazan *et al.*, 2012). Il est donc primordial d'ajouter des nuances à cette définition. Au Canada, ces peuplements de vieux arbres des parois commencent à être intégrés dans les programmes scientifiques ; un rapport visant à définir les termes propres aux forêts anciennes de l'Ontario fait référence à ces milieux (Uhlig *et al.*, 2001). En France, ils ne sont pas considérés comme des forêts anciennes mais sont sur le point d'être intégrés à l'inventaire du WWF dans le cadre du programme Forêts anciennes (Rossi et Vallauri, 2011).

5. Conclusion

Alors que tous les écosystèmes forestiers ont été affectés par les civilisations humaines (Farrell *et al.*, 2000), les populations de *J. phoenicea* des falaises sont stables et contiennent toutes les classes d'âges, y compris des individus millénaires. De toute évidence, les populations végétales des escarpements rocheux sont les plus anciennes de l'hémisphère Nord dans la mesure où, étant très difficilement accessibles, ce sont les seules à avoir échappé aux perturbations liées aux activités humaines. Cependant, les progrès fulgurants des matériels et des techniques d'équipements des falaises au bénéfice de l'escalade menacent cette inaccessibilité et l'intégrité des populations de *J.*

phoenicea ainsi que bien d'autres espèces végétales ou animales. En effet, le développement des pratiques d'escalade et l'augmentation du nombre de sites d'escalade ont un impact significatif sur les écosystèmes de falaise (Holzschuh, 2016). Des études pointent les effets négatifs de telles pratiques (Nuzzo, 1996 ; McMillan et Larson, 2002 ; Rusterholz *et al.*, 2004 ; Kuntz et Larson, 2006 ; Clark et Hessel, 2015). Les escarpements rocheux sont des milieux où l'installation est difficile puisque la superficie et le volume d'établissement des plantules sont très limités et les phénomènes d'érosion par le vent et l'eau empêchent le développement de sol. Ces habitats sont les derniers écosystèmes vierges de la zone tempérée et ils abritent de nombreuses espèces rares, endémiques, restreintes à la falaise ou menacées et contribuent fortement à la biodiversité des régions (Larson *et al.*, 2000b ; Hjort *et al.*, 2015). Par conséquent, il existe un besoin urgent de mettre en place des mesures à des fins de conservation de ces milieux (Volger et Reisch, 2011).

Remerciements

Les auteurs remercient les étudiants de la section Technicien Supérieur « Gestion et Protection de la Nature » du lycée Agricole d'Aubenas pour leur aide sur le terrain. Nous remercions Y. Armand et J. Gilly du lycée agricole d'Aubenas, J. Kanapa du CREPS de Vallon-Pont-d'Arc, J. Arnaud, G. Salletaz et R. Sauzée du Comité départemental de Spéléologie pour leur pédagogie et leur assistance technique. Nous remercions également Douglas W. Larson pour ses précieux conseils et ses encouragements. La Région Rhône-Alpes avec une participation du Fonds Social Européen, le Service Régional de la Formation et de la Recherche, du Ministère de l'Agriculture, de la DIREN Rhône-Alpes, le Conseil Général de l'Ardèche et la Réserve Naturelle des Gorges de l'Ardèche, l'Office de Génie Écologique et la Société Botanique de France qui ont fourni un soutien financier. Nous remercions la Réserve Naturelle des Gorges de l'Ardèche et le Syndicat de Gestion des Gorges de l'Ardèche pour avoir facilité les observations sur le terrain.

Références

- Ashton, D.H., Webb, R.N., 1977. The ecology of granite outcrops at Wilson's Promontory, Victoria. *Australian Journal of Ecology* 2, 269-296.
- Bengtsson, J., Nilsson, S.G., Franc, A., Menozzi, P., 2000. Biodiversity, disturbances, ecosystem function and management of European forests. *Forest Ecology and Management* 132, 39-50.

- Bertaudière, V., Montès, N., Badri, W., Gauquelin, T., 2001. La structure multicaule du genévrier thurifère : avantage adaptatif à un environnement sévère ? *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences - Series III - Sciences de la Vie* 324, 627-634.
- Black, B.A., Colbert, J.J., Pederson, N., 2008. Relationships between radial growth rates and lifespan within North American tree species. *Ecoscience* 15, 349-357.
- Blondel, J., 2006. The 'design' of Mediterranean landscapes: a millennial story of humans and ecological systems during the historic period. *Human Ecology* 34, 713-729.
- Blondel, J., Aronson, J., 1999. *Biology and wildlife of the Mediterranean region*. Oxford University Press, USA.
- Blondel, J., Aronson, J., Bodiou, J.-Y., Gilles, B., 2010. *The Mediterranean region: biological diversity in space and time*, 2nd ed. Oxford University Press, Oxford and New York.
- Clark, P., Hessler, A., 2015. The effects of rock climbing on cliff-face vegetation. *Applied Vegetation Science* 18, 705-715.
- Danin, A., 1983. *Desert vegetation of Israel and Sinai*. Cana Publishing House, Jerusalem.
- Davis, P.H., 1951. Cliff vegetation in the Eastern Mediterranean. *Journal of Ecology* 39, 63-93.
- Dupouey, J.L., 2010. Le plus vieil arbre. *Revue forestière française* 62, 671-680.
- Farjon, A., 2005. *A monograph of Cupressaceae and Sciadopitys*. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Farrell, E.P., Führer, E., Ryan, D., Andersson, F., Hüttl, R., Piussi, P., 2000. European forest ecosystems: building the future on the legacy of the past. *Forest Ecology and Management* 132, 5-20.
- Fazan, L., Stoffel, M., Frey, D.J., Pirintsos, S., Kozłowski, G., 2012. Small does not mean young: age estimation of severely browsed trees in anthropogenic Mediterranean landscapes. *Biological Conservation* 153, 97-100.
- Gauquelin, T., Michon, G., Joffre, R., Duponnois, R., Génin, D., Fady, B., Bou Dagher-Kharrat, M., Derridj, A., Slimani, S., Badri, W., Alifriqui, M., Auclair, L., Simenel, R., Aderghal, M., Baudoin, E., Galiana, A., Prin, Y., Sanguin, H., Fernandez, C., Baldy, V., 2016. Mediterranean forests, land use and climate change: a social-ecological perspective. *Regional Environmental Change*, 1-14.
- Gibson, L., Lee, T.M., Koh, L.P., Brook, B.W., Gardner, T.A., Barlow, J., Peres, C.A., Bradshaw, C.J.A., Laurance, W.F., Lovejoy, T.E., 2011. Primary forests are irreplaceable for sustaining tropical biodiversity. *Nature* 478, 378-381.
- Hjort, J., Gordon, J.E., Gray, M., Hunter, M.L., 2015. Why geodiversity matters in valuing nature's stage. *Conservation Biology* 29, 630-639.
- Holzschuh, A., 2016. Does rock climbing threaten cliff biodiversity? - A critical review. *Biological Conservation* 204, 153-162.
- Hunter, M.L., 1989. What constitutes an old-growth stand? *Journal of Forestry* 87: 33-35.

- Kelly, P.E., Cook, E.R., Larson, D.W., 1992. Constrained growth, cambial mortality, and dendrochronology of ancient *Thuja occidentalis* on cliffs of the Niagara Escarpment: an eastern version of bristlecone pine? *International Journal of Plant Sciences* 153, 117-127.
- Kelly, P.E., Larson, D.W., 1997. Dendroecological analysis of the population dynamics of an old-growth forest on cliff-faces of the Niagara Escarpment, Canada. *Journal of Ecology* 85, 467-478.
- Knorn, J.A.N., Kuemmerle, T., Radeloff, V.C., Keeton, W.S., Gancz, V., Biriş, I.-A., Svoboda, M., Griffiths, P., Hagatis, A., Hostert, P., 2013. Continued loss of temperate old-growth forests in the Romanian Carpathians despite an increasing protected area network. *Environmental Conservation* 40, 182-193.
- Krajick, K., 1999. Scientists--and climbers--discover cliff ecosystems. *Science* 283, 1623-1625.
- Kuntz, K.L., Larson, D.W., 2006. Influences of microhabitat constraints and rock-climbing disturbance on cliff-face vegetation communities. *Conservation Biology* 20, 821-832.
- Larson, D.W., 2001. The paradox of great longevity in a short-lived tree species. *Experimental Gerontology* 36, 651-673.
- Larson, D.W., Doubt, J., Matthes-Sears, U., 1994. Radially sectorized hydraulic pathways in the xylem of *Thuja occidentalis* as revealed by the use of dyes. *International Journal of Plant Sciences* 155, 569-582.
- Larson, D.W., Kelly, P.E., 1991. The extent of old-growth *Thuja occidentalis* on cliffs of the Niagara Escarpment. *Canadian Journal of Botany* 69, 1628-1636.
- Larson, D.W., Matthes, U., Gerrath, J.A., Gerrath, J.M., Nekola, J.C., Walker, G.L., Porembski, S., Charlton, A., Larson, N.W.K., 1999. Ancient stunted trees on cliffs. *Nature* 398, 382-383.
- Larson, D.W., Matthes, U., Gerrath, J.A., Larson, N.W.K., Gerrath, J.M., Nekola, J.C., Walker, G.L., Porembski, S., Charlton, A., 2000a. Evidence for the widespread occurrence of ancient forests on cliffs. *Journal of Biogeography* 27, 319-331.
- Larson, D.W., Matthes, U., Kelly, P.E., 2000b. *Cliff ecology: Pattern and process in cliff ecosystems*, Cambridge Studies in Ecology, Cambridge University Press, New York.
- Larson, D.W., Matthes-Sears, U., Kelly, P.E., 1993. Cambial dieback and partial shoot mortality in cliff-face *Thuja occidentalis*: evidence for sectorized radial architecture. *International Journal of Plant Sciences* 154, 496-505.
- Loehle, C., 1988. Tree life history strategies: the role of defenses. *Canadian Journal of Forest Research* 18, 209-222.
- Loehle, C., 1996. Optimal defensive investments in plants. *Oikos* 75, 299-302.
- Mandin, J.-P., 2005. Découverte de très vieux genévriers de Phénicie (*Juniperus phoenicea* L.) dans les gorges de l'Ardèche (France). *Journal de Botanique de la Société Botanique de France* 29, 53-62.

- Mathaux, C., Mandin, J.-P., Edouard, J.-L., Gauquelin, T., Guibal, F., 2015. *Juniperus phoenicea* growing on cliffs: dendrochronology and wiggle-matching applied to the oldest trees in France. *Tree Rings in Archaeology, Climatology and Ecology* 13, 76-81.
- Mathaux, C., Mandin, J.-P., Oberlin, C., Edouard, J.-L., Gauquelin, T., Guibal, F., 2016. Ancient juniper trees growing on cliffs: toward a long Mediterranean tree-ring chronology. *Dendrochronologia* 37, 79-88.
- Matthes, U., Kelly, P.E., Ryan, C.E., Larson, D.W., 2002. The formation and possible ecological function of stem strips in *Thuja occidentalis*. *International Journal of Plant Sciences* 163, 949-958.
- Matthes, U., Larson, D.W., 2006. Microsite and climatic controls of tree population dynamics: an 18-year study on cliffs. *Journal of Ecology* 94, 402-414.
- Matthes-Sears, U., Larson, D.W., 1999. Limitations to seedling growth and survival by the quantity and quality of rooting space: Implications for the establishment of *Thuja occidentalis* on cliff faces. *International Journal of Plant Sciences* 160, 122-128.
- McMillan, M.A., Larson, D.W., 2002. Effects of rock climbing on the vegetation of the Niagara Escarpment in southern Ontario, Canada. *Conservation Biology* 16, 389-398.
- Melvin, T.M., 2004. *Historical growth rates and changing climatic sensitivity of boreal conifers*. Doctoral dissertation, University of East Anglia, Norwich.
- Merrill, W., 1992. Mechanisms of resistance to fungi in woody plants: a historical perspective. In: *Defense mechanisms of woody plants against fungi*. Blanchette, R.A., Biggs, A.R. (Eds.), Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg, 1-12.
- Mocochain, L., Audra, P., Clauzon, G., Bellier, O., Bigot, J.-Y., Parize, O., Monteil, P., 2009. The effect of river dynamics induced by the Messinian Salinity Crisis on karst landscape and caves: Example of the Lower Ardèche river (mid Rhône valley). *Geomorphology* 106, 46-61.
- Mosseler, A., Lynds, J.A., Major, J.E., 2003. Old-growth forests of the Acadian Forest Region. *Environmental Reviews* 11, S47-S77.
- Nuzzo, V.A., 1996. Structure of cliff vegetation on exposed cliffs and the effect of rock climbing. *Canadian Journal of Botany* 74, 607-617.
- Pascal, M., Lafarge, D., Chedhomme, J., Glinzboeckel, C., 1989. *Notice explicative, carte géologique de la France (1/50 000), feuille de Bourg-Saint-Andéol (889)*. B.R.G.M., Orléans, 67 p. Geological map by Pascal M., Elmi S., Busnardo R., Lafarge D., Truc G., Valleron M., Chedhomme J. et Combier J. (1989).
- Pederson, N., 2005. *Climatic sensitivity and growth of southern temperate trees in the eastern US: implications for the carbon cycle*. Ph.D. Thesis, Columbia University, New York.

- Peterken, G.F., 1996. *Natural woodland: ecology and conservation in northern temperate regions*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Quézel, P., Médail, F., 2003. *Écologie et biogéographie des forêts du bassin méditerranéen*, Éditions scientifiques et médicales. Elsevier, Paris.
- Rameau, J.C., Mansion, D., Dumé, G., Gauberville, C., 2008. *Flore forestière française : région méditerranéenne, Tome 3, Région méditerranéenne*. Institut pour le Développement Forestier.
- Rossi, M., Vallauri, D., 2011. *Compte-rendu de la réunion Forêts Anciennes de Méditerranée*. WWF France, Marseille.
- Rusterholz, H.-P., Miiller, S.W., Baur, B., 2004. Effects of rock climbing on plant communities on exposed limestone cliffs in the Swiss Jura mountains. *Applied Vegetation Science* 7, 35-40.
- Sanguin, H., Mathaux, C., Guibal, F., Prin, Y., Mandin, J.-P., Gauquelin, T., Duponnois, R., 2016. Ecology of vertical life in harsh environments: The case of mycorrhizal symbiosis with secular cliff climbing trees (*Juniperus phoenicea* L.). *Journal of Arid Environments* 134, 132-135.
- Schulman, E., 1954. Longevity under adversity in conifers. *Science* 119, 396-399.
- Schweingruber, F.H., Wirth, C., 2009. Old trees and the meaning of 'old'. In: *Old-growth forests: function, fate and value*. Wirth, C., Gleixner, G., Heimann, M. (Eds.), Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg, 35-54.
- Stanners, D., Bourdeau, P., 1995. *Europe's environment: the Dobris assessment*. Assessment. European Environment Agency, Copenhagen.
- Stokes, M.A., Smiley, T.L., 1968. *An introduction to tree-ring dating*. University of Chicago Press, Chicago.
- Thompson, J.D., 2005. *Plant evolution in the Mediterranean*. Oxford University Press, New York.
- Uhlig, P., Harris, A., Craig, G., Bowling, C., Chambers, B., Naylor, B., Beemer, G., 2001. *Old growth forest definitions for Ontario*, Ontario Ministry of Natural Resources, Queen's Printer for Ontario, Toronto.
- Venet, J., Keller, R., 1987. *Identification et classement des bois français*, 2nd ed. AgroParisTech-ENGREF, Nancy.
- Vogler, F., Reisch, C., 2011. Genetic variation on the rocks – the impact of climbing on the population ecology of a typical cliff plant. *Journal of Applied Ecology* 48, 899-905.
- Whitney, G.G., 1987. Some reflections on the value of old-growth forests, scientific and otherwise. *Natural Areas Journal* 7, 92-99.
- Wirth, C., Messier, C., Bergeron, Y., Frank, D., Fankhänel, A., 2009. Old-growth forest definitions: a pragmatic view. In: *Old-growth forests: function, fate and value*. Wirth, C., Gleixner, G., Heimann, M. (Eds.), Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg, 11-33.

9

Des vieux genévriers un peu partout dans le sud de la France ?

Ce chapitre correspond à un article qui sera soumis à la revue « Biological Conservation ».

Cet article propose de tester des critères qui permettent d'identifier les sites qui peuvent accueillir de vieux *J. phoenicea* et d'identifier ces vieux arbres pour aider à la prise en compte de leur valeur sur d'autres sites que les gorges de l'Ardèche.

« Si, en revanche, je cherche à devenir meilleur que moi-même, je ne m'arrêterais jamais.

[...]

Il y a une différence énorme entre celui qui cherche à se dépasser et celui qui veut être le meilleur. Le premier travaille sur lui, le second par rapport aux autres. »

Le Pacte des Marches Ombres, Tome 1 : Ellana de Pierre Bottero

À Mon Maou

Des très vieux arbres sur les parois rocheuses verticales du sud de la France

Old junipers on cliffs around the South of France

Coralie Mathaux^{1*}, Jean-Paul Mandin², Frédéric Guibal¹, Thierry Gauquelin¹

¹ Aix Marseille Université – IMBE (Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Ecologie marine et continentale) – UMR 7263 CNRS – 3, Place Victor Hugo – 13331 Marseille Cedex 03, France ;

² Société Botanique de l'Ardèche, Réserve Naturelle Nationale des Gorges de l'Ardèche, 2649 Route de St Paulet - 30760 St Julien-de-Peyrolas.

*Auteure pour la correspondance. E-mail : coralie.mathaux@hotmail.fr

Résumé

En région méditerranéenne, les impacts les plus importants de la civilisation humaine comme la déforestation, le pâturage intensif et les incendies expliquent la rareté des populations forestières anciennes et même celle d'arbres isolés atteignant des âges très élevés. Pourtant, des individus de *Juniperus phoenicea* de plusieurs siècles sont retrouvés sur des parois rocheuses verticales. Il existe dans les gorges de l'Ardèche de très vieux *J. phoenicea* qui semblent avoir des caractéristiques communes. Une méthode de repérage rapide et visuelle des vieux arbres à l'aide de critères est testée sur d'autres escarpements rocheux verticaux dans le sud de la France dans la zone de répartition de *J. phoenicea*. Nos résultats montrent que les falaises abritent de façon régulière des vieux arbres et valident notre méthodologie pour le choix des sites et des individus. Notre méthode peut être appliquée rapidement et sans dépense pour mettre en évidence la valeur patrimoniale de certains sites, d'aider à la prise de décision et d'informer les usagers des falaises afin de conserver ces refuges anciens que sont les falaises qui hébergent des vieux arbres.

Mots-clés

Juniperus phoenicea, falaise, morphologie, ancien refuge, méthodes non destructives, âges, bassin méditerranéen

1. Introduction

En région méditerranéenne, foyer de civilisation humaine depuis plus de 10 000 ans, les environnements ont été façonnés par les sociétés humaines (Braudel, 1985 ; Pons et Quézel, 1985 ; Butzer, 2005). Les impacts les plus importants, causés par la déforestation, le pâturage intensif et les incendies (Blondel *et al.*, 2010), expliquent la rareté des populations forestières anciennes et même celle d'arbres isolés atteignant des âges élevés. La pression anthropique et la concentration urbaine importante qui s'exercent dans cette zone constituent des facteurs "agressifs" vis-à-vis des espaces naturels, notamment dans les régions les plus peuplées.

Les parois verticales sont des habitats difficiles d'accès, abritant des organismes à faible productivité et une végétation souvent de petite taille, que Larson *et al.* (2000b) qualifient de végétation « en apparence sans prétention ». Probablement pour ces raisons, elles ont longtemps été délaissées par la communauté scientifique. Pourtant, ces escarpements rocheux sont considérés comme les derniers écosystèmes vierges de la zone tempérée (Larson *et al.*, 1999a ; Larson *et al.*, 2000b ; Larson 2001) qui, malgré leur valeur patrimoniale, sont souvent menacés par un nouveau type de perturbations anthropiques tel que l'escalade (Krajick, 1999 ; Vogler et Reisch, 2011 ; Clark et Hessler, 2015 ; Holzschuh, 2016). Les falaises comportent des espèces souvent rares, des espèces endémiques et certaines espèces plus communes qui, dans ce milieu uniquement, atteignent des âges très élevés (Larson *et al.*, 2000b ; Larson, 2001). Dans le sud de la France, des individus de *Juniperus phoenicea* de plusieurs siècles sont retrouvés sur des parois rocheuses verticales (Larson *et al.*, 1999a ; Mandin, 2005 ; Mathaux *et al.*, 2015b ; Mathaux *et al.*, 2016).

Le genévrier de Phénicie (*Juniperus phoenicea* L.) est un arbre ou un arbuste de 1 à 8 m de haut (Rameau *et al.*, 2008) pouvant atteindre 12 m (Farjon, 2005). Cette espèce se développe principalement sous un climat méditerranéen caractérisé par l'existence d'une période estivale chaude et sèche (Quézel et Médail, 2003). Dans le sud de la France, elle est limitée vers le nord par les basses températures et se rencontre jusqu'à 1200 m d'altitude (Rameau *et al.*, 2008). Cet arbre se reconnaît grâce à ses petites feuilles en écailles persistantes qui sont étroitement plaquées contre la tige et ses cônes femelles globuleux, qui possèdent des écailles charnues et sont d'un brun rouge orangé à maturité. Il se retrouve sur des sols rocheux pouvant être squelettiques, voire absents lorsqu'il se développe sur les parois rocheuses verticales. Cette espèce méditerranéenne pouvant pousser dans des milieux très contraignants, comme les parois rocheuses verticales, a fait l'objet de travaux préliminaires. En France, Larson *et al.* (1999a) découvrent un *J. phoenicea* de 1140 ans dans les gorges du Verdon. Dans les gorges de l'Ardèche, un tronc de *J. phoenicea* est découvert sur lequel 1467 cernes sont dénombrés (Mandin, 2005 ; Mathaux *et al.*, 2015b). Mathaux *et al.* (2016)

montrent que les *J. phoenicea* répondent à la pression du milieu de falaise par une croissance terminale et radiale très faible, une mortalité partielle du cambium et une sectorisation des tissus conducteurs, tout en pouvant atteindre des longévités exceptionnelles. Ces arbres comptent probablement parmi les dernières populations vierges de France abritant des individus millénaires (Mathaux *et al.*, 2016 ; Sanguin *et al.*, 2016). Mathaux *et al.* (2016) ont montré qu'il existe dans les gorges de l'Ardèche de très vieux *J. phoenicea* qui semblent avoir des caractéristiques morpho-anatomiques communes. Les individus trouvés dans cette étude avaient tous entre 506 et 1225 ans.

Nous cherchons à vérifier si une méthode de repérage rapide et visuel des vieux arbres à l'aide de critères morphologiques est possible. Nous voulons la tester sur d'autres escarpements rocheux verticaux en France dans la zone de répartition de *J. phoenicea*. Nous émettons l'hypothèse que les falaises abritent de façon régulière des vieux arbres. Notre méthode pourra ensuite être appliquée rapidement et sans aller sur la paroi pour mettre en évidence la valeur patrimoniale de certains sites, d'aider à la prise de mesures en vue de les protéger et d'informer les usagers des falaises.

2. Matériel et méthodes

2.1. Choix et présentation des sites d'étude

Les vieux arbres des parois se trouvent en général dans des sites réunissant plusieurs critères (Mathaux *et al.*, 2016). Le critère le plus important est l'inaccessibilité de la falaise à l'homme c'est-à-dire des parois très abruptes, voire verticales, assez hautes ou surplombantes. C'est cette condition qui a permis au cours des siècles à ces escarpements rocheux d'être préservés de perturbations telles que la déforestation, le surpâturage ou la mise en culture. Le deuxième critère est la présence d'une roche assez compacte qui permet un maintien durable de l'arbre sur la falaise car pendant la vie de l'arbre les racines fracturent la roche et finissent par provoquer des éboulements pouvant mettre à nu une partie du système racinaire ou entraîner la chute de l'arbre. Une roche fracturée sera donc d'autant plus instable et les arbres auront d'autant moins de chances d'y survivre longtemps. Enfin, le dernier critère important sous climat méditerranéen est l'absence de talus au pied de la paroi susceptible d'avoir subi des incendies importants générant de puissantes convections d'air chaud (Mandin, 2005).

Quatre sites sont choisis dans l'aire de répartition du genévrier de Phénicie en fonction des critères décrits précédemment (figure 9.1).

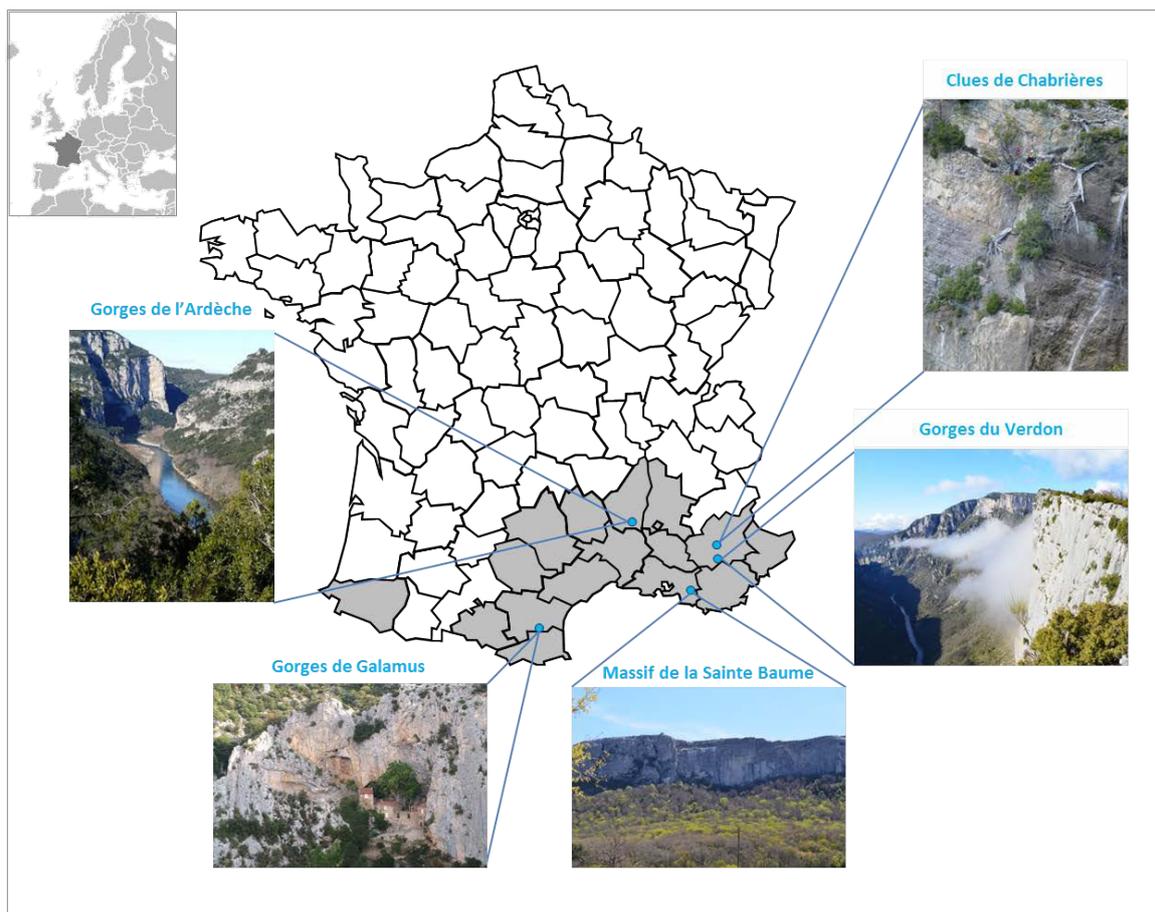


Figure 9.1 : Localisation des parois rocheuses prospectées pour trouver des vieux genévriers de Phénicie en France. La zone de répartition du genévrier de Phénicie est indiquée en gris.

Le massif de la Sainte Baume représente un site dans un contexte plutôt littoral aux impacts anthropiques très marqués. La chaîne de la Sainte Baume et les plateaux qui l’entourent sont décrits par [Nicod \(1967\)](#) comme l’ensemble montagneux le plus important de Basse Provence calcaire. L’escarpement de ce massif s’étend sur près de 12 km avec des points culminants qui atteignent 1148 m d’altitude. La synthèse géologique de ce massif est rendue difficile du fait d’une structure complexe et faillée, avec une imbrication des différents faciès du Jurassique supérieur et du Crétacé ([Gouvernet et al., 1979](#)). La ligne de crête formée par le flanc septentrional abrupt est dominée par des calcaires durs à gros blocs, de faciès Urgonien et d’âge Barrémien.

Les gorges du Verdon représentent un canyon très long qui est le plus profond de France et l’un des plus profonds d’Europe, c’est donc un site incontournable pour nos recherches. Il s’étend sur 21 km de Rougon au pont d’Aiguines et s’enfonce de 250 à 700 m au niveau des parois de l’Escalès ([Mao et al., 2004](#)). La géologie de cet ensemble est caractérisée par d’importants dépôts sédimentaires dominés par la série de calcaire Jurassique surtout représentée par des calcaires durs et massifs, avec quelques épisodes dolomitiques et récifaux dans sa partie supérieure. L’ensemble de

la région est soumise à un climat de transition entre les influences climatiques méditerranéenne et montagnarde (PNR Verdon, 2007).

Les gorges de Galamus, correspondent à des gorges aux dimensions plus réduites et permettent d'étendre la zone d'étude plus à l'Ouest jusqu'aux Pyrénées. Elles sont situées dans l'Aude, à proximité du département des Pyrénées-Orientales, et ont été creusées par l'Agly. Les gorges s'étirent sur près de 2 km selon un axe Nord-Sud et avec une profondeur pouvant atteindre 300 à 400 m. D'une superficie moindre que celle des gorges de l'Ardèche et du Verdon, les gorges de Galamus ont une géomorphologie comparable avec des vallées profondément encaissées qui offrent des parois verticales en calcaire compact allant du Lias à l'Aptien (Ambert, 1978). Notre intérêt se portera sur la partie méridionale des gorges soumise à une influence méditerranéenne qui a favorisé une végétation de garrigue avec notamment le genévrier de Phénicie (DIREN Languedoc-Roussillon, 2007).

Le dernier site, représenté par les Cluses de Chabrières, est constitué par des falaises abruptes dont la surface est moins élevée que celle des autres sites. Il est localisé sur le département des Alpes-de-Haute-Provence sur la commune d'Entrages et forme de véritables falaises creusées par l'Asse où domine le calcaire dur du Jurassique.

2.2. Méthodes de repérages des arbres, prélèvements et préparation des échantillons

Le genévrier de Phénicie a un port très ramifié, avec des branches étalées, souvent courbes, qui finissent par des touffes de feuillage. La couronne plus ou moins conique chez les jeunes arbres va devenir arrondie et irrégulière chez les arbres plus vieux (Farjon, 2005). Schweingruber (1993) affirme que, chez différentes espèces, les plus vieux arbres peuvent être reconnus par leur apparence, leurs dimensions et leur forme. Matthes *et al.*, (2008) l'ont confirmé sur les individus de *Thuja occidentalis* en modélisant les relations entre l'âge, la morphologie, le taux de croissance et le milieu. Les plus vieux genévriers de Phénicie semblent réunir certains critères (Mathaux *et al.*, 2016) :

- Le port de l'arbre est souvent horizontal, parfois l'arbre croît vers le bas ou est complètement inversé avec un appareil racinaire allant vers le haut (Mandin, 2005)
- Le tronc et les branches sont souvent très torsadés (Mandin, 2005)
- Une grande partie de l'appareil aérien est morte (Mandin, 2005; Larson *et al.*, 1993)
- La longueur de l'appareil aérien (terme préférable à celui de « hauteur » en raison du port et de la géométrie du tronc) dépasse rarement 2 m et le diamètre du tronc ne dépasse pas une quarantaine de centimètres (Larson *et al.*, 1999a ; Mandin, 2005, 2006).

- Le diamètre basal est grand par rapport à la longueur de l'appareil aérien (Matthes *et al.*, 2008)
- L'écorce est partiellement décapée (Matthes *et al.*, 2008). Seuls des cordons de tissus conducteurs vivants apparaissent sur le bois mort dépourvu d'écorce.

Sur chaque site, à l'issue de prospections visuelles aux jumelles, des arbres présentant ces caractéristiques sont repérés. Ensuite, des troncs ou des branches sur des parties mortes et des carottes sur des arbres vivants sont prélevés (Fig. 9.2). Les prélèvements sur les parois ont été effectués à l'aide d'un équipement pour travaux en hauteur. Les troncs de bois mort prélevés sont débités en tronçons qui sont ensuite poncés afin de rendre lisibles les cernes d'accroissement annuel des arbres. Les carottes sont également poncées. Le dénombrement des cernes est effectué sous loupe binoculaire. La lecture est faite de la moelle (centre de l'arbre) vers l'écorce et permet une estimation de l'âge des arbres. Le dénombrement des cernes permet d'estimer l'âge même si en général cette méthode n'aboutit qu'à une sous-estimation (Dupouey, 2010). Alors que chez d'autres espèces de *Cupressaceae* le statut annuel des cernes est incertain (Lemoine, 1966 ; Abdoun *et al.*, 2005 ; Couralet *et al.*, 2005), il a été démontré que le dénombrement des cernes des *J. phoenicea* vivant en falaise permet une bonne estimation de l'âge (Mathaux *et al.*, 2016).

3. Résultats

Dans les gorges de l'Ardèche, Mandin (2005) et Mathaux *et al.* (2015b, 2016) avaient mis en évidence la présence de vieux genévriers de Phénicie. À l'issue de prospections aux jumelles, les gorges du Verdon, les gorges de Galamus et les parois des clues de Chabrières se sont révélées tout aussi prometteuses. En effet, les arbres présents ont des morphologies et des ports comparables à ceux de l'Ardèche. Les résultats des âges estimés sont présentés dans le tableau 9.1. Les troncs prélevés d'arbres morts peuvent rester en place sur les parois rocheuses plusieurs centaines d'années (Mathaux *et al.*, 2016) ce qui conduit à une érosion progressive de la partie périphérique du bois. Un nombre important de prélèvements ne présentait pas de moelle. L'absence de la moelle et de la partie périphérique du bois conduit à sous-estimer les âges réels des arbres. Les âges estimés dans le tableau 9.1 sont donc des âges minimaux.

Les parois du Massif de la Sainte Baume ne présentaient pas d'individus avec des morphologies correspondant à des vieux arbres ; aucun genévrier de Phénicie n'est présent sur les parois exposées nord abritant la Grotte de Sainte Marie Madeleine. Les parois d'exposition Nord-Nord-Est n'abritent que des individus d'apparence jeune, similaires à ceux qui peuplent le replat sommital sur lesquels le dénombrement des cernes a donné des âges compris entre 93 et 155 ans. Les troncs de ces arbres en

parois sont de petit diamètre avec des branches et des troncs droits et un appareil aérien en grande partie vivant.



Figure 9.2 : (a) et (b) Prélèvement d'un tronc de genévrier de Phénicie sur une paroi rocheuse des gorges du Verdon (VERD-12-A3) ; (c) Carottage d'un tronc sur les clues de Chabrières ; (d) Tronc prélevé sur les gorges de Galamus (JPOIB). De gauche à droite et de bas en haut, photographies de Thierry Gauquelin, Luc Garraud, Frédéric Guibal et Coralie Mathaux.

Tableau 9.1 : Âges estimés de *J. phoenicea* prélevés sur les parois des clues de Chabrières, des gorges de Galamus et des gorges du Verdon.

	Référence	Matériel	Âges estimés	Présence de la moelle
Clues de Chabrières, Alpes de Haute Provence	05.12 ENTR -C04-A3	carotte	418	non
	05.12 ENTR -C02-A1	carotte	336	non
Gorges de Galamus, Pyrénées-Orientales	JPOIA	tronc	> 878	non
	1CE09	tronc	404	oui
	JPOIB	tronc	> 908	non
Gorges du Verdon, Alpes de Haute Provence	VERD-DC1	tronc	> 578	non
	VERD-DC2	tronc	415	oui
	VERD-12-A1	carotte	> 456	non
	VERD-12-A2	tronc	496	non
	VERD-12-A3	tronc	1342	oui
	VERD-12-A4	tronc	> 400	non

4. Discussion

Les résultats montrés dans le tableau 9.1 valident notre méthodologie pour le choix des sites et des individus. Tous les arbres prélevés ont un âge supérieur à 336 ans. Les caractéristiques qui permettent d'identifier les vieux arbres sont de bons indicateurs. Notre étude démontre que des *J. phoenicea* rabougris avec un tronc torsadé et une faible partie de l'appareil aérien vivant peuvent atteindre des âges compris entre 336 et 1342 ans. D'autres études montrent que certaines caractéristiques comme une croissance radiale lente, une taille du houppier réduite ou la mortalité partielle de l'appareil aérien, et la torsion du tronc et des branches sont souvent des indicateurs de vieillesse plus fiables qu'une taille importante (Duvick et Blasing, 1983 ; Stahle et Chaney, 1994 ; Matthes-Sears et Larson, 1995 ; Fazan *et al.*, 2012). Schulman (1954) met en évidence le lien entre longévité et croissance lente chez plusieurs espèces appartenant aux genres *Fitzroya*, *Juniperus*, *Pinus* et *Pseudotsuga* vivant dans des conditions difficiles. Cette hypothèse qui lie croissance lente et longévité dans des conditions adverses est également confirmée par plusieurs études (LaMarche, 1969 ; Ward, 1982 ; Melvin, 2004 ; Pederson, 2005 ; Matthes-Sears et Larson, 1995 ; Fazan *et al.*, 2012). Peu d'espèces à travers le monde peuvent atteindre des âges remarquables (Schweingruber et Wirth, 2009) comme *J. phoenicea*. Cette espèce se développe aussi dans des conditions de vie très difficiles et présente une croissance radiale très faible (Mathaux *et al.*, 2016). Ces arbres surpassent

largement en âge les autres individus de la même espèce qui se trouvent aux alentours. Une étude préliminaire au niveau des gorges du Verdon montre que les arbres sur le bord de la falaise au niveau du plateau et au pied de la falaise sur le talus ont des âges moins élevés que ceux trouvés sur la face de la falaise (Mathaux *et al.*, 2015a). C'est aussi le cas pour les gorges de l'Ardèche (Mathaux *et al.*, 2017). D'autres études mettent en évidence que des plantes vivant dans des conditions édaphiques et abiotiques difficiles sont plus longévives que les individus de la même espèce vivant dans des environnements plus favorables (Schulman, 1954 ; Fritts, 1976 ; Nienstaedt et Zasada, 1990 ; Larson *et al.*, 2000b ; Larson, 2001 ; Black *et al.*, 2008). En falaise, l'absence de perturbations anthropiques et de feux permet le développement et la persistance d'habitats pouvant abriter des individus ayant des âges considérables.

Dans les gorges du Verdon, un arbre atteint l'âge de 1342 ans. Larson *et al.* (1999a) avaient trouvé un genévrier de Phénicie de 1140 ans. Vu la superficie des parois rocheuses verticales que couvrent les gorges du Verdon, elles détiennent probablement un potentiel comparable à celui des gorges de l'Ardèche à abriter de nombreux arbres pluri-centenaires et millénaires. La zone prospectée étant très limitée par rapport à la surface totale des gorges, il est possible qu'elles accueillent au même titre que les escarpements du Niagara et les gorges de l'Ardèche, une forêt vierge et ancienne (Larson et Kelly, 1991 ; Kelly et Larson, 1997 ; Larson *et al.*, 2000a). Les arbres des gorges de Galamus révèlent des âges pour deux d'entre eux proches du millénaire, pourtant ce canyon ne s'étend que sur 2 km. La longueur des gorges ne semble donc pas influencer la présence ou l'absence de vieux individus, c'est plutôt la verticalité et l'inaccessibilité qui sont les critères importants. Ces résultats sont confirmés par l'âge des arbres des Clues de Chabrières qui sont également des parois dont la surface est beaucoup moins importante que celle des gorges du Verdon et de l'Ardèche. Quelle que soit leur superficie ces zones abritent les derniers écosystèmes non perturbés de la zone tempérée avec des populations d'arbres clairsemés et remarquables. Le fait que certains arbres soient proches de leur longévité maximale est un indicateur d'une structure de population âgée caractéristique des forêts anciennes (Mosseller *et al.*, 2003 ; Wirth *et al.*, 2009).

Le périmètre du Massif de la Sainte Baume est soumis à une concentration urbaine élevée qui constitue un facteur agressif vis-à-vis des espaces naturels (fréquentation humaine et incendies). Les prospections ont rapidement confirmé nos craintes initiales de ne pas trouver de vieux genévriers de Phénicie. La plupart des talus au pied des parois ont brûlé dans le passé comme en témoignent les charbons abondants dans les sols (Cattenoz, 2009). Sur la paroi de l'escarpement nord, les conditions semblaient les plus propices à une protection vis-à-vis des incendies en raison des mesures de protection dont a bénéficié ce site grâce à l'établissement religieux et, depuis deux siècles, à la gestion conservatrice d'une Forêt Domaniale de hêtres âgés de 250 ans (Dugelay, 1958 ; Ladier *et al.*,

2007). De plus, la paroi est constituée d'une roche compacte, des individus sont présents sur la crête toute proche et le vecteur de dispersion qu'est la fouine est présent, comme l'attestent les crottes. Pourtant aucun genévrier de Phénicie n'est présent sur cet escarpement. Les hypothèses qui pourraient justifier leur absence sur la paroi nord de la Sainte Baume sont : soit des conditions microclimatiques qui ne satisfont pas aux exigences du genévrier de Phénicie, l'ensoleillement réduit et les températures qui prévalent sur la paroi pouvant être insuffisants pour certains stades phénologiques de l'espèce (Dugelay, 1958 ; Chalvet, 2013) ; soit l'action de l'homme liée à la fréquentation du site religieux et à l'installation de dispositifs destinés à protéger le monastère et les pèlerins (grillages sur la paroi). Ce résultat confirme que les feux fréquents en talus ne permettent pas la persistance de vieux individus en falaise.

Les escarpements rocheux du sud de la France sont des milieux propices au développement et à la survie d'arbres pluriséculaires tels que les genévriers de Phénicie. Ces arbres d'exception font partie intégrante du paysage et de la biodiversité des parois rocheuses du sud de la France, constituant à l'échelle des parois, des peuplements arborés remarquables, témoins de l'histoire environnementale des derniers millénaires. Néanmoins, ces peuplements sont vulnérables du fait notamment de l'augmentation de la fréquentation touristique de ces espaces naturels. Il existe donc un besoin de plus en plus fort de connaître leur fonctionnement, leur histoire, leur spécificité et la dynamique de ces populations (âges, régénération ; Mathaux *et al.*, 2016). Bien au-delà de la connaissance scientifique, il s'agit également d'aider à la prise de décision pour leur conservation, la valorisation de cette richesse et la diffusion de l'information auprès du grand public. Les caractéristiques qui permettent d'identifier les vieux arbres pourraient être diffusées auprès de la communauté des grimpeurs lors d'aménagement de voies d'escalades pour les épargner.

5. Conclusion

Les falaises font partie des derniers écosystèmes non perturbés de la Terre (Larson *et al.*, 1999a ; Larson *et al.*, 2000a ; Larson, 2001) ou parmi les derniers à avoir été perturbés. Elles contribuent plus à la biodiversité d'une région que leur couverture semble l'indiquer (Davis, 1951 ; Bunce, 1968 ; Jarvis, 1974 ; Phillips, 1982 ; Larson *et al.*, 1989 ; Camp et Knight, 1997 ; Meirelles *et al.*, 1999 ; Larson *et al.*, 2000b). De nos jours, les falaises sont reconnues comme étant des réservoirs de biodiversité qui jouent un rôle de refuge pour de nombreuses espèces (Bunce, 1968 ; Wardle, 1991 ; Cooper, 1997 ; Ursic *et al.*, 1997 ; Larson *et al.*, 1999b ; Larson *et al.*, 2000a ; Larson *et al.*, 2000b). Il est important de souligner que des études montrent que la richesse et la diversité spécifique ne

dépendent pas de l'augmentation de la surface de la falaise (hauteur et longueur), et qu'elles sont donc aussi importantes sur une petite falaise que sur une falaise plus grande (Haig *et al.*, 2000 ; Graham *et Knight*, 2004). Il semble qu'il en est de même en ce qui concerne la présence de vieux arbres en falaise.

Remerciements

Les auteurs remercient Myette Guiomar, Sébastien Della Casa, Christian Marschal et Guilhem Trouillas pour leur aide sur le terrain. L'Office de Génie Écologique et la Société Botanique de France ont fourni un soutien financier. Nous remercions le Parc Naturel Régional des Gorges du Verdon pour nous avoir autorisés à prélever des échantillons.

Références

- Abdoun, F., Jull, A.J.T., Guibal, F., Thinon, M., 2005. Radial growth of the Sahara's oldest trees : *Cupressus dupreziana* A. Camus. *Trees* 19, 661-670.
- Ambert, P., 1978. Deux canyons des Corbières Méridionales : Galamus et Pierre-Lys. *Revue de géographie alpine* 66, 281-289.
- Black, B.A., Colbert, J.J., Pederson, N., 2008. Relationships between radial growth rates and lifespan within North American tree species. *Ecoscience* 15, 349-357.
- Blondel, J., Aronson, J., Bodiou, J.-Y., Gilles, B., 2010. *The Mediterranean region: biological diversity in space and time*, 2nd ed. Oxford University Press, Oxford and New York.
- Braudel, F., 1985. *La Méditerranée. Tome I. L'espace et l'histoire*. Flammarion, Paris.
- Bunce, R.G.H., 1968. An ecological study of Ysgolion Duon, a mountain cliff in Snowdonia. *Journal of Ecology* 56, 59-75.
- Butzer, K.W., 2005. Environmental history in the Mediterranean world: cross-disciplinary investigation of cause-and-effect for degradation and soil erosion. *Journal of Archaeological Science* 32, 1773-1800.
- Camp, R.J., Knight, R.L., 1997. Cliff bird and plant communities in Joshua Tree National Park, California, USA. *Natural Areas Journal* 17, 110-117.
- Cattenoz, D., 2009. *Dynamiques passée et actuelle de la hêtraie de la Sainte-Baume (Var). Approches pédoanthracologique et dendroécologique*. Mémoire de stage Master 2, Aix Marseille Université, Marseille.

- Chalvet, M., 2013. La forêt domaniale de la Sainte-Baume: un espace exceptionnel et protégé en Provence. *Les Cahiers de Framespa. Nouveaux champs de l'histoire sociale* 13, 1-19.
- Clark, P., Hessel, A., 2015. The effects of rock climbing on cliff-face vegetation. *Applied Vegetation Science* 18, 705-715.
- Cooper, A., 1997. Plant species coexistence in cliff habitats. *Journal of Biogeography* 24, 483-494.
- Couralet, C., Sass-Klaassen, U., Sterck, F., Bekele, T., Zuidema, P.A., 2005. Combining dendrochronology and matrix modelling in demographic studies: an evaluation for *Juniperus procera* in Ethiopia. *Forest Ecology and Management* 216, 317-330.
- Davis, P.H., 1951. Cliff vegetation in the Eastern Mediterranean. *Journal of Ecology* 39, 63-93.
- DIREN Languedoc-Roussillon, 2007. *Site classé Languedoc-Roussillon, Gorges de Saint Antoine de Galamus*. Direction régionale de l'environnement Languedoc-Roussillon, Montpellier.
- Dugelay, A., 1958. La hêtraie de la Sainte-Baume : Enseignement du passé - Perspectives d'avenir. *Revue forestière française* 1, 1-26.
- Dupouey, J.L., 2010. Le plus vieil arbre. *Revue forestière française* 62, 671-680.
- Duvick, D.N., Blasing, T.J., 1983. Iowa's oldest oaks [*Quercus alba*]. *Proceedings of the Iowa Academy of Science* 90, 32-34.
- Farjon, A., 2005. *A monograph of Cupressaceae and Sciadopitys*. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Fazan, L., Stoffel, M., Frey, D.J., Pirintsos, S., Kozłowski, G., 2012. Small does not mean young: age estimation of severely browsed trees in anthropogenic Mediterranean landscapes. *Biological Conservation* 153, 97-100.
- Fritts, H.C., 1976. *Tree rings and climate*. Academic press, London.
- Gouvernet, C., Guieu, G., Rousset, C., 1979. *Guide géologique régionale, Provence*. Masson, Paris.
- Graham, L., Knight, R.L., 2004. Multi-scale comparisons of cliff vegetation in Colorado. *Plant Ecology* 170, 223-234.
- Haig, A.R., Matthes, U., Larson, D.W., 2000. Effects of natural habitat fragmentation on the species richness, diversity, and composition of cliff vegetation. *Canadian Journal of Botany* 78, 786-797.
- Holzschuh, A., 2016. Does rock climbing threaten cliff biodiversity? - A critical review. *Biological Conservation* 204, 153-162.
- Jarvis, S.C., 1974. Soil factors affecting the distribution of plant communities on the cliffs of Craig Breidden, Montgomeryshire. *Journal of Ecology* 62, 721-733.
- Kelly, P.E., Larson, D.W., 1997. Dendroecological analysis of the population dynamics of an old-growth forest on cliff-faces of the Niagara Escarpment, Canada. *Journal of Ecology* 85, 467-478.
- Krajick, K., 1999. Scientists--and climbers--discover cliff ecosystems. *Science* 283, 1623-1625.

- Ladier, J., Dreyfus, P., Reboul, D., 2007. La place du hêtre en région méditerranéenne. *Rendez-vous techniques ONF*, HS 2, 105-111.
- Lamarche, V.C., 1969. Environment in relation to age of bristlecone pine. *Ecology* 50, 53-59.
- Larson, D.W., 2001. The paradox of great longevity in a short-lived tree species. *Experimental Gerontology* 36, 651-673.
- Larson, D.W., Kelly, P.E., 1991. The extent of old-growth *Thuja occidentalis* on cliffs of the Niagara Escarpment. *Canadian Journal of Botany* 69, 1628-1636.
- Larson, D.W., Matthes, U., Gerrath, J.A., Gerrath, J.M., Nekola, J.C., Walker, G.L., Porembski, S., Charlton, A., Larson, N.W.K., 1999a. Ancient stunted trees on cliffs. *Nature* 398, 382-383.
- Larson, D.W., Matthes, U., Gerrath, J.A., Larson, N.W.K., Gerrath, J.M., Nekola, J.C., Walker, G.L., Porembski, S., Charlton, A., 2000a. Evidence for the widespread occurrence of ancient forests on cliffs. *Journal of Biogeography* 27, 319-331.
- Larson, D.W., Matthes, U., Kelly, P.E., 1999b. Cliffs as natural refuges. *American Scientist* 87, 410-417.
- Larson, D.W., Matthes, U., Kelly, P.E., 2000b. *Cliff ecology: Pattern and process in cliff ecosystems*, Cambridge Studies in Ecology, Cambridge University Press, New York.
- Larson, D.W., Matthes-Sears, U., Kelly, P.E., 1993. Cambial dieback and partial shoot mortality in cliff-face *Thuja occidentalis*: evidence for sectorial radial architecture. *International Journal of Plant Sciences* 154, 496-505.
- Larson, D.W., Spring, S.H., Matthes-Sears, U., Bartlett, R.M., 1989. Organization of the Niagara Escarpment cliff community. *Canadian Journal of Botany* 67, 2731-2742.
- Lemoine, C., 1966. Les bois des *Juniperus*. Essai d'anatomie écologique de quelques espèces. *Botanica Rhedonica* 2, 37-86.
- Mandin, J.-P., 2005. Découverte de très vieux genévriers de Phénicie (*Juniperus phoenicea* L.) dans les gorges de l'Ardèche (France). *Journal de Botanique de la Société Botanique de France* 29, 53-62.
- Mandin, J.-P., 2006. *Morphologie des très vieux genévriers de Phénicie (Juniperus phoenicea L.) en parois rocheuses (gorges de l'Ardèche, France)*. III Coloquio Internacional sobre los sabinares y enebrales (Género *Juniperus*) : Ecología y Gestión Forestal Sostenible, Soria (Espagne), 24-26 Mai 2006, Tome 1, 303-310.
- Mao, P., Corneloup, J., Bourdeau, P., 2004. Objets géographiques et formes de développement autour des gorges du Verdon. In: *L'effet géographique*. Debarbieux, B. et Fourny, M.C. (Eds.), Edition de la MSH-Alpes, Grenoble, 181-196.
- Mathaux, C., Guibal, F., Gauquelin, T., 2015a. Les genévriers de Phénicie des falaises des gorges du Verdon. *Savoir du Verdon, Courrier scientifique* 3, 37-41.

- Mathaux, C., Mandin, J.-P., Edouard, J.-L., Gauquelin, T., Guibal, F., 2015b. *Juniperus phoenicea* growing on cliffs: dendrochronology and wiggle-matching applied to the oldest trees in France. *Tree Rings in Archaeology, Climatology and Ecology* 13, 76-81.
- Mathaux, C., Mandin, J.-P., Guibal, F., Gauquelin, T., 2017. Cliffs: an unexpected refuge for old growth forest and old trees. Manuscript in preparation for "*Conservation Biology*".
- Mathaux, C., Mandin, J.-P., Oberlin, C., Edouard, J.-L., Gauquelin, T., Guibal, F., 2016. Ancient juniper trees growing on cliffs: toward a long Mediterranean tree-ring chronology. *Dendrochronologia* 37, 79-88.
- Matthes, U., Kelly, P.E., Larson, D.W., 2008. Predicting the age of ancient *Thuja occidentalis* on cliffs. *Canadian Journal of Forest Research* 38, 2923-2931.
- Matthes-Sears, U., Larson, D.W., 1995. Rooting characteristics of trees in rock: a study of *Thuja occidentalis* on cliff faces. *International Journal of Plant Sciences* 156, 679-686.
- Meirelles, S.T., Pivello, V.R., Joly, C.A., 1999. The vegetation of granite rock outcrops in Rio de Janeiro, Brazil, and the need for its protection. *Environmental Conservation* 26, 10-20.
- Melvin, T.M., 2004. *Historical growth rates and changing climatic sensitivity of boreal conifers*. Doctoral dissertation, University of East Anglia, Norwich.
- Mosseler, A., Lynds, J.A., Major, J.E., 2003. Old-growth forests of the Acadian Forest Region. *Environmental Reviews* 11, S47-S77.
- Nicod, J., 1967. *Recherches morphologiques en Basse-Provence calcaire*. Thèse de doctorat, Université d'Aix Marseille, Éditions Ophrys, Gap.
- Nienstaedt, H., Zasada, J.C., 1990. *Picea glauca* (Moench) Voss. White spruce. In: *Silvics of North America. Vol. 1, Conifers*. Burns, R.M. and Honkala, B.H. (Eds.), Agriculture Handbook 654, Forest Service, USDA, Washington, 204-226.
- Pederson, N., 2005. *Climatic sensitivity and growth of southern temperate trees in the eastern US: implications for the carbon cycle*. Doctoral dissertation, Columbia University, New York.
- Phillips, D.L., 1982. Life-forms of Granite Outcrop Plants. *The American Midland Naturalist* 107, 206-208.
- PNR Verdon, 2007. *Charte du Parc naturel régional du Verdon 2008-2020 : "Un projet pour le Verdon"* Notice de plan du Parc. Parc naturel régional du Verdon, Moustiers-Sainte-Marie.
- Pons, A., Quézel, P. 1985. The history of the flora and vegetation and past and present human disturbance in the Mediterranean region. In: *Plant conservation in the Mediterranean area*. Geobotany 7. C. Gómez-Campo (Ed.), Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, 25-43.
- Quézel, P., Médail, F., 2003. *Écologie et biogéographie des forêts du bassin méditerranéen*, Éditions scientifiques et médicales. Elsevier, Paris.

- Rameau, J.C., Mansion, D., Dumé, G., Gauberville, C., 2008. *Flore forestière française : région méditerranéenne, Tome 3, Région méditerranéenne*. Institut pour le Développement Forestier, Paris.
- Sanguin, H., Mathaux, C., Guibal, F., Prin, Y., Mandin, J.-P., Gauquelin, T., Duponnois, R., 2016. Ecology of vertical life in harsh environments: The case of mycorrhizal symbiosis with secular cliff climbing trees (*Juniperus phoenicea* L.). *Journal of Arid Environments* 134, 132-135.
- Schulman, E., 1954. Longevity under adversity in conifers. *Science* 119, 396-399.
- Schweingruber, F.H., 1993. *Trees and wood in dendrochronology: morphological, anatomical, and tree-ring analytical characteristics of trees frequently used in dendrochronology*. Springer-Verlag, Berlin.
- Schweingruber, F.H., Wirth, C., 2009. Old trees and the meaning of 'old'. In: *Old-growth forests: function, fate and value*. Wirth, C., Gleixner, G., Heimann, M. (Eds.), Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg, 35-54.
- Stahle, D.W., Chaney, P.L., 1994. A predictive model for the location of ancient forests. *Natural Areas Journal* 14, 151-158.
- Ursic, K.A., Kenkel, N.C., Larson, D.W., 1997. Revegetation dynamics of cliff faces in abandoned limestone quarries. *Journal of Applied Ecology* 34, 289-303.
- Vogler, F., Reisch, C., 2011. Genetic variation on the rocks – the impact of climbing on the population ecology of a typical cliff plant. *Journal of Applied Ecology* 48, 899-905.
- Ward, L.K., 1982. The conservation of Juniper - Longevity and old-age. *Journal of Applied Ecology* 19, 917-928.
- Wardle, P., 1991. *Vegetation of New Zealand*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Wirth, C., Messier, C., Bergeron, Y., Frank, D., Fankhänel, A., 2009. Old-growth forest definitions: a pragmatic view. In: *Old-growth forests: function, fate and value*. Wirth, C., Gleixner, G., Heimann, M. (Eds.), Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg, 11-33.



TROISIÈME PARTIE

Des avantages face à la
sécheresse et aux
éboulements, causes
majeures de mortalité de
Juniperus phoenicea en
falaise

CHAPITRE 10

Les feuilles de *Juniperus phoenicea* :
morphologie et absorption d'eau,
avantages dans des conditions
défavorables de falaise

CHAPITRE 11

Bénéfices écophysologiques de
l'absorption foliaire d'eau pendant
une période de sécheresse
chez *Juniperus phoenicea*

CHAPITRE 12

Mortalité partielle du cambium et
de l'appareil aérien de *Juniperus
phoenicea* en falaise

CHAPITRE 13

Études préliminaires des
communautés mycorhiziennes de
Juniperus phoenicea en falaise

Photographie au dos de Jean-Paul Mandin

Falaise d'Autridge, Gorges de l'Ardèche, 2015

10

Les feuilles de *Juniperus phoenicea* : morphologie et absorption d'eau, avantages dans les conditions défavorables de falaise

Ce chapitre correspond à un article qui sera soumis à la revue
« Ecohydrology ».

En annexe E se trouvent des photographies complémentaires
correspondant à cet article.

*« Si tu savais combien je t'aime, combien tu es nécessaire à ma vie, tu
n'oserais pas t'absenter un seul moment, tu resterais toujours auprès de
moi, ton cœur contre mon cœur, ton âme contre mon âme. »*

Victor Hugo

À mon Maou.

Les feuilles de *Juniperus phoenicea* L. : morphologie et absorption d'eau, avantages dans les conditions défavorables de falaise

Leaf morphology and foliar water absorption by *Juniperus phoenicea* L. trees growing on cliffs: an advantage to adverse conditions

Coralie Mathaux^{1*}, Christophe Buquet¹, Jean-Paul Mandin², Jean-Philippe Mevy¹, Frédéric Guibal¹, Thierry Gauquelin¹

¹ Aix Marseille Université – IMBE (Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Ecologie marine et continentale) – UMR 7263 CNRS – 3, Place Victor Hugo – 13331 Marseille Cedex 03, France ;

² Société Botanique de l'Ardèche, Réserve Naturelle Nationale des Gorges de l'Ardèche, 2649 Route de St Paulet - 30760 St Julien-de-Peyrolas.

*Auteure pour la correspondance. E-mail : coralie.mathaux@hotmail.fr

Résumé

Juniperus phoenicea est une espèce typique du bassin méditerranéen. Il pousse en falaise où il doit faire face à une période estivale chaude et sèche et à l'absence de sol. Les réserves en eau du substrat sont vraisemblablement très faibles et la plante doit mettre en œuvre des stratégies originales pour survivre. Les événements de brouillards, de rosées et de petites pluies apportent une quantité substantielle d'eau à ces arbres par le mouillage de la couronne. Notre étude s'intéresse à l'éventuelle capacité d'absorption d'eau par les feuilles de ces arbres et à la compréhension de l'influence du milieu et des conditions environnementales sur celle-ci. Pour cela sont comparés des *J. phoenicea* de falaise (avec peu ou pas de sol) et d'autres au pied de la falaise (avec un sol plus profond). L'influence des conditions météorologiques sur l'état hydrique et la possibilité d'absorption foliaire des arbres sont aussi investiguées. Certaines caractéristiques morphologiques de la feuille sont recueillies. Nous trouvons que les feuilles de *J. phoenicea* sont perméables à l'entrée d'eau et leurs caractéristiques lui permettent de survivre et de persister lors de périodes de sécheresse. Certains des traits étudiés montrent qu'il y a une adaptation des *J. phoenicea* de falaise à ce milieu contraignant.

Mots-clés

Pluies interceptées, brouillard, sécheresse, conditions climatiques méditerranéennes, mouillage des feuilles, conductance nocturne

1. Introduction

Les falaises verticales rocheuses sont des milieux contraignants pour les plantes qui y vivent. Le facteur qui domine la vie sur la falaise est la gravité (Hjort *et al.*, 2015). Cette force est dirigée parallèlement à la face de la falaise et contribue à entraîner vers le bas tout ce qui est faiblement attaché au milieu (litière, roche, sol et eau). La face de la falaise étant verticale, les précipitations reçues par unité de surface sur celle-ci sont moins élevées que pour le sol. De plus, la falaise retient moins d'eau des précipitations par rapport à un sol horizontal, du fait de l'absence ou rareté d'éléments figurés minéraux et/ou organiques assurant cette rétention. L'apport en eau sur la face des falaises verticales est limité aux pluies poussées par le vent (lorsqu'il va dans la direction de la falaise) et à l'eau qui ruisselle (Gouvra et Grammatikopoulos, 2003). L'humidité de la falaise dépend principalement du total des précipitations de la zone géographique où elle se situe, de la répartition sur l'année de ces précipitations (Larson *et al.*, 2000), des propriétés de rétention en eau du substrat rocheux, de sa porosité et du nombre de fissures présentes (Larson *et al.*, 2000 ; Schwinning, 2010), et de l'exposition de la face de la falaise. L'eau contenue dans la roche est toujours moindre par rapport à celle contenue dans un sol (Rejmánek, 1971). Le sol en falaise est une composante absente ou minimaliste. La disponibilité en eau est un paramètre important pour la survie des plantes dans les régions sèches ou semi-arides, ou dans des environnements périodiquement arides, tels que les régions avec un climat méditerranéen (di Castri, 1973 ; Gouvra et Grammatikopoulos, 2003). Le climat méditerranéen est caractérisé par l'existence d'une période estivale chaude et sèche (Quézel et Médail, 2003) et induit plusieurs stress pour les plantes, avec des températures élevées, un haut niveau de radiation accompagné d'une faible disponibilité en eau dans le sol sur une période longue plutôt estivale (Munné-Bosch *et al.*, 1999). Pendant les périodes de sécheresse, la contrainte hydrique en falaise est donc exacerbée pour les organismes vivants.

Les arbres qui se retrouvent sur ces falaises ont des caractéristiques communes : ils poussent lentement, sont souvent déformés et sont apparemment vieux (Sealy, 1949 ; Jackson et Sheldon, 1949 ; Davis, 1951 ; Hotchkiss *et al.*, 1986 ; Larson *et al.*, 2000 ; Matthes *et al.*, 2008 ; Mathaux *et al.*, 2016). En France, et notamment en Ardèche, des populations de *Juniperus phoenicea* subsp. *phoenicea* sont trouvées en garrigue sur les plateaux et sur les parois rocheuses verticales et calcaires du magnifique canyon des gorges de l'Ardèche. *J. phoenicea* est une espèce typique du bassin méditerranéen. Mathaux *et al.* (2016) ont montré que les *J. phoenicea* répondent à la pression du milieu de falaise par une croissance terminale et radiale très faible, une mortalité partielle du cambium et une sectorisation des tissus conducteurs, tout en pouvant atteindre des longévités exceptionnelles. Ces arbres constituent probablement les dernières populations reliques de France

abritant des individus millénaires (Mathaux *et al.*, 2015 ; Mathaux *et al.*, 2016 ; Sanguin *et al.*, 2016). Sanguin *et al.* (2016) ont montré récemment que les communautés fongiques mycorhiziennes à arbuscules de *J. phoenicea* des falaises sont représentatives de conditions environnementales difficiles. Elles sont principalement trouvées dans des habitats arides et semi-arides. Dans un tel environnement, sous un climat méditerranéen générateur de stress hydrique, l'acquisition d'eau est décisive pour la croissance et la survie de ces arbres.

Des études montrent le rôle des précipitations occultes comme la rosée et les brouillards sur l'absorption d'eau par les feuilles de certaines espèces dans des habitats aussi variés que les côtes tempérées (Dawson, 1998 ; Burgess et Dawson, 2004 ; Limm *et al.*, 2009 ; Simonin *et al.*, 2009), les montagnes (Berry et Smith, 2013 ; Cassana *et al.*, 2016), les montagnes tropicales (Eller *et al.*, 2013 ; Goldsmith *et al.*, 2013 ; Gotsch *et al.*, 2014) et les déserts (Duvdevani, 1964 ; Martin et von Willert, 2000 ; Ebner *et al.*, 2011 ; Li *et al.*, 2014 ; Hill *et al.*, 2015 ; Yan *et al.*, 2015). Ces précipitations occultes pourraient constituer un apport en eau important pour les plantes en falaise pendant les périodes de sécheresse. Certaines études montrent que l'absorption foliaire joue un rôle dans l'amélioration du bilan hydrique de la plante (Grammatikopoulos et Manetas, 1994 ; Yates et Hutley, 1995 ; Breshears *et al.*, 2008). Sur *Juniperus monosperma* qui possède des feuilles en écailles comme *J. phoenicea*, Breshears *et al.*, (2008) ont montré qu'en milieu sec à des altitudes élevées l'absorption foliaire était possible. Cette dernière étude se positionne dans le cas de petits événements de pluies, pendant la période de sécheresse, qui mouillent le feuillage mais ne sont pas suffisantes pour augmenter l'humidité en eau du sol.

Malgré des avancées importantes dans la compréhension des processus d'absorption foliaire, il existe un nombre encore limité d'études sur l'absorption de l'eau par l'appareil aérien des végétaux du bassin méditerranéen. Les espèces étudiées sont *Phlomis fruticosa* (Grammatikopoulos et Manetas, 1994), *Melissa officinalis* (Munné-Bosch et Alegre, 1999) et *Quercus ilex* (Fernández *et al.*, 2014). Munné-Bosch *et al.* (1999) ont montré que six jours de rosée peuvent restaurer le statut en eau de *Lavandula stoechas*. Gouvra et Grammatikopoulos (2003) ont mis en évidence que l'absorption de l'eau par les feuilles pouvait être considérée comme un mécanisme d'évitement de la sécheresse en climat méditerranéen pour cinq espèces de chasmophytes.

Notre étude est la première à explorer la possibilité d'absorption d'eau par les feuilles sur les arbres poussant dans les falaises verticales rocheuses. Il s'agit ici de savoir si le genévrier de Phénicie est capable d'absorber de l'eau par les feuilles et de comprendre si le milieu et les conditions environnementales ont une influence sur la capacité d'absorption en eau de ses feuilles. Pour cela est comparée l'éventuelle absorption foliaire d'eau des *J. phoenicea* de falaise (avec peu ou pas de

sol) à celle d'autres installés au pied de la falaise (sol plus profond). L'influence des conditions météorologiques sur l'état hydrique et la possibilité d'absorption foliaire des arbres sont aussi investiguées. Certaines caractéristiques morphologiques de la feuille et des données écophysiologicals sont recueillies pour comparer les arbres des deux milieux et pour comprendre comment ces arbres peuvent survivre dans un milieu hostile.

2. Matériel et méthodes

2.1. Site d'étude

Le site d'étude est situé dans les gorges de l'Ardèche à 302 m d'altitude (sud de la France). Les *J. phoenicea* étudiés se trouvent d'une part sur une falaise verticale de 30 m exposée au sud et d'autre part, au pied de cette falaise, où le sol est plus développé. Au pied de la falaise, selon [Baize et al. \(1998\)](#), le sol est tantôt un calcosol pierreux (horizon S présent entre les blocs calcaires), tantôt un calcarisol lorsque la roche calcaire apparaît à une profondeur inférieure à 25 cm. L'épaisseur de l'horizon A varie de 5 à 8 cm. Les expériences sont réalisées au cours de l'année 2014. En falaise, les prélèvements sont effectués en rappel, à l'aide d'un équipement spécifique de travaux sur cordes.

Une station météorologique se trouve à 5 km du site étudié. À partir des données météorologiques fournies par Météo France pour les années 2004 à 2014, divers paramètres sont calculés, pour la période de sécheresse qui s'étend de juin à août : la fréquence et le taux de contribution des précipitations en fonction de la taille des événements de pluies (< 5 mm, entre 5 et 10 mm, entre 10 et 15 mm et > 20 mm), la moyenne mensuelle pour les précipitations et les températures. Les événements de précipitations jour par jour sont observés sur une période de deux mois avant les expériences sur la capacité d'absorption foliaire.

2.2. Morphologie des feuilles

Des échantillons de rameaux sont collectés sur dix arbres de talus et dix arbres de falaise (rameaux exposés sud). Les échantillons sont conservés dans des sacs plastiques scellés et maintenus à 5 °C. Des feuilles individuelles matures sont détachées du rameau à l'aide d'une lame de rasoir sous une loupe binoculaire. Les feuilles sont visualisées au microscope électronique à balayage (XL 30 ESEM Philips) et des photomicrographies sont prises. À partir des clichés, les mesures de la surface en contact avec l'air, du nombre de stomates (quatre à six mesures par arbre, n = 55), de la longueur

maximale et de la largeur maximale (deux à quatre mesures par arbre, $n = 34$) sont effectuées du côté adaxial des feuilles (côté qui fait face à la tige). La densité stomatique est calculée à partir du nombre de stomates et de la surface pour chaque feuille.

Pour calculer la masse foliaire sèche par unité de surface sur de petites feuilles accolées à la tige, il est préconisé de traiter l'ensemble du rameau comme l'analogue d'une feuille (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013). Deux rameaux sains sont prélevés sur 15 arbres de falaise et 15 arbres de talus durant l'été. Ils sont mis dans des sacs plastiques scellés avec un coton humide au bout de la tige puis scannés pour déterminer la surface à l'aide du logiciel ImageJ (v. 1.47r, National Institutes of Health, USA). Ils sont ensuite mis dans une étuve pendant 72 heures à 70 °C (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013). La masse sèche est mesurée. On détermine ensuite la masse foliaire sèche par unité de surface (LMA).

2.3. Conductance stomatique nocturne et transpiration nocturne

Pour déterminer si *J. phoenicea* perd de l'eau la nuit quand la surface de ses feuilles est sèche, la conductance stomatique nocturne instantanée (g_n) et la transpiration nocturne instantanée (T_n) sont mesurées sur deux rameaux par arbre pour 15 *J. phoenicea* en falaise et 15 *J. phoenicea* en talus. Pendant l'été, les mesures sont faites trois heures après le coucher du soleil avec le système d'échange gazeux LI-6400 (Li-COR) équipé de la chambre de mesure pour conifère avec des conditions de lumière qui permettent de garder la radiation photosynthétique active à 0 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. La température de la feuille est fixée à 20 °C. La conductance stomatique chez le genre *Juniperus* est connue pour être très faible. Pour éviter d'être sous le seuil de détection du LI-COR, une quantité importante de rameau est mise à l'intérieur de la chambre de mesure. La surface foliaire projetée est calculée à partir du scan des rameaux avec le logiciel ImageJ. La surface obtenue est multipliée par π pour avoir l'ensemble de la surface foliaire présente dans la chambre de mesure (Cregg, 1992).

2.4. Expérience sur la capacité d'absorption foliaire

Pour évaluer l'éventuelle absorption foliaire et son effet à court terme sur le bilan hydrique de la feuille de *J. phoenicea*, la perméabilité des feuilles et la capacité d'absorption foliaire sont testées. Pour cela, la méthode de Limm *et al.* (2009) est utilisée. Cette méthode mesure directement l'absorption d'eau par des feuilles ou des rameaux sectionnés après leur immersion dans de l'eau distillée pendant 180 minutes. Les feuilles de *J. phoenicea* étant de très petite taille, nous avons utilisé des petits rameaux terminaux comportant des feuilles matures. Leur prélèvement s'effectue deux heures après le coucher du soleil afin de garantir une absence d'activité photosynthétique

(Fig. 10.1). L'extrémité sectionnée du rameau est scellée avec une colle (thermocollé insoluble dans l'eau) le plus rapidement possible afin d'éviter toute évaporation ou entrée d'eau par la tige. La masse fraîche initiale (M1) du rameau est mesurée. L'échantillon est ensuite lesté et immergé dans un flacon d'eau distillée pendant trois heures à l'obscurité. Le rameau est séché délicatement avec un papier absorbant avant d'être pesé (M2). L'échantillon est de nouveau pesé après un bref séchage à l'air libre toutes les cinq minutes. La masse M3 est considérée comme la masse la plus stable et correspond à un feuillage où l'eau de surface est évaporée. Après une brève immersion de l'échantillon, il est à nouveau pesé (M4). Le rameau est ensuite scanné et son image est traitée à l'aide du logiciel ImageJ afin d'obtenir la surface projetée (SP). La surface foliaire totale (ST) du rameau de *J. phoenicea* est égale à la surface projetée multipliée par π selon Miller *et al.* (1987) et Cregg (1992). La masse sèche (MD) est mesurée après le séchage de l'échantillon à l'étuve pendant 72 heures à 70 °C. La formule suivante est appliquée pour savoir dans quelle mesure l'absorption foliaire influence le contenu en eau du rameau en calculant l'augmentation de la teneur en eau du rameau (% LWC) (Limm *et al.*, 2009) :

$$\% \text{ LWC} = [((M2 - (M4 - M3) - MD) / (M1 - MD) - 1)] * 100$$

Nous calculons le taux d'absorption foliaire (*Uptake*) en déterminant le changement de masse du rameau par unité de surface après immersion grâce à cette formule (Limm *et al.*, 2009) :

$$\text{Uptake} = [(M2 - M1) - (M4 - M3)] / ST$$

La teneur initiale en eau des rameaux (LWC) est calculée à partir de la masse fraîche et de la masse sèche grâce à la formule suivante (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013) :

$$\text{LWC} = ((M1 - MD) / MD) * 100$$

Pour évaluer si la différence de milieu affecte la capacité d'absorption foliaire de *J. phoenicea*, l'augmentation de la teneur en eau des feuilles (% LWC) et l'*Uptake* sont mesurées sur deux rameaux par individu sur 15 plants de falaises et

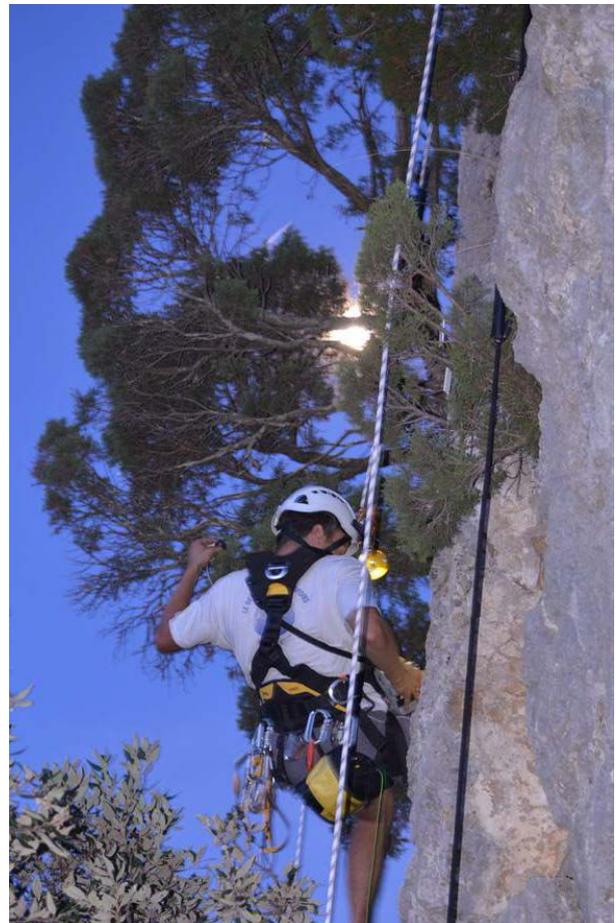


Figure 10.1 : Prélèvement de rameau sur un *J. phoenicea* la nuit sur la falaise.

15 plants de talus. Ces mesures sont répétées au printemps 2014 (12 mars) et en été 2014 (16 juillet). Les prélèvements sont effectués, en l'absence de conditions météorologiques susceptibles de

mouiller les feuilles (brouillard, rosée et pluie), deux heures après le coucher du soleil, sur des rameaux présentant des feuilles matures. Tous les rameaux échantillonnés sont exposés sud.

2.5. Analyses statistiques

Les analyses statistiques suivantes sont réalisées à l'aide du logiciel Rstudio (v. 0.99.467 ; RStudio, Inc). Un « one-sample t-test » est utilisé pour déterminer si, en fonction du milieu, les rameaux de genévriers absorbent significativement plus de 0 mg d'eau par cm² pendant l'immersion et pour mettre en évidence la perméabilité à l'eau et la capacité d'absorption d'eau par les feuilles. Le même test est réalisé pour déterminer si l'augmentation de la teneur en eau du rameau est significativement différente de 0 % après l'immersion. Les résultats des mesures de WC, % LWC, d'*Uptake* sont analysés à l'aide d'une ANOVA à deux facteurs et les mesures biométriques sur les feuilles et les mesures de transpiration nocturne et de conductance stomatique sont analysés à l'aide d'une ANOVA à un facteur, en ajustant en fonction de la distribution des résidus et de l'homogénéité des variances quand c'était nécessaire.

3. Résultats

3.1. Conditions environnementales du site

L'analyse de 11 années (2004-2014) d'événements de précipitations enregistrées pendant les mois de juin, juillet et août montrent qu'approximativement 72 % de ces événements sont des pluies inférieures à 5 mm représentant 21 % des précipitations totales de ces trois mois. 80 % des pluies sont inférieures à 10 mm et représentent 31 % du total des précipitations de ces trois mois (Fig. 10.2). Pour les mois de juin, juillet et août, le nombre de jours entre deux pluies supérieures à 5 mm est calculé pour chaque année de 2004 à 2014. La durée maximale moyenne trouvée séparant deux pluies supérieures à 5 mm sur 11 ans est de 30.68 jours. La durée moyenne entre deux pluies supérieures à 5 mm est de 11.64 jours. Entre 2004 et 2014, les précipitations et les températures mensuelles moyennes pour les mois de juin, juillet et août sont respectivement de 39.3 mm, 57.7 mm et 64.5 mm pour les précipitations et de 20.6 °C, 22.8 °C et 21.8 °C pour les températures.

Pour interpréter les éventuelles différences entre les expériences testant la capacité d'absorption foliaire de l'eau à différentes dates, les précipitations survenues deux mois avant la date des expériences sont présentées dans la figure 10.3. Du 12 février au 12 avril, il est tombé

84.8 mm de pluies, avec pour les 14 jours précédant l'expérience 1.4 mm de pluies. Du 16 mai au 16 juillet, le cumul de pluie est de 163 mm dont 98 mm pour les 14 jours avant le jour des mesures.

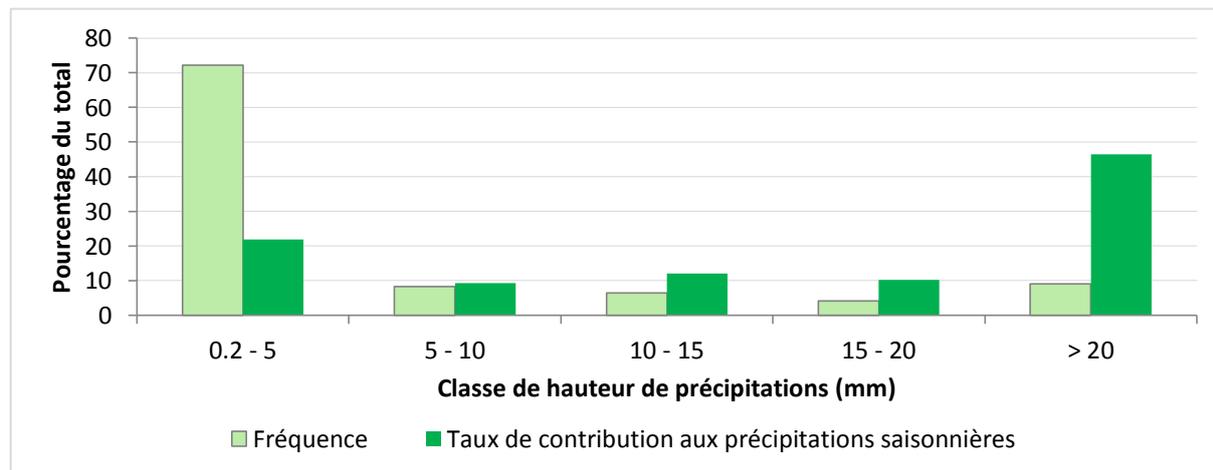


Figure 10.2 : Distribution des événements de précipitations classés par taille pendant la saison estivale sèche (01 juin au 31 août) de 2004 à 2014. À partir des données de la station Météo France de Vallon-Pont-d'Arc (gorges de l'Ardèche).

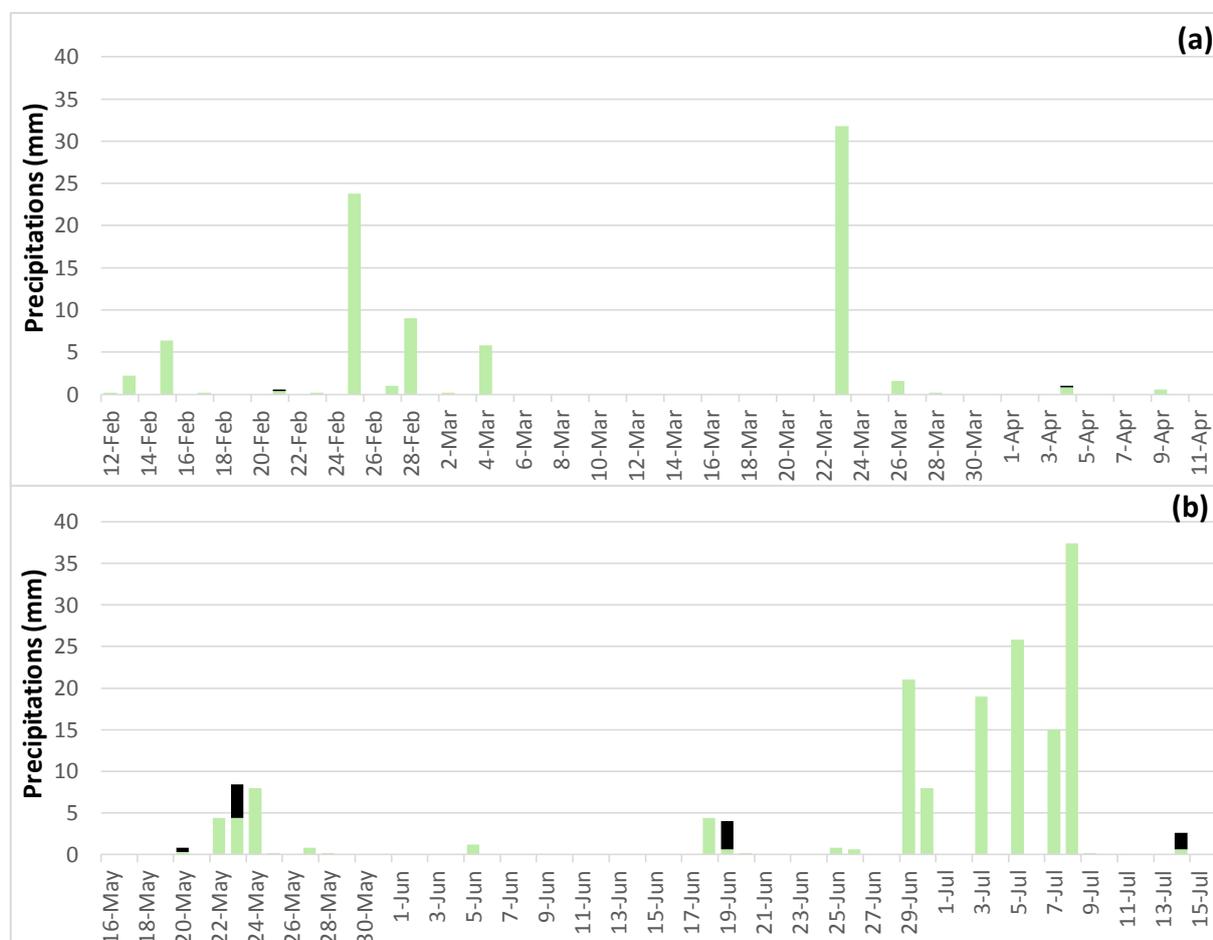


Figure 10.3 : Événements de précipitations (mm) pour (a) la période du 12 février au 12 avril 2014 et (b) la période du 16 mai au 16 juillet 2014. Sur une même journée, deux événements de pluie séparés par plus de 4 h sont identifiés par des couleurs différentes. À partir des données de la station Météo France de Vallon-Pont-d'Arc (gorges de l'Ardèche).

3.2. Morphologie des feuilles

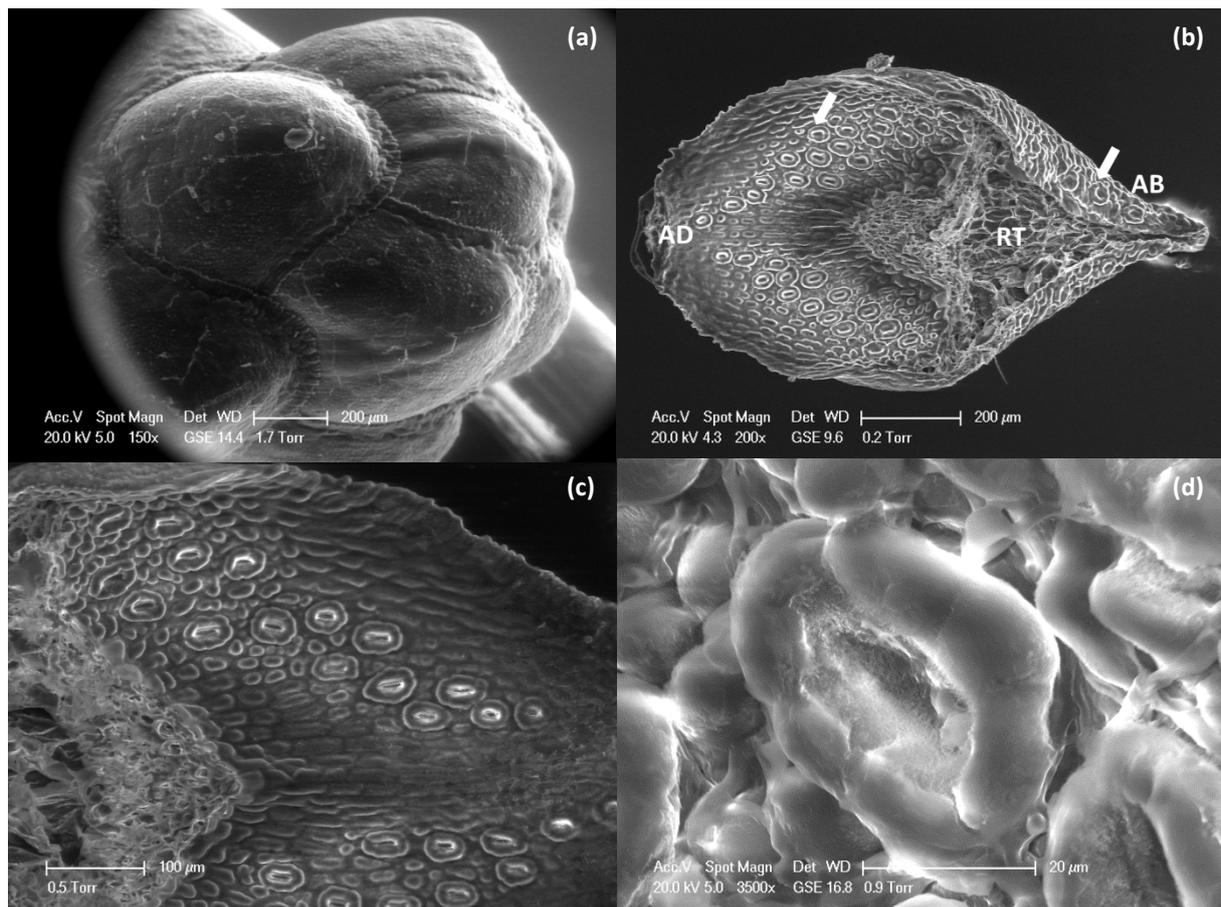


Figure 10.4 : Rameau et feuilles de *J. phoenicea* : (a) le rameau avec les feuilles du côté abaxial qui sont recouvertes d'une couche de cire, (b) feuille du côté adaxial avec les replis montrant le côté abaxial (AB), les flèches indiquent un stomate et RT indique la zone par laquelle la feuille était rattachée à la tige et (c et d) zoom sur les stomates d'une feuille du côté adaxial.

L'étude des photographies au microscope électronique à balayage révèle les détails de la surface de feuilles complètement matures (Fig. 10.4). L'épiderme des feuilles est recouvert d'une épaisse cuticule. Les feuilles sont réduites à des écailles dont la taille est comprise entre 0.848 mm et 1.597 mm de longueur. L'extrémité et les marges de la feuille sont finement dentelées et sont très fines par rapport au reste de la feuille. Les feuilles se chevauchent pour former un rameau cylindrique et les fines bordures semblent sceller les feuilles entre elles en épousant parfaitement les formes des feuilles voisines. La surface adaxiale est protégée de la lumière et de l'air car elle est accolée à la tige. De l'autre côté, la surface abaxiale est partiellement exposée puisque les feuilles se chevauchent. La plus grande partie des stomates est localisée sur le côté protégé de la feuille qui fait face à la tige. Les stomates qui se trouvent sur la face externe sont localisés uniquement à la base de la feuille et sont recouverts par les feuilles adjacentes et les feuilles situées plus en amont de la tige. Les valeurs moyennes du nombre de stomates, de la densité stomatique pour le côté adaxial de la

feuille, de la surface adaxiale en contact avec l'air et de la longueur et la largeur maximale de la feuille sont indiquées dans le tableau 10.1. Les trois derniers paramètres ne montrent pas de différence significative entre les milieux. Le nombre de stomates et la densité stomatique du côté adaxial de la feuille entre des *J. phoenicea* de falaise et de talus sont significativement différents. Le nombre de stomates est inférieur chez les individus de falaise par rapport aux individus de talus avec respectivement 33 et 39 stomates par feuille du côté adaxial alors que la taille et la surface ne sont pas différentes. La masse foliaire par unité de surface (LMA) est significativement différente entre les deux milieux ($P < 0.001$) avec une différence de 15.4 g m^{-2} .

Tableau 10.1 : Comparaison de la morphologie des feuilles, de la perte en eau et de la conductance stomatique de *J. phoenicea* en falaise et en talus. Les valeurs sont les moyennes \pm SEM du nombre de stomates et de la densité stomatique pour le côté adaxial de la feuille, la surface adaxiale en contact avec l'air, la longueur maximale, la largeur maximale de la feuille, la LMA, la transpiration nocturne et la conductance stomatique nocturne. Les effets significatifs du milieu (« P value ») à partir d'ANOVA sont indiqués par des astérisques : ***, $P < 0.001$; **, $P < 0.01$; *, $P < 0.05$.

	<i>Juniperus phoenicea</i>		P value
	Falaise	Talus	
<i>Morphologie de la feuille</i>			
Nombre de stomates pour le côté adaxial de la feuille	32.8 \pm 1.3	39.2 \pm 1.2	***
Surface adaxiale en contact avec l'air (mm ²)	0.320 \pm 0.011	0.329 \pm 0.009	
Densité stomatique pour le côté adaxial de la feuille (N mm ⁻²)	104.1 \pm 2.9	120.1 \pm 2.6	***
Longueur maximale de la feuille (mm)	1.233 \pm 0.032	1.298 \pm 0.028	
Largeur maximale de la feuille (mm)	0.651 \pm 0.015	0.644 \pm 0.009	
Masse foliaire sèche par unité de surface (g m ⁻²)	149.2 \pm 1.9	133.8 \pm 1.3	***
<i>Perte en eau</i>			
Transpiration nocturne (mmol m ⁻² s ⁻¹)	0.0455 \pm 0.0033	0.0672 \pm 0.0036	***
<i>Conductance de l'épiderme</i>			
Conductance stomatique nocturne (mmol m ⁻² s ⁻¹)	4.20 \pm 0.30	6.55 \pm 0.36	***

3.3. Conductance stomatique nocturne et transpiration nocturne

La conductance stomatique nocturne et la transpiration nocturne entre des *J. phoenicea* de falaise et de talus sont significativement différentes ($P < 0.001$; Tab. 10.1). Ces deux mesures sont inférieures chez les genévriers de falaise par rapport aux individus de talus.

3.4. Capacité d'absorption foliaire

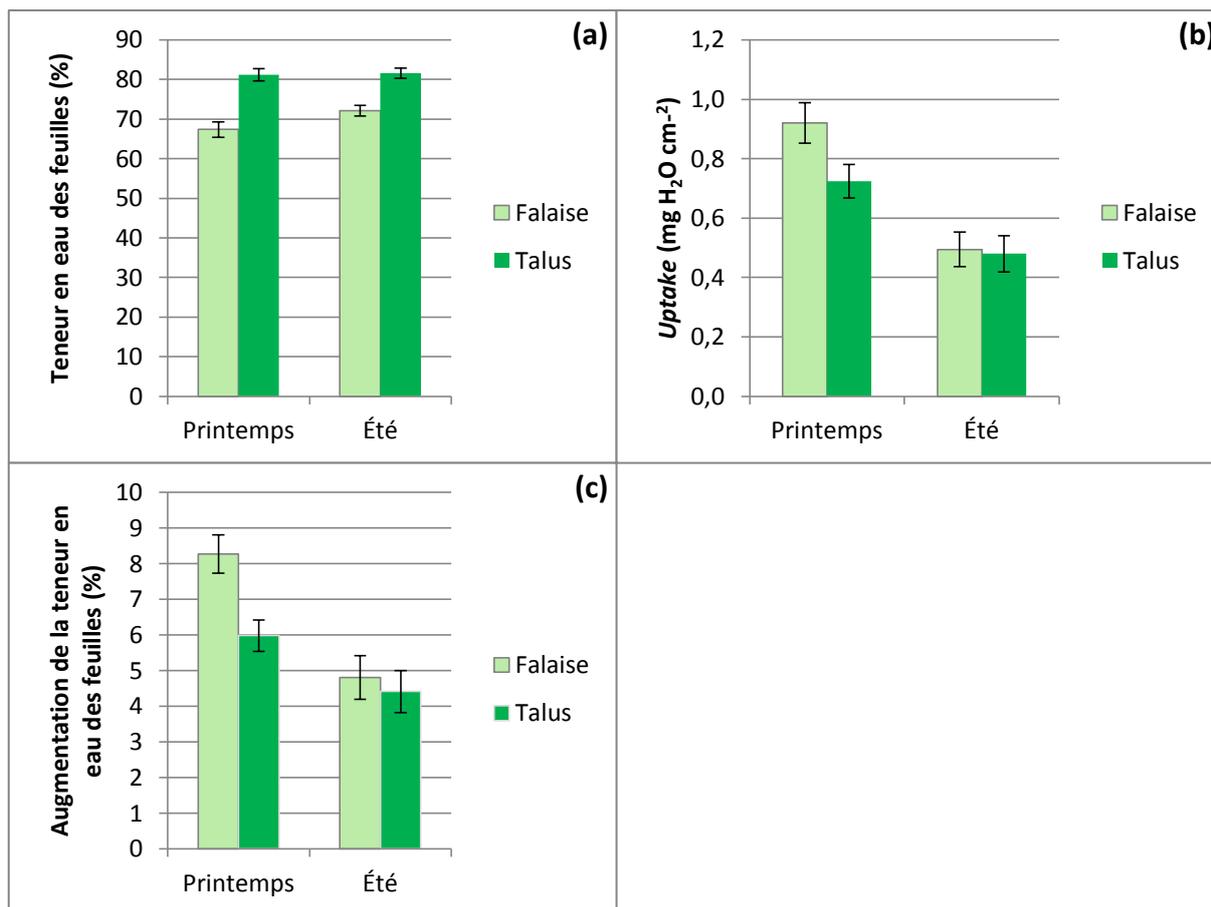


Figure 10.5 : Absorption de l'eau par les rameaux photosynthétiques de *J. phoenicea* de falaise et de talus au printemps et en été après immersion dans de l'eau distillée pendant 180 min (n = 30). (a) La moyenne \pm SEM de la teneur en eau des feuilles avant immersion (b) La moyenne \pm SEM de la quantité d'eau absorbée par les feuilles standardisée par la surface foliaire projetée. (c) La moyenne \pm SEM de l'augmentation de la teneur en eau des feuilles. Quel que soit le milieu (falaise ou talus) (b) les rameaux ont absorbé significativement plus de 0 mg d'eau par cm^{-2} pendant l'immersion et (c) l'augmentation de la teneur en eau du rameau est significativement différente de 0 % après l'immersion comme déterminé par « one-sample t-test » ($\alpha = 0.05$).

Au printemps et en été, la teneur en eau des feuilles par rapport à la masse sèche des feuilles avant immersion est significativement différente entre les arbres de falaise et les arbres de talus ($P < 0.001$; Fig. 10.5a) avec respectivement une valeur de la teneur en eau initiale des feuilles de 67.4 % et de 81.2 % au printemps et 72.1 % et 81.6 % en été. Pour les arbres de falaise, elle est toujours inférieure à celle des feuilles des arbres de talus indépendamment de la saison. Au printemps et en été, qu'ils soient situés sur le talus ou en falaise, les genévriers de Phénicie démontrent une capacité d'absorption d'eau par les feuilles significative ($P < 0.001$) après 180 minutes d'immersion dans l'eau. Au printemps, il existe une différence à tendance significative ($P = 0.074$) entre les arbres de talus et les arbres de falaise pour l'absorption d'eau par les feuilles avec des moyennes respectives de 0.724 et 0.920 $\text{mg H}_2\text{O cm}^{-2}$ (Fig. 10.5b). Les genévriers de Phénicie

situés en talus et en falaise montrent aussi une augmentation significative ($P < 0.001$) de la teneur en eau des feuilles. Avec une moyenne de 8.26 % pour les arbres de falaises et de 5.98 % pour les arbres de talus, l'augmentation de la teneur en eau des feuilles est significativement différente entre les arbres des deux milieux ($P = 0.0037$; Fig. 10.5c). En été, il n'y a pas de différence significative entre les arbres de talus et de falaise pour l'absorption d'eau par les feuilles et l'augmentation de la teneur en eau des feuilles. Pour l'augmentation de la teneur en eau des feuilles et la capacité d'absorption d'eau par les feuilles, il existe une différence significative entre les saisons ($P < 0.001$).

4. Discussion

Dans le bassin méditerranéen, le rôle écologique des petits événements de pluies pendant la sécheresse estivale n'est pas systématiquement pris en compte. Pourtant, même si ces événements ne rechargent pas l'eau du sol, ils peuvent être suffisants pour mouiller l'appareil aérien des plantes (Breshears *et al.*, 2008). En falaise, les pluies inférieures à 5 mm ne permettent pas de recharger l'eau des fissures de la roche mais elle constitue un apport non négligeable pour les arbres. Une proportion substantielle de ces pluies peut être interceptée par la couronne des arbres. La partie retenue peut être soit évaporée dans l'atmosphère, soit absorbée (Eller *et al.*, 2013). Il a été montré que des événements qui permettaient le mouillage du feuillage comme les brouillards, les nuages, les rosées et les petits événements de pluies peuvent affecter positivement le statut en eau de la plante sans qu'il y ait une augmentation notable de l'humidité du sol (Kerr et Beardsell, 1975 ; Boucher *et al.*, 1995 ; Burgess et Dawson, 2004 ; Breshears *et al.*, 2008 ; Ewing *et al.*, 2009 ; Limm *et al.*, 2009). De plus, ces événements peuvent diminuer ou empêcher la transpiration (Benzing *et al.*, 1978 ; Barradas et Glez-Medellín, 1999). En Ardèche, pendant la période de sécheresse, les pluies supérieures à 5 mm tombent en moyenne tous les 11.64 jours. Cette période peut s'étendre sur plus d'un mois. Dans ce cas, les événements qui ne fournissent pas de l'eau au niveau des parties racinaires, mais qui mouillent la couronne, apportent une quantité substantielle d'eau qui peut être cruciale pour la plante (Slatyer, 1960 ; Rundel, 1982 ; Oliveira *et al.*, 2005). Les feuilles en écailles trouvées chez certaines espèces du genre *Juniperus*, représentent, cumulées, une grande surface foliaire qui permet d'intercepter une quantité importante des précipitations qui tombent sur l'arbre (Hicks et Dugas, 1998 ; Owens *et al.*, 2006 ; Wilcox *et al.*, 2006). De plus, l'assemblage des feuilles et leurs imbrications semblent amener l'eau vers le centre de la surface adaxiale où elle peut être retenue.

Les expériences montrent que *J. phoenicea* a la capacité d'absorber de l'eau par les feuilles avec une augmentation de la teneur en eau pouvant aller jusqu'à 8.2 %. Cette augmentation est proche des valeurs trouvées dans les études de Limm *et al.* (2009) de 2 à 11 %, de Berry et Smith (2014) de 3.7 à 6.4 % et de Fu *et al.* (2016) 4 à 13 % d'augmentation de la teneur en eau des feuilles pour les espèces étudiées. Les valeurs des moyennes d'absorption d'eau dans les feuilles, comprises entre 0.48 et 0.92 mg H₂O cm⁻², sont comparables à celles trouvées par Limm *et al.* (2009) (de 0.2 à 2.3 mg H₂O cm⁻²) et par Fu *et al.* (2016) (de 0.6 à 1 mg H₂O cm⁻²). Cette capacité à absorber de l'eau par les feuilles permet l'hydratation de celle-ci lors d'événements tels que des rosées, des pluies ou des brouillards qui vont mouiller le feuillage. Des études ont montré que plusieurs structures ou mécanismes de la feuille pouvaient être impliqués dans l'absorption foliaire comme les trichomes (Franke, 1967 ; Benzing *et al.*, 1978 ; Schreiber *et al.*, 2001 ; Schönherr, 2006 ; Fernández *et al.*, 2014), les hydathodes (Martin et von Willert, 2000), les bouchons stomatiques (Westhoff *et al.*, 2009). L'eau peut également diffuser à travers la cuticule (Slatyer, 1960 ; Vaadia et Waisel, 1963 ; Suárez et Gloser, 1982 ; Yates et Hutley, 1995 ; Gouvra et Grammatikopoulos, 2003 ; Eller *et al.*, 2013), à travers les cicatrices (Fernández *et al.*, 2014) ou à travers l'orifice des stomates (Eichert *et al.*, 2008 ; Burkhardt *et al.*, 2012). Sur les feuilles de *J. phoenicea*, nous n'avons pas vu de trichomes ni d'hydathodes (Fig. 10.4d). Il se peut donc que la cuticule intervienne dans les processus d'absorption foliaire de *J. phoenicea*. En effet, des études montrent que les cuticules sont des structures qui peuvent modifier leur perméabilité en réponse à des changements de conditions environnementales (Schreiber *et al.*, 2001 ; Schönherr, 2006 ; Rosado *et al.*, 2010). Cette capacité d'absorption par les feuilles est commune à plusieurs espèces et peut jouer un rôle dans le maintien de l'ouverture des stomates plus longtemps dans la journée et dans l'augmentation du gain de carbone tout en réduisant les stress thermiques et oxydatifs (Dawson, 1998 ; Johnson et Smith, 2006 ; Breshears *et al.*, 2008 ; Limm *et al.*, 2009 ; Berry et Smith, 2012 ; Berry et Smith, 2013). Cette absorption foliaire permettrait également de limiter l'embolie des vaisseaux du xylème (Oliveira *et al.*, 2005). Eller *et al.* (2013) ont démontré que l'eau des brouillards n'était pas seulement absorbée par les feuilles mais qu'elle était également transportée à travers le xylème vers les parties souterraines de la plante.

L'absorption foliaire est plus élevée lorsque les précipitations sont moins importantes. Lors des expérimentations, il était attendu que la période la plus sèche soit celle de l'été. Au cours de l'année 2014, la figure 10.3 montre que pendant les 15 jours précédant les manipulations il y a eu significativement plus de pluies en été par rapport au printemps. Ces pluies d'été ont pu être suffisantes pour améliorer les conditions hydriques des arbres quel que soit leur milieu. La période la plus contraignante au niveau hydrique entre les deux expériences était le printemps et les

expériences montrent que l'absorption foliaire de *J. phoenicea* de falaise est plus importante par rapport aux arbres de talus à ce moment. L'absorption foliaire permet à *J. phoenicea* d'améliorer le statut hydrique des feuilles lors d'une sécheresse. Cette possibilité d'absorption doit être prise en compte lors d'études dans les milieux considérés comme secs et chauds pendant une période plus ou moins longue. Durant cette période, des événements de mouillage de feuilles peuvent être fréquents (petites pluies, rosée ou brouillard) bien que ne représentant qu'une partie faible du total de précipitations (Sala et Lauenroth, 1982 ; Loik *et al.*, 2004).

Les feuilles de *J. phoenicea* ont des caractéristiques communes avec celles de *Juniperus occidentalis* qui est une espèce adaptée à la sécheresse (Miller et Shultz, 1987). Les feuilles de *J. phoenicea* présentent différentes caractéristiques d'évitement de la sécheresse. Les feuilles sont de petite taille. Une partie importante de la feuille est protégée car elles sont accolées à la tige et se chevauchent. Ces feuilles possèdent une cuticule épaisse qui permet de réduire la perte en eau à travers la surface de la feuille. La position des stomates leur confère une protection par rapport aux radiations et aux mouvements d'air. Oppenheimer (1970) dit que ces traits de la feuille sont des motifs xéromorphiques classiques qui permettent de réduire la dessiccation par le vent, la lumière et le déficit de pression de vapeur. La valeur de LMA trouvée est caractéristique des arbres toujours verts dont la valeur médiane est de 106 g m^{-2} (Poorter *et al.*, 2009). *J. phoenicea*, avec une valeur moyenne de 149 g m^{-2} en falaise et de 133 g m^{-2} en talus, se trouve plutôt dans les valeurs les plus importantes de la catégorie des arbres toujours verts. Les valeurs plus élevées de ce trait sont souvent associées à des conditions de vie contraignantes et à des habitats peu productifs. Elles augmentent lorsqu'il y a moins d'eau et de nutriments (Poorter *et al.*, 2009). La conductance nocturne ainsi que la transpiration nocturne sont très faibles comme pour *Juniperus monosperma* (Snyder *et al.*, 2003) ce qui permet un rééquilibrage en eau dans le xylème la nuit (Breshears *et al.*, 2008) avec ou sans présence d'eau sur la feuille. Cette caractéristique diminue les pertes en eau par les feuilles la nuit. Les arbres en falaise présentent un nombre de stomates plus faible pouvant être lié à une adaptation à des conditions de vie plus difficiles, comme une insolation plus importante, des vents plus fréquents et une disponibilité en eau plus faible au niveau des racines. Les caractéristiques des feuilles de *J. phoenicea* lui permettent de survivre et de persister lors de périodes de sécheresse. Certains de ces traits étudiés montrent qu'il y a une adaptation des *J. phoenicea* de falaise à ce milieu contraignant.

5. Conclusion

Les genévriers de Phénicie des falaises doivent faire face à une période estivale chaude et sèche et à l'absence de sol. Les réserves en eau du substrat sont vraisemblablement très faibles et la plante doit mettre en œuvre des stratégies originales pour survivre. Les événements de brouillards, de rosées et de petites pluies apportent une quantité substantielle d'eau à ces arbres par le mouillage de la couronne. Les feuilles de *J. phoenicea* sont perméables à l'entrée d'eau et sont également identifiées comme étant bien adaptées pour éviter la dessiccation. Une étude sur les effets de l'exposition de la couronne de ces plantes aux événements de mouillage révèle que cela a des bénéfices écophysologiques importants sur la plante notamment au niveau du potentiel hydrique et de la photosynthèse (résultats non publiés). L'absorption foliaire est une capacité fondamentale pour modéliser ultérieurement les flux hydriques des genévriers des parois et évaluer les conséquences des changements climatiques sur leurs performances physiologiques. La caractérisation des relations entre la croissance et l'alimentation en eau est tout aussi importante dans l'optique d'une exploitation future de ces arbres très longévifs pour reconstituer les conditions environnementales passées.

Remerciements

Les auteurs remercient Alice Boucharat, Nicolas Pouchard et Marine Florenza pour leur aide sur le terrain et pendant les expériences. Nous remercions Sylvie Dupouyet, Élena Ormeno-Lafuente et Ilya Reiter pour leur assistance technique. Nous remercions également Emily Burns Limm pour ses précieux conseils. L'Office de Génie Écologique a fourni un soutien financier. Nous remercions la Réserve Naturelle des Gorges de l'Ardèche et le Syndicat de Gestion des Gorges de l'Ardèche pour nous avoir autorisés à prélever des échantillons et pour nous avoir facilité les observations sur le terrain. Nous remercions Météo France de nous avoir fourni les données météorologiques.

Références

- Baize, D., 1998. *A sound reference base for soils: The "Référentiel Pédologique"*, Quae ed. Institut National de la Recherche Agronomique, Paris.
- Barradas, L.V., Glez-Medellín, G.M., 1999. Dew and its effect on two heliophile understory species of a tropical dry deciduous forest in Mexico. *International Journal of Biometeorology* 43, 1-7.

- Benzing, D.H., Seemann, J., Renfrow, A., 1978. The foliar epidermis in *Tillandsioideae* (*Bromeliaceae*) and its role in habitat selection. *American Journal of Botany* 65, 359-365.
- Berry, Z.C., Smith, W.K., 2014. Experimental cloud immersion and foliar water uptake in saplings of *Abies fraseri* and *Picea rubens*. *Trees* 28, 115-123.
- Berry, Z.C., Smith, W.K., 2012. Cloud pattern and water relations in *Picea rubens* and *Abies fraseri*, southern Appalachian Mountains, USA. *Agricultural and Forest Meteorology* 162–163, 27-34.
- Berry, Z.C., Smith, W.K., 2013. Ecophysiological importance of cloud immersion in a relic spruce–fir forest at elevational limits, southern Appalachian Mountains, USA. *Oecologia* 173, 637-648.
- Boucher, J.F., Munson, A.D., Bernier, P.Y., 1995. Foliar absorption of dew influences shoot water potential and root growth in *Pinus strobus* seedlings. *Tree Physiology* 15, 819-823.
- Breshears, D.D., McDowell, N.G., Goddard, K.L., Dayem, K.E., Martens, S.N., Meyer, C.W., Brown, K.M., 2008. Foliar absorption of intercepted rainfall improves woody plant water status most during drought. *Ecology* 89, 41-47.
- Burgess, S.S.O., Dawson, T.E., 2004. The contribution of fog to the water relations of *Sequoia sempervirens* (D. Don): foliar uptake and prevention of dehydration. *Plant, Cell & Environment* 27, 1023-1034.
- Burkhardt, J., Basi, S., Pariyar, S., Hunsche, M., 2012. Stomatal penetration by aqueous solutions – an update involving leaf surface particles. *New Phytologist* 196, 774-787.
- Cassana, F.F., Eller, C.B., Oliveira, R.S., Dillenburg, L.R., 2016. Effects of soil water availability on foliar water uptake of *Araucaria angustifolia*. *Plant and Soil* 399, 147-157.
- Cregg, B.M., 1992. Leaf area estimation of mature foliage of *Juniperus*. *Forest Science* 38, 61-67.
- Davis, P.H., 1951. Cliff vegetation in the Eastern Mediterranean. *Journal of Ecology* 39, 63-93.
- Dawson, E.T., 1998. Fog in the California redwood forest: ecosystem inputs and use by plants. *Oecologia* 117, 476-485.
- Di Castri, F., 1973. Climatographical comparisons between Chile and the western coast of North America. In: *Mediterranean type ecosystems: origin and structure*. Di Castri, F., Mooney, H.A. (Eds.), Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg, 21-36.
- Duvdevani, S., 1964. Dew in Israel and its effect on plants. *Soil Science* 98, 14-21.
- Ebner, M., Miranda, T., Roth-Nebelsick, A., 2011. Efficient fog harvesting by *Stipagrostis sabulicola* (Namib dune bushman grass). *Journal of Arid Environments* 75, 524-531.
- Eichert, T., Kurtz, A., Steiner, U., Goldbach, H.E., 2008. Size exclusion limits and lateral heterogeneity of the stomatal foliar uptake pathway for aqueous solutes and water-suspended nanoparticles. *Physiologia Plantarum* 134, 151-160.

- Eller, C.B., Lima, A.L., Oliveira, R.S., 2013. Foliar uptake of fog water and transport belowground alleviates drought effects in the cloud forest tree species, *Drimys brasiliensis* (Winteraceae). *New Phytologist* 199, 151-162.
- Ewing, H.A., Weathers, K.C., Templer, P.H., Dawson, T.E., Firestone, M.K., Elliott, A.M., Boukili, V.K.S., 2009. Fog water and ecosystem function: Heterogeneity in a California Redwood Forest. *Ecosystems* 12, 417-433.
- Fernández, V., Sancho-Knapik, D., Guzmán, P., Peguero-Pina, J.J., Gil, L., Karabourniotis, G., Khayet, M., Fasseas, C., Heredia-Guerrero, J.A., Heredia, A., Gil-Pelegrín, E., 2014. Wettability, polarity, and water absorption of holm oak leaves: effect of leaf side and age. *Plant Physiology* 166, 168-180.
- Franke, W., 1967. Mechanisms of foliar penetration of solutions. *Annual Review of Plant Physiology* 18, 281-300.
- Fu, P.-L., Liu, W.-J., Fan, Z.-X., Cao, K.-F., 2016. Is fog an important water source for woody plants in an Asian tropical karst forest during the dry season? *Ecohydrology* 9, 964-972.
- Goldsmith, G.R., Matzke, N.J., Dawson, T.E., 2013. The incidence and implications of clouds for cloud forest plant water relations. *Ecology Letters* 16, 307-314.
- Gotsch, S.G., Asbjornsen, H., Holwerda, F., Goldsmith, G.R., Weintraub, A.E., Dawson, T.E., 2014. Foggy days and dry nights determine crown-level water balance in a seasonal tropical montane cloud forest. *Plant, Cell & Environment* 37, 261-272.
- Gouvra, E., Grammatikopoulos, G., 2003. Beneficial effects of direct foliar water uptake on shoot water potential of five chasmophytes. *Canadian Journal of Botany* 81, 1278-1284.
- Grammatikopoulos, G., Manetas, Y., 1994. Direct absorption of water by hairy leaves of *Phlomis fruticosa* and its contribution to drought avoidance. *Canadian Journal of Botany* 72, 1805-1811.
- Hicks, R.A., Dugas, W.A., 1998. Estimating ashe juniper leaf area from tree and stem characteristics. *Journal of Range Management* 51, 633-637.
- Hill, A.J., Dawson, T.E., Shelef, O., Rachmilevitch, S., 2015. The role of dew in Negev Desert plants. *Oecologia* 178, 317-327.
- Hjort, J., Gordon, J.E., Gray, M., Hunter, M.L., 2015. Why geodiversity matters in valuing nature's stage. *Conservation Biology* 29, 630-639.
- Hotchkiss, A.T., Woodward, H.H., Muller, L.F., Medley, M.E., 1986. *Thuja occidentalis* L. in Kentucky. *Transactions of the Kentucky Academy of Science* 47, 99-100.
- Jackson, G., Sheldon, J., 1949. The vegetation of magnesian limestone cliffs at Markland Grips near Sheffield. *Journal of Ecology* 37, 38-50.

- Johnson, D.M., Smith, W.K., 2006. Low clouds and cloud immersion enhance photosynthesis in understory species of a southern Appalachian spruce–fir forest (USA). *American Journal of Botany* 93, 1625-1632.
- Kerr, J.P., Beardsell, M.F., 1975. Effect of dew on leaf water potentials and crop resistances in a *Paspalum pasture*. *Agronomy Journal* 67, 596-599.
- Larson, D.W., Matthes, U., Kelly, P.E., 2000b. *Cliff ecology: Pattern and process in cliff ecosystems*, Cambridge Studies in Ecology, Cambridge University Press, New York.
- Li, S., Xiao, H.-l., Zhao, L., Zhou, M.-X., Wang, F., 2014. Foliar water uptake of *Tamarix ramosissima* from an atmosphere of high humidity. *The Scientific World Journal* 2014, 1-10.
- Limm, E.B., Simonin, K.A., Bothman, A.G., Dawson, T.E., 2009. Foliar water uptake: a common water acquisition strategy for plants of the redwood forest. *Oecologia* 161, 449-459.
- Loik, M.E., Breshears, D.D., Lauenroth, W.K., Belnap, J., 2004. A multi-scale perspective of water pulses in dryland ecosystems: climatology and ecohydrology of the western USA. *Oecologia* 141, 269-281.
- Martin, C.E., von Willert, D.J., 2000. Leaf epidermal hydathodes and the ecophysiological consequences of foliar water uptake in species of *Crassula* from the Namib Desert in southern Africa. *Plant Biology* 2, 229-242.
- Mathaux, C., Mandin, J.-P., Edouard, J.-L., Gauquelin, T., Guibal, F., 2015. *Juniperus phoenicea* growing on cliffs: dendrochronology and wiggle-matching applied to the oldest trees in France. *Tree Rings in Archaeology, Climatology and Ecology* 13, 76-81.
- Mathaux, C., Mandin, J.-P., Oberlin, C., Edouard, J.-L., Gauquelin, T., Guibal, F., 2016. Ancient juniper trees growing on cliffs: toward a long Mediterranean tree-ring chronology. *Dendrochronologia* 37, 79-88.
- Matthes, U., Kelly, P.E., Larson, D.W., 2008. Predicting the age of ancient *Thuja occidentalis* on cliffs. *Canadian Journal of Forest Research* 38, 2923-2931.
- Miller, R.F., Eddleman, L.E., Angell, R.F., 1987. Relationship of western juniper stem conducting tissue and basal circumference to leaf area and biomass. *The Great Basin Naturalist* 47, 349-354.
- Miller, R.F., Shultz, L.M., 1987. Water relations and leaf morphology of *Juniperus occidentalis* in the Northern Great Basin. *Forest Science* 33, 690-706.
- Munné-Bosch, S., Alegre, L., 1999. Role of dew on the recovery of water-stressed *Melissa officinalis* L. plants. *Journal of Plant Physiology* 154, 759-766.
- Munné-Bosch, S., Nogués, S., Alegre, L., 1999. Diurnal variations of photosynthesis and dew absorption by leaves in two evergreen shrubs growing in Mediterranean field conditions. *New Phytologist* 144, 109-119.

- Oliveira, R.S., Dawson, T.E., Burgess, S., 2005. Evidence for direct water absorption by the shoot of the desiccation-tolerant plant *Vellozia flavicans* in the savannas of central Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 21, 585-588.
- Oppenheimer, H.R., 1970. Drought resistance of Cypress and Thuya branchlets. *Israel Journal of Botany* 19, 418-428.
- Owens, M.K., Lyons, R.K., Alejandro, C.L., 2006. Rainfall partitioning within semiarid juniper communities: effects of event size and canopy cover. *Hydrological Processes* 20, 3179-3189.
- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., Bret-Harte, M.S., Cornwell, W.K., Craine, J.M., Gurvich, D.E., Urcelay, C., Veneklaas, E.J., Reich, P.B., Poorter, L., Wright, I.J., Ray, P., Enrico, L., Pausas, J.G., de Vos, A.C., Buchmann, N., Funes, G., Quétier, F., Hodgson, J.G., Thompson, K., Morgan, H.D., ter Steege, H., van der Heijden, M.G.A., Sack, L., Blonder, B., Poschlod, P., Vaieretti, M.V., Conti, G., Staver, A.C., Aquino, S., Cornelissen, J.H.C., 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 61, 167-234.
- Poorter, H., Niinemets, Ü., Poorter, L., Wright, I.J., Villar, R., 2009. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *New Phytologist* 182, 565-588.
- Quézel, P., Médail, F., 2003. *Écologie et biogéographie des forêts du bassin méditerranéen*, Éditions scientifiques et médicales, Elsevier, Paris.
- Rejmánek, M., 1971. Ecological meaning of thermal behaviour of rocks. *Flora* 160, 527-561.
- Rosado, B.H.P., Oliveira, R.S., Marinho Aidar, M.P., 2010. Is leaf water repellency related to vapor pressure deficit and crown exposure in tropical forests? *Acta Oecologica* 36, 645-649.
- Rundel, P.W., 1982. Water uptake by organs other than roots. In: *Physiological plant ecology II: water relations and carbon assimilation*. Lange, O.L., Nobel, P.S., Osmond, C.B., Ziegler, H. (Eds.), Springer Berlin Heidelberg, Berlin, 111-134.
- Sala, O.E., Lauenroth, W.K., 1982. Small rainfall events: an ecological role in semiarid regions. *Oecologia* 53, 301-304.
- Sanguin, H., Mathaux, C., Guibal, F., Prin, Y., Mandin, J.-P., Gauquelin, T., Duponnois, R., 2016. Ecology of vertical life in harsh environments: The case of mycorrhizal symbiosis with secular cliff climbing trees (*Juniperus phoenicea* L.). *Journal of Arid Environments* 134, 132-135.
- Schönherr, J., 2006. Characterization of aqueous pores in plant cuticles and permeation of ionic solutes. *Journal of Experimental Botany* 57, 2471-2491.
- Schreiber, L., Skrabs, M., Hartmann, K., Diamantopoulos, P., Simanova, E., Santrucek, J., 2001. Effect of humidity on cuticular water permeability of isolated cuticular membranes and leaf disks. *Planta* 214, 274-282.
- Schwinning, S., 2010. The ecohydrology of roots in rocks. *Ecohydrology* 3, 238-245.

- Sealy, J.R., 1949. *Arbutus Unedo*. *Journal of Ecology* 37, 365-388.
- Simonin, K.A., Santiago, L.S., Dawson, T.E., 2009. Fog interception by *Sequoia sempervirens* (D. Don) crowns decouples physiology from soil water deficit. *Plant, Cell & Environment* 32, 882-892.
- Slatyer, R.O., 1960. Absorption of water by plants. *The Botanical Review* 26, 331-392.
- Snyder, K.A., Richards, J.H., Donovan, L.A., 2003. Night-time conductance in C3 and C4 species: do plants lose water at night? *Journal of Experimental Botany* 54, 861-865.
- Suárez, A.G., Gloser, J., 1982. Time course of foliar absorption of water in *Panicum* and *Paspalum*. *Biologia Plantarum* 24, 226-230.
- Vaadia, Y., Waisel, Y., 1963. Water absorption by the aerial organs of plants. *Physiologia Plantarum* 16, 44-51.
- Westhoff, M., Zimmermann, D., Zimmermann, G., Gessner, P., Wegner, L.H., Bentrup, F.W., Zimmermann, U., 2009. Distribution and function of epistomatal mucilage plugs. *Protoplasma* 235, 101-105.
- Wilcox, B.P., Owens, M.K., Dugas, W.A., Ueckert, D.N., Hart, C.R., 2006. Shrubs, streamflow, and the paradox of scale. *Hydrological Processes* 20, 3245-3259.
- Yan, X., Zhou, M., Dong, X., Zou, S., Xiao, H., Ma, X.-F., 2015. Molecular mechanisms of foliar water uptake in a desert tree. *AoB Plants* 7, plv129.
- Yates, D.J., Hutley, L.B., 1995. Foliar uptake of water by wet leaves of *Sloanea woollsii*, an Australian subtropical rainforest tree. *Australian Journal of Botany* 43, 157-167.

11

Bénéfices écophysiologicals de l'absorption foliaire d'eau pendant une période de sécheresse chez *Juniperus phoenicea*

Ce chapitre correspond à un article qui sera soumis à la revue « Tree Physiology ».

« Il y a deux réponses à cette question, comme à toutes les questions : celle du poète et celle du savant. Laquelle veux-tu en premier ? »

Le Pacte des MarchOmbres, Tome 1 : Ellana de Pierre Bottero

À mes Cousines et à mes Cousins !

**L'absorption foliaire d'eau atténue les effets de la sécheresse
chez un arbre typique du bassin méditerranéen,
Juniperus phoenicea L.**

**Foliar uptake of fog water relieve drought effects for a
typical tree of Mediterranean basin, *Juniperus phoenicea* L.**

Coralie Mathaux^{1*}, Christophe Buquet¹, Jean-Paul Mandin², Frédéric Guibal¹, Thierry Gauquelin¹

¹ Aix Marseille Université – IMBE (Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Ecologie marine et continentale) – UMR 7263 CNRS – 3, Place Victor Hugo – 13331 Marseille Cedex 03, France ;

² Société Botanique de l'Ardèche, Réserve Naturelle Nationale des Gorges de l'Ardèche, 2649 Route de St Paulet - 30760 St Julien-de-Peyrolas.

*Auteure pour la correspondance. E-mail : coralie.mathaux@hotmail.fr

Résumé

De récentes études montrent que la quantité d'eau disponible pour la plante ne vient pas uniquement des eaux de précipitations, mais provient en quantité loin d'être négligeable de précipitations occultes telles que les brouillards, la rosée et les nuages. La présente étude évalue la capacité d'absorption d'eau par les feuilles et la perméabilité des feuilles de *Juniperus phoenicea* en fonction du stress hydrique de la plante. Nous émettons l'hypothèse que l'exposition à des brouillards peut améliorer l'hydratation de la plante et atténuer les effets délétères d'un déficit en eau du sol. Pour tester cela, nous avons conduit des expériences après expositions de la couronne des plants à une brume ou non et en provoquant ou non un stress hydrique au niveau des racines. Nous étudions le changement à court terme du potentiel hydrique des plants et la dynamique sur trois semaines des paramètres physiologiques suivants : les échanges gazeux, la conductance stomatique, la fluorescence de la chlorophylle et le potentiel hydrique de *J. phoenicea*. Nos résultats mettent en évidence que la capacité d'absorption de l'eau par les feuilles de *J. phoenicea* est un mécanisme important qui affecte la balance en eau et en carbone de façon positive lors d'un stress hydrique.

Mots-clés

Juniperus phoenicea, bénéfices physiologiques, absorption d'eau, mouillage des feuilles, stress hydrique, échanges gazeux, potentiel hydrique, falaise

1. Introduction

L'acquisition d'eau est cruciale pour la croissance et la survie des plantes, notamment pour les espèces qui se développent dans des milieux avec une contrainte hydrique importante, même saisonnière (di Castri, 1973 ; Gouvra et Grammatikopoulos, 2003). De récentes études montrent que la quantité d'eau disponible pour la plante ne vient pas uniquement des eaux de précipitations, mais provient en quantité notable de précipitations occultes telles que les brouillards, la rosée et les nuages. Ces événements peuvent contribuer à améliorer le statut en eau de la plante en mouillant le feuillage sans augmenter directement l'humidité du sol (Kerr et Beardsell, 1975 ; Boucher *et al.*, 1995 ; Burgess et Dawson, 2004 ; Breshears *et al.*, 2008 ; Ewing *et al.*, 2009 ; Limm *et al.*, 2009 ; Cassana *et al.*, 2016). Lors d'événements de sécheresse, la capacité d'absorber de l'eau par les feuilles lors du mouillage de celles-ci peut jouer un rôle dans le maintien ou l'amélioration des performances écophysiologicals tel qu'une augmentation du bilan hydrique de la plante (Grammatikopoulos et Manetas, 1994 ; Yates et Hutley, 1995 ; Breshears *et al.*, 2008 ; Simonin *et al.*, 2009 ; Goldsmith *et al.*, 2013 ; Berry *et al.*, 2014), une amélioration des échanges gazeux et de la croissance des plantes (Simonin *et al.*, 2009 ; Eller *et al.*, 2013), une augmentation de l'assimilation du carbone et du maintien de l'ouverture des stomates plus longtemps dans la journée (Dawson, 1998 ; Johnson et Smith, 2006 ; Breshears *et al.*, 2008 ; Limm *et al.*, 2009 ; Berry et Smith, 2012 ; Berry et Smith, 2013 ; Eller *et al.*, 2013 ; Pina *et al.*, 2016), une diminution de la transpiration (Johnson et Smith, 2008) et une amélioration de la survie des arbres (Grammatikopoulos et Manetas, 1994 ; Munné-Bosch *et al.*, 1999 ; Pina *et al.*, 2016). D'autres études ont démontré que l'eau des brouillards n'était pas seulement absorbée par les feuilles mais qu'elle était également transportée à travers le xylème vers les parties souterraines de la plante (Eller *et al.*, 2013 ; Cassana *et al.*, 2016).

Juniperus phoenicea L. est un arbre pouvant atteindre jusqu'à 12 m de haut (Farjon, 2005). C'est une espèce qui se développe principalement sous un climat méditerranéen caractérisé par l'existence d'une période estivale chaude et sèche (Quézel et Médail, 2003). Son feuillage est sempervirent avec des feuilles en écailles. Les écailles sont de petite taille, entre 0.85 mm et 1.6 mm de long, très étroitement imbriquées et plaquées contre la tige. Ces feuilles présentent des caractéristiques d'évitement de la sécheresse avec une faible surface foliaire dont la majeure partie est protégée de la lumière et des mouvements d'air (Mathaux *et al.*, 2017). Elles sont également recouvertes d'une cuticule cireuse. Les feuilles en écailles du genre *Juniperus* représentent ensemble une grande surface foliaire cumulée qui permet d'intercepter une quantité importante des précipitations qui tombent sur l'arbre (Hicks et Dugas, 1998 ; Owens *et al.*, 2006 ; Wilcox *et al.*,

2006). De plus, l'assemblage des feuilles et leurs imbrications semblent augmenter les processus de condensation et amener l'eau vers le centre de la surface adaxiale où elle peut être retenue.

Dans le sud de la France, les parois rocheuses verticales sont des habitats qui abritent des *J. phoenicea* (Mandin, 2005 ; Larson *et al.*, 1999 ; Larson *et al.*, 2000a ; Mathaux *et al.*, 2015 ; Mathaux *et al.*, 2016). Ces arbres sont soumis à des contraintes importantes liées à cet environnement vertical (Larson *et al.*, 2000b ; Mathaux *et al.*, 2016 ; Sanguin *et al.*, 2016). Dans un tel environnement, sous un climat méditerranéen générateur de stress hydrique, l'acquisition d'eau est décisive pour la croissance et la survie de ces arbres. *J. phoenicea* en falaise doit faire face à une période estivale chaude et sèche, à l'absence de sol et à des réserves en eau vraisemblablement très faibles (Mathaux *et al.*, 2016). Une étude a montré qu'ils répondent à la pression d'un tel milieu par une croissance terminale et radiale très faible, une mortalité partielle du cambium et une sectorisation des tissus conducteurs, tout en pouvant atteindre des longévités exceptionnelles (Mathaux *et al.*, 2016). Ces arbres sont probablement parmi les dernières populations anciennes de France abritant des individus millénaires (Mathaux *et al.*, 2016 ; Sanguin *et al.*, 2016). Sanguin *et al.* (2016) ont montré récemment que les communautés fongiques mycorhiziennes à arbuscules de *J. phoenicea* des falaises sont représentatives de conditions environnementales difficiles. Elles sont principalement trouvées dans des habitats arides et semi-arides.

Durant la période de sécheresse des événements de mouillage des feuilles peuvent être fréquents (petites pluies, rosée ou brouillards) bien que ne représentant qu'une faible partie du total des précipitations. (Sala et Lauenroth, 1982 ; Loik *et al.*, 2004). Les brouillards et les rosées atteignent fréquemment les falaises qui hébergent *J. phoenicea* (Annexe F). Ils peuvent potentiellement être utilisés pour les besoins hydriques des arbres. Nous avons remarqué que des brouillards et de la rosée étaient fréquents notamment la nuit et le matin. De plus, pendant les périodes de sécheresse, de brèves averses peuvent mouiller le feuillage des arbres de falaise sans atteindre leurs racines du fait de la verticalité et de la hauteur de la paroi (Mathaux *et al.*, 2017).

La présente étude évalue la capacité d'absorption d'eau par les feuilles et la perméabilité des feuilles de *J. phoenicea* en fonction du stress hydrique de la plante. Nous émettons l'hypothèse que l'exposition à des brouillards peut améliorer l'hydratation de la plante et atténuer les effets délétères d'un déficit en eau du sol. Pour tester cela, nous avons conduit des expériences après exposition de la couronne des plants à une brume ou non et en provoquant ou non un stress hydrique au niveau des racines. Nous étudions le changement à court terme du potentiel hydrique des plants et la dynamique sur trois semaines des paramètres physiologiques suivants : les échanges gazeux, la conductance stomatique, la fluorescence de la chlorophylle et le potentiel hydrique de *J. phoenicea*.

2. Matériel et méthodes

2.1. Expérience sur la capacité d'absorption foliaire

Pour évaluer l'effet à court terme de l'absorption foliaire sur le bilan hydrique de la feuille de *J. phoenicea*, la perméabilité des feuilles et la capacité d'absorption foliaire sont testées. Pour cela, la méthode de [Limm et al., \(2009\)](#) est utilisée. Cette méthode mesure l'absorption d'eau par des feuilles ou des rameaux sectionnés après leur immersion dans de l'eau distillée pendant 180 minutes. Les plants de *J. phoenicea* sont mis dans le noir pendant deux heures afin de garantir une absence d'activité photosynthétique ([Limm et al., 2009](#)). Les feuilles de *J. phoenicea* étant de très petite taille ([Mathaux et al., 2017](#)), nous avons prélevé des rameaux terminaux comportant des feuilles matures. L'extrémité sectionnée du rameau est scellée avec une colle (thermocollé insoluble dans l'eau) le plus rapidement possible afin d'éviter toute évaporation ou entrée d'eau par la tige. La masse fraîche initiale (M1) du rameau est mesurée. L'échantillon est ensuite lesté et immergé dans un flacon d'eau distillée pendant trois heures à l'obscurité. Ensuite, le rameau est séché délicatement avec un papier absorbant avant d'être pesé (M2). L'échantillon est à nouveau pesé après un bref séchage à l'air libre toutes les cinq minutes. La masse M3 est considérée comme la masse la plus stable et correspond à un feuillage où l'eau de surface est évaporée. Après une brève immersion de l'échantillon, il est à nouveau pesé (M4). Le rameau est ensuite scanné et son image est traitée à l'aide du logiciel ImageJ (v. 1.47r, National Institutes of Health, USA) afin d'obtenir la surface projetée (SP). La surface foliaire totale (ST) du rameau de *J. phoenicea* est égale à la surface projetée multipliée par π selon [Miller et al. \(1987\)](#) et [Cregg \(1992\)](#). La masse sèche (MD) est mesurée après le séchage de l'échantillon à l'étuve pendant 72 heures à 70 °C ([Pérez-Harguindeguy et al., 2013](#)). La formule suivante est appliquée pour savoir dans quelle mesure l'absorption foliaire influence le contenu en eau du rameau en calculant l'augmentation de la teneur en eau du rameau (% LWC) ([Limm et al., 2009](#)):

$$\% \text{ LWC} = [((M2 - (M4 - M3) - MD) / (M1 - MD) - 1)] * 100 \quad (\%)$$

Nous calculons le taux d'absorption foliaire (*Uptake*) en déterminant le changement de masse du rameau par unité de surface après immersion grâce à cette formule ([Limm et al., 2009](#)):

$$Uptake = [(M2 - M1) - (M4 - M3)] / ST \quad (\text{mg H}_2\text{O cm}^{-2})$$

La teneur en eau initiale des rameaux (LWC) est calculée à partir de la masse fraîche et de la masse sèche grâce à la formule suivante ([Pérez-Harguindeguy et al., 2013](#)) :

$$\text{LWC} = ((M1 - MD) / MD) * 100 \quad (\%)$$

Nous avons évalué l'effet de l'absorption foliaire sur le bilan hydrique des feuilles de *J. phoenicea* sur des plants en serre soumis ou non à un stress hydrique. Des plants ont été arrosés régulièrement

et des plants n'ont reçu aucun apport en eau durant différentes durées avant l'expérience. Les différents traitements seront qualifiés par leur degré de stress hydrique (mesure du potentiel hydrique de la plante (Ψ)) avec le contrôle ($\Psi = -0.44$ MPa), le traitement avec un stress hydrique modéré ($\Psi = -2.1$ MPa), le traitement avec un stress hydrique fort ($\Psi = -5.9$ MPa) et le traitement avec un stress hydrique sévère ($\Psi = -7.0$ MPa). Pour chaque traitement, les mesures de % LWC, d'*Uptake* et de LWC sont effectuées sur 22 échantillons.

2.2. Expérience d'exposition de la couronne des plants au brouillard

2.2.1 Dispositif expérimental

Une expérience est réalisée du 4 mars 2014 au 29 mars 2014 pour connaître les conséquences sur *J. phoenicea* d'une exposition au brouillard de la couronne. Nous mesurons comment le mouillage nocturne des feuilles affecte le statut en eau de celles-ci. Les plants de *J. phoenicea* utilisés sont âgés de cinq ans et sont dans des pots de 1.6 l. La taille de l'appareil aérien est comprise entre 30 et 36 cm de haut. Les plants sont acclimatés graduellement à une photopériode de huit heures dans la salle d'expérience pendant un mois. La photopériode est simulée grâce à des lampes en cloche munies d'ampoules 400 W à décharge aux halogénures métalliques reliées à des programmeurs. Pour simuler des conditions estivales (chaudes), la température moyenne journalière est de 25 °C. La nuit, la température moyenne est de 21.2 °C dans la chambre à brouillard et de 22.2 °C à l'extérieur de la chambre. Au début de l'expérience, chaque plante est arrosée avec 400 ml d'eau distillée. Nous les laissons tremper dans des bacs pendant 24 heures pour que la capacité au champ du sol soit atteinte.

Quatre modalités de traitement avec chacune 12 plants de *J. phoenicea* sont comparées : un lot témoin arrosé au niveau des racines non exposé au brouillard (WW « dry »), un lot arrosé exposé au brouillard (WW « mist »), un lot stressé au niveau des racines non exposé au brouillard (WS « dry »), un lot stressé au niveau des racines exposé au brouillard (WS « mist »). Les plants WW « mist » et WS « mist » sont exposés à des brouillards nocturnes de huit heures entre 24:00 et 08:00. Avant le jour 4, les plants sont exposés quatre fois au brouillard nocturne, puis trois fois au cours du temps avant chaque autre jour de mesure. Les plants sont placés dans une chambre à brouillard qui permet d'obtenir une condensation de petites gouttelettes au niveau du feuillage comme observé après un brouillard ou une petite pluie (**Annexe F.2**). La chambre à brouillard est constituée d'une structure en acier galvanisé totalement fermée à l'aide d'un film PVC armé avec pour dimension 115 cm x 83 cm x 115 cm. Un ventilateur est ajouté pour homogénéiser les conditions de température et d'humidité à l'intérieur de la chambre. Les plants y sont introduits à l'aide d'une ouverture frontale. Pour recréer le brouillard, deux brumisateurs à ultrasons (Trixie Fogger XL,

Ultrasonic mist generator) sont positionnés de part et d'autre de la chambre. Lors de chaque utilisation 3 l d'eau distillée sont placés dans chacun des brumisateurs et le débit choisi est de 300 ml d'eau par heure. Pour prévenir l'infiltration de l'eau de brouillard dans le sol des pots, tous les pots sont scellés de la même façon avec un dispositif constitué de sacs plastiques, de parafilm et de scotch étanche. Les plants arrosés (WW) reçoivent de l'eau distillée à saturation tous les jours soit environ 40 ml par jour entre 19:00 et 21:00. Les plants sont rehaussés pour empêcher l'eau de s'accumuler au niveau du pied du pot. Les plants non arrosés ne sont pas irrigués pendant l'expérience. Le flux lumineux exprimé en PAR (*Photosynthetically Active Radiation*) est mesuré avec le LI-1400 (Li-cor 1400 system, Li-cor Lincoln, Nebraska, USA) équipé d'un capteur de radiation (LI-190SA Quantum Sensor). Il est compris entre 350 et 400 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ juste au-dessus des plantes et, au niveau de la « seed line », il est de 160 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Pour éviter les effets de microclimats au cours de l'expérience, les pots seront permutés de place tous les quatre jours (Simonin *et al.*, 2009) et l'orientation des pots est changée tous les jours.

2.2.2 Suivi temporel des performances écophysiologicalues

Le potentiel hydrique de base (Ψ_{PD}) et à midi (Ψ_{MD}) et les échanges gazeux (photosynthèse (A_{max}), conductance stomatique (g_s) et transpiration (T)) sont mesurés à 0, 4, 9, 17 et 23 jours après le début de l'expérience. Avant toute mesure, nous vérifions que le feuillage des plants exposés au brouillard est sec. Avant l'allumage des lampes, le potentiel de base est mesuré à l'aide d'une chambre à pression de Scholander (PMS instrument, Co. Oregon USA). Au milieu de la photopériode, les échanges gazeux sont mesurés en conditions de lumière saturante grâce au système d'échange gazeux LI-6400 (Li-cor 6400 XT system, Li-cor Lincoln, Nebraska, USA). Ces mesures sont réalisées avant les mesures de potentiel hydrique à midi sur le même rameau. Les mesures sont exécutées sur trois à quatre plantes sélectionnées au hasard parmi les 12 individus par traitement. Les mesures sont effectuées de façon à minimiser les effets drastiques de réduction de la surface foliaire. Au début et à la fin de l'expérience, la fluorescence de la chlorophylle est mesurée sur les 12 plants le matin avant l'aube ($F_v/F_{m_{PD}}$) et le midi ($F_v/F_{m_{MD}}$) à l'aide d'un système portable de contrôle de la fluorescence (FMS 2, Hansatech, Kings Lynn, Norfolk, UK). En complément, un suivi de la teneur en eau des rameaux est fait avant l'aube (LWC_{PD}) pour les jours 0 et 23 de l'expérience. La masse fraîche des rameaux est mesurée. Les rameaux sont ensuite passés à l'étuve pendant 72 heures à 70 °C pour obtenir la masse sèche (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013).

2.3. Mesure du changement à court terme du potentiel hydrique et de la teneur en eau des feuilles après une exposition au brouillard

Le potentiel hydrique des rameaux de *J. phoenicea* est mesuré avant et après une exposition à une nuit de brouillard sur 20 arbres non arrosés pendant trois semaines. Dix de ces plants sont exposés à un brouillard (« mist ») et dix autres ne sont pas exposés au brouillard (« dry »). Le potentiel hydrique est mesuré dans la soirée après trois heures sans lumière (potentiel hydrique avant brumisation (Ψ nuit)) et le lendemain matin avant l'exposition à la lumière des plants (potentiel hydrique après brumisation (Ψ matin)). Les plants soumis au brouillard sont placés dans une chambre à brouillard pendant huit heures. Nous déterminons le changement du potentiel hydrique de la feuille dans la nuit pour chaque plant grâce à l'équation suivante (Limm *et al.*, 2009) :

$$\Psi_{\text{différence}} = \Psi \text{ matin} - \Psi \text{ nuit} \quad (\text{MPa})$$

Nous déterminons le changement de la teneur en eau du rameau dans la nuit pour chaque plant grâce à l'équation suivante :

$$\text{LWC}_{\text{différence}} = \text{LWC matin} - \text{LWC nuit} \quad (\%)$$

2.4. Analyses statistiques

Un « one-sample t-test » est utilisé pour déterminer si les rameaux de *J. phoenicea*, pour chaque degré de stress hydrique, absorbent significativement plus de 0 mg d'eau par cm² pendant l'immersion et pour mettre en évidence la perméabilité à l'eau et la capacité d'absorption d'eau par les feuilles. Le même test est réalisé pour déterminer si l'augmentation de la teneur en eau du rameau est significativement différente de 0 % après l'immersion. Les résultats des mesures de LWC, de % LWC et d'*Uptake* sont analysés à l'aide d'une ANOVA à un facteur, en ajustant en fonction de la distribution des résidus et de l'homogénéité des variances quand c'était nécessaire. Un test « post-hoc » avec ajustement par la méthode de correction de Bonferroni est conduit lors d'une différence significative ($P < 0.05$) pour mettre en évidence les différences entre les niveaux de stress hydrique.

Les réponses pour le changement à court terme du potentiel hydrique ($\Psi_{\text{différence}}$) et de la teneur en eau du rameau ($\text{LWC}_{\text{différence}}$) sont analysées en utilisant un t-test après vérification de la normalité de la distribution des données et de l'homogénéité des variances. Les résultats des mesures d'échange gazeux, de potentiel hydrique de base et à midi sont analysés à l'aide d'une ANOVA à deux facteurs en utilisant le modèle linéaire généralisé, en ajustant en fonction de la distribution des résidus et de l'homogénéité des variances et quand c'était nécessaire les données sont transformées en log avant l'analyse. Un test « post-hoc » avec ajustement par la méthode de correction de

Bonferroni est conduit, pour mettre en évidence les différences entre les traitements, lorsqu'une différence significative ($P < 0.05$) a été trouvée. Les résultats de fluorescence de la « chlorophylle a » et de teneur en eau des rameaux sont testés à l'aide d'une ANOVA à un facteur. Les différences entre traitements sont testées à l'aide d'un test « post-hoc ». Ces tests sont effectués en utilisant le logiciel R (v. 0.99.467, R Development Core Team, 2012).

3. Résultats

3.1. Expérience sur la capacité d'absorption foliaire

Juniperus phoenicea a été soumis à différents stress hydriques (modéré, fort et sévère) et des plants arrosés servent de contrôle. Quel que soit l'état hydrique des plantes, *J. phoenicea* montre une capacité d'absorption de l'eau par ses feuilles (*Uptake*), même lorsqu'il n'est pas soumis à un stress hydrique avec des valeurs comprises entre $0.372 \text{ mg H}_2\text{O cm}^{-2}$ et $1.715 \text{ mg H}_2\text{O cm}^{-2}$ (Fig. 11.1b). Le taux d'absorption d'eau par le rameau est plus élevé pour les plants subissant un stress hydrique par rapport au contrôle ($P < 0.001$). Il n'est pas significativement différent entre les arbres soumis à différents stress hydriques. Il y a une augmentation significative du pourcentage d'eau contenue dans le rameau (% LWC) quel que soit le degré de stress hydrique (Fig. 11.1a). L'augmentation est significativement plus importante chez les plants stressés par rapport au contrôle ($P < 0.001$). Il existe une différence significative de l'augmentation de la teneur en eau du rameau en fonction du stress hydrique. Les arbres subissant un stress hydrique modéré avec une augmentation de 11.7 % de l'eau dans le rameau sont différents des arbres fortement ($P = 0.014$) et sévèrement ($P < 0.001$) stressés avec respectivement une augmentation de 27.3 % et de 36 % de l'eau du rameau. Ces deux derniers traitements sont également significativement différents entre eux avec $P = 0.037$. La teneur en eau du rameau (LWC) avant immersion est comprise entre 34.9 % pour les plants ayant subi le stress hydrique le plus élevé et 125.6 % pour les plants arrosés (Fig. 11.1c). Plus l'arbre est stressé et moins les feuilles ont un contenu en eau élevé. Tous les traitements sont significativement différents entre eux pour la teneur en eau des feuilles avant immersion ($P < 0.001$).

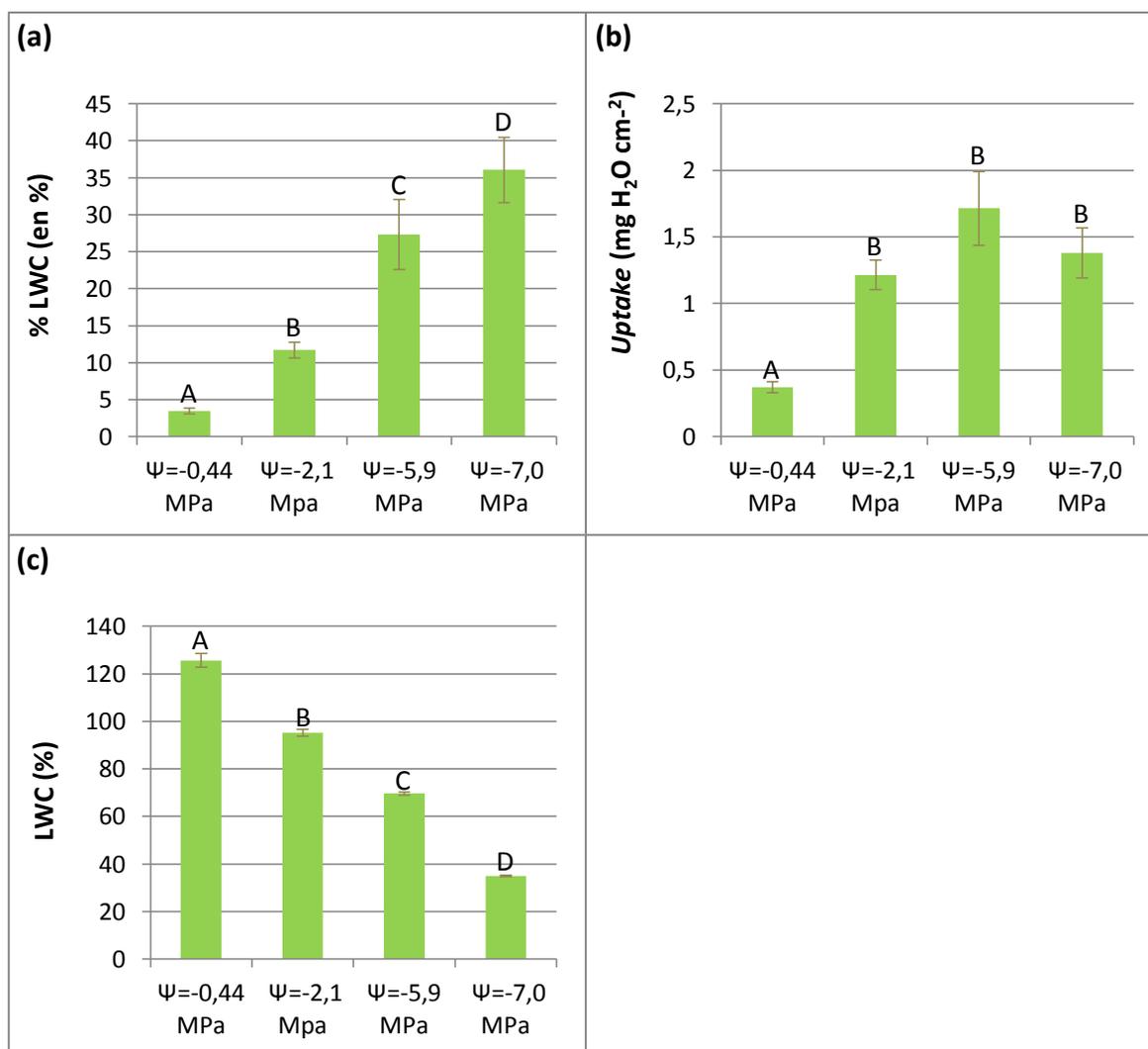


Figure 11.1 : Absorption de l'eau par les rameaux photosynthétiques de *J. phoenicea* en fonction du niveau de stress hydrique après submersion dans de l'eau distillée pendant 180 min. (a) La moyenne \pm SEM de l'augmentation de la teneur en eau des rameaux. (b) La moyenne \pm SEM de la quantité d'eau absorbée par les feuilles standardisée par la surface foliaire projetée. (c) La moyenne \pm SEM de la teneur en eau des rameaux avant immersion. Quel que soit le stress hydrique (a) l'augmentation de la teneur en eau du rameau est significativement différente de 0 % après l'immersion et (b) les rameaux ont absorbé significativement plus de 0 mg d'eau par cm² pendant l'immersion comme déterminé par le t-test ($\alpha = 0.05$).

3.2. Mesure du changement à court terme du potentiel hydrique et de la teneur en eau des feuilles après une exposition au brouillard

Les changements de potentiel hydrique ($\Psi_{\text{différence}}$) et de teneur en eau du rameau ($\text{LWC}_{\text{différence}}$) entre les deux traitements sont significativement différents avec respectivement $P < 0.001$ et $P = 0.001$. L'exposition des plants à une nuit de brouillard augmente donc significativement le potentiel hydrique et la teneur en eau du rameau. Les résultats du changement à court terme du potentiel hydrique montre une augmentation moyenne du potentiel hydrique du rameau de 0.52 MPa pour les

plants soumis à un brouillard (Fig. 11.2a). La teneur en eau des rameaux des plants soumis à un brouillard augmente de 7.5 point (en valeur absolue) par rapport au groupe contrôle (Fig. 11.2b).

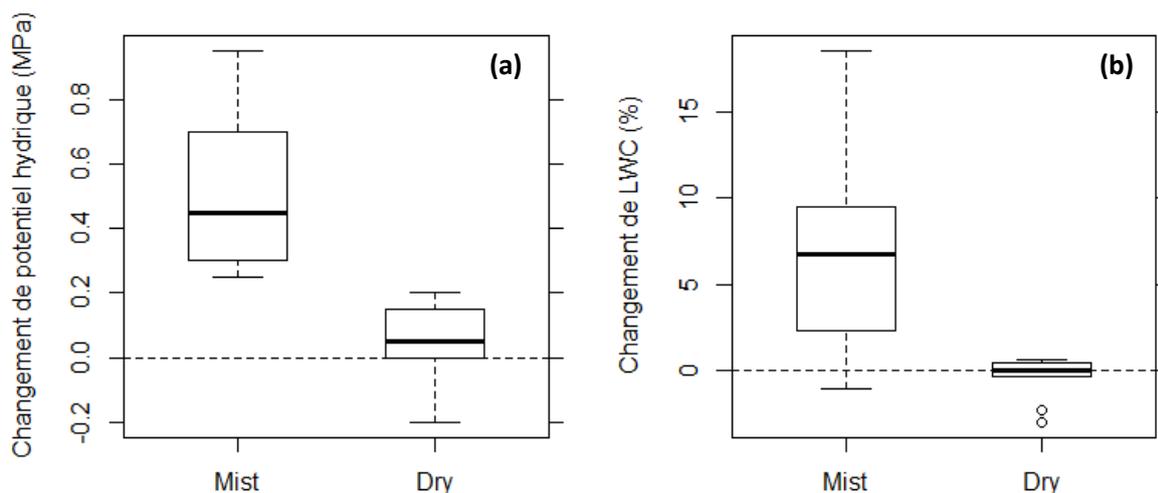


Figure 11.2 : (a) Changement dans le potentiel hydrique du rameau (entre la soirée et le matin) après exposition à un brouillard nocturne. Les plants exposés au brouillard ($n = 10$) ont une augmentation de potentiel hydrique des rameaux plus importante que les plants contrôle ($n = 10$; t-test : $t = 5.5692$, $df = 18$, $P < 0.001$). (b) Changement de la teneur en eau du rameau en % (entre la soirée et le matin) après une exposition à un brouillard nocturne. Les plants exposés au brouillard ($n = 10$) ont une augmentation de $LWC_{différence}$ plus importante que les plants contrôle ($n = 10$; $t = 3.9115$, $df = 18$, $p = 0.001$). La ligne horizontale représente la médiane et le haut et le bas de la boîte représentent le deuxième et le troisième quartile. Les cercles représentent les valeurs extrêmes de variation interquartile de 1.5.

3.3. Suivi temporel des performances écophysologiques après une exposition de la couronne des plants au brouillard

3.3.1 Suivi des échanges gazeux

Les paramètres d'échanges gazeux (A_{max} , g_s et T) sont affectés par le traitement, par le temps et par l'interaction entre le traitement et le temps (Tab. 11.1). À tous les temps, les arbres arrosés (WW) ne sont pas différents qu'ils soient ou non exposés à la brume. Au début, tous les traitements commencent avec les paramètres A_{max} , g_s et T similaires dont les valeurs moyennes sont comprises respectivement entre 4.47 et 5.03 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, entre 0.061 et 0.073 $\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ et entre 0.86 et 1.01 mmol (Fig. 11.3a-c). Aux jours 0, 4 et 9, il n'y a pas de différence significative entre les traitements pour A_{max} , g_s et T . Après 17 jours, pour A_{max} , les traitements non arrosés non exposés (WS « dry ») et exposés à la brume (WS « mist ») sont différents entre eux avec une valeur-p de 0.015 et sont également différents des traitements arrosés (WW) avec respectivement $P < 0.001$ et $P < 0.05$. En revanche, la conductance stomatique et la transpiration ne sont pas significativement différentes entre les plants non arrosés non exposés à la brume (WS « dry ») et les plants non arrosés exposés à

la brume (WS « mist »). Les plants arrosés (WW) et non arrosés (WS) sont significativement différents entre eux pour ces deux paramètres ($P < 0.01$). Après 23 jours, les traitements non arrosés (WS) sont différents significativement des traitements arrosés (WW ; $P < 0.001$) et ils sont également différents entre eux pour A_{\max} , g_s et T avec respectivement $P = 0.019$, $P = 0.033$ et $P = 0.060$. Les plants non arrosés et non exposés à un brouillard (WS « dry ») ont la photosynthèse la moins élevée avec une moyenne de $0.20 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$.

3.3.2 Suivi du potentiel hydrique

Les paramètres de potentiel hydrique (Ψ_{PD} et Ψ_{MD}) sont affectés par le traitement, par le temps et par l'interaction entre le traitement et le temps (Tab. 11.1). Au début de l'expérience, il n'y a pas de différence pour Ψ_{PD} entre les traitements et les moyennes de tous les traitements sont comprises entre -0.34 et -0.42 MPa (Fig. 11.3d). Il en est de même pour Ψ_{MD} et les moyennes de tous les traitements sont comprises entre -0.89 et -1.06 MPa (Fig. 11.3e). À partir du jour 9, les plantes arrosées (WW) sont différentes des plantes non arrosées (WS) avec $P < 0.05$ pour WS « mist » et $P < 0.01$ pour WS « dry » et après 17 jours $P < 0.001$. Après 17 jours, les plantes non arrosées montrent une différence significative pour Ψ_{PD} ($P = 0.042$) et pour Ψ_{MD} ($P = 0.023$) entre les traitements exposés à la brume (WS « mist ») et les traitements non exposés à la brume (WS « dry ») avec un potentiel supérieur pour les plants brumisés. Après 23 jours, les valeurs moyennes pour Ψ_{PD} sont significativement différentes pour les plantes non arrosées ($P = 0.008$) et les valeurs moyennes pour Ψ_{MD} montrent une différence à tendance significative entre ces deux traitements ($P = 0.069$). Pour les plants non arrosés et exposés à un brouillard (WS « mist »), le potentiel hydrique se maintient à un niveau plus élevé pendant l'expérience par rapport à celui des plants non arrosés ne subissant aucun mouillage des feuilles (WS « dry »). Durant toute l'expérience, les plants arrosés exposés à la brume et non exposés à la brume ne sont pas différents.

3.3.3 Suivi de la teneur en eau des feuilles et de la fluorescence de la « chlorophylle a »

Au début de l'expérience, la teneur en eau du rameau avant l'aube (LWC_{PD}) est similaire pour tous les traitements (Fig. 11.4) avec des moyennes comprises entre 129.7% et 136.5% . Le 23^{ème} jour, les arbres non arrosés exposés à la brume (WS « mist ») montrent une différence significative de la teneur en eau du rameau avant l'aube comparés aux arbres non arrosés non exposés à la brume (WS « dry ») ($P = 0.0017$). Les arbres non arrosés et non brumisés (WS « dry ») montrent une différence significative pour LWC_{PD} comparés aux arbres arrosés, brumisés ou non ($P < 0.001$) avec la moyenne la plus basse de 60% d'eau contenue dans le rameau. Les arbres non arrosés et brumisés (WS

« mist ») montrent une différence significative pour LWC_{PD} comparé aux arbres arrosés, brumisés ou non ($P < 0.05$). Pour LWC_{PD} , les traitements arrosés ne sont pas différents entre eux.

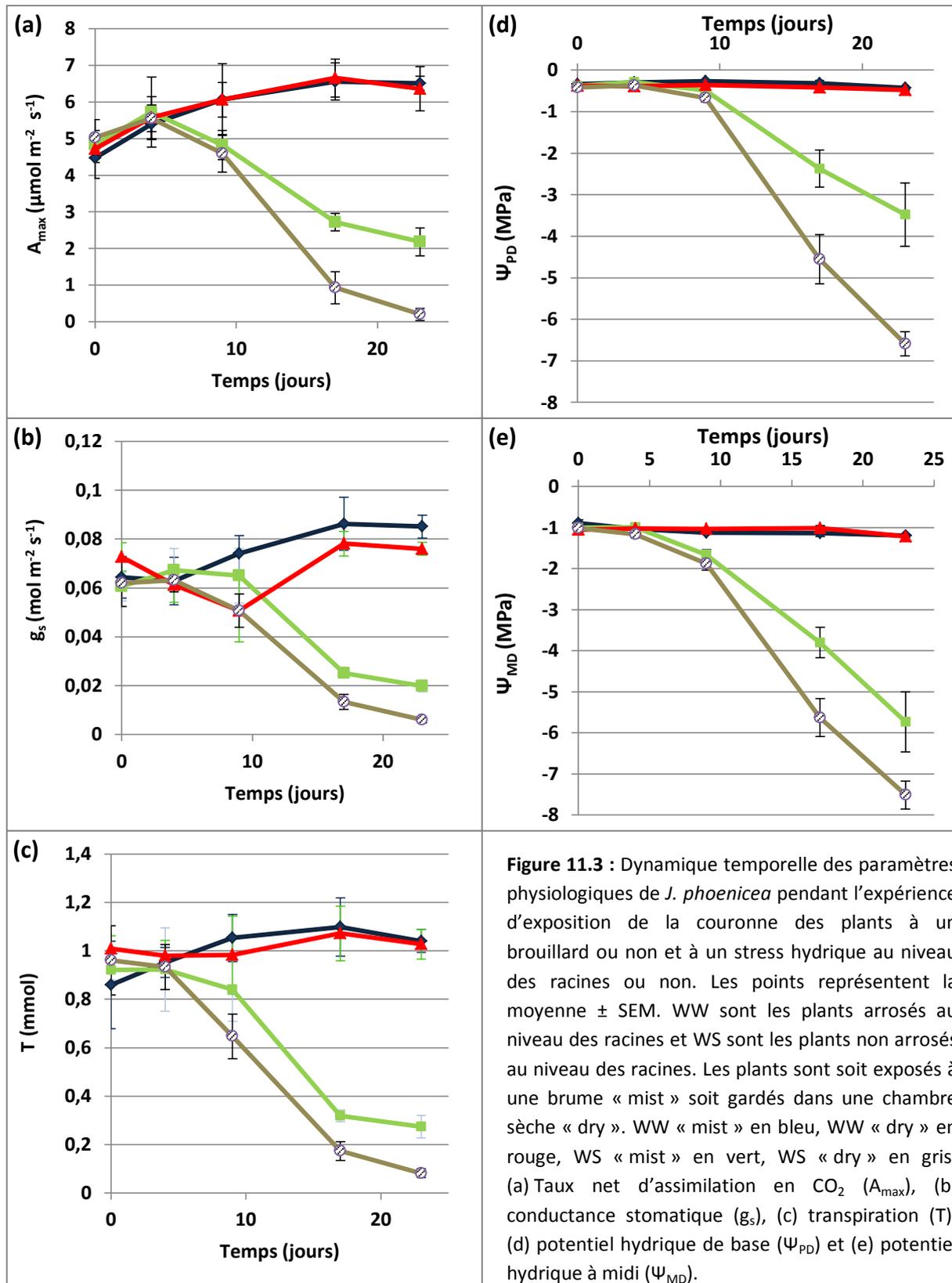


Tableau 11.1 : Résumé des ANOVA à deux facteurs en utilisant le modèle linéaire généralisé pour les effets du traitement et du temps sur la photosynthèse en condition de lumière saturante (A_{\max}), la conductance stomatique (g_s), la transpiration (T), le potentiel hydrique de base (Ψ_{PD}) et à midi (Ψ_{MD}).

	Variables réponses	Df	SS	MS	F value	P value
Traitement	A_{\max}	3	79.04	26.345	32.821	P < 0.001
	g_s	3	0.013191	0.004397	28.239	P < 0.001
	T	3	2.617	0.8724	29.174	P < 0.001
	Ψ_{PD}	3	43.07	14.356	106.14	P < 0.001
	Ψ_{MD}	3	19.448	6.483	182.62	P < 0.001
Temps	A_{\max}	4	29.27	7.316	9.115	P < 0.001
	g_s	4	0.003595	0.000899	5.772	P < 0.001
	T	4	1.340	0.3350	11.202	P < 0.001
	Ψ_{PD}	4	41.41	10.353	76.54	P < 0.001
	Ψ_{MD}	4	19.570	4.893	137.82	P < 0.001
Traitement x Temps	A_{\max}	12	92.85	7.738	9.640	P < 0.001
	g_s	12	0.015612	0.001301	8.356	P < 0.001
	T	12	2.292	0.1910	6.387	P < 0.001
	Ψ_{PD}	12	19.38	1.615	11.94	P < 0.001
	Ψ_{MD}	12	9.667	0.806	22.69	P < 0.001

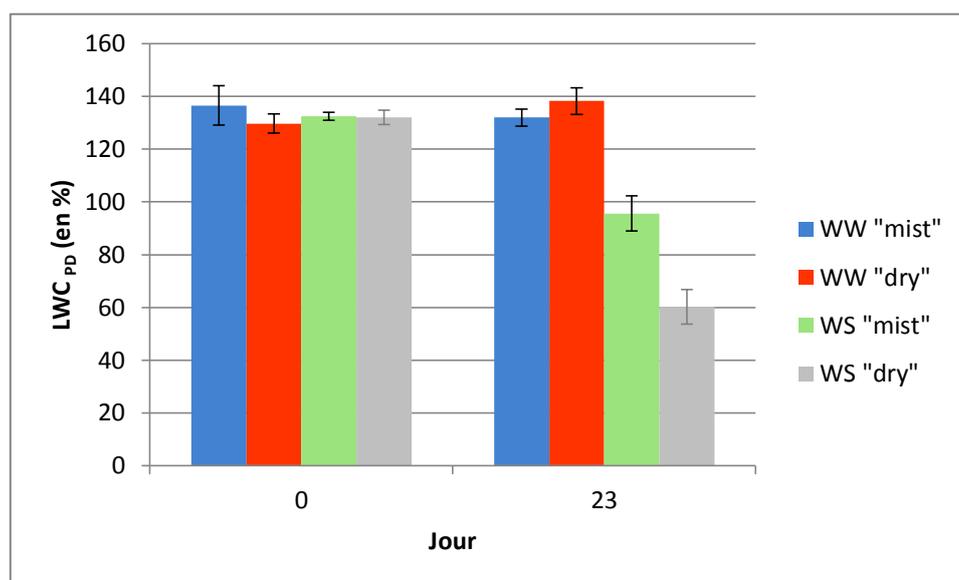


Figure 11.4 : La teneur en eau du rameau avant l'aube au jour 0 et au jour 23. Les barres représentent la moyenne \pm SEM. WW sont les plants arrosés au niveau des racines et WS sont les plants non arrosés au niveau des racines. Les plants sont soit exposés à une brume « mist » soit gardés dans une chambre sèche « dry ».

Les mesures de fluorescence de la chlorophylle avant l'aube et à midi sont similaires pour tous les traitements, au jour 0, avec des valeurs moyennes comprises respectivement entre 0.895 et 0.904 et 0.844 et 0.852 (Fig. 11.5a et c). À la fin de l'expérience (jour 23), les arbres non arrosés et non brumisés (WS « dry ») ont des moyennes de $F_v/F_{m_{PD}}$ ($P < 0.001$) et de $F_v/F_{m_{MD}}$ ($P < 0.01$) significativement différentes des autres traitements. Ces moyennes sont les plus basses comparées aux autres traitements avec respectivement des valeurs de 0.780 et de 0.731 (Fig. 11.5b et d). Les autres traitements ne sont pas différents les uns des autres.

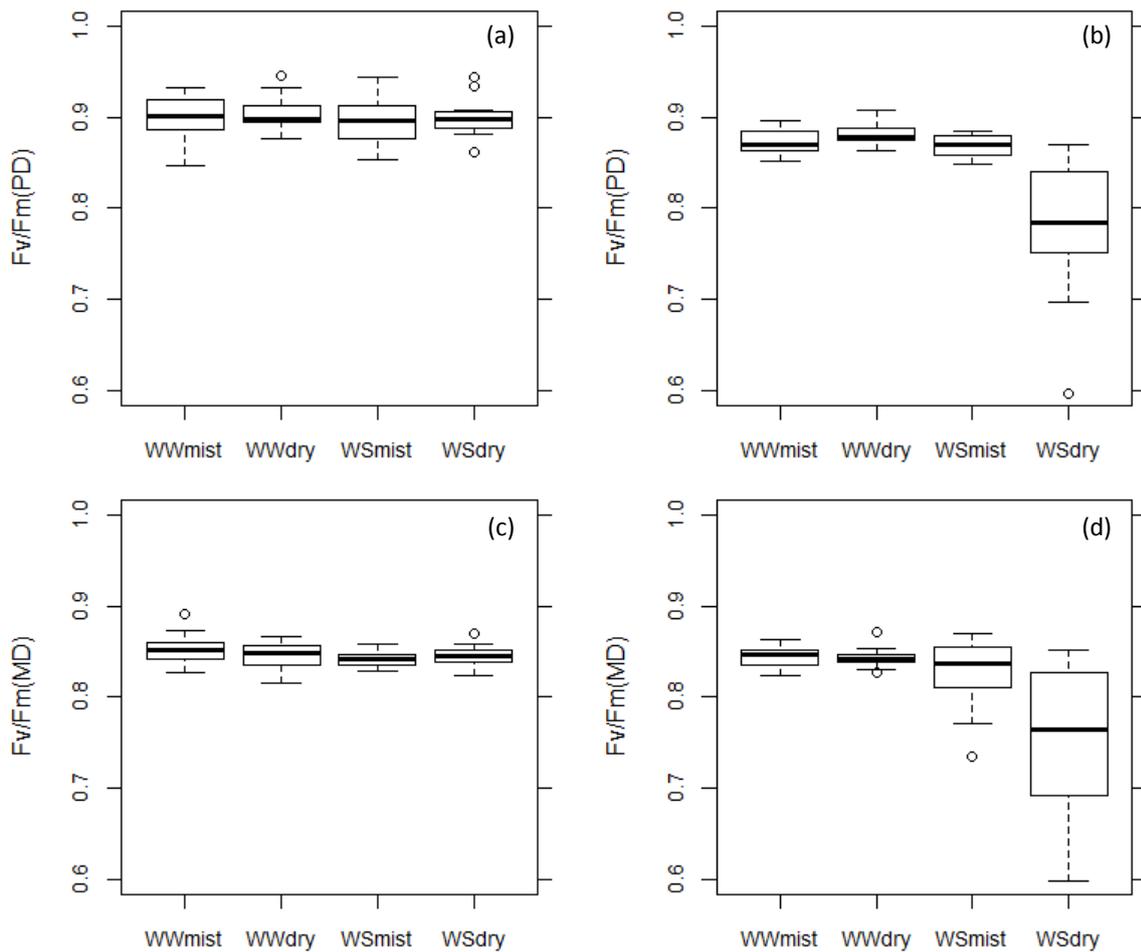


Figure 11.5 : Mesures de fluorescence de la chlorophylle avant l'aube ($F_v/F_{m_{PD}}$) et à midi ($F_v/F_{m_{MD}}$) de rameaux de *J. phoenicea* pendant l'expérience d'exposition de la couronne des plants à un brouillard ou non et à un stress hydrique au niveau des racines ou non. La ligne horizontale représente la médiane et le haut et le bas de la boîte représentent le deuxième et le troisième quartile. Les cercles représentent les valeurs extrêmes de variation interquartile de 1.5. (a) $F_v/F_{m_{PD}}$ au début de l'expérience (jour 0). (b) $F_v/F_{m_{PD}}$ à la fin de l'expérience (jour 23). (c) $F_v/F_{m_{MD}}$ au début de l'expérience (jour 0). (d) $F_v/F_{m_{MD}}$ à la fin de l'expérience (jour 23).

4. Discussion

Dans la présente étude, nous mettons en évidence que la capacité d'absorption de l'eau par les feuilles de *J. phoenicea* est un mécanisme important qui affecte la balance en eau et en carbone de façon positive lors d'un stress hydrique.

Les feuilles de *J. phoenicea* sont perméables à l'eau quel que soit le contenu en eau des feuilles et le statut hydrique de la plante. L'absorption de l'eau par les feuilles et l'augmentation de la teneur en eau des feuilles sont significativement différentes entre les contrôles et les stressés quel que soit le niveau de stress. Par contre, l'absorption de l'eau par les feuilles n'est pas différente entre les différents traitements stressés (Fig. 11.1b) alors que l'immersion a un effet sur l'hydratation des feuilles qui est d'autant plus importante que l'arbre est stressé (Fig. 11.1a). Cette différence entre les deux mesures peut s'expliquer car l'augmentation de la teneur en eau des feuilles est le rapport de la masse d'eau absorbée après immersion à la masse d'eau initialement contenue dans la feuille. Cette dernière est différente de façon significative entre chaque traitement (Fig. 11.1c) et explique la différence retrouvée ensuite pour l'augmentation de la teneur en eau des feuilles (% LWC). L'absorption d'eau par les feuilles est le rapport de la masse d'eau absorbée à la masse sèche, elle ne dépend donc pas des fluctuations liées au contenu en eau des feuilles qui est lui-même lié au stress hydrique de la plante. Il a été suggéré que l'augmentation du stress hydrique peut maximiser l'absorption de l'eau par les feuilles (Katz *et al.*, 1989 ; Limm *et al.*, 2009). Dans notre cas, les résultats ne suggèrent pas que l'augmentation du stress augmente l'absorption d'eau par les feuilles. Pourtant, il est probable que la capacité d'absorption soit supérieure pour les plants les plus stressés par rapport aux autres et que la vitesse d'absorption soit la même quel que soit le stress hydrique. Pour vérifier cette hypothèse, il faudrait faire la même expérience jusqu'à ce que la masse finale soit stable en mesurant l'absorption foliaire au cours du temps. Pour comparer des plantes avec différents degrés de stress hydrique, le temps d'immersion est un facteur important qu'il faut prendre en compte. Plusieurs structures et mécanismes sont impliqués dans l'absorption foliaire comme les trichomes (Franke, 1967 ; Benzing *et al.*, 1978 ; Schreiber *et al.*, 2001 ; Schönherr, 2006 ; Fernández *et al.*, 2014), les hydathodes (Martin et von Willert, 2000), les bouchons stomatiques (Westhoff *et al.*, 2009). L'eau peut également diffuser à travers la cuticule (Slatyer, 1960 ; Vaadia et Waisel, 1963 ; Suárez et Gloser, 1982 ; Yates et Hutley, 1995 ; Gouvra et Grammatikopoulos, 2003 ; Eller *et al.*, 2013), à travers les cicatrices (Fernández *et al.*, 2014) ou à travers l'orifice des stomates (Eichert *et al.*, 2008 ; Burkhardt *et al.*, 2012). Sur les feuilles de *J. phoenicea*, nous n'avons pas vu de trichomes ni d'hydathodes. Il se peut donc que la cuticule intervienne dans les processus d'absorption foliaire de *J. phoenicea*.

Notre expérience mesurant l'effet à court terme de l'exposition à un brouillard nocturne de plants stressés montre une amélioration du potentiel hydrique des plants ainsi que du contenu en eau des rameaux. L'augmentation du potentiel hydrique est un critère qui prouve l'absorption de l'eau par les feuilles de la plante (Rundel, 1982). Cela indique que l'absorption de l'eau par les feuilles influence directement le potentiel hydrique du rameau. Le statut en eau de *J. phoenicea* peut s'améliorer immédiatement après un événement de mouillage de feuille lorsqu'il est en condition de stress hydrique. Cette amélioration pourrait être due à une réduction de la transpiration lors d'un mouillage de feuille (Berry et Smith, 2012). Or, *J. phoenicea* ne montre pas de transpiration nocturne (Mathaux et al., 2017). Nos résultats démontrent que *J. phoenicea* est capable d'absorber de l'eau par les feuilles.

Des études montrent que l'effet d'un mouillage de feuilles peut affecter négativement les paramètres d'échanges gazeux voire la croissance (Brewer et Smith, 1994 ; Ishibashi et Terashima, 1995 ; Hanba et al., 2004) alors que d'autres démontrent un effet positif (Grammatikopoulos et Manetas, 1994 ; Munné-Bosch et Alegre, 1999 ; Martin et von Willert, 2000 ; Simonin et al., 2009). Eller et al. (2013) suggèrent que, dans certaines conditions, les bénéfices sur les performances engendrés par l'absorption foliaire permettent de contrebalancer les préjudices sur les performances causés par la réduction des échanges gazeux quand la feuille est mouillée. La présence de controverse à propos des conséquences du mouillage des feuilles sur les performances de la plante justifie notre choix d'utiliser deux traitements contrôle, l'un brumisé et l'autre non. La comparaison entre les traitements arrosés montrent qu'il n'y a pas de différence au niveau des performances ce qui suggère qu'il n'y a pas d'effet négatif de l'eau sur les feuilles.

Notre étude montre que *J. phoenicea* tolère un stress hydrique élevé, tous les arbres ayant survécu à la fin de l'expérience. Une étude précédente a montré que les caractéristiques morphologique des feuilles de *J. phoenicea* leur permettent un évitement de la sécheresse (Mathaux et al., 2017). Néanmoins, la sécheresse du sol semble avoir pour conséquence la réduction des échanges gazeux et du potentiel hydrique de base et à midi et entraîne la dégradation de l'intégrité du photosystème II pour les plants non arrosés et non exposés à la brume (Fig. 11.3). Par contraste, après un mois de sécheresse au niveau du sol, l'exposition à des brouillards des plants non arrosés leur a permis de maintenir une meilleure hydratation des rameaux, un potentiel hydrique plus élevé, de ralentir la diminution des performances physiologiques et de maintenir l'intégrité du photosystème II. Pendant une période de sécheresse, les événements permettant de mouiller les feuilles sans augmenter le contenu en eau du sol apportent suffisamment d'eau pour améliorer l'hydratation des rameaux, le potentiel hydrique et le gain en carbone de la plante (Simonin et al., 2009). La présence de brouillard semble permettre une meilleure survie des plants car quelques

arbres WS « dry » présentait des rameaux qui n'ont pas survécu alors que tous les rameaux des plants WS « mist » ont survécu. Une amélioration de la survie des arbres a été mise en évidence par d'autres études ([Grammatikopoulos et Manetas, 1994](#) ; [Munné-Bosch et al., 1999](#) ; [Pina et al., 2016](#)).

Notre expérience a été conduite en serre sur des individus âgés de cinq ans, il est difficile d'extrapoler nos résultats sur l'effet de l'absorption foliaire d'eau sur les performances de plantes adultes dans des conditions de terrain, *a fortiori* sur les falaises. Pourtant deux points peuvent être mis en évidence. Le premier est que la sécheresse peut être préjudiciable aux jeunes plants du fait du faible volume de sol exploré par les racines ([Matthes-Sear et Larson, 1999](#) ; [Matthes et Larson, 2006](#)) mais l'absorption d'eau par les feuilles joue un rôle important dans l'établissement et la survie des plants juvéniles ([Eller et al., 2013](#)). Le deuxième point est qu'en falaise le sol est très restreint, il est donc également probable que cette capacité joue un rôle important pour tous les arbres quel que soit leur âge.

5. Conclusion

Alors que certaines espèces comme des succulentes et des xérophytes peuvent vivre en falaise ou sur des affleurements rocheux grâce à un apport en eau directement sur leur partie aérienne ([Larson et al., 2000b](#)), notre étude montre que des arbres (ou arbustes) peuvent également bénéficier d'événements de mouillage de la couronne provenant de petites pluies, de brouillards ou de rosée. La compréhension du continuum sol-plante-atmosphère indique que le sol et son humidité ne sont pas les seuls à contrôler le statut en eau des plantes ([Goldsmith, 2013](#) ; [Cassana et al., 2016](#)). Notre étude montre que les événements de mouillage des feuilles sont bénéfiques pour les *J. phoenicea* à court terme et, lorsque ceux-ci se répètent, ils ont des effets positifs sur les paramètres physiologiques à plus long terme. D'autres études devraient être conduites pour comprendre les mécanismes de l'absorption foliaire. Il serait nécessaire d'effectuer des expériences avec des isotopes pour comprendre si l'eau absorbée reste au niveau des feuilles ou s'il y a une relocation à travers la plante. En région méditerranéenne, ces événements de mouillage de la couronne ne sont pas négligeables lors de période de sécheresse ([Sala et Lauenroth, 1982](#) ; [Loik et al., 2004](#) ; [Mathaux et al., 2017](#)). Alors que la fréquence, la durée et l'intensité des sécheresses dans cette région devraient augmenter au cours des prochaines années ([Sheffield et Wood, 2008](#) ; [IPCC, 2013](#) ; [Polade et al., 2014](#)), l'intégration des précipitations occultes dans les études futures permettrait de rendre compte fidèlement des conditions influençant la survie et la croissance des plantes dans des zones exposées à des sécheresses prolongées.

Remerciements

Les auteurs remercient Nicolas Pouchard et Marine Florenza pour leur aide lors de la mise en place des expériences. Nous remercions Sylvie Dupouyet, Élena Ormeno-Lafuente, Ilja Reiter et Jean-Philippe Mévy pour leur assistance technique. Nous remercions également Emily Burns Limm pour ses précieux conseils. L'Office de Génie Écologique a fourni un soutien financier. Nous remercions la Réserve Naturelle des Gorges de l'Ardèche et le Syndicat de Gestion des Gorges de l'Ardèche pour avoir facilité les observations sur le terrain.

Références

- Benzing, D.H., Seemann, J., Renfrow, A., 1978. The foliar epidermis in *Tillandsioideae* (*Bromeliaceae*) and its role in habitat selection. *American Journal of Botany* 65, 359-365.
- Berry, Z.C., Hughes, N.M., Smith, W.K., 2014. Cloud immersion: an important water source for spruce and fir saplings in the southern Appalachian Mountains. *Oecologia* 174, 319-326.
- Berry, Z.C., Smith, W.K., 2012. Cloud pattern and water relations in *Picea rubens* and *Abies fraseri*, southern Appalachian Mountains, USA. *Agricultural and Forest Meteorology* 162–163, 27-34.
- Berry, Z.C., Smith, W.K., 2013. Ecophysiological importance of cloud immersion in a relic spruce–fir forest at elevational limits, southern Appalachian Mountains, USA. *Oecologia* 173, 637-648.
- Boucher, J.F., Munson, A.D., Bernier, P.Y., 1995. Foliar absorption of dew influences shoot water potential and root growth in *Pinus strobus* seedlings. *Tree Physiology* 15, 819-823.
- Breshears, D.D., McDowell, N.G., Goddard, K.L., Dayem, K.E., Martens, S.N., Meyer, C.W., Brown, K.M., 2008. Foliar absorption of intercepted rainfall improves woody plant water status most during drought. *Ecology* 89, 41-47.
- Brewer, C.A., Smith, W.K., 1994. Influence of simulated dewfall on photosynthesis and yield in soybean isolines (*Glycine max* [L.] merr. cv Williams) with different trichome densities. *International Journal of Plant Sciences* 155, 460-466.
- Burgess, S.S.O., Dawson, T.E., 2004. The contribution of fog to the water relations of *Sequoia sempervirens* (D. Don): foliar uptake and prevention of dehydration. *Plant, Cell & Environment* 27, 1023-1034.
- Burkhardt, J., Basi, S., Pariyar, S., Hunsche, M., 2012. Stomatal penetration by aqueous solutions – an update involving leaf surface particles. *New Phytologist* 196, 774-787.
- Cassana, F.F., Eller, C.B., Oliveira, R.S., Dillenburg, L.R., 2016. Effects of soil water availability on foliar water uptake of *Araucaria angustifolia*. *Plant and Soil* 399, 147-157.

- Cregg, B.M., 1992. Leaf area estimation of mature foliage of *Juniperus*. *Forest Science* 38, 61-67.
- Dawson, E.T., 1998. Fog in the California redwood forest: ecosystem inputs and use by plants. *Oecologia* 117, 476-485.
- Di Castri, F., 1973. Climatographical comparisons between Chile and the western coast of North America. In: *Mediterranean type ecosystems: origin and structure*. Di Castri, F., Mooney, H.A. (Eds.), Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg, 21-36.
- Eichert, T., Kurtz, A., Steiner, U., Goldbach, H.E., 2008. Size exclusion limits and lateral heterogeneity of the stomatal foliar uptake pathway for aqueous solutes and water-suspended nanoparticles. *Physiologia Plantarum* 134, 151-160.
- Eller, C.B., Lima, A.L., Oliveira, R.S., 2013. Foliar uptake of fog water and transport belowground alleviates drought effects in the cloud forest tree species, *Drimys brasiliensis* (Winteraceae). *New Phytologist* 199, 151-162.
- Ewing, H.A., Weathers, K.C., Templer, P.H., Dawson, T.E., Firestone, M.K., Elliott, A.M., Boukili, V.K.S., 2009. Fog water and ecosystem function: Heterogeneity in a California Redwood Forest. *Ecosystems* 12, 417-433.
- Farjon, A., 2005. *A monograph of Cupressaceae and Sciadopitys*. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Fernández, V., Sancho-Knapik, D., Guzmán, P., Peguero-Pina, J.J., Gil, L., Karabourniotis, G., Khayet, M., Fasseas, C., Heredia-Guerrero, J.A., Heredia, A., Gil-Pelegrín, E., 2014. Wettability, polarity, and water absorption of holm oak leaves: effect of leaf side and age. *Plant Physiology* 166, 168-180.
- Franke, W., 1967. Mechanisms of foliar penetration of solutions. *Annual Review of Plant Physiology* 18, 281-300.
- Goldsmith, G.R., 2013. Changing directions: the atmosphere–plant–soil continuum. *New Phytologist* 199, 4-6.
- Goldsmith, G.R., Matzke, N.J., Dawson, T.E., 2013. The incidence and implications of clouds for cloud forest plant water relations. *Ecology Letters* 16, 307-314.
- Gouvra, E., Grammatikopoulos, G., 2003. Beneficial effects of direct foliar water uptake on shoot water potential of five chasmophytes. *Canadian Journal of Botany* 81, 1278-1284.
- Grammatikopoulos, G., Manetas, Y., 1994. Direct absorption of water by hairy leaves of *Phlomis fruticosa* and its contribution to drought avoidance. *Canadian Journal of Botany* 72, 1805-1811.
- Hanba, Y.T., Moriya, A., Kimura, K., 2004. Effect of leaf surface wetness and wettability on photosynthesis in bean and pea. *Plant, Cell & Environment* 27, 413-421.
- Hicks, R.A., Dugas, W.A., 1998. Estimating ashe juniper leaf area from tree and stem characteristics. *Journal of Range Management* 51, 633-637.

- IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change), 2013: *Climate change 2013: the physical science basis. Contribution of working group I to the fifth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Stocker, T.F., Qin, D., Plattner, G.-K., Tignor, M., Allen, S.K., Boschung, J., Nauels, A., Xia, Y., Bex V. and Midgley, P.M. (Eds.). Cambridge University Press, Cambridge.
- Ishibashi, M., Terashima, I., 1995. Effects of continuous leaf wetness on photosynthesis: adverse aspects of rainfall. *Plant, Cell & Environment* 18, 431-438.
- Johnson, D.M., Smith, W.K., 2006. Low clouds and cloud immersion enhance photosynthesis in understory species of a southern Appalachian spruce–fir forest (USA). *American Journal of Botany* 93, 1625-1632.
- Johnson, D.M., Smith, W.K., 2008. Cloud immersion alters microclimate, photosynthesis and water relations in *Rhododendron catawbiense* and *Abies fraseri* seedlings in the southern Appalachian Mountains, USA. *Tree Physiology* 28, 385-392.
- Katz, C., Oren, R., Schulze, E.D., Milburn, J.A., 1989. Uptake of water and solutes through twigs of *Picea abies* (L.) Karst. *Trees* 3, 33-37.
- Kerr, J.P., Beardsell, M.F., 1975. Effect of dew on leaf water potentials and crop resistances in a *Paspalum pasture*. *Agronomy Journal* 67, 596-599.
- Larson, D.W., Matthes, U., Gerrath, J.A., Larson, N.W.K., Gerrath, J.M., Nekola, J.C., Walker, G.L., Porembski, S., Charlton, A., 2000a. Evidence for the widespread occurrence of ancient forests on cliffs. *Journal of Biogeography* 27, 319-331.
- Larson, D.W., Matthes, U., Kelly, P.E., 1999. Cliffs as natural refuges. *American Scientist* 87, 410-417.
- Larson, D.W., Matthes, U., Kelly, P.E., 2000b. *Cliff ecology: Pattern and process in cliff ecosystems*, Cambridge Studies in Ecology, Cambridge University Press, New York.
- Limm, E.B., Simonin, K.A., Bothman, A.G., Dawson, T.E., 2009. Foliar water uptake: a common water acquisition strategy for plants of the redwood forest. *Oecologia* 161, 449-459.
- Loik, M.E., Breshears, D.D., Lauenroth, W.K., Belnap, J., 2004. A multi-scale perspective of water pulses in dryland ecosystems: climatology and ecohydrology of the western USA. *Oecologia* 141, 269-281.
- Mandin, J.-P., 2005. Découverte de très vieux genévriers de Phénicie (*Juniperus phoenicea* L.) dans les gorges de l'Ardèche (France). *Journal de Botanique de la Société Botanique de France* 29, 53-62.
- Martin, C.E., von Willert, D.J., 2000. Leaf epidermal hydathodes and the ecophysiological consequences of foliar water uptake in species of *Crassula* from the Namib Desert in southern Africa. *Plant Biology* 2, 229-242.

- Mathaux, C., Buquet, C., Mandin, J.-P., Mevy, J.-P., Guibal, F., Gauquelin, T., 2017. Leaf morphology and foliar water absorption by *Juniperus phoenicea* L. trees growing on cliffs: an advantage to adverse conditions ? Manuscript in preparation for "Ecohydrology".
- Mathaux, C., Mandin, J.-P., Edouard, J.-L., Gauquelin, T., Guibal, F., 2015. *Juniperus phoenicea* growing on cliffs: dendrochronology and wiggle-matching applied to the oldest trees in France. *Tree Rings in Archaeology, Climatology and Ecology* 13, 76-81.
- Mathaux, C., Mandin, J.-P., Oberlin, C., Edouard, J.-L., Gauquelin, T., Guibal, F., 2016. Ancient juniper trees growing on cliffs: toward a long Mediterranean tree-ring chronology. *Dendrochronologia* 37, 79-88.
- Matthes, U., Larson, D.W., 2006. Microsite and climatic controls of tree population dynamics: an 18-year study on cliffs. *Journal of Ecology* 94, 402-414.
- Matthes-Sears, U., Larson, D.W., 1999. Limitations to seedling growth and survival by the quantity and quality of rooting space: Implications for the establishment of *Thuja occidentalis* on cliff faces. *International Journal of Plant Sciences* 160, 122-128.
- Miller, R.F., Eddleman, L.E., Angell, R.F., 1987. Relationship of western juniper stem conducting tissue and basal circumference to leaf area and biomass. *The Great Basin Naturalist* 47, 349-354.
- Munné-Bosch, S., Alegre, L., 1999. Role of dew on the recovery of water-stressed *Melissa officinalis* L. plants. *Journal of Plant Physiology* 154, 759-766.
- Munné-Bosch, S., Nogués, S., Alegre, L., 1999. Diurnal variations of photosynthesis and dew absorption by leaves in two evergreen shrubs growing in Mediterranean field conditions. *New Phytologist* 144, 109-119.
- Owens, M.K., Lyons, R.K., Alejandro, C.L., 2006. Rainfall partitioning within semiarid juniper communities: effects of event size and canopy cover. *Hydrological Processes* 20, 3179-3189.
- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., Bret-Harte, M.S., Cornwell, W.K., Craine, J.M., Gurvich, D.E., Urcelay, C., Veneklaas, E.J., Reich, P.B., Poorter, L., Wright, I.J., Ray, P., Enrico, L., Pausas, J.G., de Vos, A.C., Buchmann, N., Funes, G., Quétier, F., Hodgson, J.G., Thompson, K., Morgan, H.D., ter Steege, H., van der Heijden, M.G.A., Sack, L., Blonder, B., Poschlod, P., Vaieretti, M.V., Conti, G., Staver, A.C., Aquino, S., Cornelissen, J.H.C., 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 61, 167-234.
- Pina, A.L.C.B., Zandavalli, R.B., Oliveira, R.S., Martins, F.R., Soares, A.A., 2016. Dew absorption by the leaf trichomes of *Combretum leprosum* in the Brazilian semiarid region. *Functional Plant Biology* 43, 851-861.
- Polade, S.D., Pierce, D.W., Cayan, D.R., Gershunov, A., Dettinger, M.D., 2014. The key role of dry days in changing regional climate and precipitation regimes. *Scientific Reports* 4, 4364.

- Quézel, P., Médail, F., 2003. *Écologie et biogéographie des forêts du bassin méditerranéen*, Éditions scientifiques et médicales, Elsevier, Paris.
- Rundel, P.W., 1982. Water uptake by organs other than roots. In: *Physiological plant ecology II: water relations and carbon assimilation*. Lange, O.L., Nobel, P.S., Osmond, C.B., Ziegler, H. (Eds.), Springer Berlin Heidelberg, Berlin, 111-134.
- Sala, O.E., Lauenroth, W.K., 1982. Small rainfall events: An ecological role in semiarid regions. *Oecologia* 53, 301-304.
- Sanguin, H., Mathaux, C., Guibal, F., Prin, Y., Mandin, J.-P., Gauquelin, T., Duponnois, R., 2016. Ecology of vertical life in harsh environments: The case of mycorrhizal symbiosis with secular cliff climbing trees (*Juniperus phoenicea* L.). *Journal of Arid Environments* 134, 132-135.
- Schönherr, J., 2006. Characterization of aqueous pores in plant cuticles and permeation of ionic solutes. *Journal of Experimental Botany* 57, 2471-2491.
- Schreiber, L., Skrabs, M., Hartmann, K., Diamantopoulos, P., Simanova, E., Santrucek, J., 2001. Effect of humidity on cuticular water permeability of isolated cuticular membranes and leaf disks. *Planta* 214, 274-282.
- Sheffield, J., Wood, E.F., 2008. Projected changes in drought occurrence under future global warming from multi-model, multi-scenario, IPCC AR4 simulations. *Climate Dynamics* 31, 79-105.
- Simonin, K.A., Santiago, L.S., Dawson, T.E., 2009. Fog interception by *Sequoia sempervirens* (D. Don) crowns decouples physiology from soil water deficit. *Plant, Cell & Environment* 32, 882-892.
- Slatyer, R.O., 1960. Absorption of water by plants. *The Botanical Review* 26, 331-392.
- Suárez, A.G., Gloser, J., 1982. Time course of foliar absorption of water in *Panicum* and *Paspalum*. *Biologia Plantarum* 24, 226-230.
- Vaadia, Y., Waisel, Y., 1963. Water absorption by the aerial organs of plants. *Physiologia Plantarum* 16, 44-51.
- Westhoff, M., Zimmermann, D., Zimmermann, G., Gessner, P., Wegner, L.H., Bentrup, F.W., Zimmermann, U., 2009. Distribution and function of epistomatal mucilage plugs. *Protoplasma* 235, 101-105.
- Wilcox, B.P., Owens, M.K., Dugas, W.A., Ueckert, D.N., Hart, C.R., 2006. Shrubs, streamflow, and the paradox of scale. *Hydrological Processes* 20, 3245-3259.
- Yates, D.J., Hutley, L.B., 1995. Foliar uptake of water by wet leaves of *Sloanea woollsii*, an Australian subtropical rainforest tree. *Australian Journal of Botany* 43, 157-167.

12

Mortalité partielle du cambium et de l'appareil aérien de *Juniperus phoenicea* en falaise

« Le fait est peu connu mais authentique : un bipède peut battre un quadrupède à la course sur une courte distance, uniquement à cause du temps que met le quadrupède à faire le tri dans ses pattes. »

*Les Annales du Disque-Monde, Tome 1 :
La Huitième couleur de Terry Pratchett*

*À Julie et Jérôme
À Maeva et Jade*

Potentialité du cambium et de l'appareil aérien à mourir partiellement chez *Juniperus phoenicea* L. : un avantage pour vivre en falaise

Coralie Mathaux^{1*}, Jean-Paul Mandin², Thierry Gauquelin¹, Frédéric Guibal¹

¹ Aix Marseille Université – IMBE (Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Ecologie marine et continentale) – UMR 7263 CNRS – 3, Place Victor Hugo – 13331 Marseille Cedex 03, France ;

² Société Botanique de l'Ardèche, Réserve Naturelle Nationale des Gorges de l'Ardèche, 2649 Route de St Paulet - 30760 St Julien-de-Peyrolas.

*Auteure pour la correspondance. E-mail : coralie.mathaux@hotmail.fr

Résumé

En falaise, les sécheresses sporadiques sévères et les éboulements sont les deux principales causes de blessures et de mort des arbres. Les éboulements peuvent, soit détruire les jeunes plantules, soit mettre à nu les racines ou détruire une partie du houppier chez les plantes adultes. L'une des stratégies pour vivre en falaise est la sectorisation, c'est-à-dire la constitution de l'arbre en différentes unités hydrauliques indépendantes les unes des autres. Pour mettre en évidence la sectorisation du réseau hydraulique de *Juniperus phoenicea* de falaise, nous avons mesuré le degré de mortalité partielle du houppier sur des arbres vivants et visualisé la proportion de cambium fonctionnel à différents moments de la vie des arbres sur des sections transversales de tronc d'individus morts. Notre étude montre que même si des individus très jeunes peuvent subir une forte mortalité partielle de leur appareil aérien, il existe un lien entre la proportion des différents degrés de mortalité partielle de l'appareil aérien et la classe de diamètre du tronc. Par conséquent, plus un arbre vieillit plus grande est la probabilité qu'il soit affecté par une forte mortalité partielle de son appareil aérien et de son cambium. Finalement le faible taux de croissance des arbres, la mortalité partielle du cambium, la sectorisation et la structure multicaule sont autant de caractéristiques qui permettent probablement aux arbres de répondre favorablement à la pression du milieu de falaise tout en pouvant perdurer sur le temps long.

Mots-clés

Juniperus phoenicea, écorce décapée, sectorisation du système hydraulique, mortalité partielle de l'appareil aérien, multicaulie

1. Introduction

Alors que de nos jours, la plupart des écosystèmes forestiers sont impactés par l'homme (Farell *et al.*, 2000), les falaises constituent un des derniers milieux non perturbé de la zone tempérée (Larson *et al.*, 1999a ; Larson *et al.*, 2000a ; Larson, 2001). Elles sont également un refuge pour la biodiversité végétale abritant des espèces rares et/ou endémiques (Bunce, 1968 ; Wardle, 1991 ; Cooper, 1997 ; Ursic *et al.*, 1997 ; Larson *et al.*, 1999b ; Larson *et al.*, 2000a ; Larson *et al.*, 2000b), et certaines espèces longévives dans ce milieu uniquement. Ces dernières sont représentées par des herbacées (Davis, 1951 ; Bonardi, 1966 ; Porembski *et al.*, 1996 ; García *et al.*, 2002 ; De Micco et Aronne, 2012 ; Aronne *et al.*, 2014), des arbustes (Vergne *et al.*, 2007) et des arbres (Kallio *et al.*, 1971 ; Pigott et Hutley, 1978 ; Pigott, 1989 ; Larson et Kelly, 1991 ; Larson *et al.*, 1999a, Larson *et al.*, 2000a ; Larson *et al.*, 2000b ; Walker et Parrisher, 2004 ; Mandin, 2005 ; Walker *et al.*, 2010) ; elles témoignent de l'ancienneté de ces habitats et de leur préservation au cours du temps. Des études attribuent à ces espèces arborées des longévités exceptionnelles comme un *Thuja occidentalis* de 1890 ans sur les falaises de l'escarpement du Niagara (Larson, 2001) et un *Juniperus phoenicea* de 1500 ans sur les falaises des Gorges de l'Ardèche en France (Mandin, 2005 ; Mathaux *et al.*, 2015 ; Mathaux *et al.*, 2016). Les conditions de vie en falaise sont décrites comme extrêmes du fait de la verticalité, qui induit souvent une faible disponibilité en eau et en nutriments car le sol est souvent très réduit voire absent, des chutes de pierres récurrentes et de la compacité du substrat qui limite l'espace disponible pour l'établissement des plantules et le développement des racines (Larson *et al.*, 1993 ; Matthes et Larson, 2006). Il est étonnant de constater que des arbres puissent vivre aussi longtemps alors qu'ils sont confrontés à des contraintes environnementales sévères. Des caractéristiques communes sont sûrement nécessaires pour survivre dans de tels milieux. La littérature fait mention de plusieurs espèces qui sont longévives dans des environnements très difficiles (Westing, 1964 ; LaMarche, 1969 ; Beasley and Klemmedson, 1980 ; Ward, 1982 ; Finch, 1990 ; Kelly *et al.*, 1992).

En falaise, les sécheresses sporadiques sévères et les éboulements sont les deux principales causes de blessures et de mort des arbres (Larson, 2001). Les éboulements peuvent détruire les jeunes plantules (Matthes et Larson, 2006), mettre à nu les racines ou détruire une partie du houppier chez les plantes adultes (Mandin, 2005 ; Larson, 2001). Pour Larson *et al.* (1994), l'une des adaptations à la vie en falaise des individus de *Thuja occidentalis* est la sectorisation, c'est-à-dire la constitution de l'arbre en différentes unités hydrauliques indépendantes les unes des autres, aussi appelées « clones ». Une racine va alimenter une partie du cambium et un secteur particulier de la couronne. La sectorisation permettrait à l'arbre de survivre dans un environnement très hétérogène et de tolérer les dommages liés aux éboulements et à la sécheresse, puisqu'elle limite la localisation

d'événements potentiellement mortels à une partie de l'arbre (racines - secteur cambial - partie de la couronne) avec peu d'effets négatifs pour le reste de l'arbre. Ainsi, lorsqu'une partie du système racinaire meurt à la suite d'une chute de pierres, seules les branches qui appartiennent au même clone meurent (Larson *et al.*, 1993). Les expériences de Larson *et al.* (1994) montrent qu'il n'y a pas de transfert latéral de la sève brute entre les « clones » chez les individus de *Thuja occidentalis*. Les travaux de Mandin (2006) montrent que c'est aussi le cas de *J. phoenicea*. La sectorisation du système hydraulique est détectable en observant une mortalité cambiale partielle et donc un certain degré de mortalité de l'appareil aérien. La mortalité cambiale a été mise en évidence par Schulman (1954) chez *Pinus longaeva*. Elle se retrouve chez des Angiospermes et des Gymnospermes tels que les Pinacées (*Pinus aristata*) (Schauer *et al.*, 2001), mais elle est plus fréquente dans la famille des Cupressaceae (Matthes *et al.*, 2002) particulièrement chez *Thuja occidentalis* (Larson *et al.*, 1993 ; Matthes *et al.*, 2002), *Juniperus communis* (Ward, 1982), *Juniperus virginiana* (Larson *et al.*, 2000a) et *J. phoenicea* (Mandin, 2005).

Juniperus phoenicea L. est un arbre typique du bassin méditerranéen qui peut se développer sur des sols superficiels ou très restreints notamment en falaise. En France, des populations de *Juniperus phoenicea* subsp. *phoenicea* sont trouvées en garrigue sur les plateaux et sur les parois rocheuses verticales des gorges de l'Ardèche. Ces populations d'arbres comprennent toutes les classes d'âge y compris des arbres millénaires (Mathaux *et al.*, 2017c). *J. phoenicea* répond à la pression du milieu de falaise par une croissance terminale et radiale très faible tout en pouvant atteindre des longévités exceptionnelles (Mandin, 2005 ; Mathaux *et al.*, 2015 ; Mathaux *et al.*, 2016). Lors de périodes de sécheresse, la morphologie des feuilles et l'absorption d'eau par celles-ci permettent des bénéfices écophysologiques non négligeables dans un milieu où les réserves sont faibles (Mathaux *et al.*, 2017a, 2017b). Ces arbres constituent probablement les dernières populations reliques de France abritant des individus millénaires (Mathaux *et al.*, 2015 ; Mathaux *et al.*, 2016 ; Sanguin *et al.*, 2016). Sanguin *et al.* (2016) ont montré récemment que les communautés fongiques mycorhiziennes à arbuscules de *J. phoenicea* des falaises sont représentatives de conditions environnementales difficiles.

Les travaux préliminaires de Mandin (2006) ont mis en évidence la sectorisation du réseau hydraulique de *J. phoenicea* sur des arbres situés dans des conditions édaphiques favorables au pied de la falaise. Pour montrer cette sectorisation en falaise, nous avons choisi de quantifier le degré de mortalité partielle du houppier sur des arbres vivants et de visualiser la proportion de cambium fonctionnel à différents moments de la vie des arbres sur des sections transversales de troncs d'individus morts et prélevés. Nous avons également vérifié si la mortalité de l'appareil aérien était

liée à l'âge des arbres. Enfin, à partir d'une section et de la datation des événements traumatiques pour l'arbre, nous avons retracé le développement architectural d'un arbre.

2. Matériel et méthodes

2.1. Site d'étude

Cette étude a été menée sur des *J. phoenicea* vivant dans les gorges de l'Ardèche (sud de la France). Il a été nécessaire d'évoluer sur huit falaises différentes portant les noms de Gaud sud, Gaud ouest, Huguenots, Blachas, Pont d'Arc, Morsanne, Autridge et des Templiers (cf. chapitre 8 : Fig. 8.1). Ces falaises étaient suffisamment stables pour assurer la sécurité des travailleurs. Le nombre d'échantillons ou d'informations par site change en fonction de la variabilité spécifique à chaque site comme le nombre d'arbres présents ou la facilité d'accès à la face de la falaise.

2.2. Mortalité partielle de l'appareil aérien

Pour étudier ces arbres de falaise, différentes variables dendrométriques sont mesurées sur des arbres vivants : le nombre, la forme et la torsion du ou des troncs, le diamètre maximal basal et le degré de mortalité de l'appareil aérien de l'arbre. Pour chaque individu des huit sites ($n = 691$), le degré de mort partielle de l'appareil aérien est établi par une inspection visuelle qui permet de classer en fonction de cinq catégories avec (i) aucun signe de mortalité ou mortalité très faible (0 à 10 %), (ii) de 10 à 25 % de mortalité, (iii) de 25 à 50 % de dépérissement, (iv) de 50 à 75 % de mortalité et (v) de 75 à 90 % de mortalité. Ces catégories sont utilisées car elles sont faciles à discriminer et faciles à relier entre différents observateurs.

Le diamètre maximal basal est mesuré pour chaque arbre. Dans une étude précédente, cette mesure était directement corrélée à l'âge et permettait donc de distinguer les arbres très jeunes, jeunes et vieux (Mathaux *et al.*, 2017c). Le pourcentage de mortalité partielle de l'appareil aérien est représenté sous forme d'une distribution de fréquence en fonction de la classe de diamètre pour les huit populations dont au total 665 arbres ont été mesurés. Les classes sont différenciées en fonction du diamètre maximal du tronc de 0 à 1 cm, de 1 à 5 cm, de 5 à 10 cm, de 15 à 20 cm et de 20 à 60 cm. D'après des données obtenues sur des sections transversales de tronc d'arbres morts en falaise, nous considérons que les individus dont le diamètre maximal mesure entre 0 et 1 cm sont des individus très jeunes (moins de 50 ans), ceux dont le diamètre est compris entre 1 et 5 cm sont considérés comme jeunes (moins de 100 ans ; Mathaux *et al.*, 2017c) et ceux dont le diamètre est

supérieur à 15 cm sont des individus pluriséculaires avec des âges supérieurs à 200 ans. Le tableau 12.1 montre les valeurs moyennes de l'âge en fonction de la classe de diamètre du tronc. Les comparaisons des proportions du degré de mort partielle de l'appareil aérien entre les populations et entre les classes de diamètre des troncs sont réalisées à l'aide d'un test du χ^2 après vérification des conditions de validité d'après la règle de Cochran. Tous les tests sont effectués à l'aide du logiciel R (v. 0.99.467, R Development Core Team, 2012). Les résultats de la fréquence du nombre, du type de forme et du degré de torsion du tronc sont représentés sous forme d'histogrammes.

Tableau 12.1 : Moyenne d'âge en fonction des classes de diamètre des troncs de *J. phoenicea* de falaise.

Classe de diamètre (cm)	Moyenne d'âge (années)	Nombre d'observations
5-10	219	28
10-15	366	28
15-20	550	22
20-60	650	19

2.3. Mortalité partielle du cambium

Quelques sections de bois sont utilisées pour illustrer la mortalité cambiale partielle. Sur ces photos, le pourcentage de cambium encore vivant est calculé à l'aide du logiciel ImageJ (v. 1.47r, National Institutes of Health, USA). Ces mesures présument que le motif initialement concentrique de la croissance de l'arbre peut être conservé tout le long de sa vie (Kelly *et al.*, 1992). Les valeurs du pourcentage de cambium vivant à différents moments sont exprimées en pourcentage de la totalité de la circonférence du cambium. Le cambium peut normalement se développer à 360° ce qui représente 100 % de cambium vivant. À partir d'une section de forme lobée, nous avons retracé l'histoire des différents événements traumatiques qui sont survenus dans la vie de l'arbre pour montrer l'impact de ces événements sur la morphologie de l'appareil aérien.

3. Résultats

3.1. Description du degré de mortalité de l'appareil aérien

La figure 12.1 montre un arbre avec certaines racines qui ont été mises à nu et une partie de son appareil aérien qui est mort. Dans toutes les populations, les arbres montrent différents degrés de mortalité partielle de l'appareil aérien (Fig. 12.2). Les populations ne montrent pas de différence significative entre elles pour les proportions des différents degrés de mortalité partielle de l'appareil aérien ($P = 0.28$). Dans l'ensemble des gorges de l'Ardèche, presque 30 % des arbres présentent une mortalité partielle de l'appareil aérien supérieure à 25 %. Sur certains sites comme la falaise des Templiers, presque 20 % des individus présentent une mortalité partielle de l'appareil aérien supérieure à 50 %. Ces résultats montrent que l'arbre peut survivre même si une grande partie de son appareil aérien est morte.

La figure 12.3 montre que, quelle que soit la classe de diamètre, un arbre peut avoir subi une forte mortalité partielle de son appareil aérien. Il existe un lien entre la proportion des différents degrés de mortalité partielle de l'appareil aérien et la classe de diamètre du tronc ($P < 0.001$). Après comparaison deux à deux, les classes 1 à 5 cm et 5 à 10 cm ne sont pas différentes entre elles ($P = 0.074$). Il en est de même pour les classes 15 à 20 cm et 20 à 60 cm ($P = 0.15$). Toutes les autres classes sont différentes entre elles.



Figure 12.1 : *Juniperus phoenicea* en falaise avec des racines mises à nu (en rouge) et des parties de l'appareil aérien qui sont mortes (en orange). © Marie Mathaux.

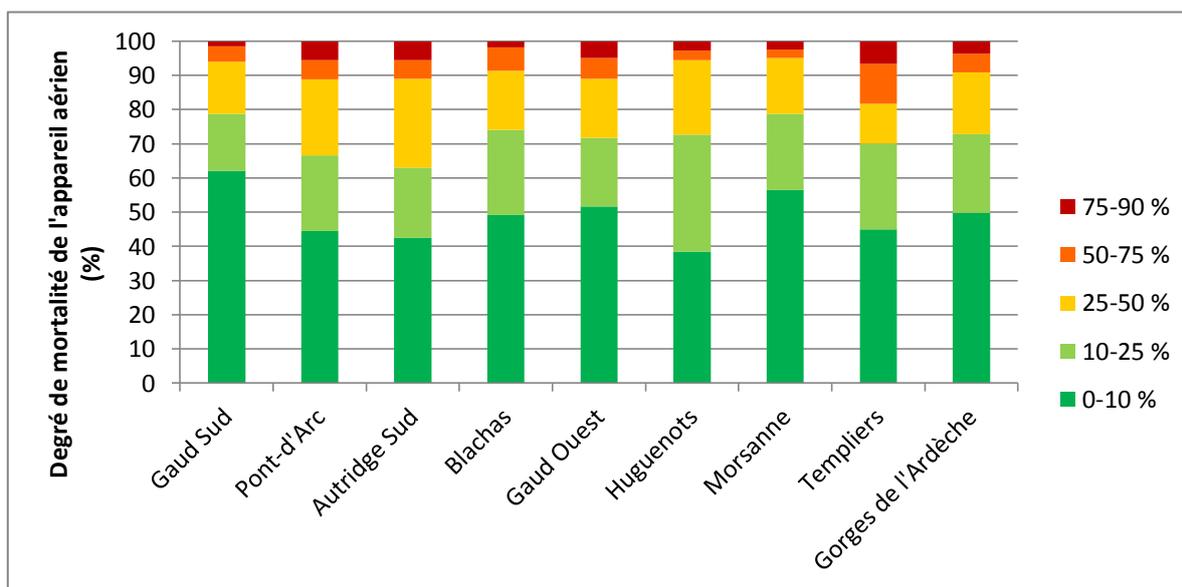


Figure 12.2 : Degré de mortalité de l'appareil aérien de *J. phoenicea* pour huit falaises différentes des gorges de l'Ardèche et pour l'ensemble de ces falaises. Les couleurs dans chaque histogramme correspondent à la reconnaissance de cinq niveaux distincts d'intensité de mortalité : le vert foncé ne correspond à aucun signe de mortalité ou très faible signe (0 à 10 %), le vert clair de 10 à 25 % de mortalité, le jaune de 25 à 50 % de mortalité, l'orange de 50 à 75 % de mortalité et le rouge foncé de 75 à 90 %.

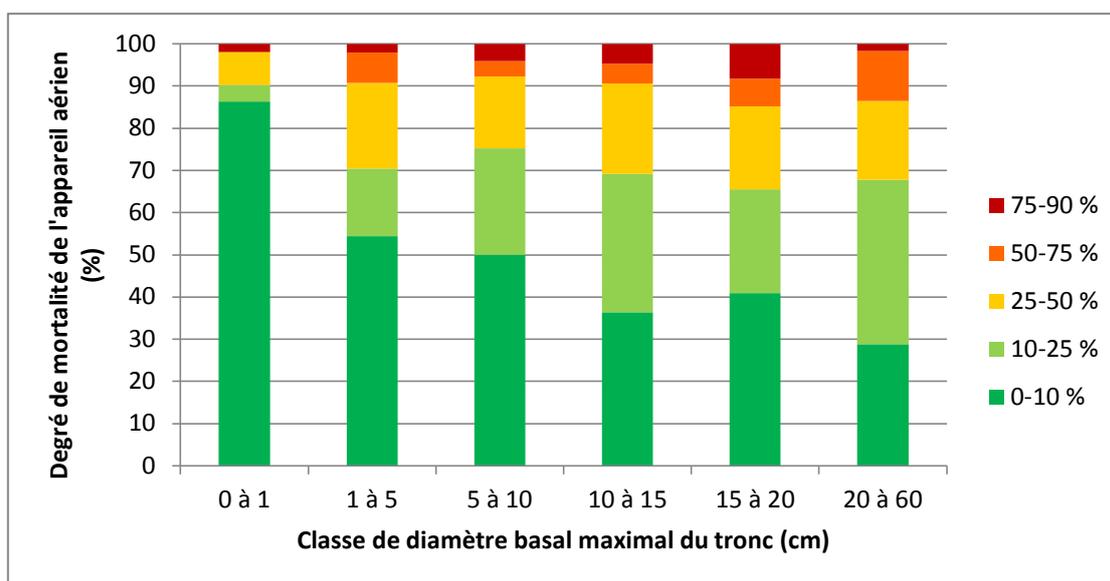


Figure 12.3 : Degré de mortalité de l'appareil aérien de *J. phoenicea* vivant en falaise dans les gorges de l'Ardèche en fonction de la classe de diamètre basal maximal du tronc. Les couleurs dans chaque histogramme correspondent à la reconnaissance de cinq niveaux distincts d'intensité de mortalité : le vert foncé ne correspond à aucun signe de mortalité ou très faible signe (0 à 10 %), le vert clair de 10 à 25 % de mortalité, le jaune de 25 à 50 % de mortalité, l'orange de 50 à 75 % de mortalité et le rouge foncé de 75 à 90 %.

3.2. Mortalité cambiale et formes des sections transversales de tronc

Nous avons pu remarquer une grande variabilité du nombre de cernes et de l'accroissement radial moyen annuel d'un rayon à l'autre d'un même plan transversal. Cette variabilité se traduit par l'excentricité de la moelle, la cessation partielle et/ou temporaire du fonctionnement de l'assise cambiale (cernes partiellement absents) et la mortalité cambiale partielle. La majorité des sections observées présentent une excentricité de la moelle. Les formes des sections sont souvent perturbées avec des formes lobées à très lobées, des formes aplaties et des formes ovoïdes complexes.

Dans toutes les populations étudiées, des arbres montrent un certain degré de mortalité partielle de l'appareil aérien qui suggère la présence de mortalité partielle du cambium qui est retrouvée sur les sections des troncs d'arbres morts (Fig. 12.4). La figure 12.4 et le tableau 12.2 montrent que ces arbres peuvent vivre même si une grande partie du cambium n'est plus fonctionnelle. Par exemple, la figure 12.4c montre que l'arbre survit avec moins de 9 % du cambium initial après un événement traumatique survenu lorsque l'arbre avait 250 ans. Il vivra encore 975 années avant de mourir.

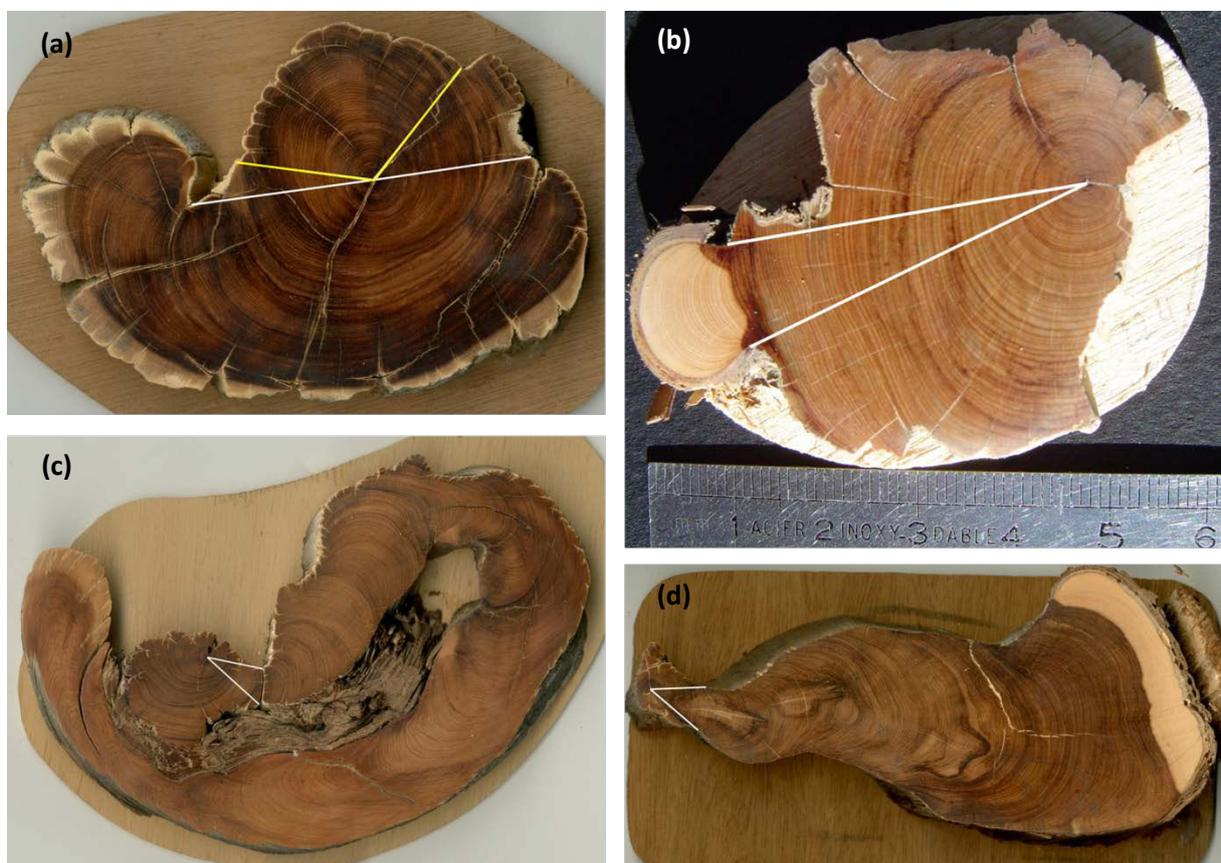


Figure 12.4 : Sections transversales de tronc de *J. phoenicea* de falaise. Les traits délimitent l'angle à la moelle que forme le cambium encore fonctionnel après un (b, c, d) ou des événements traumatiques (a : le trait jaune représente le premier événement et le trait blanc le deuxième événement).

Lorsque le degré de mortalité cambiale partielle est très important, il est courant d'observer un unique cordon de bois vivant qui maintient une petite portion de l'arbre en vie (Fig. 12.5). Le reste du tronc a souvent subi un décapage de l'écorce. Pour cette raison, le cordon de bois vivant, lui-même protégé par de l'écorce, est bien visible.



Figure 12.5 : Cordon de bois vivant (flèche rouge) sur un genévrier de Phénicie en falaise.

Tableau 12.2 : Récapitulatif des données correspondant à la figure 12.4 : angle à la moelle que forme le cambium encore fonctionnel après un ou des événements traumatiques ; âge de l'arbre lors de cet événement ; pourcentage de cambium encore vivant après cet événement ; âge de mort de l'arbre.

	Événements	Âge au moment de l'événement	Angle formé par le cambium encore fonctionnel (°)	Pourcentage de cambium vivant (%)	Âge de mort (ans)
Fig. 12.4a	n°1 (trait jaune)	100	240	66.7	312
	n°2 (trait blanc)	200	180	50.0	
Fig. 12.4b	n°1 (trait blanc)	223	20	5.6	223
Fig. 12.4c	n°1 (trait blanc)	250	30	8.3	1225
Fig. 12.4d	n°1 (trait blanc)	100	40	11.1	646

3.3. Nombre de troncs et forme du tronc

La figure 12.6a montre que 50 % des arbres en falaise sur 752 présentent un tronc unique. Pour les autres 50 %, il est possible d'observer la présence d'au moins deux troncs et même jusqu'à la présence de dix troncs. La plupart des arbres possèdent un tronc de forme cylindrique même si plus de 20 % des troncs sont plutôt ovales et plus de 10 % sont aplatis (Fig. 12.6b). La torsion du tronc et des branches est observable sur un peu moins de la moitié des individus étudiés (Fig. 12.6c).

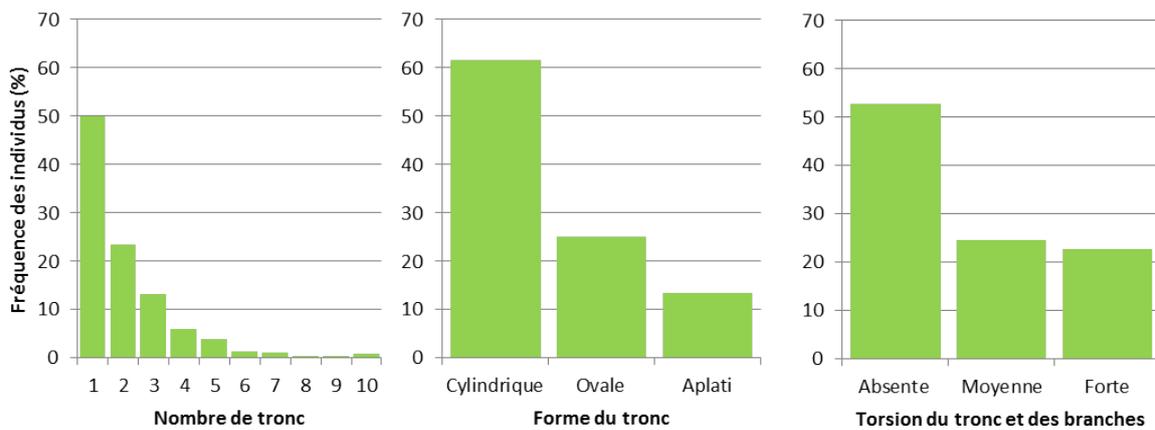


Figure 12.6 : Fréquence de distribution chez *J. phoenicea* en falaise (a) du nombre de tronc, (b) de la forme du tronc et (c) de la torsion du tronc.

3.4. Modélisation de la vie d'un arbre à partir d'une section transversale de tronc

Il est possible de retracer l'histoire de l'arbre et des événements partiellement mortels pour le cambium (Fig. 12.7). La datation des portions de cambium mort permet de reconstituer l'histoire de la mort des racines de l'arbre. Chaque arbre a son histoire propre et sa forme dépend d'événements entraînant la mort du cambium, de la taille de la zone affectée et du moment auquel ces événements ont lieu.

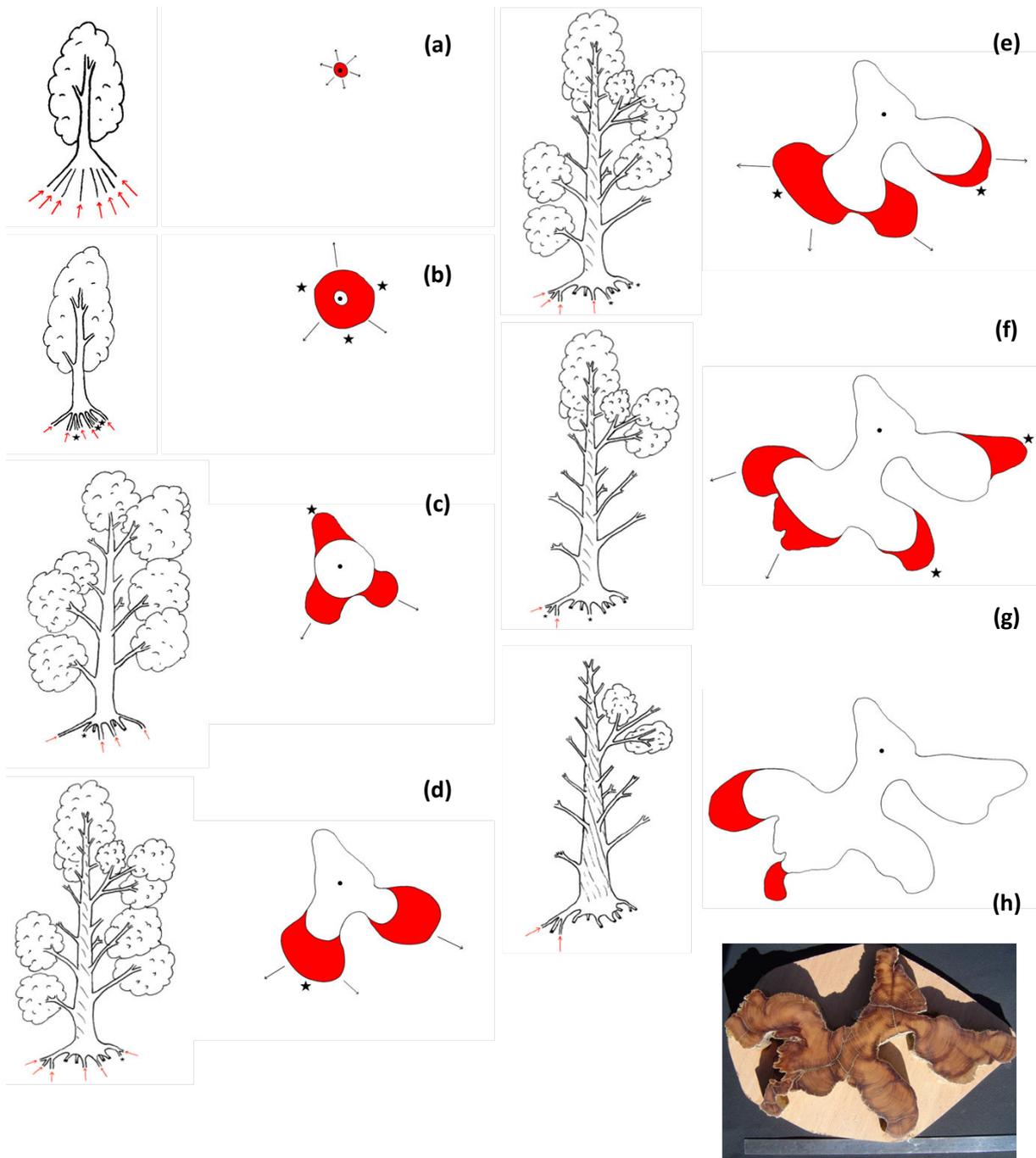


Figure 12.7 : Modélisation de la vie d'un arbre à partir d'une section. Les portions en rouge représentent le cambium vivant et les flèches rouges les racines vivantes. Les étoiles noires symbolisent les zones qui meurent (racines et portion du cambium). (a) Au début de la croissance de l'arbre toutes les racines sont fonctionnelles et sur l'ensemble du tronc le cambium est fonctionnel. (b) Tout le cambium est fonctionnel puis trois racines meurent (étoiles noires). (c) Trois portions du cambium ne sont plus fonctionnelles et trois le sont. Un nouvel événement entraîne la mort d'une racine. (d) Il reste deux portions de cambium encore vivantes. Une nouvelle racine meurt. (e) Le cambium continue de se fragmenter. Deux racines meurent. (f) Les deux sections de cambium correspondantes aux deux racines mortes cessent leur activité. (g) À la fin de la vie de l'arbre, deux petites portions de cambium étaient encore actives. (h) Section transversale de tronc correspondante.

4. Discussion

Sur l'ensemble des parois étudiées, le genévrier de Phénicie présente une diversité architecturale importante tant par le port de l'arbre (Mathaux *et al.*, 2016) que par la forme, le nombre et la torsion des troncs et par la proportion d'appareil aérien encore vivant. Cette diversité résulte de facteurs endogènes liés au fonctionnement de cet arbre et de facteurs exogènes. Il n'est pas toujours facile d'évaluer la part de chaque facteur mais on peut avancer que la variabilité individuelle d'un arbre des parois résulte de l'influence distincte ou combinée : des conditions micro-stationnelles (microsite, espace racinaire, pente et vent), des traumatismes qui surviennent au cours de sa vie (éboulements et sécheresses), et de son fonctionnement notamment la sectorisation et la circulation hélicoïdale de la sève (Mandin, 2006).

La fréquence de distribution du nombre de troncs des arbres des parois indique la présence d'arbres possédant plusieurs troncs. Pour Bertaudière *et al.* (2001), la structure de type multicaule chez *Juniperus thurifera* pourrait présenter un avantage adaptatif pour survivre dans des environnements sévères causés par des conditions topographiques, édaphiques et climatiques difficiles. Il a été démontré chez d'autres espèces que le développement de plusieurs troncs sur le même individu, de façon plus ou moins indépendante, optimise l'accès aux ressources hydriques et aux nutriments (Danin, 1983 ; Bertaudière *et al.*, 2001). Pour le genévrier de Phénicie, les avantages pourraient être équivalents à ceux procurés par la sectorisation décrits par Larson *et al.* (1993), c'est-à-dire la tolérance des dommages liés aux éboulements, à la sécheresse et à la faible disponibilité des ressources. Cependant, sans avoir la certitude que ces troncs sont bien ceux d'un même individu, nous ne pouvons qu'en rester au stade des hypothèses. D'un point de vue morphologique, la forme torsadée irrégulière de l'arbre pourrait s'expliquer par le faible taux de croissance de ces arbres (Mathaux *et al.*, 2016), la mortalité partielle du cambium et la circulation sectorisée et hélicoïdale de la sève (Mandin, 2006).

Les résultats de notre étude montrent une mortalité partielle de l'appareil aérien quels que soient la falaise étudiée et le diamètre maximal du tronc de l'arbre. Cette mortalité a aussi été observée sur *J. phoenicea* en Libye sur des sols rocailloux (Kabiél *et al.*, 2016). Les auteurs émettent l'hypothèse que cette mortalité est due principalement à la sécheresse. Au niveau des sections transversales de tronc, l'excentricité de la moelle, la cessation partielle de l'activité cambiale et la mortalité cambiale partielle ont déjà été décrites chez d'autres espèces, comme *Juniperus thurifera*, avec une expression plus atténuée (Bertaudière, 1999), mais aussi chez *Zygothymum dumosum* de façon plus accentuée (Danin, 1983), autant d'espèces qui se développent dans des milieux marqués

par une sécheresse estivale sévère. [Bertaudière \(1999\)](#) a évoqué l'hypothèse que cette variabilité au niveau de la croissance radiale est une adaptation à la sécheresse. La mortalité cambiale localisée qui se traduit par une croissance radiale irrégulière des troncs qui apparaissent souvent lobés, avec une moelle excentrée, est souvent consécutive à des événements vraisemblablement traumatiques pour *J. phoenicea* en falaise. L'étude du fonctionnement des différents secteurs montre qu'il peut y avoir une mortalité cambiale partielle qui touche uniquement une portion du cambium et aussi des vitesses de croissance différentes entre les secteurs. Il s'agit d'une hétérogénéité inter-radiale tant au niveau du fonctionnement de l'arbre qu'au niveau de sa croissance. [Kelly et al. \(1992\)](#) et [Matthes et al. \(2002\)](#) expliquent, du fait de ressources limitées en falaise, qu'un événement traumatique qui fait mourir une partie de l'arbre permet aux parties encore vivantes de profiter d'un gain de productivité due à une diminution de la compétition entre les différents secteurs de l'arbre. Cela explique qu'immédiatement après un événement traumatique l'épaisseur des cernes augmente et qu'un grand nombre de cellules puissent, certaines années, être formées par une même cellule initiale à des âges cambiaux de plusieurs centaines d'années sur des arbres dont la mortalité cambiale partielle est très importante.

Les facteurs externes provoquant les dommages qui conduisent à la mortalité partielle du cambium et à la formation de bande de tronc peuvent être : la sécheresse, l'accumulation de neige ou de glace, le feu, le vent, l'abrasion et les chutes de pierres ([Kelly et al., 1992](#) ; [Schauer et al., 2001](#)). Sur les falaises de l'escarpement du Niagara, [Kelly et al. \(1992\)](#) retiennent uniquement les chutes de pierres comme étant la cause majeure de la mortalité partielle. Les chutes de pierres peuvent provoquer deux types de dommages : soit elles proviennent de pierres au-dessus de l'arbre et tombent sur les parties aériennes, soit elles se produisent au niveau des racines et celles-ci sont alors exposées au milieu extérieur et soumises à la déshydratation. Pour *Thuja occidentalis* en falaise, la mort des branches survient deux ans environ après celles des racines ([Larson et al., 1993](#) ; [Matthes et Larson, 2009](#)). [Matthes et al. \(2002\)](#) proposent un modèle conceptuel pour la formation des bandes de tronc sur les vieux arbres en falaise qui résultent de la sécheresse ou de chutes de pierres. Ils ajoutent un critère : la limitation des ressources en falaises. Ainsi, au bout d'un certain temps, les ressources pour un arbre peuvent être très limitées, il en résulte trois possibilités pour l'arbre : la croissance de l'arbre est infiniment lente, l'arbre peut mourir ou il y a une réduction significative de la biomasse qui permet aux parties vivantes restantes de l'arbre de revenir à des niveaux de ressources suffisantes. Dans le contexte des falaises des gorges de l'Ardèche, la sécheresse et les chutes de pierres semblent également être les principales causes de mortalité partielle ou non des arbres (Fig. 12.8).



Figure 12.8 : Blessure du tronc d'un *J. phoenicea* par une chute de pierres. © Jean-Paul Mandin.

La capacité du cambium à ne mourir que partiellement a un rôle important dans la survie et la longévité des *J. phoenicea* de falaise. Alors que les sécheresses et les chutes de pierres sont les deux principaux facteurs de la mort des arbres en falaise, la mortalité cambiale partielle peut être un avantage évident à la survie des plantes. Ainsi, lors d'un événement traumatique, l'arbre entier n'est pas obligatoirement affecté et seule une portion de celui-ci mourra. Cela rend l'arbre moins vulnérable à des événements qui chez des espèces non sectorisées entraîneraient la mort. Compte tenu de la forte hétérogénéité de la face de la falaise (Larson *et al.*, 2000b), il est possible que des sécheresses prolongées limitent les ressources en eau au niveau de certaines racines uniquement. Dans ce cas, l'embolie du xylème n'est restreinte qu'à un secteur car la circulation de la sève ne se fait pas latéralement (Mandin, 2006). Nous avons remarqué que l'expression de cette sectorisation par la mortalité partielle du cambium est plus marquée chez les individus vivant en falaise. Cela pourrait s'expliquer par le fait que ces arbres vivent dans des conditions de vie plus difficiles et ont plus de probabilité d'avoir subi un événement traumatique au cours de leur vie.

La longévité exceptionnelle de *J. phoenicea* de falaise semble liée à la mortalité partielle du cambium. Les arbres les plus vieux présentent systématiquement une mortalité partielle du cambium et de l'appareil aérien importante. Nos résultats sont en accord avec ceux trouvés sur les *Thuja occidentalis* des falaises du Niagara et sur les *Pinus longaeva* vivant dans des conditions difficiles

(Wright et Mooney, 1965 ; Kelly *et al.*, 1992). En plus, la mortalité partielle du cambium réduit les contraintes liées à la gravité en diminuant l'accumulation de la biomasse puisqu'il y a une réduction de la productivité primaire, ce qui engendre avec l'âge la diminution de la demande en nutriments et la limitation de l'augmentation globale de la taille de l'arbre. La mortalité cambiale partielle semble dépendre avant tout des conditions environnementales (eau et nutriments) et des perturbations naturelles comme les éboulements. Il a été mis en évidence chez ces arbres des taux de croissance radiale très faibles et des dimensions réduites (hauteur et diamètre ; Mathaux *et al.*, 2017c) qui diminuent la contrainte liée à la verticalité du milieu.

Une des perspectives consisterait à dater des événements traumatiques sur les arbres des falaises par la caractérisation de l'impact des aléas naturels, et particulièrement des éboulements liés aux séismes, sur le développement des populations de genévriers de Phénicie des falaises et sur des individus isolés. Ensuite, les impacts pourraient être utilisés comme *proxy* pour calculer les vitesses d'érosion de la falaise et améliorer le catalogue de sismicité sur des périodes temporelles longues. La dendrogéomorphologie, c'est-à-dire l'application de technique de datation des cernes de croissance des arbres pour examiner les processus géomorphologiques (Solomina, 2002), est un outil permettant d'étudier les chutes de pierres. Dans un environnement de falaise tel que les gorges de l'Ardèche, l'étude des cernes de *J. phoenicea* pourrait contribuer à identifier et dater des événements historique de chute de pierres, à déterminer les taux d'activité des chutes de pierres, et à déterminer la probabilité d'impact sur les arbres vivant en falaise (Guzzetti et Reichenbach, 2010).

5. Conclusion

Alors que les plantes vivant en falaise sont rarement soumises à la prédation par des gros herbivores, aux feux et à la compétition, les dommages liés aux chutes de pierres, à la sécheresse et à une faible disponibilité des ressources constituent des contraintes importantes. Comme le montre notre étude, le faible taux de croissance, la mortalité partielle du cambium, la sectorisation, la structure multicaule sont autant de caractéristiques qui permettent aux arbres de répondre favorablement à la pression du milieu de falaise tout en pouvant perdurer sur le temps long.

Remerciements

Les auteurs remercient les étudiants de la section Technicien Supérieur « Gestion et Protection de la Nature » du lycée Agricole d'Aubenas pour leur aide sur le terrain. Nous remercions Y. Armand et J. Gilly du lycée agricole d'Aubenas, J. Kanapa du CREPS de Vallon-Pont-d'Arc, J. Arnaud, G. Salletaz et R. Sauzée du Comité départemental de Spéléologie pour leur pédagogie et leur assistance technique. Nous remercions également Douglas W. Larson pour ses précieux conseils et ses encouragements. La Région Rhône-Alpes avec une participation du Fonds Social Européen, le Service Régional de la Formation et de la Recherche, du Ministère de l'Agriculture, de la DIREN Rhône-Alpes, le Conseil Général de l'Ardèche et la Réserve Naturelle des Gorges de l'Ardèche, l'Office de Génie Écologique et la Société Botanique de France ont fourni un soutien financier. Nous remercions la Réserve Naturelle des Gorges de l'Ardèche et le Syndicat de Gestion des Gorges de l'Ardèche pour avoir facilité les observations sur le terrain.

Références

- Aronne, G., Buonanno, M., De Micco, V., 2014. Assessment of distyly syndrome in *Primula palinuri* Petagn. a rare species living on maritime vertical cliffs. *Plant Systematics and Evolution* 300, 917-924.
- Beasley, R.S., Klemmedson, J.O., 1980. Ecological relationships of bristlecone pine. *American Midland Naturalist*, 242-252.
- Bertaudière, V., 1999. *Dendroécologie du genévrier thurifère dans la haute montagne méditerranéenne (Haut Atlas, Maroc), et dans une station xéothermique des Pyrénées Centrales (France)*. Thèse, Université Paul Sabatier, Toulouse.
- Bertaudière, V., Montès, N., Badri, W., Gauquelin, T., 2001. La structure multicaule du genévrier thurifère : avantage adaptatif à un environnement sévère ? *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences - Series III - Sciences de la Vie* 324, 627-634.
- Bonardi, D., 1966. *Contribution à l'étude botanique des inselbergs de Côte d'Ivoire forestière*. Thèse de doctorat, Université d'Abidjan-Faculté des Sciences, Abidjan.
- Bunce, R.G.H., 1968. An ecological study of Ysgolion Duon, a mountain cliff in Snowdonia. *Journal of Ecology* 56, 59-75.
- Cooper, A., 1997. Plant species coexistence in cliff habitats. *Journal of Biogeography* 24, 483-494.
- Danin, A., 1983. *Desert vegetation of Israel and Sinai*. Cana Publishing House, Jerusalem.
- Davis, P.H., 1951. Cliff vegetation in the Eastern Mediterranean. *Journal of Ecology* 39, 63-93.

- De Micco, V., Aronne, G., 2012. Occurrence of morphological and anatomical adaptive traits in young and adult plants of the rare mediterranean cliff species *Primula palinuri* Petagna. *The Scientific World Journal* 2012, 1-10.
- Farrell, E.P., Führer, E., Ryan, D., Andersson, F., Hüttl, R., Piussi, P., 2000. European forest ecosystems: building the future on the legacy of the past. *Forest Ecology and Management* 132, 5-20.
- Finch, C.E., 1990. *Longevity, senescence, and the genome*. University of Chicago Press, Chicago and London.
- García, M.a.B., Guzmán, D., Goñi, D., 2002. An evaluation of the status of five threatened plant species in the Pyrenees. *Biological Conservation* 103, 151-161.
- Guzzetti, F., Reichenbach, P., 2010. Rockfalls and their hazard. In: *Tree rings and natural hazards – A state-of-the-art*. Stoffel, M., Bollschweiler, M., Butler, D.R., Luckman, B.H. (Eds.), Springer, Heidelberg, 129-137.
- Kabiel, H.F., Hegazy, A.K., Lovett-Doust, L., Al-Rowaily, S.L., Al Borki, A.E.-N.S., 2016. Ecological assessment of populations of *Juniperus phoenicea* L. in the Al-Akhdar mountainous landscape of Libya. *Arid Land Research and Management* 30, 269-289.
- Kallio, P., Laine, U., Mäkinen, Y., 1971. Vascular flora of Inari Lapland: 2. *Pinaceae* and *Cupressaceae*. *Annales Universitatis Turkuensis* 47, 73-100.
- Kelly, P.E., Cook, E.R., Larson, D.W., 1992. Constrained growth, cambial mortality, and dendrochronology of ancient *Thuja occidentalis* on cliffs of the Niagara Escarpment: an eastern version of bristlecone pine? *International Journal of Plant Sciences* 153, 117-127.
- Lamarque, V.C., 1969. Environment in relation to age of bristlecone pine. *Ecology* 50, 53-59.
- Larson, D.W., 2001. The paradox of great longevity in a short-lived tree species. *Experimental Gerontology* 36, 651-673.
- Larson, D.W., Doubt, J., Matthes-Sears, U., 1994. Radially sectorized hydraulic pathways in the xylem of *Thuja occidentalis* as revealed by the use of dyes. *International Journal of Plant Sciences* 155, 569-582.
- Larson, D.W., Kelly, P.E., 1991. The extent of old-growth *Thuja occidentalis* on cliffs of the Niagara Escarpment. *Canadian Journal of Botany* 69, 1628-1636.
- Larson, D.W., Matthes, U., Gerrath, J.A., Gerrath, J.M., Nekola, J.C., Walker, G.L., Porembski, S., Charlton, A., Larson, N.W.K., 1999a. Ancient stunted trees on cliffs. *Nature* 398, 382-383.
- Larson, D.W., Matthes, U., Gerrath, J.A., Larson, N.W.K., Gerrath, J.M., Nekola, J.C., Walker, G.L., Porembski, S., Charlton, A., 2000a. Evidence for the widespread occurrence of ancient forests on cliffs. *Journal of Biogeography* 27, 319-331.
- Larson, D.W., Matthes, U., Kelly, P.E., 1999b. Cliffs as natural refuges. *American Scientist* 87, 410-417.

- Larson, D.W., Matthes, U., Kelly, P.E., 2000b. *Cliff ecology: Pattern and process in cliff ecosystems*, Cambridge Studies in Ecology, Cambridge University Press, New York.
- Larson, D.W., Matthes-Sears, U., Kelly, P.E., 1993. Cambial dieback and partial shoot mortality in cliff-face *Thuja occidentalis*: evidence for sectorized radial architecture. *International Journal of Plant Sciences* 154, 496-505.
- Mandin, J.-P., 2005. Découverte de très vieux genévriers de Phénicie (*Juniperus phoenicea* L.) dans les gorges de l'Ardèche (France). *Journal de Botanique de la Société Botanique de France* 29, 53-62.
- Mandin, J.-P., 2006. *Morphologie des très vieux genévriers de Phénicie (Juniperus phoenicea L.) en parois rocheuses (gorges de l'Ardèche, France)*. III Coloquio Internacional sobre los sabinars y enebrales (Género *Juniperus*) : Ecología y Gestion Forestal Sostenible, Soria (Espagne), 24-26 Mai 2006, Tome 1, 303-310.
- Mathaux, C., Buquet, C., Mandin, J.-P., Guibal, F., Gauquelin, T., 2017a. Foliar uptake of fog water relieve drought effects for a typical tree of Mediterranean basin, *Juniperus phoenicea* L.. Manuscript in preparation for "*Tree Physiology*".
- Mathaux, C., Buquet, C., Mandin, J.-P., Mevy, J.-P., Guibal, F., Gauquelin, T., 2017b. Leaf morphology and foliar water absorption by *Juniperus phoenicea* L. trees growing on cliffs: an advantage to adverse conditions ? Manuscript in preparation for "*Ecohydrology*".
- Mathaux, C., Mandin, J.-P., Edouard, J.-L., Gauquelin, T., Guibal, F., 2015. *Juniperus phoenicea* growing on cliffs: dendrochronology and wiggle-matching applied to the oldest trees in France. *Tree Rings in Archaeology, Climatology and Ecology* 13, 76-81.
- Mathaux, C., Mandin, J.-P., Guibal, F., Gauquelin, T., 2017c. Cliffs: an unexpected refuge for old growth forest and old trees. Manuscript in preparation for "*Conservation Biology*".
- Mathaux, C., Mandin, J.-P., Oberlin, C., Edouard, J.-L., Gauquelin, T., Guibal, F., 2016. Ancient juniper trees growing on cliffs: toward a long Mediterranean tree-ring chronology. *Dendrochronologia* 37, 79-88.
- Matthes, U., Kelly, P.E., Ryan, C.E., Larson, D.W., 2002. The formation and possible ecological function of stem strips in *Thuja occidentalis*. *International Journal of Plant Sciences* 163, 949-958.
- Matthes, U., Larson, D.W., 2006. Microsite and climatic controls of tree population dynamics: an 18-year study on cliffs. *Journal of Ecology* 94, 402-414.
- Matthes, U., Larson, D.W., 2009. Can stem strips be induced ? An experimental investigation of cliff-face *Thuja occidentalis*. *International Journal of Plant Sciences* 170, 1109-1119.
- Pigott, C.D., 1989. Factors controlling the distribution of *Tilia cordata* Mill at the northern limits of its geographical range. *New Phytologist* 112, 117-121.

- Pigott, C.D., Huntley, J.P., 1978. Factors controlling the distribution of *Tilia cordata* at the northern limits of its geographical range. *New Phytologist* 81, 429-441.
- Porembski, S., Brown, G., Barthlott, W., 1996. A species-poor tropical sedge community: *Afrotrilepis pilosa* mats on inselbergs in West Africa. *Nordic Journal of Botany* 16, 239-245.
- Sanguin, H., Mathaux, C., Guibal, F., Prin, Y., Mandin, J.-P., Gauquelin, T., Duponnois, R., 2016. Ecology of vertical life in harsh environments: The case of mycorrhizal symbiosis with secular cliff climbing trees (*Juniperus phoenicea* L.). *Journal of Arid Environments* 134, 132-135.
- Schauer, A.J., Schoettle, A.W., Boyce, R.L., 2001. Partial cambial mortality in high-elevation *Pinus aristata* (Pinaceae). *American Journal of Botany* 88, 646-652.
- Schulman, E., 1954. Longevity under adversity in conifers. *Science* 119, 396-399.
- Solomina, O.N., 2002. Dendrogeomorphology: research requirements. *Dendrochronologia* 20, 233-245.
- Ursic, K.A., Kenkel, N.C., Larson, D.W., 1997. Revegetation dynamics of cliff faces in abandoned limestone quarries. *Journal of Applied Ecology* 34, 289-303.
- Vergne, J., Bellina, M., Cuny, J.-O., Godet, J.-P., Richard, V., Tessier, M., 2007. *Inventaire de la faune et de la flore des falaises. Mesure de l'impact de l'escalade sur la biodiversité. Proposition concertée de mesures conservatoires, Escalade & biodiversité*. Association des Naturalistes de l'Ariège - Conservatoire Départemental des Espaces Naturels de l'Ariège - Centre Permanent d'Initiatives pour l'Environnement de l'Ariège.
- Walker, G.L., Nepal, B.K., Soule, P., 2010. *Characterization of Ancient Red Cedars Communities in the Obed Wild and Scenic River Gorge*. United State Department of the Interior, National Park Service, Obed Wild and Scenic River Gorge National Park, Wartburg.
- Walker, G.L., Parish, E., 2004. *Statistical analysis of cliff-face vegetation in the Obed River Gorge. Technical report for the United State*. United State Department of the Interior, National Park Service, Obed Wild and Scenic River Gorge National Park, Wartburg.
- Ward, L.K., 1982. The conservation of Juniper - Longevity and old-age. *Journal of Applied Ecology* 19, 917-928.
- Wardle, P., 1991. *Vegetation of New Zealand*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Westing, A.H., 1964. The longevity and aging of trees. *The Gerontologist* 4, 10-15.
- Wright, R.D., Mooney, H.A., 1965. Substrate-oriented distribution of bristlecone pine in the White Mountains of California. *American Midland Naturalist*, 257-284.

13

Études préliminaires des communautés mycorhiziennes de *Juniperus phoenicea* en falaise

Ce chapitre correspond à une fiche de synthèse. Cette fiche résume l'article « Ecology of vertical life in harsh environments: The case of mycorrhizal symbiosis with secular cliff climbing trees (*Juniperus phoenicea* L.) » paru dans la revue « *Journal of Arid Environments* » volume 134 en novembre 2016. L'article se trouve en annexe G de ce mémoire.

« Je me sens toujours heureux, savez-vous pourquoi ? Parce que je n'attends rien de personne. Les attentes font toujours mal, la vie est courte. Aimez votre vie, soyez heureux, gardez le sourire et souvenez-vous: Avant de parler, écoutez. Avant d'écrire, réfléchissez. Avant de prier, pardonnez. Avant de blesser, considérez l'autre. Avant de détester, aimez et avant de mourir, Vivez. »

William Shakespeare

*À la mémoire de Papi Jean, Mamie Rosa et Papi Henry.
Pour Mamie Renée*

Fiche de synthèse

Introduction

Les mycorhizes jouent un rôle important notamment dans les cycles des nutriments (azote, phosphore et carbone), dans l'amélioration de la nutrition hydrique et minérale des plantes (essentiellement le phosphore) et sont cruciales dans les environnements arides et semi-arides.

Cette étude est une exploration de la diversité des communautés de champignons mycorhiziens à arbuscules (CCMA) associés au genévrier de Phénicie. Elle permet d'acquérir de nouvelles connaissances car il n'existe que très peu d'études sur le statut mycorhizien de *J. phoenicea* (Mejstřík et Cudlín, 1983) et seulement quelques études sur le statut endomycorhizien d'autres espèces du genre *Juniperus* et leur diversité mycorhizienne (*J. communis*, *J. chinensis*, *J. monosperma*, *J. osteosperma*, *J. oxycedrus* et *J. procera* ; Roncadori et Pokorny, 1982; Reinsvold et Reeves, 1986; Wang et Qiu, 2006).

Objectifs

- Caractériser la diversité mycorhizienne de *J. phoenicea* vivant dans des conditions environnementales difficiles.
- Mieux comprendre le fonctionnement biologique d'écosystème particulier comme les falaises.

Méthodologie

- Les racines et les sols environnants sont prélevés sur trois *J. phoenicea* séculaires vivant dans des falaises. Ces racines vivantes sont prélevées après une mise à nu de celles-ci manuellement ou une mise à nu naturelle peu de temps après un éboulement (Fig. 13.1).
- Une analyse des CCMA est réalisée avec une approche de pyroséquençage 454 des gènes codant pour l'ARNr 18S.
- La richesse et la diversité des CCMA sont calculées sur les trois arbres.
- Une comparaison des structures génétiques des CCMA des *J. phoenicea* est effectuée avec différents habitats d'arbustes (« shrubland ») correspondant à différents biomes.

Principaux résultats et discussions

- La richesse des CCMA est semblable entre les arbres. Par contre, la diversité et l'uniformité des CCMA tendent à être différentes entre les arbres.

- Ces différences pourraient être dues à une hétérogénéité physique, des contraintes différentes de disponibilité en nutriments ou en eau. En effet, les contraintes abiotiques peuvent être les principaux facteurs qui influencent les CCMA dans les populations stables.
- Les CCMA des parois rocheuses calcaires des gorges de l'Ardèche sont similaires à celles des habitats arides et semi-arides caractérisés par une faible disponibilité en eau.
- Le statut spécifique des CCMA des *J. phoenicea* est remarquable étant donné les conditions de vie difficile.
- Pour les trois arbres des différences au niveau des taxa sont trouvées ce qui s'explique par une préférence des taxa des CCMA pour le microhabitat plutôt que pour la plante hôte.

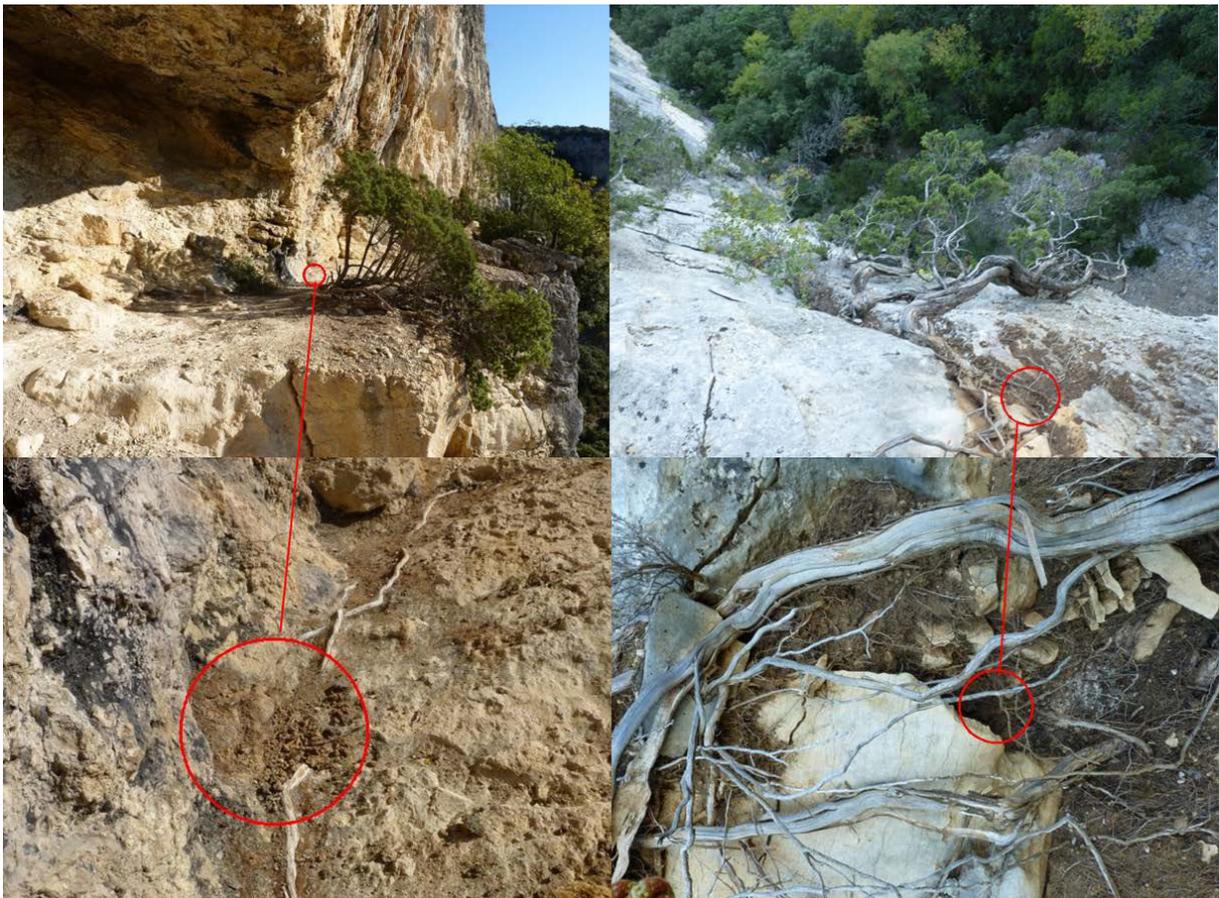


Figure 13.1 : Localisation des racines prélevées sur des arbres en falaise. © Jean-Paul Mandin

Perspectives

Cette étude est motivée par la perspective de développement de stratégie de mycorhization contrôlée performante qui permettrait une domestication de cette espèce dans le cadre d'une restauration d'écosystème.



QUATRIÈME PARTIE

Synthèse, discussion
générale, perspectives et
conclusion générale

CHAPITRE 14
Synthèse, discussion générale
et perspectives

CHAPITRE 15
Conclusion générale

Photographie au dos de Marie Mathaux

Falaise des Huguenots, Gorges de l'Ardèche, 2014

14

Synthèse, discussion générale et perspectives

*« Le rire n'est pas le propre de l'homme.
Les chiens aussi savent rire, en remuant la queue. »*

Max Eastman

*Merci à Firsty, qui lorsque je travaillais
trop, s'installait sur mes genoux à la place
de l'ordinateur !*

Juniperus phoenicea s'avère être un excellent modèle pour illustrer les relations entre une plante et son environnement. Les parois rocheuses imposent aux arbres qui s'y développent de fortes contraintes liées à la verticalité et à la compacité du substrat. Nous avons montré que les genévriers de Phénicie qui colonisent ces milieux très contraints, répondent à la pression d'un tel milieu par un très faible taux de croissance, une mortalité partielle de l'appareil aérien et du cambium et ce, tout en pouvant atteindre des longévités exceptionnelles. Ils montrent, par un ensemble de traits fonctionnels (port, forme, croissance, etc.), des capacités originales qui leur permettent de vivre en falaise. Ces originalités sont autant d'inconvénients pour dégager des signaux communs à l'ensemble des arbres permettant leur interdatation, que des atouts pour reconstituer leur histoire et comprendre leur fonctionnement. Comme ce mémoire de doctorat fait partie des rares études sur des espèces ligneuses vivant en falaise en général, et plus particulièrement sur le genévrier de Phénicie, les pistes à explorer sont d'autant plus nombreuses et sont intégrées dans la synthèse et la discussion générale qui suivent. Certaines de ces pistes ont été abordées pendant ces années de thèse, justifiant les résultats inédits qui figurent dans cette synthèse. D'autres résultats obtenus n'ont pas été intégrés dans cette thèse et feront l'objet de publications ultérieures

1. Description morphologique et anatomique des arbres et des sections transversales de tronc (chapitres 7, 8, 9 et 12)

La morphologie des genévriers de Phénicie des falaises des gorges de l'Ardèche est complexe. Il existe une diversité architecturale importante tant par le port de ces arbres (érigé, horizontal, inversé ou totalement inversé), que par le nombre de troncs (50 % sont monocaules et 50 % sont multicaules avec deux à dix troncs), et par l'asymétrie du tronc et de l'appareil aérien. La morphologie inversée de ces arbres est directement liée aux contraintes de la vie sur les parois rocheuses. La taille de ces arbres est souvent réduite en hauteur (500 cm de hauteur au maximum et 130 cm en moyenne, 75 % des arbres mesurent moins de 180 cm) et en diamètre (diamètre moyen de 9.9 cm ; 75 % des troncs ont un diamètre inférieur à 13.5 cm). Un peu moins de la moitié des troncs sont torsadés et la forme des troncs est pour 62 % cylindrique, 25 % ovale et 13 % aplatie. Toutes les populations étudiées montrent des arbres avec différents degrés de mortalité partielle de l'appareil aérien (MPAA) et 30 % des arbres ont une MPAA de plus de 25 %. Plus le diamètre du tronc de l'arbre est grand, plus la proportion d'arbres ayant une MPAA élevée est importante. Néanmoins, il est possible de trouver de très jeunes arbres avec une MPAA élevée. En conclusion, les genévriers de Phénicie présentent un aspect visuel souvent rabougri et torturé dont la complexité se reflète sur les sections transversales

du bois. Concernant leur implantation, les microsites dans lesquels se trouvent les arbres sont variés avec une proportion majoritaire pour les fissures verticales, les vires et les trous par rapport aux replats.

L'étude de la morpho-anatomie des sections montre également une grande diversité avec des formes plus ou moins circulaires, lobées ou aplaties (unilatéralement ou bilatéralement par rapport à la moelle, et même repliées sur elle-même) et une excentricité de la moelle fréquente (72 %). En plus d'une mortalité partielle de l'appareil aérien, il a été constaté que les genévriers de Phénicie présentaient sur les sections transversales de bois une mortalité partielle du cambium. Cette dernière entraîne une variabilité inter-radiale de l'accroissement des cernes et du nombre de cernes, une excentricité de la moelle et des formes perturbées. Une mortalité partielle importante du cambium n'empêche cependant pas la survie de l'arbre. Par exemple, après un événement traumatique, un arbre a survécu avec seulement 9 % de son cambium initial pendant une période de 975 années.

Les dimensions réduites des troncs correspondent sur les sections à des taux de croissance radiale très faible (0.1 à 1.4 mm/an avec un taux médian de 0.297 mm/an). Cette croissance est variable d'un rayon à l'autre sur une même section. L'interdatation qui, seule, permet de déterminer l'âge précis des arbres, est entravée par les caractéristiques du bois suivantes : une croissance radiale annuelle très faible, la présence de zones noircies par la présence de métabolites secondaires, de fréquentes fluctuations intra-annuelles de densité, la présence en grand nombre de faux cernes et de cernes partiellement absents.

2. Datation et âges des arbres (chapitres 7, 8 et 9)

Puisque l'interdatation n'était pas possible, d'autres méthodes ont été utilisées pour dater avec fiabilité les échantillons de bois comme la datation au radiocarbone par AMS de la moelle de cinq arbres. Ces datations donnent des âges compris entre 2520 et 685 BP. L'écart entre le nombre de cernes et la date radiocarbone la plus récente varie de 15 à 1792 ans selon l'arbre. Cet écart peut s'expliquer par trois raisons qui ne s'excluent pas entre elles : l'altération de la partie externe du tronc, la présence d'un nombre élevé de cernes absents et la possibilité que le tronc d'un arbre reste en place très longtemps après sa mort. Afin de savoir si les genévriers de Phénicie des falaises possèdent des cernes absents, la méthode du « wiggle-match dating » a été utilisée. La différence minimale entre le nombre de cernes compté et l'âge réel s'avère faible. Les troncs peuvent rester

très longtemps sur les parois après la mort de l'arbre et être érodés ce qui peut expliquer l'écart important entre le nombre de cernes comptés et la date radiocarbone. L'incertitude sur le nombre de cernes est faible. Les cernes absents sont possibles mais ils sont peu nombreux. Ces résultats nous permettent donc de mener une étude de l'âge des populations de genévriers de Phénicie.

Perspectives (1) : vers une chronologie de 2000 ans sur les *Juniperus phoenicea* de Méditerranée

Il existe un nombre élevé de vieux arbres dans plusieurs populations de falaise d'Ardèche. De tels arbres sont peu communs dans le bassin méditerranéen particulièrement à basse altitude. Ils pourraient permettre de construire une série chronologique d'un grand intérêt pour reconstruire le climat et l'environnement passés au moins au cours des 2000 dernières années. Mais les anomalies anatomiques des cernes des genévriers de Phénicie en falaise sont multiples et entravent l'interdatation. Afin de pallier le manque de connaissances en ce qui concerne la mise en place des cernes, nous avons mis en place deux expériences dont les résultats n'ont pas encore été traités. La première vise à interdater des genévriers de Phénicie qui se trouvent dans des conditions édaphiques moins contraignantes sur le plateau d'Ardèche méridionale (commune de Saint-Remèze) et la deuxième consiste à prélever des micro-carottes de façon répétée sur les mêmes arbres en falaise et en talus afin de connaître le calendrier de mise en place des cernes.

Dans le but de connaître la période de formation des cernes, des micro-prélèvements de bois ont été réalisés périodiquement sur neuf genévriers de Phénicie en talus et neuf en falaise. Les arbres sélectionnés ont des troncs les plus cylindriques possibles et sans cicatrice sur la zone de prélèvement. Les micro-prélèvements ont été effectués tous les quinze jours entre le 06 novembre 2013 et le 01 décembre 2014. L'écorce est préalablement grattée. Les micro-prélèvements sont effectués selon une spirale ascendante et sont séparés entre eux par une distance de 1.0 cm sur le côté et 1.0 cm vers le haut (Figure 14.1a). Cet intervalle permet d'éviter les déformations cambiales liées à la blessure causée, tout en restant suffisamment proche des micro-prélèvements précédents pour ne pas observer de variations de circonférence. Les micro-carottes de 2 mm de diamètre et d'environ 10 mm de longueur sont réalisées à l'aide d'un emporte-pièce inspiré d'un « increment puncher » (Forster *et al.*, 2000 ; Figure 14.1b). Les micro-carottes sont stockées dans un réfrigérateur. Afin de mesurer l'épaisseur des cernes, des photographies de coupes transversales des micro-carottes sont réalisées et le logiciel de traitement d'image ImageJ (v. 1.47r, National Institutes of Health, USA) sera utilisé pour obtenir les mesures (Figure 14.2).



Figure 14.1 : (a) Les micro-prélèvements sont effectués selon une spirale ascendante et sont séparés entre eux par une distance de 1.0 cm sur le côté et 1.0 cm vers le haut. (b) Micro-carotte de 2 mm de diamètre et d'environ 10 mm de longueur réalisée à l'aide d'un poinçon à bois.

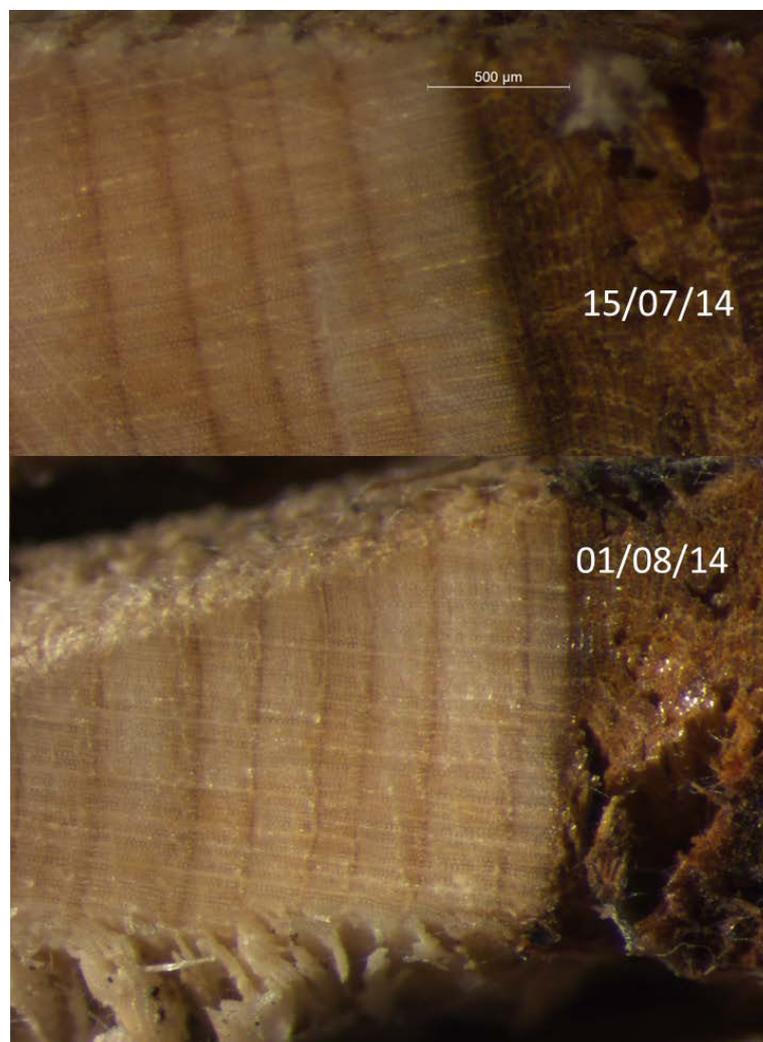


Figure 14.2 : Diagnostic visuel de l'apparition d'un nouveau cerne chez un genévrier de Phénicie de talus.

L'étude de la longévité et de la structure de population des genévriers de Phénicie de falaise a révélé des résultats essentiels quant à la compréhension du fonctionnement de ces populations. Au moment de leur mort, l'âge médian des arbres de falaise est de 324 ans alors que la moyenne est de 407 ans et 25 % des arbres ont un âge d'au moins 522 ans, l'âge maximal trouvé étant de 1500 ans. Une corrélation est mise en évidence entre l'âge des arbres et le diamètre basal maximal du tronc ($R^2 = 0.52$). Grâce à ce lien, nous pouvons étudier les populations de genévriers de falaises sans blesser les arbres à l'aide du diamètre maximal du tronc. Sur les huit falaises étudiées, *J. phoenicea* est l'arbre dominant. La régénération est active, comme l'atteste un nombre élevé de jeunes individus pour trois falaises qui semblent avoir subi des éboulements récents. Trois autres falaises présentent une proportion élevée d'individus plus âgés. Finalement, les gorges de l'Ardèche abritent des populations de *J. phoenicea* des falaises qui sont stables et contiennent toutes les classes d'âges, y compris des individus pluriséculaires et millénaires. Les individus de *J. phoenicea* sont parmi les arbres les plus vieux de France, voire d'Europe. En plus, les populations de *J. phoenicea* des escarpements rocheux sont, de toute évidence, parmi les plus anciennes de l'hémisphère Nord dans la mesure où, étant très difficilement accessibles, ce sont les seules à avoir échappé aux perturbations liées aux activités humaines.

Perspectives (2) : histoire des falaises à travers les traumatismes des arbres

Dans un environnement de falaise tel que les gorges de l'Ardèche, l'étude des cernes de *J. phoenicea* pourrait contribuer à identifier et dater des événements historiques de chutes de pierres, à déterminer les taux d'activité des chutes de pierres, et à déterminer la probabilité d'impact sur les arbres vivant en falaise (Stoffel *et al.*, 2010). Un des projets mis en route pendant ce doctorat est de tester l'utilisation de très vieux genévriers de Phénicie installés sur des falaises comme *proxy* pour compléter et améliorer le catalogue de sismicité sur des périodes temporelles longues de la sismicité historique. Le but de cette démarche est d'améliorer la connaissance de l'aléa sismique à l'échelle du Sud-Est de la France. Le **premier objectif** est de compléter les connaissances sur les populations des arbres des falaises et les connaissances sur la sismicité historique dans le Sud-Est de la France. Le **deuxième objectif** est de caractériser l'impact des aléas naturels et particulièrement des éboulements pouvant être liés aux séismes, sur le développement des populations de genévriers de Phénicie des falaises et sur des individus seuls. Pour cela, des prélèvements d'arbres morts sur les parois seront effectués afin d'obtenir par la suite des datations radiocarbone permettant de dater les événements qui ont causé la mort de l'arbre. Cette étape est indispensable pour une interprétation la plus juste possible des données dendroécologiques. Le **troisième objectif** est de tester l'utilisation de ces arbres comme *proxy* pour améliorer le catalogue de sismicité sur des périodes temporelles

longues, afin d'améliorer la connaissance de l'aléa sismique régional du Sud-Est de la France. Le **quatrième objectif** est d'étendre l'utilisation de ces arbres comme *proxy* à d'autres sites. Ce travail préliminaire devrait ainsi permettre de tester l'intérêt de ces marqueurs biologiques en tant que *proxy* pour une reconstitution à plus grande échelle des aléas naturels/sismiques en France voire en Europe péri-méditerranéenne.

Même si à l'échelle mondiale, le Sud-Est de la France est caractérisé par une sismicité faible à modérée, elle n'en demeure pas moins, à l'échelle nationale, l'une des régions les plus concernées par le risque sismique. Comme en témoigne son histoire, sa sismicité historique y est une des plus importantes du territoire métropolitain, avec depuis le XV^{ème} siècle, plusieurs séismes d'intensité égale ou supérieure à VII-VIII MSK (Lambesc en 1909 (VIII-IX), région de Manosque en 1509 et 1708, atteignant VII pour les essais de Tricastin : 1773, 1873, 1934-1936 (dont le séisme de 1873 : Intensité VII). Si l'intensité des séismes historiques est relativement élevée dans le Sud-Est de la France (intensité maximale de VII à IX et périodicité séculaire), ce domaine ne subit qu'une faible microsismicité. L'origine et les caractéristiques de cette sismicité et la prise en compte de ce risque étaient, jusqu'à peu, mal connus. Or comment appréhender le risque sismique dans des régions à aléa modéré ? Les études engagées ces dernières années par différents organismes de recherche ont contribué à répondre à certaines de ces questions – au moins partiellement – par une meilleure compréhension du comportement sismogénique des failles notamment en Provence (souvent par l'utilisation de démarches consistant à croiser les approches géologiques et géophysiques) (Bellier, 2009 ; 2011 ; 2014). Toutefois, même si nous avons beaucoup progressé en ce qui concerne la prise en compte de l'aléa régional (connaissance « des failles » (localisation, vitesse) et de leurs séismes potentiels (magnitude et récurrence) (Chardon *et al.*, 2005 ; Cushing *et al.*, 2008), le catalogue de sismicité reste très incomplet voire inexistant pour les périodes anciennes alors même qu'il est relativement fiable et complet pour les quelques 200 à 300 dernières années.

Les genévriers de Phénicie de falaise vont être testés comme *proxy* des aléas sismiques passés. Pour cela plusieurs hypothèses, fondées sur des marqueurs directs ou indirects, seront testées. Tout d'abord, les éboulements dus à des secousses sismiques ont probablement un impact direct au niveau des populations d'arbres ou des individus. Les éboulements consécutifs à une secousse peuvent conduire, sur une même paroi, à la mort d'une population d'arbres ou à la destruction d'importantes parties de certains sujets (casse de branches importante). Sur ces sujets impactés, on s'attend à ce qu'une fraction importante du cambium ne soit plus active. Ces périodes affectées par une mortalité cambiale importante peuvent être le témoignage de stress relatifs à des aléas naturels et plus particulièrement à des aléas sismiques. Cette mort de secteurs cambiaux ou de l'arbre en

entier serait liée à la mise à nu de racines (= déchaussement du sujet) ou bien à la mort des branches causée par des éboulements. Lorsque plusieurs individus morts d'une même falaise sont recueillis, la datation de la mort des arbres peut être établie par datation ^{14}C réalisée soit sur les derniers cernes formés par l'arbre, soit sur la moelle (= la naissance de l'arbre) en tenant compte de l'âge de l'arbre au moment de sa mort (obtenue par comptage des cernes). Les marqueurs indirects de tels événements sont matérialisés par l'émergence de nouvelles cohortes d'arbres sur la paroi décapée par un éboulement. Suite à l'éboulement, apparaissent des zones de falaise où se concentrent des classes d'âge particulières : falaises avec fortes concentrations de vieux arbres (« hospices »), et falaises avec de nombreux jeunes (« pouponnières »).

L'Ardèche est une région à aléa sismique faible, mais un séisme de magnitude supérieur à quatre a secoué la région, le 3 août 2011 en provoquant, à une échelle locale des chutes de blocs. Des chutes de blocs à plus grande échelle pourraient être consécutives à un événement sismique régionalement important et produire les impacts décrits ci-dessus sur la population d'arbres étudiée. Pour réaliser cette étude, nous avons à notre disposition de nombreuses sections de tronc, pour lesquelles des variables morphologiques et environnementales ont été récoltées, qui permettraient de faire de nouvelles datations au ^{14}C .

Les individus très vieux sur les parois rocheuses ont des caractéristiques visuelles communes. Ces caractéristiques nous ont permis de repérer au niveau d'autres localités (gorges du Verdon, gorges de Galamus et les parois des cluses de Chabrières) des arbres d'apparence âgée. Les résultats sur les arbres prélevés confirment notre méthodologie de repérage de vieux individus avec des âges compris entre 336 et 1342 ans. Les caractéristiques qui permettent d'identifier les vieux arbres sont de bons indicateurs (port horizontal ou inversé, tronc et branches torsadés, mortalité de l'appareil aérien importante, taille inférieure à 2 m avec un tronc large, écorce partiellement décapée). Vu la superficie des parois rocheuses verticales que couvrent les gorges du Verdon, elles semblent offrir un potentiel comparable à celui des gorges de l'Ardèche à abriter de nombreux arbres pluri-centenaires et millénaires. Au contraire, les sites présentant une forte anthropisation alentour et qui ont subi des feux récents au pied de la falaise comme le Massif de la Sainte Baume sont caractérisés par l'absence de vieux arbres en parois. En conclusion, les escarpements rocheux du sud de la France sont des milieux propices au développement et à la survie d'arbres pluriséculaires tels que les genévriers de Phénicie. La longueur des gorges ne semble donc pas influencer la présence ou l'absence de vieux individus, c'est plutôt la verticalité, l'inaccessibilité et le fait de se trouver à l'abri des incendies qui sont les critères importants. Ces arbres d'exception font partie intégrante du paysage et de la

biodiversité des parois rocheuses du sud de la France, constituant à l'échelle des parois, des peuplements arborés remarquables, témoins de l'histoire environnementale des derniers millénaires. Avec la potentialité de ces arbres à vivre sur des temps très longs, les mécanismes qui leur permettent de survivre dans ces environnements contraignants méritent d'autant plus d'être étudiés.

Perspectives (3) : projet d'inventaire et premiers résultats

Les falaises sont des milieux qui, depuis plusieurs décennies, sont le cadre d'activités récréatives et sportives comme l'escalade qui demandent de plus en plus d'espace et peuvent représenter une gêne, voire une menace pour les espèces qui y vivent. La conservation de ces milieux et des arbres de parois est une priorité face à ces nouvelles perturbations anthropiques engendrées par le tourisme de masse (attiré par le potentiel panoramique de ces sites) et la démocratisation des activités sportives qui ont lieu sur les parois rocheuses. Il s'agit ici d'assurer la conservation du genévrier de Phénicie en falaise et sa prise en compte lors de décisions d'aménagement ou d'activités récréatives. Dans cette optique, un recensement des genévriers de Phénicie est mis en place, et une plaquette est créée pour faciliter l'identification de cet arbre en parois et mettre à contribution toutes les personnes susceptibles d'aider (**Annexe H**). Grâce aux prospections, à une recherche bibliographique, à des recherches sur internet et la contribution de bénévoles, un tableau récapitulatif des sites prospectés, des sites à prospecter avec la présence ou l'absence de genévriers de Phénicie et des vieux genévriers de Phénicie au niveau de leur paroi pu être réalisé et devra être progressivement complété (**Annexe I**).

3. Absorption foliaire, morphologie des feuilles et mycorhizes (chapitres 10, 11 et 13)

L'une des principales contraintes en falaise étant le manque d'eau, notamment pendant la période estivale, nous nous sommes intéressés à différents paramètres environnementaux, morphologiques et physiologiques. La morphologie des feuilles du genévrier de Phénicie lui procure une protection vis-à-vis de la sécheresse avec des feuilles de petite taille en écailles avec une cuticule épaisse qui se chevauchent et dont la surface adaxiale est protégée car elle est accolée à la tige. Les stomates s'y rencontrent en plus grand nombre, le reste étant situé au niveau de la zone de chevauchement sur le côté de la feuille opposé à la tige. La comparaison entre des arbres en falaise et des arbres situés au

Le pied de la falaise en talus montre que le nombre de stomates et leur densité, la transpiration nocturne et la conductance stomatique nocturne sont moindres en falaise. Par contre, la masse foliaire par unité de surface (LMA) est plus importante pour les feuilles des arbres de falaise.

Pour aller plus loin (1) : caractéristiques des feuilles à chaque saison

La masse foliaire par unité de surface et la teneur en eau des feuilles montrent, quelle que soit la saison, une différence significative entre les arbres de talus et les arbres de falaise qui rappellent la différence trouvée dans le chapitre 10 ($P < 0.001$; Fig. 14.3 et 14.4). La proportion d'eau contenue dans les feuilles des genévriers de Phénicie de falaise est moins importante. Ces résultats montrent que les différences trouvées en été au niveau des feuilles entre les deux milieux sont présentes en toute saison. Les feuilles de *J. phoenicea* présentent différentes caractéristiques d'évitement de la sécheresse et certaines de ces caractéristiques sont plus marquées chez les individus en falaise.

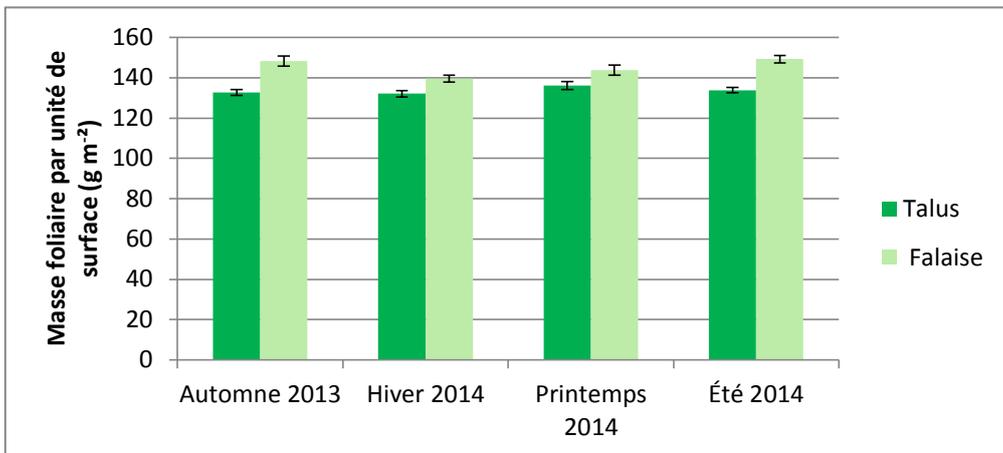


Figure 14.3 : Masse foliaire par unité de surface chez *J. phoenicea* en talus et en falaise pour les quatre saisons.

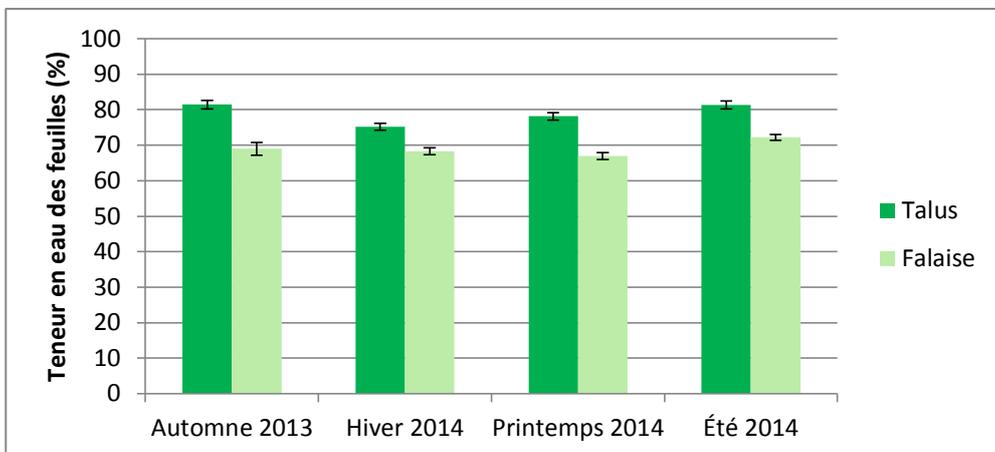


Figure 14.4 : Teneur en eau des feuilles de *J. phoenicea* en talus et en falaise pour les quatre saisons.

L'étude des précipitations de la période estivale (juin, juillet et août) dans les gorges de l'Ardèche au cours des 11 dernières années met en évidence que 72 % des événements pluvieux sont inférieurs à 5 mm et représentent 21 % du total des précipitations. La durée maximale moyenne entre deux pluies supérieures à 5 mm est de 30.7 jours et la durée moyenne est de 11.6 jours. En falaise, les pluies inférieures à 5 mm ne permettent pas de recharger en eau les fissures de la roche. Pourtant, ces petites pluies combinées au brouillard et à la rosée constituent pendant les périodes sèches une quantité d'eau substantielle permettant de mouiller les feuilles des arbres des falaises alors qu'elles n'atteignent pas leurs racines.

Dans ce contexte, nous avons étudié la capacité d'absorption de l'eau par les feuilles. Pour la mettre en évidence sur les arbres en falaise et sur le talus, des mesures sont réalisées au printemps et en été. Au printemps, une différence significative est observée entre les arbres sur le talus et ceux en falaise avec une capacité d'absorption par les feuilles de l'eau (*Uptake*) et une augmentation de la teneur en eau des feuilles (% LWC) supérieures pour les arbres en falaise (*Uptake* : 0.724 mg cm⁻² pour les individus du talus et 0.920 mg cm⁻² pour les individus de falaise ; % LWC : 5.98 % pour les individus du talus et 8.26 % pour ceux de falaise). En été, cette différence n'est pas retrouvée. Néanmoins, les précipitations survenues pendant le mois précédant l'expérience expliquent l'absence de différence pour l'été. L'absorption foliaire de l'eau est plus élevée lorsque les précipitations sont moins importantes, ce qui était le cas au printemps. Quelle que soit la saison, la teneur initiale en eau des feuilles (LWC) est toujours plus faible pour les individus en falaise.

Pour confirmer nos résultats, une autre expérience, sur des plants en serre, a été mise en place. Les mêmes mesures que précédemment sont réalisées sur des plants soumis ou non à différents degrés de stress hydrique au niveau des racines. L'augmentation de la teneur en eau des feuilles (% LWC) augmente avec le niveau de stress hydrique jusqu'à 36 % pour les plants les plus stressés. Pourtant, la capacité d'absorption de l'eau par les feuilles (*Uptake*) n'augmente pas avec le stress hydrique. Néanmoins, cette capacité est plus importante chez les plants stressés (quel que soit le stress) par rapport aux non stressés. La teneur initiale en eau des feuilles diminue avec le stress hydrique. Finalement, les feuilles de *J. phoenicea* sont perméables à l'eau quel que soit le contenu en eau des feuilles et le statut hydrique de la plante.

Nous avons testé la capacité d'absorption d'eau par les feuilles du genévrier de Phénicie en fonction du stress hydrique au niveau des racines ou non et en fonction de l'exposition de la couronne ou non à un brouillard. Les bénéfices physiologiques sont testés sur une période de 24 jours. (i) La mesure du changement à court terme du potentiel hydrique et de la teneur en eau des feuilles après exposition au brouillard ou non sur des plants stressés de façon hydrique au niveau

des racines montre, pour les plants exposés au brouillard, une amélioration du statut hydrique de la plante immédiatement après une exposition au brouillard avec un changement de 0.52 MPa du potentiel hydrique et un changement de 7.5 point de la teneur en eau des feuilles (LWC). (ii) Le suivi temporel des performances physiologiques des plants ne montre pas de différence entre les arbres exposés au brouillard et ceux qui ne le sont pas lorsqu'ils ne sont pas stressés au niveau des racines. Pour les plants privés d'eau au niveau des racines, il y a une baisse moins importante des paramètres d'échanges gazeux (capacité photosynthétique, conductance stomatique et transpiration), du potentiel hydrique de base et à midi, et de la teneur en eau des feuilles quand les arbres sont exposés de façon répétée à un brouillard. À la fin de l'expérience, aucune baisse de la mesure de la fluorescence de la chlorophylle n'est constatée lors d'une exposition au brouillard. Par contre, la baisse de cette mesure sur les plants non exposés au brouillard et stressés au niveau des racines montre une dégradation du photosystème II. Finalement, nous avons mis en évidence dans cette étude que la capacité d'absorption de l'eau par les feuilles de *J. phoenicea* est un mécanisme important qui affecte la balance en eau et en carbone de façon positive lors d'un stress hydrique et que le statut en eau de cette plante peut s'améliorer immédiatement après un événement de mouillage de feuille.

Pour aller plus loin (2) : absorption foliaire chez d'autres espèces méditerranéennes

La possibilité de pouvoir comparer la capacité d'absorption foliaire du genévrier de Phénicie à celle d'autres espèces méditerranéennes qui peuplent les garrigues et qui sont retrouvées au pied de la falaise (*Quercus ilex*, *Buxus sempervirens*, *Pistacia terebinthus* et *Phillyrea latifolia*) est essentielle. Les trois premières espèces citées se retrouvent également en falaise (au niveau de petits trous et de petites anfractuosités pour *Buxus sempervirens* et *Pistacia terebinthus*, et sur des replats avec un sol plus profond pour *Quercus ilex*). Les résultats de l'expérience menée sur ces espèces sont illustrés dans la figure 14.5. Pour toutes ces espèces ligneuses, nous trouvons que l'augmentation de la teneur en eau des feuilles (% LWC) est différente de 0 % ($P < 0.001$) et que la capacité d'absorber de l'eau après immersion (*Uptake*) est différente de 0 $\text{mg H}_2\text{O cm}^{-2}$ ($P < 0.001$), donc toutes les espèces étudiées ont des feuilles qui sont perméables à l'entrée d'eau. Il s'agit donc d'espèces susceptibles de bénéficier d'événements qui mouillent les feuilles et pourraient entraîner une amélioration de leur statut hydrique lors de périodes de sécheresse. Des tests statistiques il ressort que toutes les espèces connaissent une augmentation de la teneur en eau de leurs feuilles et une capacité d'absorption foliaire de l'eau similaires sauf *Pistacia terebinthus* (seule espèce, parmi celles étudiées, qui a des feuilles caduques) qui est différent de toutes les autres espèces pour ces deux traits ($P < 0.01$; à l'exception de la mesure de l'*Uptake* pour *Phillyrea latifolia*).

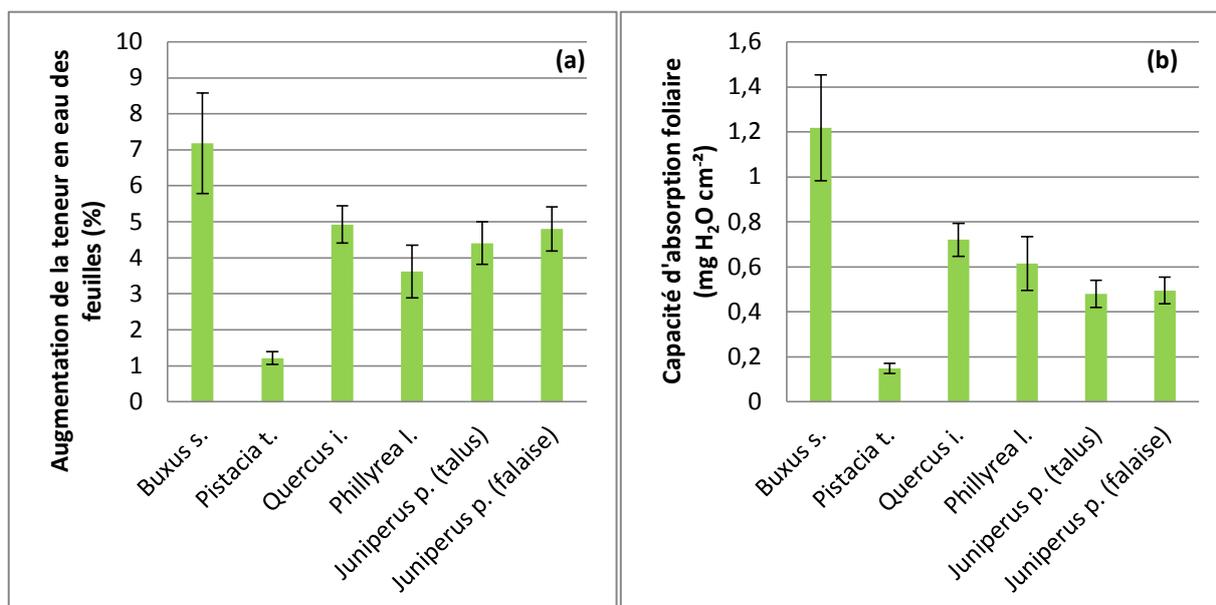


Figure 14.5 : Absorption de l'eau par les feuilles photosynthétiques de *Buxus sempervirens*, *Pistacia terebinthus*, *Quercus ilex*, *Phillyrea latifolia* et *J. phoenicea* après submersion dans de l'eau distillée pendant 180 min. (a) La moyenne \pm SEM de l'augmentation de la teneur en eau des feuilles. (b) La moyenne \pm SEM de la quantité d'eau absorbée par les feuilles standardisée par la surface foliaire projetée.

Perspectives (4) : devenir de l'eau absorbée par les feuilles

Dans les deux contextes édaphiques étudiés, l'absorption foliaire est possible. Néanmoins, il est fondamental de comprendre le devenir de l'eau absorbée par les organes assimilateurs et de préciser la quantité d'eau absorbée. Il est possible de connaître la proportion d'eau absorbée par les feuilles et retrouvée dans les différentes parties de la plante à l'aide des dosages isotopiques de l'eau. Pour cela, il est envisageable d'exposer la partie aérienne d'un premier lot de plants à un brouillard enrichi en deutérium et/ou en ^{18}O et un deuxième lot à un brouillard d'eau non enrichie en isotope stable. L'extraction d'eau contenue dans les feuilles, les tiges et les racines peut se faire par la méthode d'extraction cryogénique à vide (Ehleringer *et al.*, 2000). Les parties des plantes prélevées pour analyses isotopiques sont conservées par congélation. L'eau en est ensuite récupérée à l'aide d'un dispositif d'extraction cryogénique sous vide et la teneur en isotope stable de l'hydrogène et de l'oxygène de l'eau peut être mesurée à l'aide d'appareil laser à partir d'échantillons de 0.2 à 0.5 ml. Selon les résultats obtenus, il est possible de poursuivre les investigations par des analyses isotopiques des eaux de pluie et de brouillards en comparant les rapports isotopiques dans les différents organes des plantes, pour quantifier précisément la part d'eau provenant des brouillards et des pluies dans la plante pendant la saison sèche. Enfin, pour connaître les voies d'absorption de l'eau par les feuilles et comprendre les mécanismes qui interviennent, il est possible d'observer sous microscope à fluorescence des feuilles préalablement plongées dans une solution de traceur apoplastique fluorescent (Eller *et al.*, 2013, 2016).

De nos résultats ressort la nécessité de la prise en compte de la capacité d'absorption de l'eau par les feuilles au sein des écosystèmes marqués par des sécheresses. Pourtant cette capacité est rarement abordée dans les études. Alors que la fréquence, la durée et l'intensité des sécheresses dans cette région devraient augmenter au cours des prochaines années (Sheffield et Wood, 2008 ; IPCC, 2013 ; Polade *et al.*, 2014), l'intégration des précipitations occultes dans les études futures permettrait de rendre compte fidèlement des conditions influençant la survie et la croissance des plantes dans des zones exposées à des sécheresses prolongées.

Il existe une forte diversité et une forte richesse au sein des communautés de champignons mycorhiziens à arbuscules et nos résultats montrent la présence de communautés similaires à celles des milieux arides et semi-arides, ce qui nous permet de dire qu'elles jouent probablement un rôle favorable dans l'apport en eau et en nutriments pour les arbres en falaise.

4. Survivre sur le temps long en falaise (parties 2 et 3)

Loehle (1988) a montré que l'âge maximal moyen de 55 espèces de Gymnospermes atteignait 595 ans et était supérieur à celui atteint par 60 espèces d'Angiospermes (248 ans). Cette longévité élevée est due, en grande partie, à trois genres de la famille des Cupressacées que sont *Cupressus*, *Juniperus* et *Thuja*, ainsi qu'au genre *Pinus* qui appartient à la famille des Pinacées. Les individus les plus longévifs de ces genres, dont l'âge peut dépasser le millénaire, se trouvent généralement sur les parois et les affleurements rocheux dans des conditions de vie sévères. Chez la majorité des espèces ligneuses, les principales causes de mortalité sont : la sénescence, c'est-à-dire une diminution progressive de la survie et de la fécondité résultant de la détérioration des fonctions physiologiques (Ricklefs et Miller, 2005), les attaques biotiques et les contraintes abiotiques (Larson, 2001), telle que la sécheresse qui, que ce soit en falaise ou ailleurs, est une cause de mortalité importante, notamment sous climat méditerranéen.

4.1 L'inaccessibilité des falaises

Les parois rocheuses verticales sont des habitats difficiles d'accès. Jusqu'ici, tout laisse à penser que les genévriers de Phénicie ont plutôt été épargnés par les activités anthropiques et les feux alors qu'ils se trouvent dans des régions à forte fréquentation humaine. L'inaccessibilité de ces falaises à l'homme et même aux gros herbivores permet le développement et la persistance d'individus pouvant atteindre des âges considérables. Comme nous l'avons dit précédemment, ces milieux préservés de la civilisation humaine sont rares. Néanmoins, ces peuplements sont vulnérables à l'augmentation de la fréquentation touristique de ces espaces naturels.

4.2 Le genévrier de Phénicie, une espèce pionnière ?

Le genévrier de Phénicie est considéré comme une espèce pionnière (Rameau *et al.*, 2008) ; c'est une espèce capable de coloniser un milieu instable et aux conditions édaphiques et climatiques difficiles. Il est capable de se développer dans des anfractuosités de la roche où le sol est squelettique et très pauvre en matière organique et il tolère des variations extrêmes dans l'approvisionnement des ressources. Cependant, à côté de son caractère pionnier, cette espèce affiche une présence quasi-systématique et durable dans les habitats rocheux et escarpés des falaises méditerranéennes. Ces milieux ne s'inscrivent pourtant pas réellement dans une série évolutive marquée par des stades successifs de végétation car le manque de microsites favorables, dû à la compacité du substrat et à l'absence de sol, rend celle-ci improbable. Dans ces conditions, ces arbres ne souffrent pas des

phénomènes de compétition. Il est possible que d'une manière générale les falaises soient les milieux primaires de *J. phoenicea* et qu'ils colonisent d'autres milieux méditerranéens tels que les garrigues ou autres milieux qualifiés de dégradés. En effet, leurs capacités colonisatrices (zoochorie, développement rapide des racines, héliophilie, etc.) leur permettent de jouer un rôle de pionnier dans d'autres milieux que les falaises. Néanmoins, ils sont rapidement éliminés de ces milieux par les espèces plus compétitives (*Quercus ilex* et *Quercus pubescens*).

Perspectives (5) : histoire des arbres par la génétique

Une étude génétique permettrait de comprendre l'histoire des genévriers de Phénicie et de savoir si les arbres des parois ont contribué aux populations hors parois ou inversement. À une échelle géographique plus large, la compréhension des liens éventuels entre les parois du sud de la France pourraient être établie. En plus, une étude génétique permettrait de préciser si les troncs des arbres multicaulés appartiennent bien à un unique individu ou à plusieurs individus dont les bases se seraient soudées entre elles.

4.3 Un faible taux de croissance

En général, les individus longévifs à croissance lente semblent être efficaces dans la mise en place de mécanismes de défense qui limitent les agressions causées par les parasites et les ravageurs. Ces arbres ont développé une barrière chimique par allocation d'une partie de leurs ressources à la production de métabolites secondaires tels que les substances inhibitrices ou toxiques pour les pathogènes (Merrill, 1992). L'odeur puissante et la présence de taches foncées sur les sections transversales de tronc de genévrier de Phénicie témoignent de ces composés dont certains ont été mis en évidence par Runeberg (1960). Le faible taux de croissance peut également contribuer au développement d'une barrière physique en augmentant la dureté du bois (Venet et Keller, 1987) et la résistance mécanique de celui-ci par rapport à des arbres à croissance rapide. Il conduit aussi à des individus de plus petite taille, diminuant ainsi sur eux les contraintes liées à la gravité avec notamment une moins grande prise au vent. La combinaison de cette résistance mécanique et d'une taille réduite procure une diminution de la contrainte mécanique (Larson, 2001) qui leur permet de persister sur les falaises pendant plusieurs siècles.

Perspectives (6) : métabolites secondaires

L'étude des métabolites secondaires permettrait de répondre aux questions suivantes : quelles sont ces molécules de défense contre les prédateurs et la sécheresse, en quelles quantités sont-elles émises ou stockées ? Existe-t-il des différences entre les arbres des parois et les arbres localisés à proximité sur des sols plus profonds ? Cet investissement en métabolites secondaires est-il une spécificité des arbres des parois ?

4.4 Ressources et mortalité partielle

En parois, les éboulements sont une cause de décès importante chez les ligneux. Ils peuvent, soit détruire les jeunes plantules (Matthes et Larson, 2006), soit mettre à nu les racines ou détruire une partie du houppier chez les plantes adultes (Mandin, 2005 ; Larson, 2001). Ces arbres des parois verticales subissent d'autres contraintes liées à la verticalité du milieu et aux phénomènes d'érosion (érosion éolienne et ruissellement) qui entraînent un rajeunissement de la paroi et s'opposent à la mise en place d'un sol ou ne permettent l'établissement que de sols très peu développés. Ces sols squelettiques se mettent en place uniquement au niveau des fissures, des vires et des replats, ce qui, ajouté à la compacité du substrat, n'offre aux arbres qu'un espace racinaire limité. Il en résulte que ces ligneux ont dû mettre en place des stratégies de vie permettant de faire face aux problèmes d'allocation de ressources très limitées dont l'utilisation doit être optimisée.

Matthes *et al.* (2002) ont construit un modèle conceptuel de la fonction écologique de la formation de bandes de tronc qui résultent de la mortalité partielle de l'appareil aérien et du cambium. Ce modèle est illustré dans la figure 14.6 où deux cas de réservoir sont proposés avec pour le premier un réservoir stable tant temporellement que spatialement et un deuxième instable qui peut changer à tout moment. De ce modèle ressort, dans le premier cas, lorsque l'arbre a atteint la limite maximale des ressources exploitables, qu'il peut soit diminuer sa croissance, soit étendre son système racinaire dans le but de trouver de nouvelles ressources soit, dans le cas le plus extrême, mourir. Dans le deuxième cas, lorsque la quantité de ressources disponibles diminue d'un coup à la suite d'un événement catastrophique, l'arbre peut soit mourir en entier ou mourir en partie ce qui permet au reste de la plante de survivre avec des ressources plus faibles. Cette dernière possibilité fait intervenir la mortalité partielle du cambium et de l'appareil aérien. Matthes *et al.* (2002) pensent que de telles hétérogénéités au niveau des ressources apparaissent principalement dans des terrains rocailloux avec peu de sol ou dans les déserts, habitats où de nombreuses espèces avec des bandes de troncs sont retrouvées.

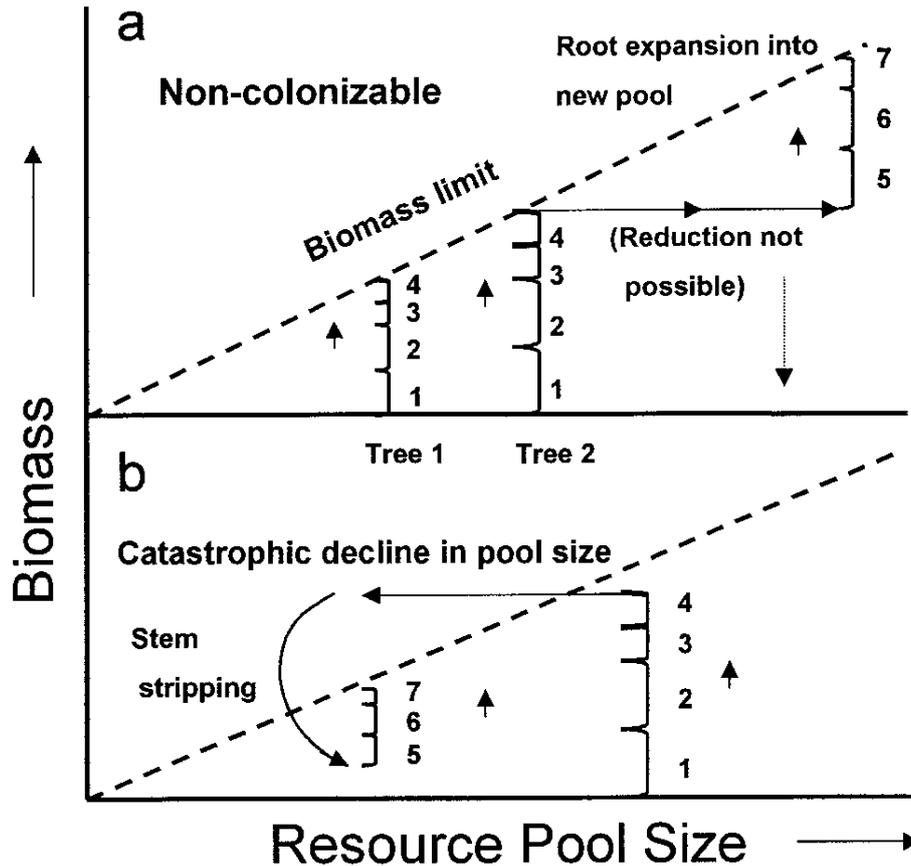


Figure 14.6 : L'axe des abscisses représente la taille du réservoir de ressources qui est disponible pour une plante. La biomasse de la plante est reportée sur l'axe des ordonnées. Le maximum de biomasse qu'une plante peut accumuler en exploitant le réservoir de ressources à un endroit donné est représenté par une ligne pointillée, sachant que la production de biomasse au-delà de celle permise par le réservoir est impossible.

(a) Le réservoir est homogène et sa taille ne peut pas changer sauf si la plante est capable de produire des racines ou d'autres structures qui permettent à la taille du réservoir d'augmenter. N'importe quel site quelle que soit sa limite de biomasse peut être colonisé (par exemple, par les arbres 1 et 2). La biomasse de l'arbre augmente au fur et à mesure, il utilise donc une proportion plus élevée de ressources disponibles jusqu'à se rapprocher de la limite maximale. Une fois la limite atteinte, la plante doit commencer à grandir très lentement, mourir (arbre 1) ou développer un système racinaire qui exploite ainsi un nouveau réservoir de ressources (arbre 2).

(b) Le réservoir de ressources n'est pas homogène dans le temps et dans l'espace. Mais dans certains habitats, par exemple les habitats rocheux, la variabilité spatiale de la surface exploitée est importante et des parties du réservoir de ressources peuvent, à cause de la sécheresse ou de chutes de pierres, disparaître instantanément à n'importe quel moment du développement des plantes. De tels événements catastrophiques sont schématisés par un mouvement vers la gauche suivant l'axe des abscisses. L'arbre qui était en équilibre avec son réservoir de ressources est soudainement trop large pour son réservoir. Deux possibilités s'offrent à lui : la mort ou l'abscission de biomasse qui est rendue possible par la nature catastrophique de l'événement. La biomasse totale qui a besoin de ressources se retrouve alors à un niveau viable par rapport aux ressources disponibles. Une fois que la mortalité partielle est mise en place, la partie de l'arbre restante a accès à la totalité du réservoir de ressources et pendant les premières années la croissance peut s'en trouver accélérée. D'après [Matthes et al. \(2002\)](#).

La mortalité partielle de l'arbre est probablement possible à cause de la sectorisation du système hydraulique qui rend indépendants les différents secteurs constituant l'arbre. Ainsi, lors d'un événement traumatique, la totalité de l'arbre n'est pas obligatoirement affectée et seule une portion de celui-ci mourra. Cela rend l'arbre moins vulnérable à des événements qui, chez des espèces non sectorisées, entraîneraient la mort. Compte tenu de la forte hétérogénéité de la face de la falaise (Larson *et al.*, 2000b), il est possible que des sécheresses prolongées limitent les ressources en eau au niveau de certaines racines uniquement. Dans ce cas, l'embolie du xylème n'est restreinte qu'à un secteur car la circulation de la sève ne se fait pas latéralement (Mandin, 2006). Finalement, la sectorisation du système hydraulique, la multicaulie, la capacité du cambium à mourir partiellement jouent des rôles fondamentaux dans la survie et la longévité des *J. phoenicea* de falaise, en limitant les problèmes liés à la disponibilité des ressources, à la sécheresse et aux éboulements qui sont certainement les causes majeures de mortalité de ces arbres. De plus, la mortalité partielle du cambium réduit les contraintes liées à la gravité en diminuant l'accumulation de la biomasse puisqu'il y a une réduction de la productivité primaire, ce qui engendre avec l'âge la diminution de la demande en nutriments et la limitation de l'augmentation globale de la taille de l'arbre.

Perspectives (7) : sectorisation du système vasculaire hydraulique

Une des questions soulevée par cette capacité de sectorisation du système vasculaire hydraulique du genévrier de Phénicie est de déterminer si cette capacité est commune aux espèces retrouvées en falaise comme *Taxus baccata*, *Amelanchier ovalis*, *Pistacia terebinthus* et *Buxus sempervirens*. Au niveau fonctionnel, l'absence de circulation de la sève brute entre deux unités hydrauliques indépendantes est un point important. Une étude anatomique poussée en relation avec l'étude architecturale et des comparaisons anatomiques du bois inter-individus pourraient apporter une meilleure compréhension de cette sectorisation.

Pour les problèmes de ressources hydriques, le genévrier de Phénicie semble très bien adapté. En premier lieu, nos expériences de stress hydrique en conditions contrôlées montrent que les genévriers de Phénicie dès un très jeune âge (cinq ans) peuvent survivre lors d'un stress hydrique très sévère sur une période de plus de trois semaines. Ensuite, les feuilles de *J. phoenicea* présentent différentes caractéristiques d'évitement de la sécheresse qui limitent les pertes en eau. Ces caractéristiques sont exacerbées sur les individus de falaise. Notre étude montre que les événements de mouillage des feuilles ont des bénéfices sur le statut hydrique des *J. phoenicea* à court terme et lorsque ceux-ci se répètent, ils ont des effets positifs sur les paramètres écophysologiques à plus long terme.

4.5 L'allocation d'énergie et de carbone

L'allocation d'énergie et de carbone pour la croissance, la reproduction et la production de métabolites secondaires est un sujet qui mériterait des études approfondies. Il s'agirait de savoir quelle est la balance entre métabolisme primaire et métabolisme secondaire. Les ressources entre les genévriers en talus et ceux en falaise ne sont pas les mêmes. Il est probable que le faible taux de croissance des arbres en falaise en soit l'une des conséquences. Pour étudier cette allocation plusieurs expériences ont été mises en place et sont présentées dans les perspectives de recherches 8 et 9. Auparavant, nous nous sommes intéressés à la longévité des feuilles du genévrier de Phénicie en fonction de son milieu de vie. L'âge maximal des feuilles est mesuré à partir de rameau prélevé sur des arbres de plateau, de talus et de falaise. Là où les dernières feuilles encore fonctionnelles sont présentes, une coupe transversale de la tige est réalisée et le nombre de cernes y est dénombré (par milieu n=67). La moyenne de l'âge maximal des feuilles est différente significativement ($P < 0.001$) entre les arbres de falaise (4.8 ± 0.096 ans) et ceux au niveau du talus (3.8 ± 0.090 ans) et entre les arbres de falaise et ceux de plateau (3.8 ans ± 0.073 ans). Il y a un décalage dans la distribution de l'âge des feuilles des arbres de falaise dont les feuilles ont des longévités supérieures à celles des deux autres milieux (Fig. 14.7). Le taux de renouvellement des feuilles est plus faible en falaise ce qui permet certainement une économie des nutriments. Or, en falaise, le flux de nutriments est reconnu pour être plus faible (Larson *et al.*, 2000b). Les feuilles de *J. phoenicea* ne tombent pas, mais restent accolées à la tige après leur brunissement et forment une protection autour de la tige. *J. phoenicea* est connu pour la résorption des nutriments de ces feuilles (Kutbay *et al.*, 2005). Même si ce phénomène n'est pas propre aux arbres de falaises, il induit une économie importante pour ces derniers.

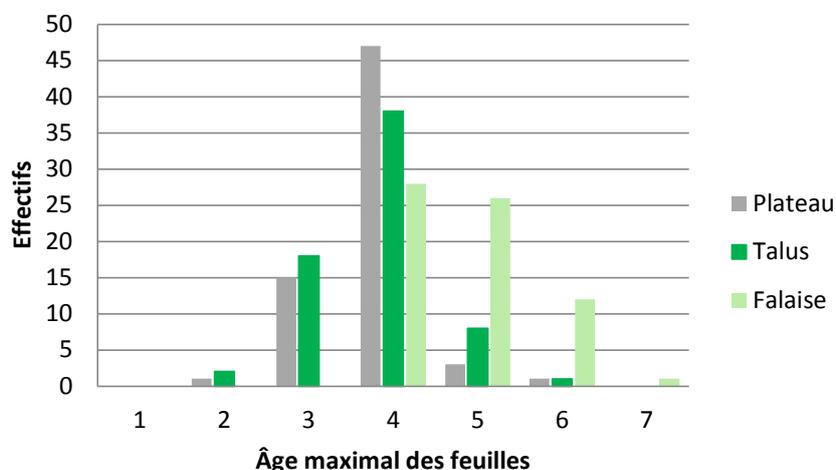


Figure 14.7 : Distribution de l'âge maximal des feuilles en fonction du milieu de vie du genévrier de Phénicie.

Perspectives (8) : étude comparative du fonctionnement physiologique des *J. phoenicea* en fonction du milieu

Pour se maintenir et se développer dans les milieux particulièrement difficiles que constituent les falaises, les genévriers de Phénicie, tels que l'on peut en rencontrer dans les gorges du Verdon ou de l'Ardèche, doivent adopter des stratégies de développement particulièrement originales. En effet, les conditions édapho-climatiques au niveau des falaises sont très contraignantes (absence de sol et ressources limitées), rendant la croissance en diamètre de ces arbres extrêmement lente. Les processus écophysologiques de croissance, d'alimentation en eau, d'allocation de carbone entre croissance de l'appareil aérien, croissance racinaire, reproduction et émission de composés chimiques secondaires n'ont été que très peu étudiés jusqu'ici et constituent un sujet de recherche fondamentale aussi intéressant qu'original, d'autant plus que ces arbres font preuve d'une longévité exceptionnelle. La connaissance fine de ces adaptations est cruciale si l'on veut, à une échelle plus globale, comprendre comment des organismes végétaux non seulement peuvent s'adapter à leur environnement mais encore y survivre pendant plus d'un millénaire.

Ces genévriers constituent ainsi un modèle de choix pour ce type d'étude, malgré leur difficile accessibilité. La compréhension de ces adaptations écophysologiques à ces conditions stressantes du milieu et notamment des performances photosynthétiques en termes d'échanges gazeux, de rendement quantique de la photosynthèse par mesure de la fluorescence de la « chlorophylle a » et du fonctionnement hydrique de ces arbres est fondamentale. Nous avons réalisé un suivi sur une année du comportement écophysologique du genévrier de Phénicie dans le cadre d'une étude comparative entre les individus des falaises et les individus installés dans de meilleures conditions environnementales (température, humidité, sol...). Nos objectifs sont de déterminer et quantifier les différences de comportement des genévriers de Phénicie pour les différents paramètres mesurés et d'analyser les niveaux de stress pour comprendre les mécanismes par lesquels les plantes de falaises s'adaptent à ce milieu contraignant.

Au-delà d'une étude comparative du fonctionnement physiologique des *J. phoenicea* en fonction du milieu et de la saison, cette étude permet d'aller plus loin. Que ce soit en parois ou ailleurs, la sécheresse est une cause de mortalité importante plus marquée en climat méditerranéen. Ces arbres de falaises qui vivent dans des conditions plus stressantes que des individus dans des meilleures conditions édaphiques semblent être un bon modèle d'étude pour tester les éventuelles différences de fonctionnement des arbres, notamment dans le contexte des changements climatiques. La région méditerranéenne est déjà caractérisée par un fort stress hydrique estival avec des températures

élevées et de faibles précipitations (Le Houérou, 2005). Les projections des modèles climatiques prévoient une pénurie d'eau accrue (renforcement de la fréquence, de l'intensité et de la durée de la sécheresse) notamment pendant la saison de croissance des végétaux (Sheffield et Wood, 2008 ; IPCC, 2013 ; Polade *et al.*, 2014). Comprendre comment les végétaux peuvent s'adapter à cette nouvelle contrainte est fondamental à la fois pour anticiper les changements environnementaux mais aussi pour adapter les pratiques culturales à venir. Il ne s'agit donc pas de s'intéresser aux genévriers seulement pour eux-mêmes mais pour les informations qu'ils peuvent fournir concernant les mécanismes adaptatifs à la sécheresse et à l'absence de sol, et plus généralement aux environnements difficiles.

Perspectives (9) : étude comparative de la croissance primaire et de la reproduction

Pour étudier l'allocation d'énergie pour la croissance primaire et la reproduction en fonction du milieu chez les genévriers de Phénicie, des données relatives à l'épaisseur des cernes de branches sur 140 arbres seront comparées à des données de reproduction recueillies sur six ans (nombre et masse des cônes mâles et des galbules).

15

Conclusion générale

*« Faudrait que t'arrives à en parler au passé
Faudrait que t'arrives à ne plus penser à ça
Faudrait que tu l'oublies à longueur de journée*

[...]

*Mais ça continue encore et encore
C'est que le début d'accord, d'accord... »*

Encore et encore de Francis Cabrel

T'as vu mon Maou, la conclusion et c'est fini !!

À l'aide de la méthode de « wiggle-match dating » associée à la datation par AMS, nous avons montré que la détermination des âges par comptage des cernes de *J. phoenicea* poussant sur les falaises est fiable et que le statut du cerne est annuel. Grâce aux nombreux troncs récupérés sur les falaises et à la longévité exceptionnelle de ces arbres, il semble possible de construire des séries chronologiques longues pour le bassin méditerranéen et acquérir ainsi un puissant outil de datation d'événements variés. Néanmoins, plusieurs difficultés doivent encore être franchies compte tenu de la croissance particulière des arbres en falaise. Au-delà de l'intérêt suscité par des individus exceptionnellement âgés atteignant le millénaire présents dans les gorges de l'Ardèche, les falaises abritent des populations très âgées mais également des populations relativement jeunes en fonction de l'histoire des parois. D'une manière générale, toutes les classes d'âges sont représentées et le renouvellement est effectif grâce à l'inaccessibilité du milieu et à l'absence de perturbations anthropiques. Nos investigations montrent que les falaises du sud de la France sont des habitats qui peuvent communément abriter des individus âgés de *J. phoenicea*.

Les contraintes en falaise sont nombreuses et peuvent être exacerbées par rapport à un référentiel horizontal. D'un autre côté, vivre en falaise présente certains avantages : l'absence de perturbations anthropiques, la diminution voire l'absence de la compétition et une prédation limitée. La figure 15.1 résume les différences que nous avons trouvées entre un milieu de falaise et un référentiel horizontal. Nous avons montré que le genévrier de Phénicie présentait un nombre important de caractéristiques lui permettant de vivre en falaise (Fig. 15.2). Ses feuilles sont adaptées à la sécheresse et sont capables d'absorber de l'eau lorsque des petites pluies, de la rosée ou des brouillards mouillent la couronne de l'arbre. Cette capacité présente des avantages pour résister à la sécheresse et permet des bénéfices écophysiologicals pour l'ensemble de la plante. Les chutes de pierres sont un risque particulier propre à la vie en falaise, mais la mortalité partielle des parties aériennes et du cambium de *J. phoenicea* lui donnent non seulement de meilleures chances de survie face aux éboulements et à la sécheresse mais peuvent aussi expliquer, avec son taux de croissance très faible, sa longévité en falaise. Enfin, les mycorhizes associées au *J. phoenicea* poussant en falaise sont un atout pour vivre dans des conditions considérées comme proches de celles de milieux semi-arides ou arides.

De ces conclusions ressortent deux points. Le premier est l'importance de communiquer avec les usagers de ces milieux et les aménageurs pour que ces sites soient respectés. Le second est de mieux connaître le fonctionnement, l'histoire et l'écologie du genévrier de Phénicie de falaise malgré des difficultés considérables d'inventaire et de prélèvements. Les genévriers de Phénicie sont loin d'avoir

livré tous leurs secrets et déjà se profilent de multiples projets de recherches appliquées et de recherches fondamentales.

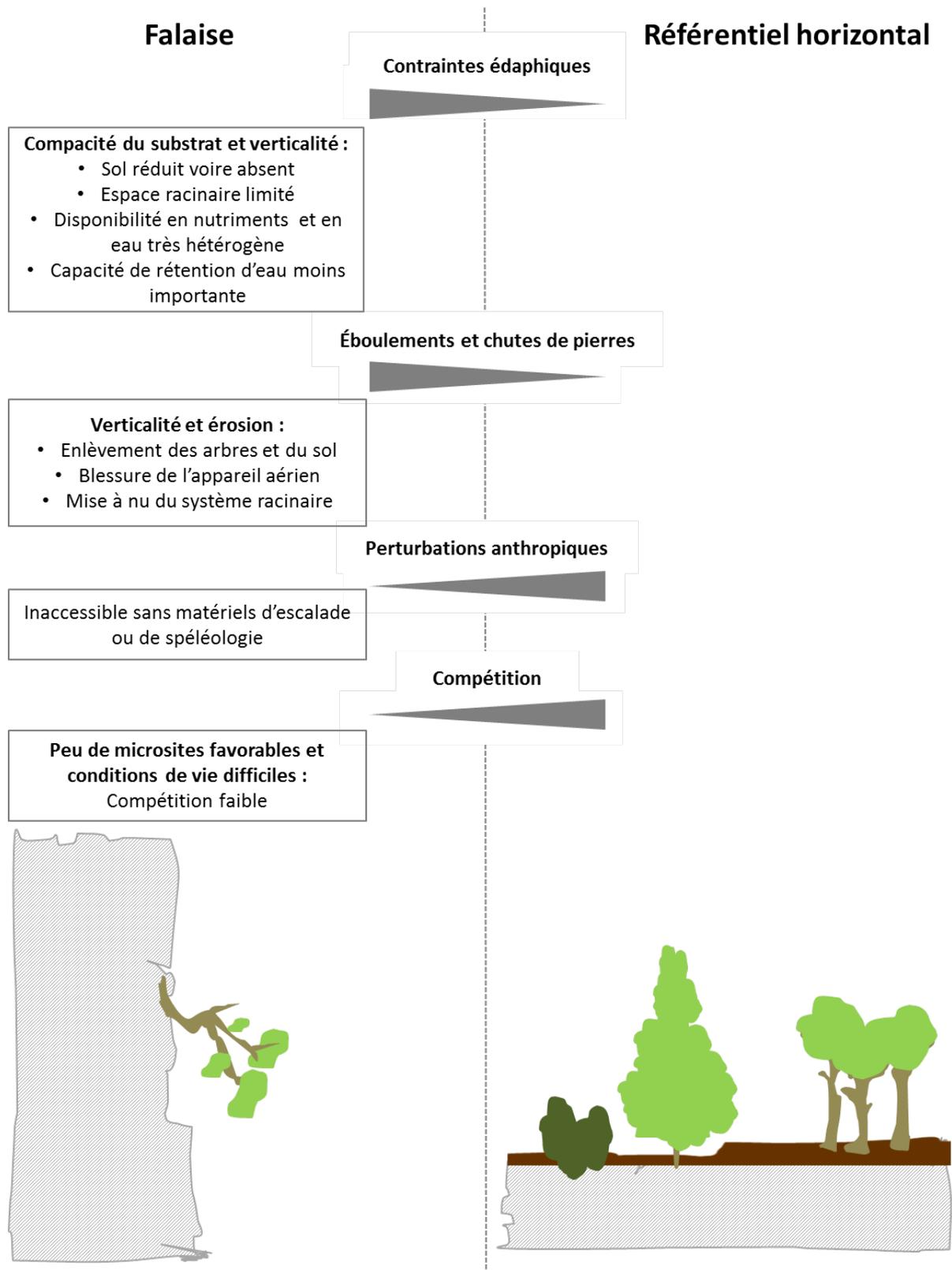


Figure 15.1 : Les différentes contraintes liées à la vie en falaise pour un arbre par rapport à un référentiel horizontal.

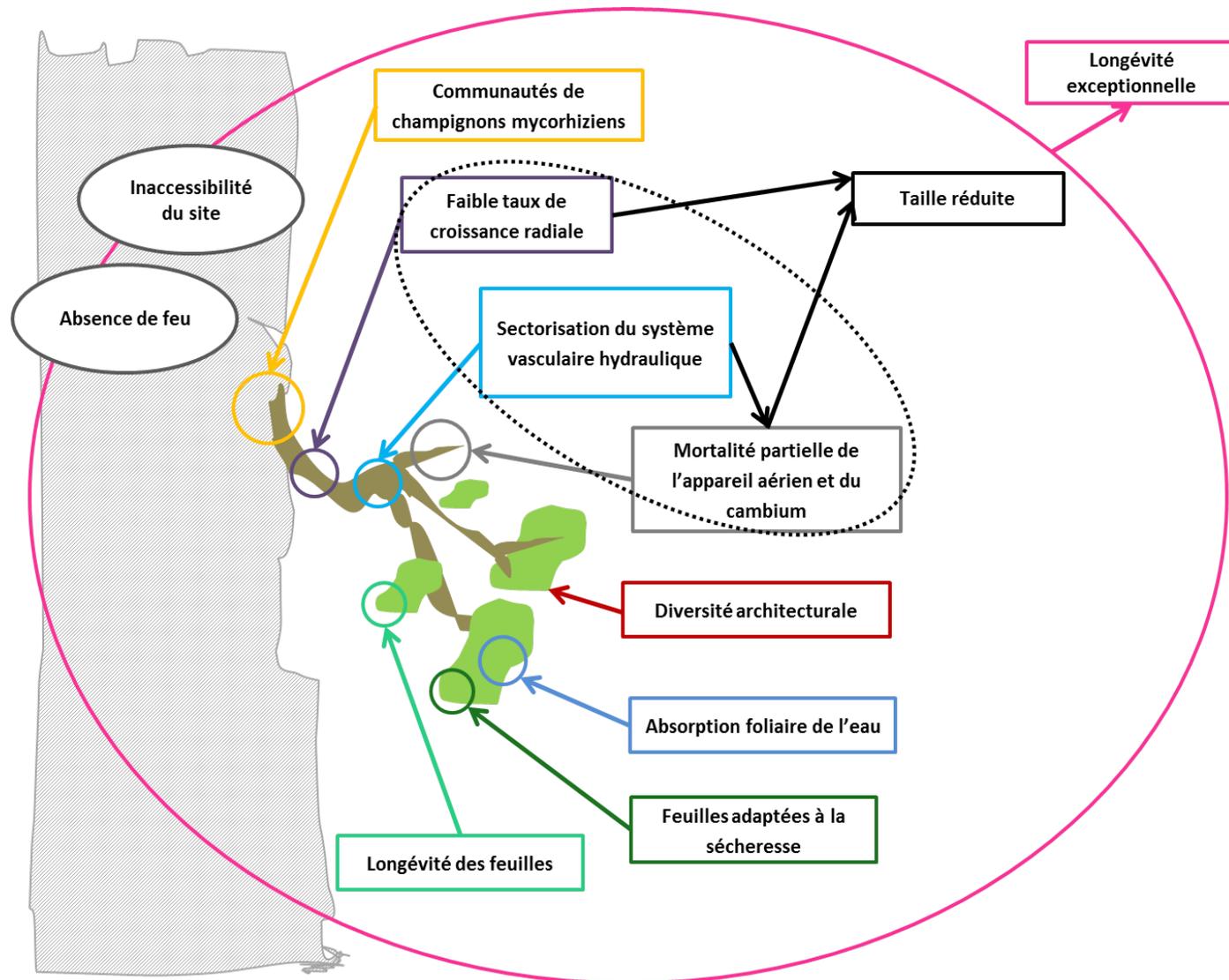


Figure 15.2 : Les réponses et les avantages qui permettent au *J. phoenicea* de survivre et d'atteindre des âges considérables en falaise.



RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES



Photographie au dos de Marie Mathaux

Falaise de l'Huguenots, Gorges de l'Ardèche, 2014

A

- Abbas, H., Qaiser, M., Alam, J., 2010. Conservation status of *Cadaba heterotricha* stocks (*Capparaceae*): an endangered species in Pakistan. *Pakistan Journal of Botany* 42, 35-46.
- Adams, M.D., Zaniewski, K., 2012. Effects of recreational rock climbing and environmental variation on a sandstone cliff-face lichen community. *Botany* 90, 253-259.
- Adams, R.P., 2008. *The junipers of the world: The genus Juniperus*, 2nd ed. Trafford Publishing, Victoria.
- Adams, R.P., 2014. *Junipers of the world: the genus Juniperus*, 4th ed. Trafford Publishing, Bloomington.
- Adams, R.P., Altarejos, J., Arista, M., Schwarzbach, A.E., 2014. Geographic variation in *J. phoenicea* var. *phoenicea* from throughout its range: Analysis of nrDNA and the petN-PsbM cp region. *Phytologia* 96, 247-251.
- Adams, R.P., Rumeu, B., Nogales, M., Fontinha, S.S., 2010. Geographic variation and systematics of *Juniperus phoenicea* L. from Madeira and the Canary Islands: SNPs from nrDNA and petN-psbM. *Phytologia* 92, 59-67.
- Aho, K., Weaver, T., Eversman, S., 2014. Water and substrate control of cliff communities: patterns among species and phyla. *Journal of Vegetation Science* 25, 1381-1393.
- Antonsson, H., 2012. *Plant species composition and diversity in cliff and mountain ecosystems*. Doctoral dissertation, University of Gothenburg, Faculty of Science, Gothenburg.
- Arista, M., Ortiz, P.L., Talavera, S., 1997. Reproductive isolation of two sympatric subspecies of *Juniperus phoenicea* (*Cupressaceae*) in southern Spain. *Plant Systematics and Evolution* 208, 225-237.
- Aronne, G., Buonanno, M., De Micco, V., 2014a. Assessment of distyly syndrome in *Primula palinuri* Petagn. a rare species living on maritime vertical cliffs. *Plant Systematics and Evolution* 300, 917-924.
- Aronne, G., Micco, D.E., Santangelo, A., Santangelo, N., Santo, A., Buonanno, M., 2014b. Coastal vertical cliffs of the National Park of Cilento: reservoirs of endemic species. *Latest Trends in Engineering Mechanics, Structures, Engineering Geology* 26, 77-85.
- Arya, P.S., 2001. *Introduction to micrometeorology*, 2nd ed. Academic press, San Diego, California.
- Ashton, D.H., Webb, R.N., 1977. The ecology of granite outcrops at Wilson's Promontory, Victoria. *Australian Journal of Ecology* 2, 269-296.

B

- Bailey, P., 2013. *Pollination Biology of the Endemic Erigeron lemmonii A. Gray, and its Insect Visitor Networks Compared to two Widespread Congeners Erigeron arisolius GL Nesom and Erigeron neomexicanus A. Gray (Asteraceae)*. Doctoral dissertation, University of Guelph, Guelph.
- Barone Lumaga, M.R., Santangelo, A., Strumia, S., 2016. Morpho-functional traits influencing the fitness of highly endangered *Eokochia saxicola* (Guss.) Freitag & G. Kadereit (*Amaranthaceae*). *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 218, 11-17.
- Barry, R.G., 2008. *Mountain weather and climate*, 3rd ed. Cambridge University Press, New York.
- Baskin, J.M., Baskin, C.C., 1988. Endemism in rock outcrop plant communities of unglaciated Eastern United States: an evaluation of the roles of the edaphic, genetic and light factors. *Journal of Biogeography* 15, 829-840.
- Baur, B., Fröberg, L., Müller, S.W., 2007. Effect of rock climbing on the calcicolous lichen community of limestone cliffs in the northern Swiss Jura Mountains. *Nova Hedwigia* 85, 429-444.
- Bellier, O., 2009. Un Compte-rendu du Congrès scientifique « Provence 2009 : Risque sismique dans les zones à sismicité modérée : de l'aléa à la vulnérabilité – Qu'a-t-on appris depuis un siècle ? » (Aix-en-Provence, Juillet 2009). *Cahiers de la Sécurité, « Les crises collectives du XXIème siècle, Quel constat ? Quelles réponses ? »* 10, 284-290.
- Bellier, O., 2011. Risque sismique dans les zones à sismicité modérée : de l'aléa à la vulnérabilité. *Bulletin de la Société Géologique de France* 182, 271-274.
- Bellier, O., 2014. Tremblements de terre et aléa sismique, l'apport de la tectonique active et de la paléosismologie. N° spécial *Géologues*, thème « Géologie de la France, quoi de neuf ? » n°180, 1/2014.
- Bensettiti, F., Herard-Logereau, K., Van Es, J., Balmain, C., 2004. « *Cahiers d'habitats* » *Natura 2000. Connaissance et gestion des habitats et des espèces d'intérêt communautaire. Tome 5 - Habitats rocheux*, MEDD/MAAPAR/MNHN ed. La Documentation française, Paris.
- Berry, Z.C., Smith, W.K., 2013. Ecophysiological importance of cloud immersion in a relic spruce–fir forest at elevational limits, southern Appalachian Mountains, USA. *Oecologia* 173, 637-648.
- Blondel, J., Aronson, J., Bodiou, J.-Y., Gilles, B., 2010. *The Mediterranean region: biological diversity in space and time*, 2nd ed. Oxford University Press, Oxford and New York.
- Bomanowska, A., Rewicz, A., Kryscinska, A., 2014. The transformation of the vascular flora of limestone monadnocks by rock climbing. *Life Science Journal* 11, 20-28.
- Bonardi, D., 1966. *Contribution à l'étude botanique des inselbergs de Côte d'Ivoire forestière*. Thèse de doctorat, Université d'Abidjan-Faculté des Sciences, Abidjan.

- Booth, B.D., Larson, D.W., 1998. The role of seed rain in determining the assembly of a cliff community. *Journal of Vegetation Science* 9, 657-668.
- Booth, T., 1977. Muskox dung: its turnover rate and possible role on Truelove Lowland. In: *Truelove Lowland, Devon Island, Canada: A High Arctic Ecosystem*. L.C. Bliss (Ed.), University of Alberta Press, Edmonton, 531-545.
- Brady, N.C., 1974. *The nature and properties of soils*, 8th ed. Macmillan Publishing Co., New York.
- Braudel, F., 1985. *La Méditerranée. Tome I. L'espace et l'histoire*. Flammarion, Paris.
- Breshears, D.D., McDowell, N.G., Goddard, K.L., Dayem, K.E., Martens, S.N., Meyer, C.W., Brown, K.M., 2008. Foliar absorption of intercepted rainfall improves woody plant water status most during drought. *Ecology* 89, 41-47.
- Briand, C.H., Posluszny, U., Larson, D.W., 1993. Influence of age and growth rate on radial anatomy of annual rings of *Thuja occidentalis* L. (eastern white cedar). *International Journal of Plant Sciences* 154, 406-411.
- Briand, C.H., Posluszny, U., Larson, D.W., Matthes-Sears, U., 1991. Patterns of architectural variation in *Thuja occidentalis* L. (eastern white cedar) from upland and lowland sites. *Botanical Gazette* 152, 494-499.
- Brunton, D.F., Lafontaine, J.D., 1974. Unusual escarpment flora in western Quebec. *Canadian field-naturalist* 88, 337-344.
- Buckley, B.M., Wilson, R.J.S., Kelly, P.E., Larson, D.W., Cook, E.R., 2004. Inferred summer precipitation for southern Ontario back to AD 610, as reconstructed from ring widths of *Thuja occidentalis*. *Canadian Journal of Forest Research* 34, 2541-2553.
- Buffo, J.M., Fritschen, L., Murphy, J.L., 1972. *Direct solar radiation on various slopes from 0 to 60 degrees north latitude*. USDA forest Service Research Paper PNW-142. Pacific Northwest Forest and Range Experimental Station, Portland, Oregon.
- Bunce, R.G.H., 1968. An ecological study of Ysgolion Duon, a mountain cliff in Snowdonia. *Journal of Ecology* 56, 59-75.
- Burgess, S.S.O., Dawson, T.E., 2004. The contribution of fog to the water relations of *Sequoia sempervirens* (D. Don): foliar uptake and prevention of dehydration. *Plant, Cell & Environment* 27, 1023-1034.
- Burnett, B.N., Meyer, G.A., McFadden, L.D., 2008. Aspect-related microclimatic influences on slope forms and processes, northeastern Arizona. *Journal of Geophysical Research: Earth Surface* 113, F03002.
- Butzer, K.W., 2005. Environmental history in the Mediterranean world: cross-disciplinary investigation of cause-and-effect for degradation and soil erosion. *Journal of Archaeological Science* 32, 1773-1800.

C

- Calvet, R., 2003. *Le sol : propriétés et fonctions*. France Agricole Éditions, Dunod, Paris.
- Camp, R.J., Knight, R.L., 1997. Cliff bird and plant communities in Joshua Tree National Park, California, USA. *Natural Areas Journal* 17, 110-117.
- Camp, R.J., Knight, R.L., 1998. Effects of rock climbing on cliff plant communities at Joshua Tree National Park, California. *Conservation Biology* 12, 1302-1306.
- Campbell, L.G., Husband, B.C., 2007. Small populations are mate-poor but pollinator-rich in a rare, self-incompatible plant, *Hymenoxys herbacea* (Asteraceae). *New Phytologist* 174, 915-925.
- Cassana, F.F., Eller, C.B., Oliveira, R.S., Dillenburg, L.R., 2016. Effects of soil water availability on foliar water uptake of *Araucaria angustifolia*. *Plant and Soil* 399, 147-157.
- Caudullo, G., de Rigo, D., 2016. *Juniperus phoenicea* in Europe: distribution, habitat, usage and threats. In: *European Atlas of Forest Tree Species*. San-Miguel-Ayanz, J., de Rigo, D., Caudullo, G., Houston Durrant, T., Mauri, A. (Eds.), Publ. Off. EU, Luxembourg, 106.
- Celle, J., Hugonnot, V., 2012. Les communautés bryophytiques du lit mineur des gorges de l'Ardèche comme témoins de sa richesse écosystémique. *Revue internationale d'écologie méditerranéenne, International Journal of Mediterranean Ecology* 38, 29-41.
- Challinor, D., Wingate, D.B., 1971. The struggle for survival of the bermuda cedar. *Biological Conservation* 3, 222.
- Chardon D., Hermitte D., Nguyen F., Bellier O., 2005. First paleoseismological constraints on the strongest earthquake in France (Provence) in the twentieth century. *Geology* 33, 901-904.
- Cherubini, P., Gartner, B.L., Tognetti, R., Braeker, O.U., Schoch, W., Innes, J.L., 2003. Identification, measurement and interpretation of tree rings in woody species from Mediterranean climates. *Biological Reviews* 78, 119-148.
- Chin, S.C., 1977. The limestone hill flora of Malaya I. *Garden's Bulletin Singapore* 30, 165-219.
- Ciccarelli, D., Picciarelli, P., Bedini, G., Sorce, C., 2015. Mediterranean sea cliff plants: morphological and physiological responses to environmental conditions. *Journal of Plant Ecology* 9, 153-164.
- Clark, P., Hessel, A., 2015. The effects of rock climbing on cliff-face vegetation. *Applied Vegetation Science* 18, 705-715.
- Coates, F., Kirkpatrick, J.B., 1992. Environmental relations and ecological responses of some higher plant species on rock cliffs in northern Tasmania. *Australian Journal of Ecology* 17, 441-449.
- Colas, B., Olivieri, I., Riba, M., 1997. *Centaurea corymbosa*, a cliff-dwelling species tottering on the brink of extinction: A demographic and genetic study. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 94, 3471-3476.

- Collins, B.D., Stock, G.M., 2016. Rockfall triggering by cyclic thermal stressing of exfoliation fractures. *Nature Geoscience* 9, 395-400.
- Cooper, A., 1984. Application of multivariate methods to a study of community composition and structure in an escarpment woodland in northeast Ireland. *Vegetatio* 55, 93-104.
- Cooper, A., 1997. Plant species coexistence in cliff habitats. *Journal of Biogeography* 24, 483-494.
- Coste, H., 1937. *Flore descriptive et illustrée de la France, de la Corse et contrées limitrophes, Tome 3*. Librairie des Sciences et des Arts, Paris.
- Crawford, R.M.M., 1989. *Studies in plant survival: ecological case histories of plant adaptation to adversity*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Cushing, E.M., Bellier, O., Nechtschein, S., Sébrier, M., Lomax, A., Volant, P., Dervin, P., Guignard, P., Bove, L., 2008. A multidisciplinary study of a slow-slipping fault for seismic hazard assessment: the example of the Middle Durance Fault (SE France). *Geophysical Journal International* 172, 1163-1178.

D

- Daigneault, M., 2001. *Processus d'altération/érosion à l'interface océan/continent/atmosphère : aspects quantitatifs et semi-quantitatifs : exemple des falaises de l'Est du Canada (Gaspésie)*. Thèse de doctorat, ENS des Mines de Saint-Etienne et Université Jean Monnet, Saint-Etienne.
- Davis, P.H., 1951. Cliff vegetation in the Eastern Mediterranean. *Journal of Ecology* 39, 63-93.
- Dawson, E.T., 1998. Fog in the California redwood forest: ecosystem inputs and use by plants. *Oecologia* 117, 476-485.
- De Lange, P.J., Norton, D.A., 2004. The ecology and conservation of *Kunzea sinclairii* (Myrtaceae), a naturally rare plant of rhyolitic rock outcrops. *Biological Conservation* 117, 49-59.
- De Martin, P., 1974. *Analyse des cernes. Dendrochronologie et dendroclimatologie*. Masson, Paris.
- De Micco, V., Aronne, G., 2012. Occurrence of morphological and anatomical adaptive traits in young and adult plants of the rare mediterranean cliff species *Primula palinuri* Petagna. *The Scientific World Journal* 2012, 1-10.
- Debrot, A.O., de Freitas, J.A., 1993. A comparison of ungrazed and livestock-grazed rock vegetations in Curacao. *Biotropica* 25, 270-280.
- Della Casa, S., Boucher, C., Michel, L., Foucaut, L., 2005. *Étude pour l'inventaire de la flore rupicole et des espèces végétales endémiques rupicoles sur le site NATURA 2000 du grand Canyon du Verdon*. Parc Natural Régional du Verdon.

- Delwaide, A., Fillion, L., 2010. Échantillonnage et datation dendrochronologique. In: *La Dendroécologie, principes, méthodes et applications*. Payette, S., Fillion, L. (Eds.), Presse de l'Université Laval, Québec, 167-197.
- Di Castri, F., 1973. Climatographical comparisons between Chile and the western coast of North America. In: *Mediterranean type ecosystems: origin and structure*. Di Castri, F., Mooney, H.A. (Eds.), Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg, 21-36.
- Donahue, T., 1996. The big air and the big times of France's Verdon Gorge, *Climbing* 162, 110-120.
- Dougan, Associates, 1995. *Life science inventory of the Mazinaw rock cliff face, Bon Echo Provincial Park*. Toronto: Ministry of Natural Resources – Final Report.
- Duncan, R.P., 1989. An evaluation of errors in tree age estimates based on increment cores in kahikatea (*Dacrycarpus dacrydioides*). *New Zealand Natural Sciences* 16, 1-37.
- Dupouey, J.L., 2010. Le plus vieil arbre. *Revue forestière française* 62, 671-680.
- Duvdevani, S., 1964. Dew in Israel and its effect on plants. *Soil Science* 98, 14-21.
- Dzialuk, A., Mazur, M., Boratynska, K., Montserrat, J.M., Romo, A., Boratynski, A., 2011. Population genetic structure of *Juniperus phoenicea* (Cupressaceae) in the Western Mediterranean Basin: gradient of diversity on a broad geographical scale. *Annals of Forest Science* 68, 1341-1350.

E

- Ebner, M., Miranda, T., Roth-Nebelsick, A., 2011. Efficient fog harvesting by *Stipagrostis sabulicola* (Namib dune bushman grass). *Journal of Arid Environments* 75, 524-531.
- Eckenwalder, J.E., 2009. *Conifers of the world: the complete reference*. Timber Press, Portland.
- Ehleringer, J.R., Roden, J., Dawson, T.E., 2000. Assessing ecosystem-level water relations through stable isotope ratio analyses. In: *Methods in ecosystem science*. Sala, O.E., Jackson, R.B., Mooney, H.A., Howarth, R.W. (Eds.), Springer-Verlag, New York, 181-198.
- Ellenberg, H., 1988. *Vegetation ecology of central Europe*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Eller, C.B., Lima, A.L., Oliveira, R.S., 2013. Foliar uptake of fog water and transport belowground alleviates drought effects in the cloud forest tree species, *Drimys brasiliensis* (Winteraceae). *New Phytologist* 199, 151-162.
- Eller, C.B., Lima, A.L., Oliveira, R.S., 2016. Cloud forest trees with higher foliar water uptake capacity and anisohydric behavior are more vulnerable to drought and climate change. *New Phytologist* 211, 489-501.

- Estrada-Medina, H., Graham, R.C., Allen, M.F., Jiménez-Osornio, J.J., Robles-Casolco, S., 2013. The importance of limestone bedrock and dissolution karst features on tree root distribution in northern Yucatán, México. *Plant and Soil* 362, 37-50.
- Everett, R., Robson, K., 1991. Rare cliff-dwelling plant-species as biological monitors of climate change. *Northwest Environmental Journal* 7, 352-353.

F

- Faegri, K., 1960. *Maps of distribution of Norwegian vascular plants. 1. The Coast Plants*. Oslo University Press, Oslo.
- Farjon, A., 2005. *A monograph of Cupressaceae and Sciadopitys*. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Farrell, E.P., Führer, E., Ryan, D., Andersson, F., Hüttl, R., Piuksi, P., 2000. European forest ecosystems: building the future on the legacy of the past. *Forest Ecology and Management* 132, 5-20.
- Farris, E., Pisanu, S., Ceccherelli, G., Filigheddu, R., 2009. Effects of the management regime on the performance of the endangered Mediterranean *Centaurea horrida* Badarò (Asteraceae). *Journal for Nature Conservation* 17, 15-24.
- Farris, M.A., 1998. The effects of rock climbing on the vegetation of three Minnesota cliff systems. *Canadian Journal of Botany* 76, 1981-1990.
- Fatemi, M., Gross, C.L., 2009. Life on the edge – High levels of genetic diversity in a cliff population of *Bertya Ingramii* are attributed to *B. rosmarinifolia* (Euphorbiaceae). *Biological Conservation* 142, 1461-1468.
- Ficht, B., Hepp, K., Künkele, G., Schilling, F., Schmid, F., 1995. Lebensraum Fels. *Beihefte zu Veröffentlichungen der Landesanstalt für Naturschutz und Landschaftspflege in Baden-Württemberg* 82, 49-162.
- Focquet, P., 1982. La Végétation des parois siliceuses de la vallée de la Vésubie (Alpes maritimes, France), *Documents phytosociologiques* 7, 2-188.
- Forster, T., Schweingruber, F.H., Denneler, B., 2000. Increment puncher: a tool for extracting small cores of wood and bark from living trees. *Iawa Journal* 21, 169-180.
- Foucault, A., Raoult, J.-F., 2005. *Dictionnaire de Géologie*, 6^{ème} ed. Dunod, Paris.
- Fournier, P., 2000. *Les quatre flores de la France, Corse comprise (générale, alpine, méditerranéenne, littorale)*. Dunod, Paris.
- Frayssines, M., Hantz, D., 2006. Failure mechanisms and triggering factors in calcareous cliffs of the Subalpine Ranges (French Alps). *Engineering Geology* 86, 256-270.

G

- García, M.B., Guzmán, D., Goñi, D., 2002. An evaluation of the status of five threatened plant species in the Pyrenees. *Biological Conservation* 103, 151-161.
- García, M.B., 2003. Demographic viability of a relict population of the critically endangered plant *Borderea chouardii*. *Conservation Biology* 17, 1672-1680.
- García, M.B., Antor, R.J., 1995. Age and size structure in populations of a long-lived dioecious geophyte: *Borderea pyrenaica* (Dioscoreaceae). *International Journal of Plant Sciences* 156, 236-243.
- García, M.B., Espadaler, X., Olesen, J.M., 2012. Extreme reproduction and survival of a true cliffhanger: the endangered plant *Borderea chouardii* (Dioscoreaceae). *PLoS ONE* 7, e44657.
- Garnier, Y., Vinciguerra, M., 2006. *Le Petit Larousse illustré 2007*. Larousse, Paris.
- Garraud, L., 2003. *Flore de la Drôme : atlas écologique et floristique*. Conservatoire Botanique National Alpin de Gap-Charance, Gap.
- Garrido, J.L., Fenu, G., Mattana, E., Bacchetta, G., 2012. Spatial genetic structure of *Aquilegia* taxa endemic to the island of Sardinia. *Annals of Botany* 109, 953-964.
- Giuliano, J., 2015. *Érosion des falaises de la région Provence-Alpes-Côte d'Azur : évolution et origine de la morphologie côtière en Méditerranée: télédétection, géochronologie, géomorphologie*. Thèse de doctorat, Université de Nice-Sophia Antipolis, Nice.
- Goldsmith, G.R., Matzke, N.J., Dawson, T.E., 2013. The incidence and implications of clouds for cloud forest plant water relations. *Ecology Letters* 16, 307-314.
- Gómez-Campo, C., 1985. *Plant conservation in the Mediterranean area*. W. Junk Publishers, Dordrecht, The Netherlands.
- Gotsch, S.G., Asbjornsen, H., Holwerda, F., Goldsmith, G.R., Weintraub, A.E., Dawson, T.E., 2014. Foggy days and dry nights determine crown-level water balance in a seasonal tropical montane cloud forest. *Plant, Cell & Environment* 37, 261-272.
- Gouvra, E., Grammatikopoulos, G., 2003. Beneficial effects of direct foliar water uptake on shoot water potential of five chasmophytes. *Canadian Journal of Botany* 81, 1278-1284.
- Graham, A., 1973. *Vegetation and Vegetation History of Northern Latin America*. Elsevier Scientific Publishers, Amsterdam.
- Graham, L., Knight, R.L., 2004. Multi-scale comparisons of cliff vegetation in Colorado. *Plant Ecology* 170, 223-234.
- Guibal, F., Guiot, J., 2013. La dendrochronologie. In: *Paléoclimatologie : Trouver, dater et interpréter les indices*. Duplessy, J.C., Ramstein, G. (Eds.), EDP SCIENCES, Paris, 169-175.

Guilcher, A., 1966. Les grandes falaises et mégafalaises des côtes Sud-Ouest et Ouest de l'Irlande. *Annales de Géographie* 75, 26-38.

H

Haig, A.R., Matthes, U., Larson, D.W., 2000. Effects of natural habitat fragmentation on the species richness, diversity, and composition of cliff vegetation. *Canadian Journal of Botany* 78, 786-797.

Hall, K., Lindgren, B.S., Jackson, P., 2005. Rock albedo and monitoring of thermal conditions in respect of weathering: some expected and some unexpected results. *Earth Surface Processes and Landforms* 30, 801-812.

Hambler, D.J., 1961. A poikilohydrous, poikilochlorophyllous angiosperm from Africa. *Nature* 191, 1415-1416.

Hambler, D.J., 1964. The vegetation of granitic outcrops in Western Nigeria. *Journal of Ecology* 52, 573-594.

Hampton, M.A., 2002. Gravitational failure of sea cliffs in weakly lithified sediment. *Environmental & Engineering Geoscience* 8, 175-191.

Henderson, M.R., 1939. The flora of the limestone hill of the Malay Peninsula. *Journal of the Malayan Branch of the Royal Asiatic Society* 17, 13-87.

Hepburn, I., 1943. A study of the vegetation of sea-cliffs in North Cornwall. *Journal of Ecology* 31, 30-39.

Herter, W., 1996. *Die Xerothermvegetation des oberen Donautals: Gefährdung der Vegetation durch Mensch und Wild sowie Schutz-und Erhaltungsvorschläge*. Landesanstalt für Umweltschutz Baden-Württemberg, Karlsruhe.

Hétu, B., 1992. Coarse cliff-top aeolian sedimentation in northern Gaspésie, Québec (Canada). *Earth Surface Processes and Landforms* 17, 95-108.

Hill, A.J., Dawson, T.E., Shelef, O., Rachmilevitch, S., 2015. The role of dew in Negev Desert plants. *Oecologia* 178, 317-327.

Hill, E.P., 2009. *Characterization of plant community structure and abiotic conditions on climbed and unclimbed cliff faces in the Obed River Gorge*. Master's Thesis. Department of Biology, Appalachian State University, Knoxville.

Hill, S.R., 2005. *Conservation Assessment for the Limestone and Sandstone Cliff and Talus Communities of the Shawnee and Hoosier National Forests, Illinois and Indiana*. Center for Wildlife and Plant Ecology, Technical Report (11). Illinois Natural History Survey, Champaign.

- Hjort, J., Gordon, J.E., Gray, M., Hunter, M.L., 2015. Why geodiversity matters in valuing nature's stage. *Conservation Biology* 29, 630-639.
- Holden, J., 2008. *An introduction to physical geography and the environment*, 2nd ed. Pearson Education, Harlow, England.
- Holzschuh, A., 2016. Does rock climbing threaten cliff biodiversity? - A critical review. *Biological Conservation* 204, 153-162.
- Hora, F.B., 1947. The pH range of some cliff plants on rocks of different geological origin in the Cader Idris area of North Wales. *Journal of Ecology* 35, 158-165.
- Hotchkiss, A.T., Woodward, H.H., Muller, L.F., Medley, M.E., 1986. *Thuja occidentalis* L. in Kentucky. *Transactions of the Kentucky Academy of Science* 47, 99-100.
- Huber, F., 2011. Les différents aspects du bois [PowerPoint presentation]. Retrieved from <http://fr.slideshare.net/cussenot/aspectsdubois-1912da2>.
- Huggett, R., 2007. *Fundamentals of geomorphology*, 2nd ed. Routledge, Oxon.
- Hurtrez-Boussès, S., 1996. Genetic differentiation among natural populations of the rare Corsican endemic *Brassica insularis* Moris: Implications for conservation guidelines. *Biological Conservation* 76, 25-30.

I

- IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change), 2013: *Climate change 2013: The physical science basis. Contribution of working group I to the fifth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Stocker, T.F., Qin, D., Plattner, G.-K., Tignor, M., Allen, S.K., Boschung, J., Nauels, A., Xia, Y., Bex V. and Midgley, P.M. (Eds.). Cambridge University Press, Cambridge.

J

- Jackson, G., Sheldon, J., 1949. The vegetation of magnesian limestone cliffs at Markland Grips near Sheffield. *Journal of Ecology* 37, 38-50.
- Jarvis, S.C., 1974. Soil factors affecting the distribution of plant communities on the cliffs of Craig Breidden, Montgomeryshire. *Journal of Ecology* 62, 721-733.
- Jarvis, S.C., Pigott, C.D., 1973. Mineral nutrition of *Lychnis viscaria*. *New Phytologist* 72, 1047-1055.

Jones, D.P., Graham, R.C., 1993. Water-holding characteristics of weathered granitic rock in chaparral and forest ecosystems. *Soil Science Society of America Journal* 57, 256-261.

Jones, W., 1994. *The biology and management of the dwarf mountain pine (Microstrobos Fitzgeraldii) in New South Wales*. Species management report n° 13. New South Wales National Parks and Wildlife Service, Hurstville.

K

Kallio, P., Laine, U., Mäkinen, Y., 1971. Vascular flora of Inari Lapland: 2. *Pinaceae* and *Cupressaceae*. *Annales Universitatis Turkuensis* 47, 73-100.

Karlsson, L., 1973. Autecology of cliff and scree plants in Sarek National Park, northern Sweden. *Vaxtekologiska Studier* 4, 1-203.

Kelly, P.E., Cook, E.R., Larson, D.W., 1992. Constrained growth, cambial mortality, and dendrochronology of ancient *Thuja occidentalis* on cliffs of the Niagara Escarpment: an eastern version of bristlecone pine? *International Journal of Plant Sciences* 153, 117-127.

Kelly, P.E., Cook, E.R., Larson, D.W., 1994. A 1397-year tree-ring chronology of *Thuja occidentalis* from cliff faces of the Niagara Escarpment, southern Ontario, Canada. *Canadian Journal of Forest Research* 24, 1049-1057.

Kelly, P.E., Larson, D.W., 1997a. Dendroecological analysis of the population dynamics of an old-growth forest on cliff-faces of the Niagara Escarpment, Canada. *Journal of Ecology* 85, 467-478.

Kelly, P.E., Larson, D.W., 1997b. Effects of rock climbing on populations of presettlement eastern white cedar (*Thuja occidentalis*) on cliffs of the Niagara Escarpment, Canada. *Conservation Biology* 11, 1125-1132.

Kiviat, E., 1988. *The Northern Shawangunks: an ecological survey*. Mohonk Preserve, Incorporated, New Paltz.

Koreshoff, D.R., 1984. *Bonsai: its art, science, history and philosophy*. Boolarong Publications, Brisbane, Australia.

Kuntz, K.L., Larson, D.W., 2006a. Influences of microhabitat constraints and rock-climbing disturbance on cliff-face vegetation communities. *Conservation Biology* 20, 821-832.

Kuntz, K.L., Larson, D.W., 2006b. Microtopographic control of vascular plant, bryophyte and lichen communities on cliff faces. *Plant Ecology* 185, 239-253.

Kutbay, H.G., Ok, T., Bilgin, A., Yalçın, E., 2005. Seasonal nutrient levels and foliar resorption in *Juniperus phoenicea*. *Belgian Journal of Botany* 138, 67-75.

L

- Larson, D.W., 2001. The paradox of great longevity in a short-lived tree species. *Experimental Gerontology* 36, 651-673.
- Larson, D.W., Doubt, J., Matthes-Sears, U., 1994. Radially sectored hydraulic pathways in the xylem of *Thuja occidentalis* as revealed by the use of dyes. *International Journal of Plant Sciences* 155, 569-582.
- Larson, D.W., Kelly, P.E., 1991. The extent of old-growth *Thuja occidentalis* on cliffs of the Niagara Escarpment. *Canadian Journal of Botany* 69, 1628-1636.
- Larson, D.W., Matthes, U., Gerrath, J.A., Gerrath, J.M., Nekola, J.C., Walker, G.L., Porembski, S., Charlton, A., Larson, N.W.K., 1999a. Ancient stunted trees on cliffs. *Nature* 398, 382-383.
- Larson, D.W., Matthes, U., Gerrath, J.A., Larson, N.W.K., Gerrath, J.M., Nekola, J.C., Walker, G.L., Porembski, S., Charlton, A., 2000a. Evidence for the widespread occurrence of ancient forests on cliffs. *Journal of Biogeography* 27, 319-331.
- Larson, D.W., Matthes, U., Kelly, P.E., 1999b. Cliffs as natural refuges. *American Scientist* 87, 410-417.
- Larson, D.W., Matthes, U., Kelly, P.E., 2000b. *Cliff ecology: Pattern and process in cliff ecosystems*, Cambridge Studies in Ecology, Cambridge University Press, New York.
- Larson, D.W., Matthes-Sears, U., Kelly, P.E., 1993. Cambial dieback and partial shoot mortality in cliff-face *Thuja occidentalis*: evidence for sectored radial architecture. *International Journal of Plant Sciences* 154, 496-505.
- Larson, D.W., Melville, L., 1996. Stability of wood anatomy of living and Holocene *Thuja occidentalis* L. derived from exposed and submerged portions of the Niagara Escarpment. *Quaternary Research* 45, 210-215.
- Larson, D.W., Spring, S.H., Matthes-Sears, U., Bartlett, R.M., 1989. Organization of the Niagara Escarpment cliff community. *Canadian Journal of Botany* 67, 2731-2742.
- Lavisci, P., Janin, G., Uzielli, L., 1989. Qualité du bois de six essences du maquis méditerranéen. *Forêt Méditerranéenne* XI, 69-77.
- Lavranos, J.J., 1995. *Aloe whitcombei* and *A. collenetteae*, two new cliff-dwelling species from Oman, Arabia. *Cactus and Succulent Journal* 67, 30-33.
- Le Houérou, H.N., 2005. *Atlas of climatic diagrams for the isoclimatic Mediterranean zones*. Copymania, Montpellier.
- Lebreton, P., de Paz, P.L.P., 2001. Définition du genévrier de Phénicie (*Juniperus* aggr. *phoenicea*), reconsidéré à ses limites biogéographiques: Méditerranée orientale (Crète et Chypre) et Atlantique (Iles Canaries). *Bulletin Mensuel de la Société Linnéenne de Lyon* 70, 73-92.

- Lebreton, P., Rivera, D., 1988. Analyse du taxon *Juniperus phoenicea* L. sur des bases biochimiques et biométriques [protoanthocyanes foliaires, galbules]. *Naturalia Monspeliensia, Série botanique* 53, 17-41.
- Lebreton, P., Thivend, S., 1981. Sur une sous-espece du genévrier de Phénicie *Juniperus phoenicea* L., définie à partir de critères biochimiques. *Naturalia monspeliensia, Série botanique* 47, 1-12.
- Lemoine, C., 1966. Les bois des *Juniperus*. Essai d'anatomie écologique de quelques espèces. *Botanica Rhedonica* 2, 37-86.
- Li, S., Xiao, H.-l., Zhao, L., Zhou, M.-X., Wang, F., 2014. Foliar water uptake of *Tamarix ramosissima* from an atmosphere of high humidity. *The Scientific World Journal* 2014, 1-10.
- Limm, E.B., Simonin, K.A., Bothman, A.G., Dawson, T.E., 2009. Foliar water uptake: a common water acquisition strategy for plants of the redwood forest. *Oecologia* 161, 449-459.
- Lindsay, S., Suksathan, P., Middleton, D.J., 2010. A new species of *Adiantum* (*Pteridaceae*) from northern Thailand. *Thai Forest Bulletin (Botany)* 38, 67-69.
- Liu, F.-H., Yu, F.-H., Liu, W.-S., Krüsi, B.O., Cai, X.-H., Schneller, J.J., Dong, M., 2007. Large clones on cliff faces: expanding by rhizomes through crevices. *Annals of Botany* 100, 51-54.
- Loehle, C., 1988. Tree life history strategies: the role of defenses. *Canadian Journal of Forest Research* 18, 209-222.
- Lonsdale, W.M., 1999. Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. *Ecology* 80, 1522-1536.
- Lozano, F.D., Herbada, D.G., Rivero, L.M., Saiz, J.C.M., Ollero, H.S., 1996. Threatened plants in Peninsular and Balearic Spain: A report based on the EU Habitats Directive. *Biological Conservation* 76, 123-133.
- Lucchese, F., 1993. *Campanula reatina*, a new species restricted to some cliffs in the Sabina area (Lazio, central Italy). *Flora Mediterranea* 3, 265-271.
- Lundqvist, J., 1968. Plant cover and environment of steep hillsides in Pite Lappmark. *Acta Phytogeographica Suecica* 53, 1-178.
- Luterbacher, J., García-Herrera, R., Akcer-On, S., Allan, R., Alvarez-Castro, M.-C., Benito, G., Booth, J., Büntgen, U., Cagatay, N., Colombaroli, D., Davis, B., Esper, J., Felis, T., Fleitmann, D., Frank, D., Gallego, D., Garcia-Bustamante, E., Glaser, R., Gonzalez-Rouco, F.J., Goosse, H., Kiefer, T., Macklin, M.G., Manning, S.W., Montagna, P., Newman, L., Power, M.J., Rath, V., Ribera, P., Riemann, D., Roberts, N., Sicre, M.-A., Silenzi, S., Tinner, W., Tzedakis, P.C., Valero-Garcés, B., van der Schrier, G., Vannièrè, B., Vogt, S., Wanner, H., Werner, J.P., Willett, G., Williams, M.H., Xoplaki, E., Zerefos, C.S., Zorita, E., 2012. A review of 2000 years of paleoclimatic evidence in the Mediterranean. In: Lionello, P. (Ed.), *The Climate of the Mediterranean Region: From the Past to the Future*. Elsevier, Amsterdam, 87-185.

Lüth, M., 1993. Felsen und Blockhalden. *Biotope in Baden-Württemberg* 6, 1-36.

M

Manders, P.T., 1986. An assessment of the current status of the clanwilliam cedar (*Widdringtonia cedarbergensis*) and the reasons for its decline. *South African Forestry Journal* 139, 48-53.

Mandin, J.-P., 2005. Découverte de très vieux genévriers de Phénicie (*Juniperus phoenicea* L.) dans les gorges de l'Ardèche (France). *Journal de Botanique de la Société Botanique de France* 29, 53-62.

Mandin, J.-P., 2006. Morphologie des très vieux genévriers de Phénicie (*Juniperus phoenicea* L.) en parois rocheuses (gorges de l'Ardèche, France). III Coloquio Internacional sobre los sabinares y enebrales (Género *Juniperus*) : Ecología y Gestion Forestal Sostenible, Soria (Espagne), 24-26 Mai 2006, Tome 1, 303-310.

Mandin, J.-P., 2007. *Genévriers de Phénicie : inventaire, études et propositions de mesures de gestion. 2^{ème} plan de gestion de la Réserve Naturelle des Gorges de l'Ardèche*. Réserve Naturelle des Gorges de l'Ardèche, Saint-Remèze.

Mandin, J.-P., 2013. Plasticité phénotypique de l'expression sexuelle de *Juniperus phoenicea* L. dans les gorges de l'Ardèche (France). *Ecologia mediterranea: International Journal of Mediterranean Ecology* 39, 155-168.

Mandin, J.-P., Peyronel, O., 2014. *Découvrir la flore des gorges de l'Ardèche et de leurs plateaux : 229 espèces dans leur milieu*. Glénat, Grenoble.

Martin, C.E., von Willert, D.J., 2000. Leaf epidermal hydathodes and the ecophysiological consequences of foliar water uptake in species of *Crassula* from the Namib Desert in southern Africa. *Plant Biology* 2, 229-242.

Matsuoka, N., Murton, J., 2008. Frost weathering: recent advances and future directions. *Permafrost and Periglacial Processes* 19, 195-210.

Matthes, U., Kelly, P.E., Larson, D.W., 2008. Predicting the age of ancient *Thuja occidentalis* on cliffs. *Canadian Journal of Forest Research* 38, 2923-2931.

Matthes, U., Kelly, P.E., Ryan, C.E., Larson, D.W., 2002. The formation and possible ecological function of stem strips in *Thuja occidentalis*. *International Journal of Plant Sciences* 163, 949-958.

Matthes, U., Larson, D.W., 2006. Microsite and climatic controls of tree population dynamics: an 18-year study on cliffs. *Journal of Ecology* 94, 402-414.

- Matthes, U., Larson, D.W., 2009. Can stem strips be induced ? An experimental investigation of cliff-face *Thuja occidentalis*. *International Journal of Plant Sciences* 170, 1109-1119.
- Matthes-Sears, U., Larson, D.W., 1991. Growth and physiology of *Thuja occidentalis* L. from cliffs and swamps: is variation habitat or site specific? *Botanical Gazette* 152, 500-508.
- Matthes-Sears, U., Larson, D.W., 1995. Rooting characteristics of trees in rock: a study of *Thuja occidentalis* on cliff faces. *International Journal of Plant Sciences* 156, 679-686.
- Matthes-Sears, U., Larson, D.W., 1999. Limitations to seedling growth and survival by the quantity and quality of rooting space: Implications for the establishment of *Thuja occidentalis* on cliff faces. *International Journal of Plant Sciences* 160, 122-128.
- Matthes-Sears, U., Nash, C.H., Larson, D.W., 1995. Constrained growth of trees in a hostile environment: the role of water and nutrient availability for *Thuja occidentalis* on cliff faces. *International Journal of Plant Sciences* 156, 311-319.
- Matthes-Sears, U., Neeser, C., Larson, D.W., 1992. Mycorrhizal colonization and macronutrient status of cliff-edge *Thuja occidentalis* and *Acer saccharum*. *Ecography* 15, 262-266.
- Maycock, P.F., Fahselt, D., 1992. Vegetation of stressed calcareous scree and slopes in Sverdrup Pass, Ellesmere Island, Canada. *Canadian Journal of Botany* 70, 2359-2377.
- McKendrick, J.D., Batzli, G.O., Everett, K.R., Swanson, J.C., 1980. Some effects of mammalian herbivores and fertilization on tundra soils and vegetation. *Arctic and Alpine Research* 12, 565-578.
- McMillan, M.A., Larson, D.W., 2002. Effects of rock climbing on the vegetation of the Niagara Escarpment in Southern Ontario, Canada. *Conservation Biology* 16, 389-398.
- Médail, F., Diadema, K., 2009. Glacial refugia influence plant diversity patterns in the Mediterranean Basin. *Journal of Biogeography* 36, 1333-1345.
- Médail, F., Verlaque, R., 1997. Ecological characteristics and rarity of endemic plants from southeast France and Corsica: Implications for biodiversity conservation. *Biological Conservation* 80, 269-281.
- Meirelles, S.T., Pivello, V.R., Joly, C.A., 1999. The vegetation of granite rock outcrops in Rio de Janeiro, Brazil, and the need for its protection. *Environmental Conservation* 26, 10-20.
- Mejstřík, V.K., Cudlín, P., 1983. Mycorrhiza in some plant desert species in Algeria. In: *Tree Root Systems and Their Mycorrhizas*. Atkinson, D., Bhat, K.K.S., Coutts, M.P., Mason, P.A., Read, D.J. (Eds.), Springer Netherlands, Dordrecht, 363-366.
- Merrill, W., 1992. Mechanisms of resistance to fungi in woody plants: a historical perspective. In: *Defense mechanisms of woody plants against fungi*. Blanchette, R.A., Biggs, A.R. (Eds.), Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg, 1-12.

- Migoñ, P., 2010. *Geomorphological landscapes of the world*. Springer Science & Business Media, Dordrecht.
- Mocochain, L., Audra, P., Bigot, J.-Y., Clauzon, G., Belier, O., Monteil, P., 2010. Quel est l'âge du canyon de l'Ardèche (Ardèche, France)? Actes du colloque « Le karst, indicateur performant des environnements passés et actuels », La Pierre Saint-Martin 2007. Journées de l'AFK. Arette, Pyrénées-Atlantiques, 6–9 septembre 2007. *Karstologia Mémoires* 17, 201-213.
- Mocochain, L., Audra, P., Clauzon, G., Bellier, O., Bigot, J.-Y., Parize, O., Monteil, P., 2009. The effect of river dynamics induced by the Messinian Salinity Crisis on karst landscape and caves: Example of the Lower Ardèche river (mid Rhône valley). *Geomorphology* 106, 46-61.
- Mocochain, L., Clauzon, G., Bigot, J.-Y., Brunet, P., 2006. Geodynamic evolution of the peri-Mediterranean karst during the Messinian and the Pliocene: evidence from the Ardèche and Rhône Valley systems canyons, Southern France. *Sedimentary Geology* 188–189, 219-233.
- Monteith, J., Unsworth, M., 1990. *Principles of environmental physics*, 2nd ed. Butterworth-Heinemann, Oxford, UK.
- Monteith, J., Unsworth, M., 2008. *Principles of environmental physics*, 4th ed. Academic Press, Oxford, UK.
- Montmollin, B., Strahm, W., 2005. *The Top 50 Mediterranean Island Plants: Wild plants at the brink of extinction, and what is needed to save them*, IUCN/SSC Mediterranean Islands Plant Specialist Group ed. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK.
- Morisset, P., Bedard, J., Lefabvre, G., 1983. *The rare plants of Forillon National Park*. Parks Canada, Québec.
- Müller, S.W., Rusterholz, H.-P., Baur, B., 2004. Rock climbing alters the vegetation of limestone cliffs in the northern Swiss Jura mountains. *Canadian Journal of Botany* 82, 862-870.
- Müller, S.W., Rusterholz, H.-P., Baur, B., 2006. Effects of forestry practices on relict plant species on limestone cliffs in the northern Swiss Jura mountains. *Forest Ecology and Management* 237, 227-236.
- Munné-Bosch, S., Nogués, S., Alegre, L., 1999. Diurnal variations of photosynthesis and dew absorption by leaves in two evergreen shrubs growing in Mediterranean field conditions. *New Phytologist* 144, 109-119.
- Musy, A., Soutter, M., 1991. *Physique du sol*. PPUR presses polytechniques, Lausanne.

N

- Nuzzo, V.A., 1995. Effects of rock climbing on cliff goldenrod (*Solidago sciaphila* Steele) in northwest Illinois. *The American Midland Naturalist* 133, 229-241.
- Nuzzo, V.A., 1996. Structure of cliff vegetation on exposed cliffs and the effect of rock climbing. *Canadian Journal of Botany* 74, 607-617.

O

- Oettli, M., 1904. Beiträge zur Ökologie der Felsflora. *Jahrbuch der St. Gallischen Naturwissenschaftlichen Gesellschaft für das Vereinsjahr 1903*, 182-352.
- Oke, T.R., 1987. *Boundary layer climates*, 2nd ed. Methuen, London.
- Onions, C.T., 1968. *The shorter Oxford dictionary*. Oxford University Press, Oxford.
- Oosting, H.J., Anderson, L.E., 1937. The vegetation of a barefaced cliff in Western North Carolina. *Ecology* 18, 280-292.
- Oosting, H.J., Anderson, L.E., 1939. Plant succession on granite rock in Eastern North Carolina. *Botanical Gazette* 100, 750-768.
- Oppenheimer, H.R., 1956. Pénétration active des racines de buissons méditerranéens dans les roches calcaires. *Bulletin of the Research Council of Israel*, Sect. D, Bot 5, 219-222.
- Oppenheimer, H.R., 1957. Further observations on roots penetrating into rocks and their structure. *Bulletin of the Research Council of Israel* 6, 18-31.

P

- Pascal, M., Lafarge, D., Chedhomme, J., Glintzboeckel, C., 1989. *Notice explicative, carte géologique de la France (1/50 000), feuille de Bourg-Saint-Andéol (889)*. B.R.G.M., Orléans, 67 p.
- Geological mape by Pascal M., Elmi S., Busnardo R., Lafarge D., Truc G., Valleron M., Chedhomme J. et Combier J. (1989).
- Paskoff, R., 1998. *Les littoraux : impact des aménagements sur leur évolution*. Armand Colin, Paris.
- Pavon, D., 2014. Mémento pour l'aide à la détermination de la flore vasculaire du département des Bouches-du-Rhône. *Bulletin de la Société linnéenne de Provence numéro spécial* 18, 1-248.

- Pearson, G.W., 1986. Precise calendrical dating of known growth-period samples using a 'curve fitting' technique. *Radiocarbon* 28, 292-299.
- Peltier, L.C., 1950. The geographic cycle in periglacial regions as it is related to climatic geomorphology. *Annals of the Association of American Geographers* 40, 214-236.
- Perrin, J.R., 1984. Affûtage et rectification des tarières de sondage, *Revue Forestière Française*, XXXVI, 1, 59-65.
- Phillips, D.L., 1982. Life-forms of granite outcrop plants. *The American Midland Naturalist* 107, 206-208.
- Pigott, C.D., 1989. Factors controlling the distribution of *Tilia cordata* Mill at the northern limits of its geographical range. *New Phytologist* 112, 117-121.
- Pigott, C.D., Huntley, J.P., 1978. Factors controlling the distribution of *Tilia cordata* at the northern limits of its geographical range. *New Phytologist* 81, 429-441.
- Pigott, C.D., Pigott, S., 1993. Water as a determinant of the distribution of trees at the boundary of the mediterranean zone. *Journal of Ecology* 81, 557-566.
- Pires, M., Diadema, K., Médail, F., 2015. *Plan régional d'actions en faveur de Pinguicula reichenbachiana Schindler 2016 - 2026*. Rapport du Conservatoire botanique national méditerranéen et de l'Institut méditerranéen de biodiversité et d'écologie 63 p. + annexes.
- Polade, S.D., Pierce, D.W., Cayan, D.R., Gershunov, A., Dettinger, M.D., 2014. The key role of dry days in changing regional climate and precipitation regimes. *Scientific Reports* 4: 4364, 1-8.
- Pons, A., Quézel, P. 1985. The history of the flora and vegetation and past and present human disturbance in the Mediterranean region. In: *Plant conservation in the Mediterranean area*. Geobotany 7. C. Gómez-Campo (Ed.), Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, 25-43.
- Porembski, S., Brown, G., Barthlott, W., 1996. A species-poor tropical sedge community: *Afrotrilepis pilosa* mats on inselbergs in West Africa. *Nordic Journal of Botany* 16, 239-245.
- Prentice, H.C., Ursula Malm, J., Mateu-Andrés, I., Segarra-Moragues, J.G., 2003. Allozyme and chloroplast DNA variation in island and mainland populations of the rare Spanish endemic, *Silene hifacensis* (Caryophyllaceae). *Conservation Genetics* 4, 543-555.
- Prick, A., 1997. Critical degree of saturation as a threshold moisture level in frost weathering of limestones. *Permafrost and Periglacial Processes* 8, 91-99.

Q

- Quézel, P., Médail, F., 2003. *Écologie et biogéographie des forêts du bassin méditerranéen*, Éditions scientifiques et médicales, Elsevier, Paris.

R

- Rameau, J.C., Mansion, D., Dumé, G., Gauberville, C., 2008. *Flore forestière française : région méditerranéenne, Tome 3, Région méditerranéenne*. Institut pour le Développement Forestier, Paris.
- Reinsvold, R.J., Reeves, F.B., 1986. The mycorrhizae of *Juniperus osteosperma*: identity of the vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiont, and resynthesis of VA mycorrhizae. *Mycologia* 78, 108-113.
- Rejmánek, M., 1971. Ecological meaning of thermal behaviour of rocks. *Flora* 160, 527-561.
- Rich, T.C.G., McDonnell, E.J., Lledó, M.D., 2008. Conservation of Britain's biodiversity: the case of *Hieracium cyathis* (Asteraceae) and its relation to other apomictic taxa. *Botanical Journal of the Linnean Society* 156, 669-680.
- Rich, T.C.G., Motley, G.S., Kay, Q.O.N., 2005. Population sizes of three rare Welsh endemic *Sorbus* species (Rosaceae). *Watsonia* 25, 381-388.
- Richard, J.-L., 1972. La végétation des crêtes rocheuses du Jura. *Bericht der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft* 82, 68-112.
- Ricklefs, R.E., Miller, G.L., 2005. *Écologie*. De Boeck Supérieur, Bruxelles.
- Rohrer, J.R., 1982. Bryophytes of hanging rock, Avery and Watauga Counties, North Carolina. *Castanea* 47, 221-229.
- Rohrer, J.R., 1983. Vegetation pattern and rock type in the flora of the Hanging Rock Area, North Carolina. *Castanea* 48, 189-205.
- Roncadori, R.W., Pokorny, F.A., 1982. Growth of *Juniperus chinensis* var. *sargentii* as influenced by vesicular-arbuscular mycorrhizae and soil fertility. *HortScience* 17, 917-918.
- Runeberg, J., 1960. The chemistry of the Order Cupressales. 31. Heartwood constituents of *Juniperus phoenicea* L.. *Acta Chemica Scandinavica* 14, 1995-1998.
- Rusterholz, H.-P., Aydin, D., Baur, B., 2012. Population structure and genetic diversity of relict populations of *Alyssum montanum* on limestone cliffs in the Northern Swiss Jura mountains. *Alpine Botany* 122, 109-117.
- Rusterholz, H.-P., Müller, S.W., Baur, B., 2004. Effects of rock climbing on plant communities on exposed limestone cliffs in the Swiss Jura mountains. *Applied Vegetation Science* 7, 35-40.

S

- Sato, T., 1985. Comparative life history of aspidiaceous ferns in northern Japan with reference to fertility during sporophyte development in relation to habitats. *The botanical* 98, 371-381.
- Schweingruber, F.H., Poschlod, P., 2005. *Growth rings in herbs and shrubs: life span, age determination and stem anatomy*. Swiss Federal Research Institute WSL, Birmensdorf.
- Schwinning, S., 2010. The ecohydrology of roots in rocks. *Ecohydrology* 3, 238-245.
- Sealy, J.R., 1949. *Arbutus Unedo*. *Journal of Ecology* 37, 365-388.
- Sellers, W.D., 1965. *Physical climatology*. University of Chicago Press, Chicago.
- Sheffield, J., Wood, E.F., 2008. Projected changes in drought occurrence under future global warming from multi-model, multi-scenario, IPCC AR4 simulations. *Climate Dynamics* 31, 79-105.
- Silva, J.L., Mejías, J.A., García, M.B., 2015. Demographic vulnerability in cliff-dwelling *Sonchus* species endemic to the Western Mediterranean. *Basic and Applied Ecology* 16, 316-324.
- Simonin, K.A., Santiago, L.S., Dawson, T.E., 2009. Fog interception by *Sequoia sempervirens* (D. Don) crowns decouples physiology from soil water deficit. *Plant, Cell & Environment* 32, 882-892.
- Smith, P., 1998. *A vegetational characterization of cliff faces in the Linville Gorge Wilderness Area*. Master's Thesis, Appalachian State University, Boone, North Carolina.
- Snogerup, S., 1971. Evolutionary and plant geographical aspects of chasmophytic communities. In: *Plant life of South-west Asia*. Davis, P.H., Harper, P.C. and Hedge, L.C. (Eds.), Botanical Society of Edinburgh, Edinburgh, 157-170.
- Soper, J.H., 1954. The hart's-tongue fern in Ontario. *American Fern Journal* 44, 129-147.
- Sounier, J.-P., 2007. *Travaux en hauteur sur cordes Sécurité au travail*. Vagnon, Paris.
- Stärr, A., Banzhaf, P., Gottschlich, G., Hennig, V., Herter, W., Koltzenburg, M., Müller, T., Timmermann, G., Zugmaier, W., 1995. Neufassung der Gefährdungsgrade felsbesiedelnder Farn- und Blütenpflanzen der Schwäbischen Alb. Veröff. *Naturschutz Landschaftspflege Baden-Württemberg* 70, 99-120.
- Stoffel, M., Bollschweiler, M., Butler, D.R., Luckman, B.H., 2010. *Tree rings and natural hazards: a state-of-art*. Springer Science & Business Media, Dordrecht.
- Stokes, M.A., Smiley, T.L., 1968. *An introduction to tree-ring dating*. University of Chicago Press, Chicago.
- Stoutjesdijk, P., 1974. The open shade, an interesting microclimate. *Acta Botanica Neerlandica* 23, 125-130.
- Sunamura, T., 1992. *Geomorphology of rocky coasts*. John Wiley & Son Ltd, Chichester, England.

T

- Tang, C.Q., Yang, Y., Ohsawa, M., Momohara, A., Yi, S.-R., Robertson, K., Song, K., Zhang, S.-Q., He, L.-Y., 2015. Community structure and survival of tertiary relict *Thuja sutchuenensis* (*Cupressaceae*) in the subtropical Daba Mountains, Southwestern China. *PLoS ONE* 10, e0125307.
- Tang, M., Yu, F.-H., Zhang, S.-M., Niu, S.-L., Jin, X.-B., 2004. *Taihangia rupestris*, a rare herb dwelling cliff faces: responses to irradiance. *Photosynthetica* 42, 237-242.
- Taylor, R.E., 1987. *Radiocarbon dating: an archaeological perspective*. Academic Press, Orlando.
- Thorne, R.F., 1972. Major disjunctions in the geographic ranges of seed plants. *The Quarterly Review of Biology* 47, 365-411.
- Trenhaile, A.S., 1990. *The geomorphology of Canada: An introduction*. Oxford University Press, Toronto.
- Trouy, M.-C., 2015. *Anatomie du bois : formation, fonctions et identification*. Éditions Quae.

U

- United States Fish Wildlife Service, 1993. *American Hart's-tongue Recovery plan*. United States Fish Wildlife Service, Atlanta.
- Ursic, K.A., Kenkel, N.C., Larson, D.W., 1997. Revegetation dynamics of cliff faces in abandoned limestone quarries. *Journal of Applied Ecology* 34, 289-303.

V

- Van Jaarsveld, E.J., Van Wyk, A.E., 2006. *Aloe challisii*, a new cliff-dwelling aloe from Mpumalanga, and a checklist of the obligate cliff-dwelling aloes in South Africa and Namibia. *Aloe* 43, 36-41.
- Van Jaarsveld, E.J., 2011. *Cremnophilous succulents of southern Africa: diversity, structure and adaptations*. Doctoral dissertation, University of Pretoria, Pretoria.
- Venet, J., Keller, R., 1987. *Identification et classement des bois français*, 2nd ed. AgroParisTech-ENGREF, Nancy.

- Vergne, J., Bellina, M., Cuny, J.-O., Godet, J.-P., Richard, V., Tessier, M., 2007. *Inventaire de la faune et de la flore des falaises. Mesure de l'impact de l'escalade sur la biodiversité. Proposition concertée de mesures conservatoires, Escalade & biodiversité*. Association des Naturalistes de l'Ariège - Conservatoire Départemental des Espaces Naturels de l'Ariège - Centre Permanent d'Initiatives pour l'Environnement de l'Ariège.
- Vidakovic, M., 1991. *Conifers: morphology and variation*. Grafički zavod Hrvatske, Zagreb, Croatie.
- Vogel, J.C., Rumsey, F.J., Schneller, J.J., Barrett, J.A., Gibby, M., 1999. Where are the glacial refugia in Europe? Evidence from pteridophytes. *Biological Journal of the Linnean Society* 66, 23-37.
- Vogler, F., Reisch, C., 2011. Genetic variation on the rocks – the impact of climbing on the population ecology of a typical cliff plant. *Journal of Applied Ecology* 48, 899-905.
- Vogler, F., Reisch, C., 2013. Vital survivors: low genetic variation but high germination in glacial relict populations of the typical rock plant *Draba aizoides*. *Biodiversity and Conservation* 22, 1301-1316.

W

- Wagner, W.L., Weller, S.G., Sakai, A.K., 1994. Description of a rare new cliff-dwelling species from Kaua'i, *Schiedea attenuata* (Caryophyllaceae). *Novon* 4, 187-190.
- Walker, G.L., 1987. *Ecology and population biology of Thuja occidentalis L. in its southern disjunct range*. Doctoral dissertation, University of Tennessee, Knoxville.
- Walker, G.L., Nepal, B.K., Soule, P., 2010. *Characterization of Ancient Red Cedars Communities in the Obed Wild and Scenic River Gorge*. United State Department of the Interior, National Park Service, Obed Wild and Scenic River Gorge National Park, Wartburg.
- Walker, G.L., Parish, E., 2004. *Statistical analysis of cliff-face vegetation in the Obed River Gorge. Technical report for the United State*. United State Department of the Interior, National Park Service, Obed Wild and Scenic River Gorge National Park, Wartburg.
- Walters, T.W., Wyatt, R., 1982. The vascular flora of granite outcrops in the Central Mineral Region of Texas. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 109, 344-364.
- Wang, B., Qiu, Y.L., 2006. Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plants. *Mycorrhiza* 16, 299-363.
- Wardle, P., 1991. *Vegetation of New Zealand*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Weakley, A.S., 2008. *Flora of the Carolinas, Virginia, Georgia, northern Florida, and surrounding areas*. University of North Carolina, Chapel Hill, North Carolina.

- Wezel, A., 2007. Changes between 1927 and 2004 and effect of rock climbing on occurrence of *Saxifraga paniculata* and *Draba aizoides*, two glacial relicts on limestone cliffs of the Swabian Jura, southern Germany. *Journal for Nature Conservation* 15, 84-93.
- Whitmore, T.C., 1984. *Tropical rain forests of the Far East*, 2nd ed. Oxford University Press, Oxford.
- Williams, G.A., Morritt, D., 1995. Habitat partitioning and thermal tolerance in a tropical limpet, *Cellana grata*. *Marine Ecology Progress Series* 124, 89-103.
- Wingate, D.B., 1985. The restoration of Nonsuch Island as a living museum of Bermuda's pre-colonial terrestrial biome. In: *Conservation of Island Birds: case studies for the management of threatened island species*. Moors, P.J. (Ed.), ICBP Technical Publication 3, International Council for Bird Preservation, Cambridge, 225-238.
- Wiser, S.K., 1994. High-elevation cliffs and outcrops of the Southern Appalachians: vascular plants and biogeography. *Castanea* 59, 85-116.
- Wiser, S.K., Peet, R.K., White, P.S., 1996. High-elevation rock outcrop vegetation of the Southern Appalachian Mountains. *Journal of Vegetation Science* 7, 703-722.
- Wunder, J., Mösel, B.M., 1996. Kaltluftströme auf Basaltbloekhalden und ihre Auswirkung auf Mikroklima und Vegetation. Cold airstreams on slopes of basaltic rocks and their influence on microclimate and vegetation. *Flora* 191, 335-344.

Y

- Yan, X., Zhou, M., Dong, X., Zou, S., Xiao, H., Ma, X.-F., 2015. Molecular mechanisms of foliar water uptake in a desert tree. *AoB Plants* 7, plv129.
- Yarranton, G.A., Green, W.G.E., 1966. The distributional pattern of crustose lichens on limestone cliffs at Rattlesnake Point, Ontario. *The Bryologist* 69, 450-461.
- Yassin, M.F., Al-Harbi, M., 2013. Numerical simulation on wind flow over step-shaped cliff topography with rough surface. *International Journal of Environmental Research* 7, 173-186.
- Yates, C.J., Gibson, N., Pettit, N.E., Dillon, R., Palmer, R., 2011. The ecological relationships and demography of restricted ironstone endemic plant species: implications for conservation. *Australian Journal of Botany* 59, 692-700.
- Young, J.M., 1996. *The cliff ecology and genetic structure of northern white cedar (Thuja occidentalis L.) in its southern disjunct range*. Master's Thesis, University of Tennessee, Knoxville.

Z

Zehnder, A., 1953. Beitrag zur Kenntnis von Mikroklima und Algenvegetation des nackten Gesteins in den Tropen. *Berichte Schweizerische Botanische Gesellschaft* 63, 5-26.

Zohary, M., 1973. *Geobotanical Foundations of the Middle East*, 2nd ed. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.



ANNEXES

Photographie au dos de Jean-Paul Mandin

Falaise d'Autridge, Gorges de l'Ardèche, 2015

Annexe A

Communication des travaux de recherche

Publications

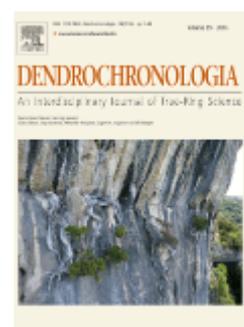
Publications parues

Mathaux C., Guibal F., Gauquelin T., 2015. Les genévriers de Phénicie des falaises des gorges du Verdon. *Savoir du Verdon, Courrier scientifique du Parc naturel régional du Verdon* 3, 37-41.

Mathaux C., Mandin J.-P., Edouard J.-L., Gauquelin T., Guibal F., 2015. *Juniperus phoenicea* growing on cliffs: dendrochronology and wiggle-matching applied to the oldest trees in France. *Tree Rings in Archaeology, Climatology and Ecology* 13, 76-81.

Mathaux C., Mandin J.-P., Oberlin C., Edouard J.-L., Gauquelin T., Guibal F., 2016. Ancient juniper trees growing on cliffs: toward a long Mediterranean tree-ring chronology. *Dendrochronologia*, 37, 79-88. (IF: 2.107)

Sanguin H., **Mathaux C.**, Guibal F., Prin Y., Mandin J.-P., Gauquelin T., Duponnois R., 2016. Ecology of vertical life in harsh environments: The case of mycorrhizal symbiosis with secular cliff climbing trees (*Juniperus phoenicea* L.). *Journal of Arid Environments* 134, 132-135. (IF: 1.623)



Publications en préparation

Mathaux, C., Buquet, C., Mandin, J.-P., Mevy, J.-P., Guibal, F., Gauquelin, T., 2017. Leaf morphology and foliar water absorption by *Juniperus phoenicea* L. trees growing on cliffs: an advantage to adverse conditions ? Manuscript in preparation for "*Ecohydrology*".

Mathaux, C., Buquet, C., Mandin, J.-P., Guibal, F., Gauquelin, T., 2017. Foliar uptake of fog water relieve drought effects for a typical tree of Mediterranean basin, *Juniperus phoenicea* L.. Manuscript in preparation for "*Tree Physiology*".

Mathaux, C., Mandin, J.-P., Guibal, F., Gauquelin, T., 2017a. Cliffs: an unexpected refuge for old growth forest and old trees. Manuscript in preparation for "*Conservation Biology*".

Mathaux, C., Mandin, J.-P., Guibal, F., Gauquelin, T., 2017b. Old junipers on cliffs around the South of France. Manuscript in preparation for "*Biological Conservation*".

Communications orales

Communications en congrès international

Mathaux C., Mandin J.-P., Edouard J.-L., Gauquelin T., Guibal F., 2014. Very old stressed *Juniperus phoenicea* growing on cliffs in South-East France. "MEDiterranean STRESS: The impact of environmental stress on Mediterranean trees", Birmensdorf, Zurich (Swiss), May 19-20-21, 2014 (sur invitation).

Mathaux C., Mandin J.-P., Edouard J.-L., Gauquelin T., Guibal F., 2014. *Juniperus phoenicea* growing on cliffs: dendrochronology and wiggle-matching applied to the oldest trees in France. TRACE 2014: Tree Rings in Archaeology, Climatology and Ecology, St Andrews (Scotland, UK), 6 – 10 may 2014.

Mathaux C., Mandin J.-P., Edouard J.-L., Gauquelin T., Guibal F., 2014. *Juniperus phoenicea* growing on cliffs: specificity and functioning on the oldest trees in France. Vème colloque international sur le genévrier thurifère : Le genévrier thurifère et les autres cupressacées méditerranéennes : usages, services écosystémiques, menaces et conservation, Marrakech (Maroc), 30 Avril - 4 Mai 2014.

Communications en congrès national

Mathaux C., 2015. Les genévriers de Phénicie (*Juniperus phoenicea* L.) des falaises : Arbres remarquables adaptés à des milieux de vie extrêmes. 22ème Congrès de l'École Doctorale Sciences de l'Environnement, Cassis (France), 21-22 avril 2015.

Mathaux C., 2014. *Juniperus phoenicea* des falaises : Méthodes de la dendrochronologie appliquées aux plus vieux arbres de France. Journée des doctorants de l'IMBE, Marseille, France, 9 juillet 2014.

Mathaux C., 2013. Spécificité, fonctionnement et adaptations du genévrier de Phénicie (*Juniperus phoenicea*) des falaises. Journée des doctorants de l'IMBE, Marseille, France, 20-21 juin 2013.

Communication pour la diffusion de la culture scientifique

Mathaux C., 2015. Les genévriers de Phénicie des falaises. Syndicat de Gestion des Gorges de l'Ardèche, Saint Remèze (France), 22 juin 2015.

Communications par affiches

Mathaux C., Gauquelin T., Guibal F., Mandin J.-P., 2013. Les peuplements de *Juniperus phoenicea* des falaises. Forum « Recherche et Territoire », Privas, 7 novembre 2014.

Mathaux C., Gauquelin T., Guibal F., Mandin J.-P., 2013. Haut lieu de naturalité sous forte contrainte abiotique : les peuplements de *Juniperus phoenicea* des falaises. Colloque Naturalité des eaux et des forêts vers une autre culture, Chambéry, 17-20 septembre 2013.

Mathaux C., Oberlin C., Mandin J.-P., Edouard J.-L., Gauquelin T., Guibal F., 2016. Evaluating the annual status of rings in old *Juniperus phoenicea* by means of AMS dates and wiggle-matching. 8th International Symposium ¹⁴C and Archaeology, Edinburgh, Scotland, UK, 27 June-1 July 2016.

Récompense

2ème prix du jury à la finale régionale d'Aix Marseille Université du concours « Ma thèse en 180 secondes » reçu le 17 avril 2015 du jury composé de Y. Hermès (Délégué régional du CNRS et président du jury) ; E. Ethis (Président de l'Université d'Avignon) ; Y. Berland (Président d'Aix Marseille Université) ; M. Boï (Directrice régionale de l'emploi d'EDF) ; T. Bazin (Directeur interrégional adjoint Méditerranée de la Caisse des dépôts).

Annexe B

Fiche de renseignement des arbres en falaise (d'après Jean-Paul Mandin)

Observateur(s) :

Espèce :

Date :

Localisation :

N° de l'arbre :

Falaise :

Hauteur :

Exposition :

Forme

- plateau sommital
- paroi sub-verticale
- paroi verticale
- paroi surplombante
- talus

Nombre de cernes :

Age estimé:

Remarques diverses :

Carotté :

oui/non

nombre :

Prélevé : oui/non

tronc/branche

N° de photo :

Autres espèces :

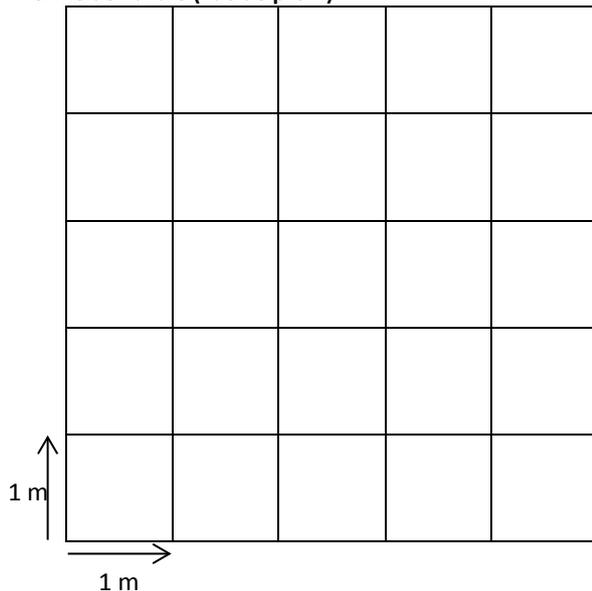
Situation de l'arbre dans la falaise

- hauteur/base :
- distance/sommet:

Localisation de l'arbre

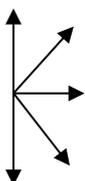
- fissure verticale
- fissure oblique
- fissure horizontale
- replat (vire)
- trou

Forme de l'arbre (vue de profil)



Forme:

Entourer ou compléter les flèches



Hauteur de l'arbre (du sol à la pointe extrême en cm):

Nombre de troncs partant du sol :

Diamètre (en cm)

- à la base maxi :
- à la base mini :
- au point de carottage :

Circonférence (en cm)

- à la base:
- au point de carottage :

Forme du tronc

- cylindrique
- moyen
- aplati

Tronc torsadé

- non
- moyen
- oui sens des aiguilles/sens inverse

Pourcentage de parties vivantes de l'arbre:

- 0 %
- 0 à 10 %
- 25 à 50 %
- 50 à 75 %
- 75 à 90 %
- 90 à 100 %

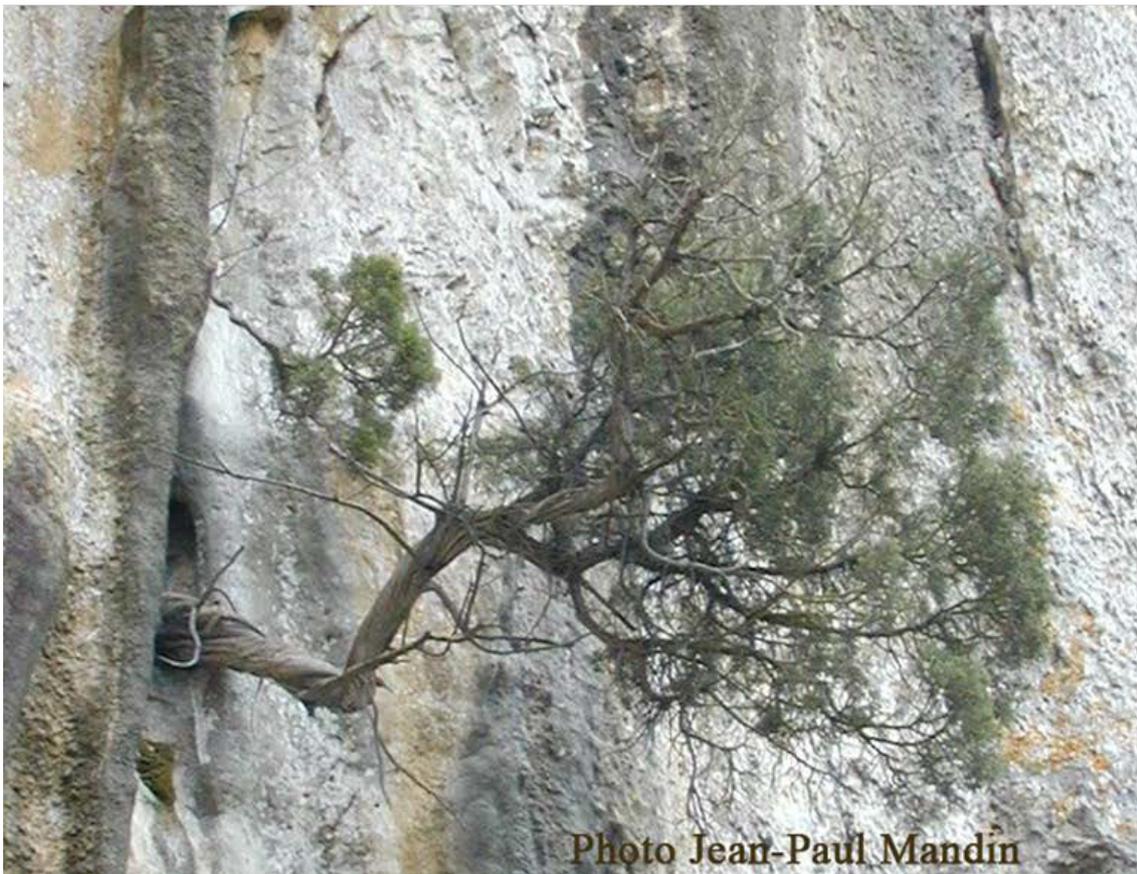
Annexe C



Annexe C.1 : Typologie architecturale de *Juniperus phoenicea* en falaise : exemples d'arbres multicaules.



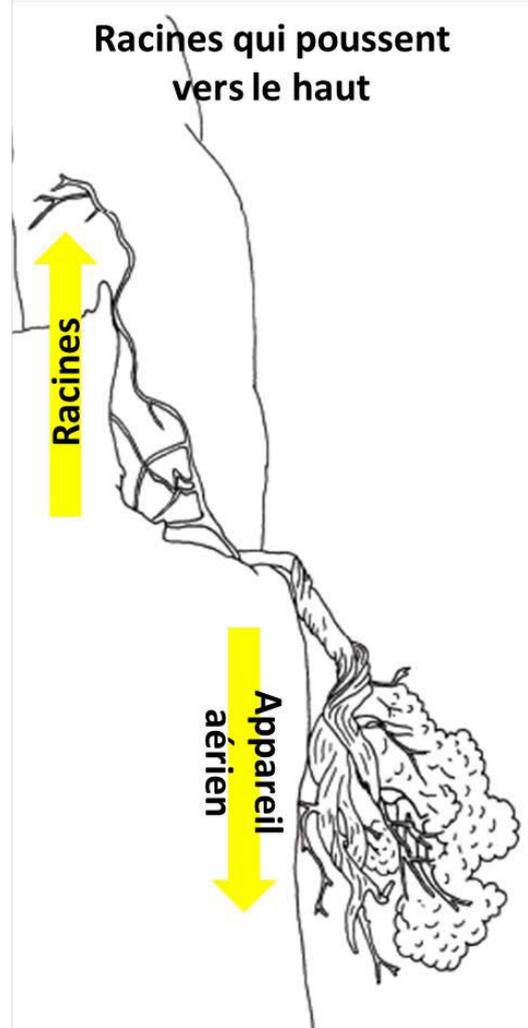
Annexe C.2 : Typologie architecturale de *Juniperus phoenicea* en falaise : le port dressé. Photographies en haut à droite de Jean-Paul Mandin et en bas à droite de Marie Mathaux.



Annexe C.3 : Typologie architecturale de *Juniperus phoenicea* en falaise : le port horizontal. Photographie en bas de page de Jean-Paul Mandin.



Annexe C.4 : Typologie architecturale de *Juniperus phoenicea* en falaise : le port inversé. Photographies en haut à droite et en bas de Jean-Paul Mandin.



Racines qui poussent vers le haut

Racines

Appareil aérien

Appareil aérien qui pousse vers le bas

Annexe C.5 : Typologie architecturale de *Juniperus phoenicea* en falaise : le port complètement inversé.



Annexe C.6 : Typologie architecturale de *Juniperus phoenicea* en falaise : la torsion du tronc et des branches.
Photographie du bas de page de Christophe Bordieu.

Annexe D



Annexe D.1: Typologie morphologique des sections transversales de tronc de *Juniperus phoenicea* de falaise. Les sections de formes circulaires et ovoïdes.



Annexe D.2: Typologie morphologique des sections transversales de tronc de *Juniperus phoenicea* de falaise. Les sections de formes lobées : (a) peu lobée, (b) lobée et (c) en étoile.

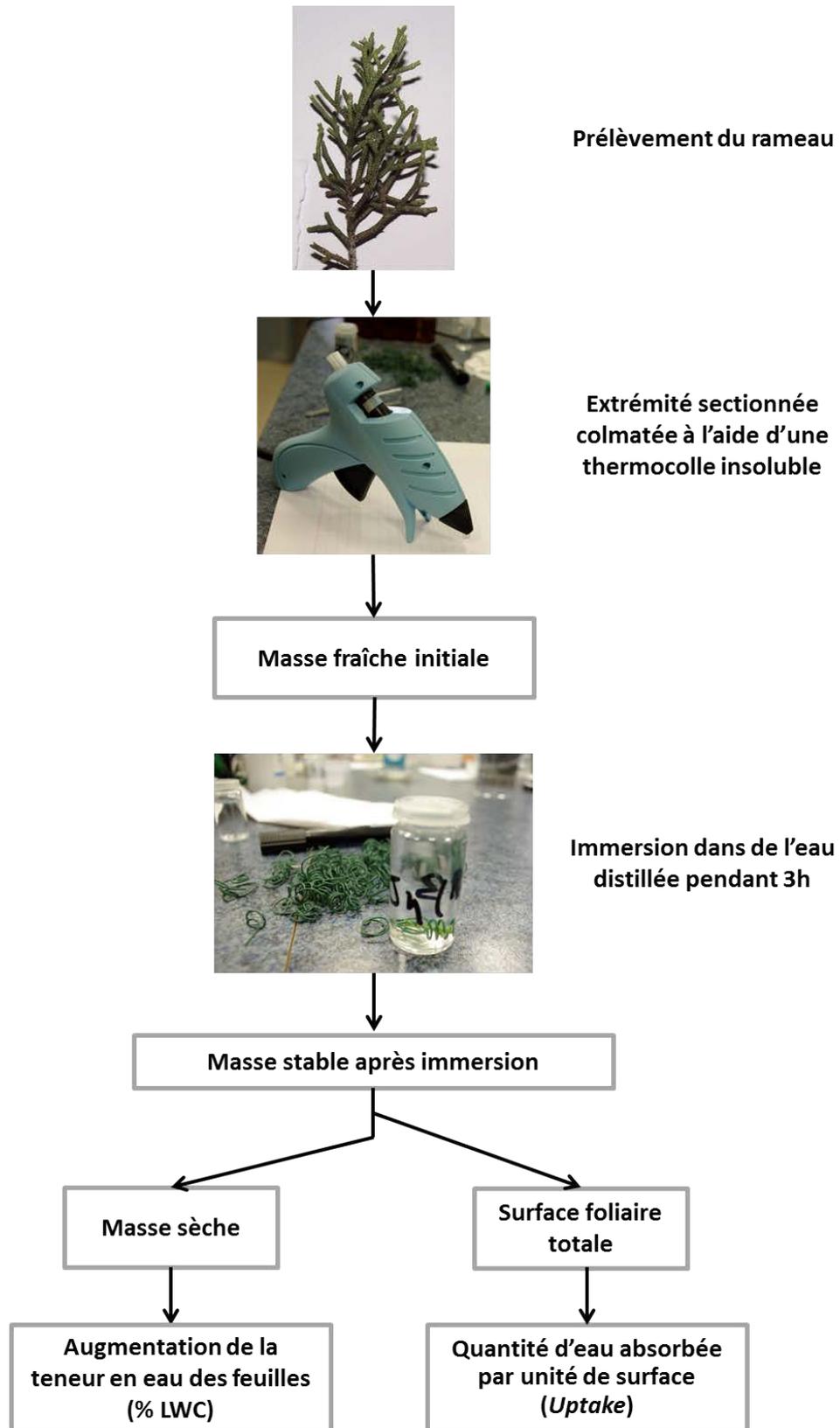


Annexe D.3 : Typologie morphologique des sections transversales de tronc de *Juniperus phoenicea* de falaise. Les sections de formes aplaties : (a) aplatie unilatéralement, (b) aplatie bilatéralement et (c) aplatie et repliée sur elle-même.

Annexe E



Annexe E.1 : Matériel nécessaire pour l'expérimentation de l'absorption foliaire de *Juniperus phoenicea*.



Annexe E.2 : Protocole expérimental pour la mesure de l'augmentation de la teneur en eau des feuilles et de la quantité d'eau absorbée par unité de surface après immersion dans de l'eau distillée pendant 3h.

Annexe F



Annexe F.1 : Brouillard dans les gorges de l'Ardèche.



Annexe F.2 : Couronne de genévrier de Phénicie mouillée lors d'un brouillard.

Annexe G



Ecology of vertical life in harsh environments: The case of mycorrhizal symbiosis with secular cliff climbing trees (*Juniperus phoenicea* L.)



Hervé Sanguin^{a, *}, Coralie Mathaux^b, Frédéric Guibal^b, Yves Prin^a, Jean-Paul Mandin^c, Thierry Gauquelin^b, Robin Duponnois^d

^a CIRAD, UMR LSTM, F-34398, Montpellier, France

^b Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Ecologie marine et continentale, Aix Marseille Université, CNRS, IRD, Avignon Université, UMR 7263, F-13397, Marseille, France

^c Société botanique de l'Ardeche, Réserve Naturelle Nationale des Gorges de l'Ardeche, F-30760, Saint Julien-de-Peyrolas, France

^d IRD, UMR LSTM, F-34398, Montpellier, France

ARTICLE INFO

Article history:

Received 12 February 2016

Received in revised form

27 May 2016

Accepted 27 July 2016

Keywords:

454-Pyrosequencing

Juniperus phoenicea

Mycorrhizal community

Secular tree

Harsh environment

ABSTRACT

The Phoenician juniper tree (*Juniperus phoenicea* L.) is emblematic of Mediterranean ecosystems. Secular trees from a relict population are present in the cliffs of the Ardèche gorges (protected natural reserve). This population shows a remarkable adaptability to major physical, nutrient and water availability constraints. The basis of its adaptation to hostile environmental conditions is poorly understood. The aim of the study is to decipher the diversity and structure of the Phoenician juniper mycorrhizal community in order to highlight mycorrhizal characteristics related to the particular ecology of this relict population. We hypothesized that a long-term co-evolution between arbuscular mycorrhizal (AM) fungi and the plant partner, emphasized by a geographic isolation, may have selected a specific mycorrhizal community playing a key role in *J. phoenicea* adaptation. 454-sequencing of AM fungal community from Phoenician juniper secular trees revealed a complex community, notably composed of *Rhizophagus* and poorly-affiliated *Glomeraceae* clades. The AM fungal community characterized was mainly related to those found in arid and semi-arid habitats, strengthening the ecological specificity of the Phoenician juniper AM fungal communities to harsh environmental conditions.

© 2016 Elsevier Ltd. All rights reserved.

1. Short note

Juniperus phoenicea L. (family *Cupressaceae*) is a small (8–12 m tall) gynodioic tree native to the Mediterranean basin, mainly distributed in its western part. It is a light-demanding tree resisting to dry climates and characterized by high pioneer properties (Quézel and Médail, 2003). Populations of *J. phoenicea* subsp. *turbinata* are characteristic of the coastal areas while *J. phoenicea* subsp. *phoenicea* are growing up to 2000 m (e.g. on the Atlas mountain slopes). The subsp. *phoenicea* shows a low level of geographic differentiation and a conservation of local characters by isolation from other subspecies (Boratynski et al., 2009).

In France, populations of *J. phoenicea* subsp. *phoenicea* stretch to the nature reserve of the Ardèche gorges (Mathaux et al., 2016), in the south of Rhône-Alpes. This reserve is characterized by a 200-m

deep canyon composed of urgonian limestones and an extensive plateau mainly covered by typical Mediterranean forest. Old Phoenician juniper trees found on the large walls of the limestone cliffs have adapted their growth to the topological and physico-chemical constraints (Mathaux et al., 2016). This ecosystem, functioning for millennium – trees have been dated to be thousand-year-old (Mathaux et al., 2016) – is probably among the last native ones in France, representing a possible relict population (geographic and physical isolation, confined distribution). Its natural regeneration is reaching a critical threshold due to erosion and to the attested warming in the Rhône-Alpes region (Météo-France Centre-Est, 2011). Phoenician juniper trees establish a symbiosis with arbuscular mycorrhizal (AM) fungi (Boullard, 1986), a key parameter in ecosystem functioning (Smith and Read, 2008). Characterizing Phoenician juniper mycorrhizal diversity may represent a major insight to better understand the biological functioning of this particular ecosystem.

Three secular Phoenician trees (J1, J2, and J3; Fig. 1) located on the reserve canyon cliffs (Gaud, Saint-Remèze, France; Fig. A1) were

* Corresponding author.

E-mail address: herve.sanguin@cirad.fr (H. Sanguin).

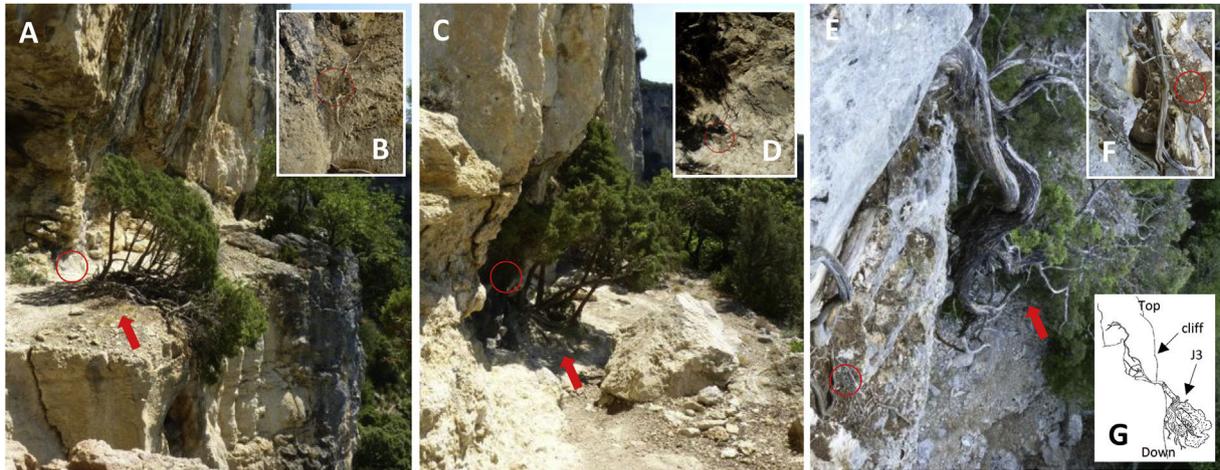


Fig. 1. Photos of selected *J. phoenicea* trees in the protected nature reserve of the Ardèche gorges (Gaud, Saint-Remèze, France). Phoenician juniper trees (A) J1, (C) J2 and (E) J3 are indicated with red arrows. Red circles indicate root sampling area for each tree, visualized more precisely in (B), (D), (F) for J1, J2 and J3, respectively. (G) Schema of the general morphology of J3 growing downwards on the cliff. The trees J1 (44°21'57"N – 4°27'06"E, 268 m altitude) and J2 (J2, 44°21'56"N 4°27'08"E, 268 m altitude) are distant from 25 m and are both located on a 2-m wide rocky shelf (A and C) used as pathway by feral goats. The tree J3 (44°21'44"N, 4°26'58"E, 190 m altitude) presents an original morphology since it grows down directly along the cliff (G). The juniper roots were shown to penetrate in rock crevices partially filled by soil deposits (B, D and E). (For interpretation of the references to colour in this figure legend, the reader is referred to the web version of this article.)

reached using rock-climbing equipment. The selected trees are hundred-years-old (141, 128 and 216 years old for tree J1, J2, and J3, respectively), and are characterized by their extremely slow radial growth rates (0.37, 0.21 and 0.25 mm per year, respectively) (Appendix). Only three trees could be sampled because of the very low accessibility of root systems (rock crevices) and tree instability.

A 18S-based 454-pyrosequencing approach was applied to characterize the Phoenician juniper AM fungal community. The 18S rRNA gene as well as the primer set were selected because of their reliability to assess AM fungal diversity in environmental samples (Öpik et al., 2013; Van Geel et al., 2014). 454 data-processing (for more details, see Appendix file) lead to 4647 high quality sequences from approximately 10,000 raw sequences. All the analyses were performed both with and without singletons because it has been shown that half of the singletons may represent true target taxa (Brown et al., 2015). Finally, the sequence number between environmental samples was rarefied to improve statistical robustness.

The AM fungal community was composed of 77 molecular operational taxonomic units (MOTUs) (42 without singletons), based on a 97% sequence similarity. A high diversity coverage (>97%) was reached, with less than 10 MOTUs not retrieved (Boneh estimates) (Table 1), demonstrating a suitable sequencing effort for

comparison of community richness, diversity and composition between environmental samples (Lemos et al., 2011). The AM fungal diversity and evenness among trees tended to be different, contrary to community richness (Table 1).

Approximately 80% of sequences were shared between at least two trees. Differences in the AM fungal community were only due to low abundant MOTUs membership (Fig. A2). On the other hand, the genetic structure of the AM fungal community was significantly different among trees ($P < 0.001$; Unifrac tests on genetic distances; Table A1). Phylogeny-based approaches are demonstrated as powerful approaches compared to similarity-based approaches to reliably analyse microbial community in environment (Senés-Guerrero and Schüßler, 2016). The differences observed in the AM fungal community structures among the juniper trees might be related to abiotic factors. The soil deposits surrounding the juniper roots showed variations for several chemical parameters (CaCO₃ content, SOC and SOM; Table A2) between J3 and the two other trees. Heterogeneity of physical and nutritive constraints and water availability are known as potential drivers of mycorrhizal communities (Tedersoo et al., 2003; Johnson et al., 2010; Jumpponen et al., 2010). The variation in abiotic factors were postulated as the main factor driving both plant and AM fungal communities in

Table 1
Richness and diversity indexes.

Juniper tree ^a	Number of MOTUs	Chao (lci; hci) ^b	Shannon (lci; hci) ^b	Inverse simpson (lci; hci) ^b	Simpson evenness	Shannon evenness	Coverage (%) ^c	Boneh estimation
J1	42	70 (52; 121)	1.55 (1.46; 1.64)	3.10 (2.93; 3.28)	0.07	0.41	97.69	7.58
J1(- s)	21	21 (21; 24)	1.41 (1.34; 1.49)	2.96 (2.82; 3.13)	0.14	0.46	99.79	3.29
J2	26	61 (36; 152)	0.96 (0.87; 1.06)	1.59 (1.50; 1.69)	0.06	0.30	98.49	4.37
J2(- s)	21	21 (21; 21)	0.90 (0.85; 0.96)	1.56 (1.50; 1.63)	0.07	0.29	99.95	0
J3	20	48 (27; 133)	0.51 (0.43; 0.60)	1.22 (1.18; 1.27)	0.06	0.17	98.89	3.26
J3(- s)	13	14 (13; 24)	0.45 (0.39; 0.52)	1.20 (1.16; 1.24)	0.09	0.18	99.75	1.34

^a J1, J2, J3 indicate the juniper trees 1, 2 and 3, respectively. (- s) indicates the data without the singletons. All data correspond to normalized data based on random subsamplings.

^b lci and hci indicate the lower and higher 95% confidence intervals, respectively.

^c Good's coverage: sum of probabilities of observed classes calculated as $(1 - (n/N))$, where n is the number of singleton sequences and N is the total number of sequences.

successionally stable plant populations (Habitat hypothesis; Zobel and Öpik, 2014), which is the case of the Phoenician juniper population investigated. However, the impact of abiotic factors cannot be robustly evaluated in the current study due to the limited sampling and 454-data treatment intrinsic biases (Gihring et al., 2012).

The phylogenetic assignment of MOTUs (Fig. 2) revealed a predominance of *Glomeraceae* (*Rhizophagus*, 47% of sequences; *Sclerocystis*, 0.03%; *Septoglosum*, 0.27%), in accordance with previous results on *Juniperus procera* (Wubet et al., 2006). The majority of MOTUs (52% of sequences) had uncertain affiliation regarding reference strains but constituted nine well-resolved clades (Glo-a to Glo-i; Table A3) related to known virtual taxa (Öpik et al., 2014). The most abundant MOTU (1382 sequences), shared between all trees (Fig. A1) was affiliated to a cluster composed of *Rhizophagus intraradices*/*Rhizophagus proliiferus*, distinct from the cluster defined by well-known *Rhizophagus irregularis*. The worldwide distribution of *Rhizophagus* suggests a lack of specialization. However, some species present a rapidly evolving genotypic diversity (Angelard et al., 2014) having to differential effects on plant growth (Koch et al., 2006).

The need to develop AM fungal diversity analyses at the community and population levels appears crucial to reliably evaluate AM fungal ecology and adaptation to environmental changes. The originality of the AM fungal community associated to the Phoenician juniper population was assessed using an ecosystem-related approach crossing taxonomic assignment, genetic structure and host origin data, as described in Appendix. Forty four percent of MOTUs (44% of sequences) were closely related to AM fungal sequences from desert and xeric shrublands (Biome) (Blast analysis;

Table 2

Comparison of AMF genetic structures from the relict Phoenician juniper population and different shrubland habitats corresponding to different biomes.

Comparison with limestone cliffs ^a	UWscore ^b	P-value ^c
<i>Tropical dry broadleaf forest biome-related habitats</i>		
Dry afro-montane forest	0.91,667	0.0170,093
Seasonal tropical forest	0.97,744	0.00100,921
<i>Tropical shrubland biome-related habitat</i>		
Arid montane shrubland	0.913,445	0.0650,088
<i>Subtropical dry broadleaf forest biome-related habitat</i>		
Dry eucalyptus forest	0.923,016	0.00400,924
<i>Subtropical shrubland biome-related habitats</i>		
Fynbos	0.931,909	0.105,009
Semi-arid mediterranean shrubland	0.931,909	0.0660,085
<i>Desert and xeric shrubland biome-related habitats</i>		
Desert	0.918,605	0.044,092
Dolomitic vegetation	0.880,386	0.358,008
Gypsophilous vegetation	0.914,079	0.0790,092

^a "Limestone cliffs" represents the habitat of AM fungal MOTUs from Phoenician juniper trees J1, J2, J3. The biome and habitat references were defined in MAARJAM database.

^b "UWscore" indicate the score obtained with the unweighted Unifrac tests.

^c Statistical tests were done at the habitat level ($P < 0.05$).

Table A4). The genetic structure of AM fungal community from the Ardèche Gorges limestone cliffs showed significant similarity with AM fungal communities from arid and semi-arid habitats characterized by low water availability (unweighted unifrac test; Table 2 and Table A5). For example, the similarity with the dolomitic habitat may reflect the comparable abiotic and physical constraints between both habitats (drought due to rainwater percolation and high level of calcium carbonate). Only habitats in Tropical and

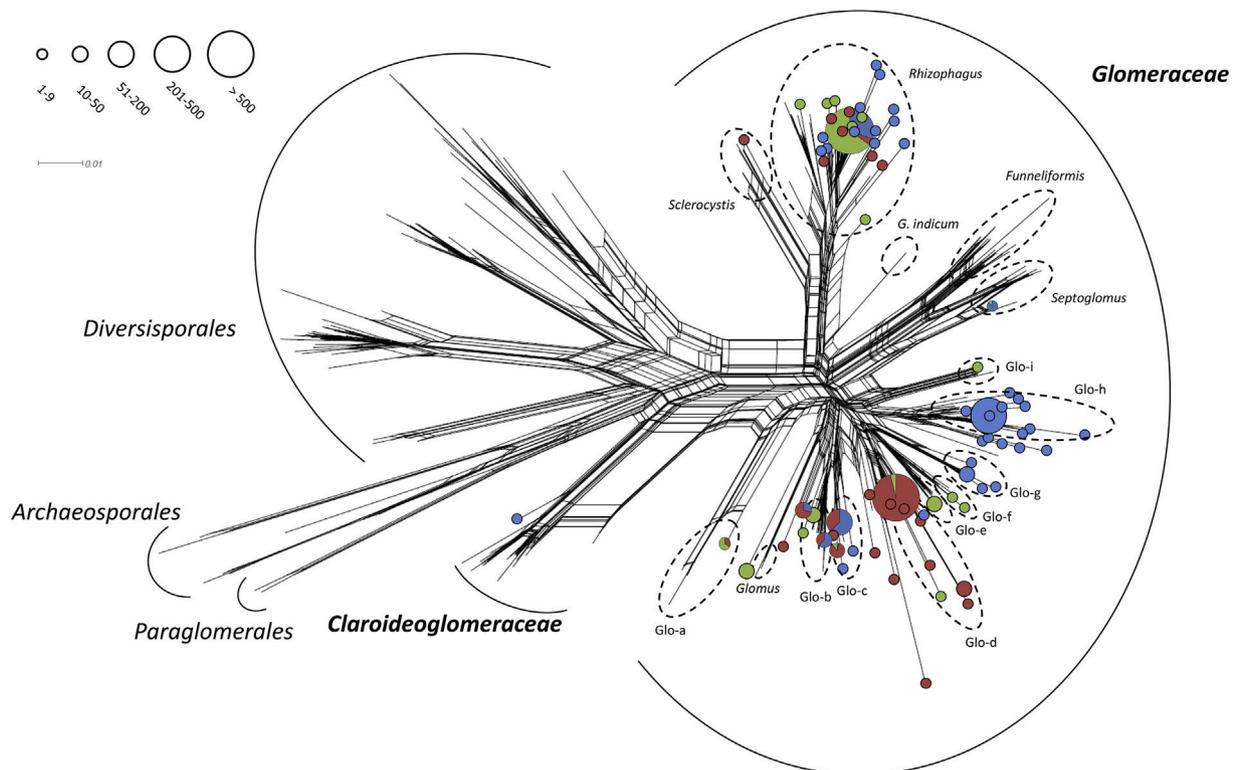


Fig. 2. Network phylogenetic analysis of AM fungal 18S sequences from the Phoenician juniper trees (J1, J2, J3). All sequences were clustered in MOTUs (97% similarity). 18S sequences from public database used as references are from Krüger et al. (2012) and MAARJAM database (Öpik et al., 2013). The circles indicate the presence of MOTUs and the size is indicative of the sequence number in MOTUs (see scale at the top-right corner). Blue color corresponds to sequences from J1, red from J2 and green from J3. Glo-a to Glo-i correspond to *Glomeraceae* clades with uncertain position in *Glomus* « sensu lato » closely related to one or several fungal virtual taxa (MAARJAM database) (see Table A3 for details). (For interpretation of the references to colour in this figure legend, the reader is referred to the web version of this article.)

subtropical dry broadleaf forest biomes showed significant differences. Overall, the results highlighted the specific status of the Phoenician juniper AM fungal community regarding harsh environmental conditions, and support the habitat preference of AM fungal taxa detailed in Helgason and Fitter (2009), rather than the plant host preference.

The current study constitutes a preliminary exploration of AM fungal community associated to a relict Phoenician juniper population, growing in extreme conditions on limestone cliffs. Unraveling the complexity of mycorrhizal symbiosis associated to relict plant populations represents a major insight towards a better understanding of microbial life in harsh ecosystems, and the impacts of long-term environmental changes on plant-fungal interactions (Woolbright et al., 2014). Climate-induced die off in juniper woodlands has been shown to strongly affect soil microbial functioning (Lloret et al., 2015), but many gaps still exist in our knowledge of plant-fungal symbiosis responses to climate changes (Johnson et al., 2013; Kivlin et al., 2013). A more extensive exploration of Phoenician juniper tree ecotypes and other juniper relict populations (El-Bana et al., 2015) may allow the determination of an “island” effect (Peay et al., 2007) of the relict Phoenician juniper on AM fungal community and improve our knowledge about the laws that rule mycorrhizal symbiosis during long-term co-evolution.

Acknowledgements

This work was supported by the Office de Génie Ecologique et l'Agence de l'Arbre (O.G.E.). We are grateful to the Comité consultatif de la Réserve des Gorges de l'Ardèche and the Syndicat de gestion des Gorges de l'Ardèche for authorization and helping fieldwork. We thank C. Lecareux (UMR IMBE, France) for soil chemical analyses, M. Öpik (University of Tartu, Estonia) and M. Héry (UMR Hydrosociétés, France) for scientific discussion and technical advises.

Appendix A. Supplementary data

Supplementary data related to this article can be found at <http://dx.doi.org/10.1016/j.jaridenv.2016.07.008>.

References

- Angelard, C., Tanner, C.J., Fontanillas, P., Niculita-Hirzel, H., Masclaux, F., Sanders, I.R., 2014. Rapid genotypic change and plasticity in arbuscular mycorrhizal fungi is caused by a host shift and enhanced by segregation. *ISME J.* 8, 284–294.
- Boratynski, A., Lewandowski, A., Boratynska, K., Montserrat, J.M., Romo, A., 2009. High level of genetic differentiation of *Juniperus phoenicea* (Cupressaceae) in the Mediterranean region: geographic implications. *New Phytol.* 277, 163–172.
- Boullard, B., 1986. Les mycorrhizes des *Juniperus* de la flore française. *Bull. Soc. Mycol. Fr.* 102, 1–18.
- Brown, S.P., Veach, A.M., Rigdon-Huss, A.R., Grond, K., Lickteig, S.K., Lothamer, K., Oliver, A.K., Jumpponen, A., 2015. Scraping the bottom of the barrel: are rare high throughput sequences artifacts? *Fungal Ecol.* 13, 221–225.
- El-Bana, M., Shaltout, K., Khalafallah, A., Hosni, M., 2015. Ecological status of the Mediterranean *Juniperus phoenicea* L. relicts in the desert mountains of North Sinai. *Egypt. Flora* 205, 171–178.
- Gehring, T.M., Green, S.J., Schadt, C.W., 2012. Massively parallel rRNA gene sequencing exacerbates the potential for biased community diversity comparisons due to variable library sizes. *Environ. Microbiol.* 14, 285–290.
- Helgason, T., Fitter, A.H., 2009. Natural selection and the evolutionary ecology of the arbuscular mycorrhizal fungi (Phylum Glomeromycota). *J. Exp. Bot.* 60, 2465–2480.
- Johnson, N.C., Wilson, G.W.T., Bowker, M.A., Wilson, J.A., Miller, R.M., 2010. Resource limitation is a driver of local adaptation in mycorrhizal symbioses. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 107, 2093–2098.
- Johnson, N.C., Angelard, C., Sanders, I.R., Kiers, E.T., 2013. Predicting community and ecosystem outcome of mycorrhizal responses to global change. *Ecol. Lett.* 16, 140–153.
- Jumpponen, A., Jones, K.L., Mattox, D., Yaeger, C., 2010. Massively parallel 454-sequencing of fungal communities in *Quercus* spp. ectomycorrhizas indicates seasonal dynamics in urban and rural sites. *Mol. Ecol.* 19, 41–53.
- Kivlin, S.N., Emery, S.M., Rudgers, J.A., 2013. Fungal symbionts alter plant responses to global change. *Am. J. Bot.* 100, 1445–1457.
- Koch, A.M., Croll, D., Sanders, I.R., 2006. Genetic variability in a population of arbuscular mycorrhizal fungi causes variation in plant growth. *Ecol. Lett.* 9, 103–110.
- Krüger, M., Krüger, C., Walker, C., Stockinger, H., Schüssler, A., 2012. Phylogenetic reference data for systematics and phylotaxonomy of arbuscular mycorrhizal fungi from phylum to species level. *New Phytol.* 193, 970–984.
- Lemos, L.N., Fulthorpe, R.R., Triplett, E.W., Roesh, L.F.W., 2011. Rethinking microbial diversity analysis in the high throughput sequencing era. *J. Microbiol. Meth.* 86, 42–51.
- Lloret, F., Mattana, S., Curriel Yuste, J., 2015. Climate-induced die-off affects plant-soil-microbe ecological relationship and functioning. *FEMS Microbiol. Ecol.* 91, 1–12.
- Mathaux, C., Mandin, J.P., Oberlin, C., Edouard, J.-L., Gauquelin, T., Guibal, F., 2016. Ancient Juniper trees growing on cliffs: towards a long Mediterranean tree-ring chronology. *Dendrochronologia* 37, 79–88.
- Météo-France Centre-Est, 2011. Étude du changement climatique pour le SRCAE Rhône-Alpes. Étude réalisée Météo-France Centre-Est Div. Développements-Climatologie la DREAL Rhône-Alpes, janvier 2011, 73.
- Öpik, M., Davison, J., Moora, M., Zobel, M., 2014. DNA-based detection and identification of *Glomeromycota*: the virtual taxonomy of environmental sequences. *Botanique* 92, 135–147.
- Öpik, M., Zobel, M., Cantero, J.J., Davison, J., Facelli, J.M., Hiiesalu, I., et al., 2013. Global sampling of plant roots expands the described molecular diversity of arbuscular mycorrhizal fungi. *Mycorrhiza* 23, 411–430.
- Peay, K.G., Bruns, T.D., Kennedy, P.G., Bergemann, S.E., Garbelotto, M., 2007. A strong species-area relationship for eukaryotic soil microbes: island size matters for ectomycorrhizal fungi. *Ecol. Lett.* 10, 470–480.
- Quézel, P., Médail, F., 2003. *Ecologie et biogéographie des forêts du bassin méditerranéen*. Elsevier, Paris, p. 572.
- Senés-Guerrero, C., Schüssler, A., 2016. A conserved arbuscular mycorrhizal fungal core-species community colonizes potato roots in the Andes. *Fungal Divers.* 77, 317–333.
- Smith, S.E., Read, D.J., 2008. *Mycorrhizal Symbiosis*, 3rd edn. Academic press, San Diego, CA, USA.
- Tedersoo, L., Kõljalg, U., Hallenberg, N., Larsson, K.-H., 2003. Fine scale distribution of ectomycorrhizal fungi and roots across substrate layers including coarse woody debris in a mixed forest. *New Phytol.* 159, 153–165.
- Van Geel, M., Busschaert, P., Honnay, O., Lievens, B., 2014. Evaluation of six primer pairs targeting the nuclear rRNA operon for characterization of arbuscular mycorrhizal fungal (AMF) communities using 454 pyrosequencing. *J. Microbiol. Meth.* 106, 93–100.
- Woolbright, S.A., Whitham, T.G., Gehring, C.A., Allan, G.J., Bailey, J.K., 2014. Climate relicts and their associated communities as natural ecology and evolution laboratories. *Trends Ecol. Evol.* 29, 406–416.
- Wubet, T., Weiss, M., Kottke, I., Teketay, D., Oberwinkler, F., 2006. Phylogenetic analysis of nuclear small subunit rDNA sequences suggests that the endangered African Pencil Cedar, *Juniperus procera*, is associated with distinct members of *Glomeraceae*. *Mycol. Res.* 110, 1059–1069.
- Zobel, M., Öpik, M., 2014. Plant and arbuscular mycorrhizal fungal (AMF) communities – which drives which? *J. Veg. Sci.* 25, 1133–1140.

Annexe H

Photo Coralie Mathaux

Recherche de genévriers sur les falaises du sud de la France

Aidez-nous et Participez au Grand Recensement des Genévriers de Phénicie des Falaises

Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Ecologie marine et continentale
CNRS-INEE - IRD - Aix Marseille Université - Université d'Avignon - Institut Pytheas

Plier ici

Photo Christophe Bordieu

Les informations dont nous avons besoin :

- Une photographie de la falaise et/ou de l'arbre
- Des coordonnées GPS ou des indications précises
- L'accès à l'arbre (difficulté, nom de la voie d'escalade, comment y accéder par le haut...)
- La hauteur de la falaise
- Remarques diverses : arbre vivant, arbre mort...

Plier ici

Coralie Mathaux (Doctorante)
Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Ecologie UMR 7263 CNRS, 237 IRD.
Université d'Aix-Marseille
E-mail : coralie.mathaux@hotmail.fr

Personne à contacter

institut méditerranéen de biodiversité et d'écologie marine et continentale

www.imbe.fr

5

6

Le recensement des genévriers des falaises : une priorité!

Une équipe du laboratoire de recherche IMBE lance une grande enquête pour recenser et cartographier ces arbres parfois plus riséculaires, voire millénaires.

Un patrimoine exceptionnel sur nos falaises du sud de la France!

Dans les gorges de l'Ardèche et les gorges du Verdon, des genévriers de Phénicie âgés respectivement de 1500 ans et 1350 ans ont été découverts.

Au-delà de ces individus avec des âges impressionnants, les peuplements à genévriers de Phénicie peuvent contenir toutes les classes d'âges (de la plantule aux individus millénaires).

Le recensement des ces arbres est une priorité, pour les connaître, les protéger et comprendre comment ils s'adaptent à des milieux hyper-stressants tels que les falaises.

Amis grimpeurs, randonneurs, naturalistes amateurs ou simples amateurs de la nature, faites nous part de vos observations.

Aidez nous à recenser ces arbres sur les falaises.

Comment reconnaître les vieux genévriers de Phénicie des falaises ?

L'arbre est souvent horizontal, parfois il croît vers le bas.

Le tronc et les branches sont souvent très torsadés.

Une grande partie de l'arbre est morte.

Le diamètre basal est important par rapport à la longueur de l'appareil aérien.

La longueur de l'individu dépasse rarement 2m et le diamètre du tronc ne dépasse pas une quarantaine de cm.

L'écorce est souvent lisse et décapée.

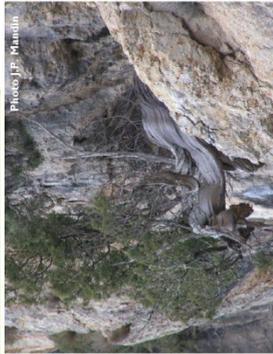


Photo J.P. Mandin



Photo J.P. Mandin



Photo Jean-Paul Mandin

Comment identifier le genévrier de Phénicie ?

Le genévrier de Phénicie (*Juniperus phoenicea*) est un arbuste ou un arbre de petite taille.



Photo Thierry Gauquelin

Son feuillage est persistant avec des feuilles en écailles, de petites tailles étroitement plaquées contre la tige.

Les « fruits » appelés globules sont globuleux et d'un brun orangé à maturité.

Venez prendre part à cet inventaire !!!

Annexe I

Tableau récapitulatif des sites prospectés ou à prospecter avec la présence ou l'absence de genévriers de Phénicie et de vieux genévriers de Phénicie au niveau des falaises du sud de la France.

Sites	Présence de genévriers	Présence de vieux genévriers	Absence de vieux genévriers	À prospecter
Parois d'Entrages (04)	Oui	Oui		
Gorges du Verdon (04 ; 83)	Oui	Oui		
Gorges d'Agnielles, Pays du Buëch (05)	À vérifier avec <i>Juniperus thurifera</i>			Oui
Bévéra (06)	Oui	Oui		
Gorges du Loup (06)				Oui
Tinée (06)	Oui	Oui		
Vallée de la Roya (06)	Oui			Oui
Vésubie (06)	Oui	Oui		
Gorges de l'Ardèche (07 ; 30)	Oui	Oui		
Gorges de Galamus (11)	Oui	Oui		
Gorges du Trévèzel (12)				Oui
Calanques proximité Marseille (13)	Oui		Oui	
Cap Canaille (13)	Oui			Oui
Massif de l'Étoile (13)	Oui			Oui
Sainte Victoire (13)	Oui			Oui
Sainte Baume (13 ; 83)	Oui		Oui	
Gorges de l'Aygues (26)	Oui	Oui		
Gorges de la Cèze (30)				Oui
Gorges de la Dourbie (30 ; 12)				Oui
Gorges de la Vis (30 ; 34)				Oui
Gorges de Colombières (34)				Oui
Gorges de l'Hérault (34)	Oui			Oui
Gorges d'Héric (34)				Oui
Montagne de l'Hortus (Face Sud) (34)	Oui		Oui	
Pic Saint Loup (Face Nord) (34)	Oui		Oui	
Saint Guilhem le Desert (34)	Oui			Oui
Gorges de la Jonte (48)				Oui
Gorges du Tapoul (48)				Oui
Gorges du Tarn (48 ; 12)				Oui
Gorges d'Holzarté (64)				Oui
Gorges de Kakuetta (64)				Oui
Baou de Quatre Aouros (83)				Oui
Gorges du Cians (83)				Oui
Gorges du Destel (83)	Oui			Oui
Mont Faron (83)				Oui
Gorges de la Nesque (84)	Oui			Oui
Gorges du Régalon (84)	Oui			Oui
Gorges de l'Aigue Brun (84)	Oui	Oui		

Titre : Vivre dans des conditions difficiles en falaise : potentialités et longévité du genévrier de Phénicie (*Juniperus phoenicea* L.)

Résumé : Les falaises sont les derniers écosystèmes vierges de la zone tempérée. Elles représentent un réservoir de biodiversité et un refuge pour de nombreuses espèces végétales et animales et peuvent abriter des espèces longévives. Dans le bassin méditerranéen, la rareté des populations forestières anciennes et naturelles et même celle d'arbres isolés qui atteignent des âges importants s'explique par l'existence d'une pression anthropique forte depuis environ 10 000 ans. Pourtant, dans les gorges de l'Ardèche (sud de la France), des populations de *Juniperus phoenicea* en falaise présentent toutes les classes d'âges y compris des individus millénaires. Au-delà de ce cas, les falaises abritent de façon régulière des vieux arbres qui peuvent être identifiés à l'aide de critères morphologiques visuels. Néanmoins, les parois rocheuses imposent aux arbres qui s'y développent des contraintes importantes liées à la verticalité et à la compacité du substrat. Le sol y est absent ou très réduit et cela entraîne un apport en eau et en nutriments qui peut également être limité. De plus, la verticalité du milieu entraîne de nombreuses chutes de pierres qui blessent ou tuent les arbres. Les genévriers de Phénicie qui colonisent ces milieux très contraignants, répondent à cette pression par un très faible taux de croissance, une mortalité partielle de l'appareil aérien et du cambium, des caractéristiques morphologiques foliaires adaptées à la sécheresse, une capacité à utiliser l'eau des brouillards et des petites pluies qui mouillent uniquement le feuillage et ils possèdent également des communautés de champignons mycorhiziens à arbuscules adaptées à ce milieu et ce tout en pouvant atteindre des longévités exceptionnelles.

Mots-clés : absorption foliaire d'eau, bassin méditerranéen, cernes, contraintes hydriques, escarpements rocheux, longévité, morphologie, mortalité partielle du cambium, structure de population

Title: Living in harsh cliff conditions: potentialities and longevity of the *Juniperus phoenicea* L.

Summary: The cliffs are the last virgin ecosystems of the temperate zone. They represent a reservoir of biodiversity and a refuge for many plant and animal species and can harbor long-lived species. In the Mediterranean basin, the scarcity of old and natural forest populations and even that of isolated trees reaching great ages is explained by the existence of a strong anthropogenic pressure for about 10 000 years. However, in the gorges of the Ardèche (southern France), populations of *Juniperus phoenicea* in cliffs present all age classes including millennial individuals. Beyond this, the cliffs regularly shelter old trees that can be identified using visual morphological criteria. Nevertheless, the rock walls impose important stresses on the trees which develop therein due to the verticality and the compactness of the substrate. The soil is absent or very reduced and this leads to a supply of water and nutrients which can also be limited. Moreover, the verticality of the environment causes many rockfalls that injure or kill the trees. *Juniperus phoenicea* which colonize these very restrictive habitat respond to the pressure of such a medium by a very low growth rate, a partial mortality of the aerial system and the cambium, the leaf morphological characteristics adapted to the drought, the ability to use water from mists and small rains that only wet the foliage, and they also have arbuscular mycorrhizal fungal community adapted to this environment, while at the same time achieving exceptional longevity.

Key-words: foliar water absorption, Mediterranean basin, rings, water stress, rocky escarpments, longevity, morphology, partial mortality of cambium, population structure