

Sommaires disponibles sur [ScienceDirect](https://www.sciencedirect.com)

## Écologie et gestion forestières

Page d'accueil de la revue : [www.elsevier.com/locate/foreco](http://www.elsevier.com/locate/foreco)

Dans quelle mesure le châtaignier (*Castanea sativa*) est-il adapté à l'avenir dans un contexte de changement global ?

Marco Conedera <sup>a,\*</sup>, Patrick Krebs <sup>un</sup>, Éric Gehring <sup>un</sup>, Jan Wunder <sup>un</sup>, Lisa Hülsmann <sup>b</sup>, Meinrad Abegg <sup>c</sup>, Janet Maringer <sup>un</sup>

<sup>a</sup> Institut fédéral de recherches sur la forêt, la neige et le paysage (WSL), Écosystèmes insubriques, A Ramöl 18, CH-6593 Cadenazzo, Suisse

<sup>b</sup> Université de Ratisbonne, Laboratoire d'écologie théorique, Universitätsstraße 31, 93053 Ratisbonne, Allemagne

<sup>c</sup> Institut fédéral de recherches sur la forêt, la neige et le paysage (WSL), Ressources forestières et gestion, Service scientifique NFI, Zürcherstrasse 111, CH-8903 Birmensdorf, Suisse

## INFORMATIONS SUR L'ARTICLE

## Mots clés :

Dryocosmus kuriphilus  
Inventaire forestier national suisse  
Perturbations  
Compétition interspécifique  
changement climatique  
Dynamiques forestières post-culturelles  
changements socio-économiques

## ABSTRAIT

Dans le débat sur les essences d'arbres capables de faire face aux changements climatiques actuels, le châtaignier (*Castanea sativa* Mill.) est fréquemment cité comme une essence potentiellement pérenne pour l'Europe centrale. Ceci s'explique principalement par son aire de répartition méridionale actuelle, dont le climat correspond à celui attendu en Europe centrale dans un avenir proche. Cependant, les châtaigneraies actuelles sont le fruit d'une gestion intensive historique et de longue durée, qui a étendu et partiellement masqué l'aire de répartition écologique naturelle et l'autoécologie de l'espèce. Par conséquent, les connaissances sur la compétitivité et l'adaptation du châtaignier aux conditions futures restent limitées. Dans cette étude, nous avons analysé les données de l'Inventaire forestier national suisse (IFN) pour la Suisse méridionale afin de comparer la probabilité de survie du châtaignier à celle d'autres essences présentes et d'identifier les facteurs de mortalité du châtaignier dans un contexte de dynamique naturelle, notamment la guêpe gallicole asiatique du châtaignier (*Dryocosmus kuriphilus*), à l'aide de modèles de survie tels que l'estimateur de Kaplan-Meier et le modèle de Cox à risques proportionnels.

Malgré la longévité potentielle des châtaigniers cultivés, en conditions naturelles, les courbes de survie les classent parmi les espèces arborées à courte durée de vie et exigeantes en lumière, notamment pour les individus de moins de 50 cm de diamètre à hauteur de poitrine. De plus, les modèles de survie confirment les caractéristiques pionnières du châtaignier, telles que sa faible tolérance à l'ombre et sa faible compétitivité par rapport aux espèces colonisatrices tardives. La probabilité de mortalité du châtaignier augmente en conditions de sécheresse et sous la pression du pâturage caprin, tandis que les incendies ont un effet positif sur sa survie. Les dégâts importants causés par des attaques répétées de "*Dyspernum kuriphilus*" constituent un autre facteur significatif d'augmentation du risque de mortalité du châtaignier.

Nos résultats suggèrent que le châtaignier n'est pas, en soi, une essence forestière pérenne. Les gestionnaires forestiers doivent plutôt être conscients que le châtaignier pourrait ne pas être le meilleur choix pour faire face à la hausse prévue des températures estivales et aux périodes de sécheresse sur des sites xériques, alors que cette essence peut être envisagée sur des sites en bon état, à condition d'une gestion sylvicole régulière.

## 1. Introduction

Le châtaignier (*Castanea sativa* Mill.) est probablement l'une des espèces d'arbres les plus associées à l'homme en Europe (Conedera et al., 2004a).

Il est cultivé pour ses fruits en verger ainsi que pour la production de bois en taillis, et il fournit de nombreux produits secondaires (par exemple, du miel, de la litière) et services écosystémiques (par exemple, la protection des forêts contre les risques naturels) (Conedera et Krebs 2008). Par conséquent, les humains

ont introduit et géré le châtaignier comme une monoculture à usages multiples dans plusieurs pays du sud et partiellement aussi d'Europe centrale (Conedera et al., 2004b), donnant naissance à ce que l'on appelle généralement la « civilisation du châtaignier » (Pitte 1986).

Le rôle économique central de la culture de la châtaigne a commencé à décliner en raison des changements climatiques survenus pendant le Petit Âge glaciaire, avec les révolutions agricoles et industrielles qui ont apporté des aliments de base alternatifs (comme le maïs et les pommes de terre) et de nouvelles possibilités d'emploi.

\* Auteur correspondant.

Adresse électronique : [marco.conedera@wsl.ch](mailto:marco.conedera@wsl.ch) (M. Conedera), [patrick.krebs@wsl.ch](mailto:patrick.krebs@wsl.ch) (P. Krebs), [eric.gehring@wsl.ch](mailto:eric.gehring@wsl.ch) (E. Gehring), [jan.wunder@wsl.ch](mailto:jan.wunder@wsl.ch) (J. Wunder), [lisa.huelsmann@ur.de](mailto:lisa.huelsmann@ur.de) (L. Hülsmann), [meinrad.abegg@wsl.ch](mailto:meinrad.abegg@wsl.ch) (M. Abegg), [janet.maringer@wsl.ch](mailto:janet.maringer@wsl.ch) (J. Maringer).

<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119320> Reçu le 12

mars 2021 ; reçu sous forme révisée le 23 avril 2021 ; accepté le 26 avril 2021. 0378-1127/© 2021 Les auteurs.

Publié par Elsevier BV. Cet article est en libre accès sous licence CC BY (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>).

la plupart des régions de châtaigniers d'Europe (Pitte, 1986 ; Conedera et Krebs, 2008). Ce processus s'est accéléré au XXe siècle en raison de l'introduction et de la propagation de maladies graves telles que la maladie de l'encre transmise par le sol (*Phytophthora* spp., Vettraino et al., 2005) et le chancre du châtaignier (*Cryphonectria parasitica*, Rigling et Prospero 2018), ainsi que du développement socio-économique après la Seconde Guerre mondiale (Conedera et Krebs 2008). Enfin,

L'introduction accidentelle de la guêpe gallicole asiatique du châtaignier (*Dryocosmus kuriphilus*, ci-après dénommée ACGW) en Europe a encore davantage découragé la gestion des châtaigneraies (Avtzis et al., 2019). Actuellement, l'espèce couvre encore plus de 2,5 millions d'hectares de forêt en Europe, principalement dans les régions méditerranéennes et subméditerranéennes, correspondant à une enveloppe climatique caractérisée par des températures moyennes annuelles élevées.

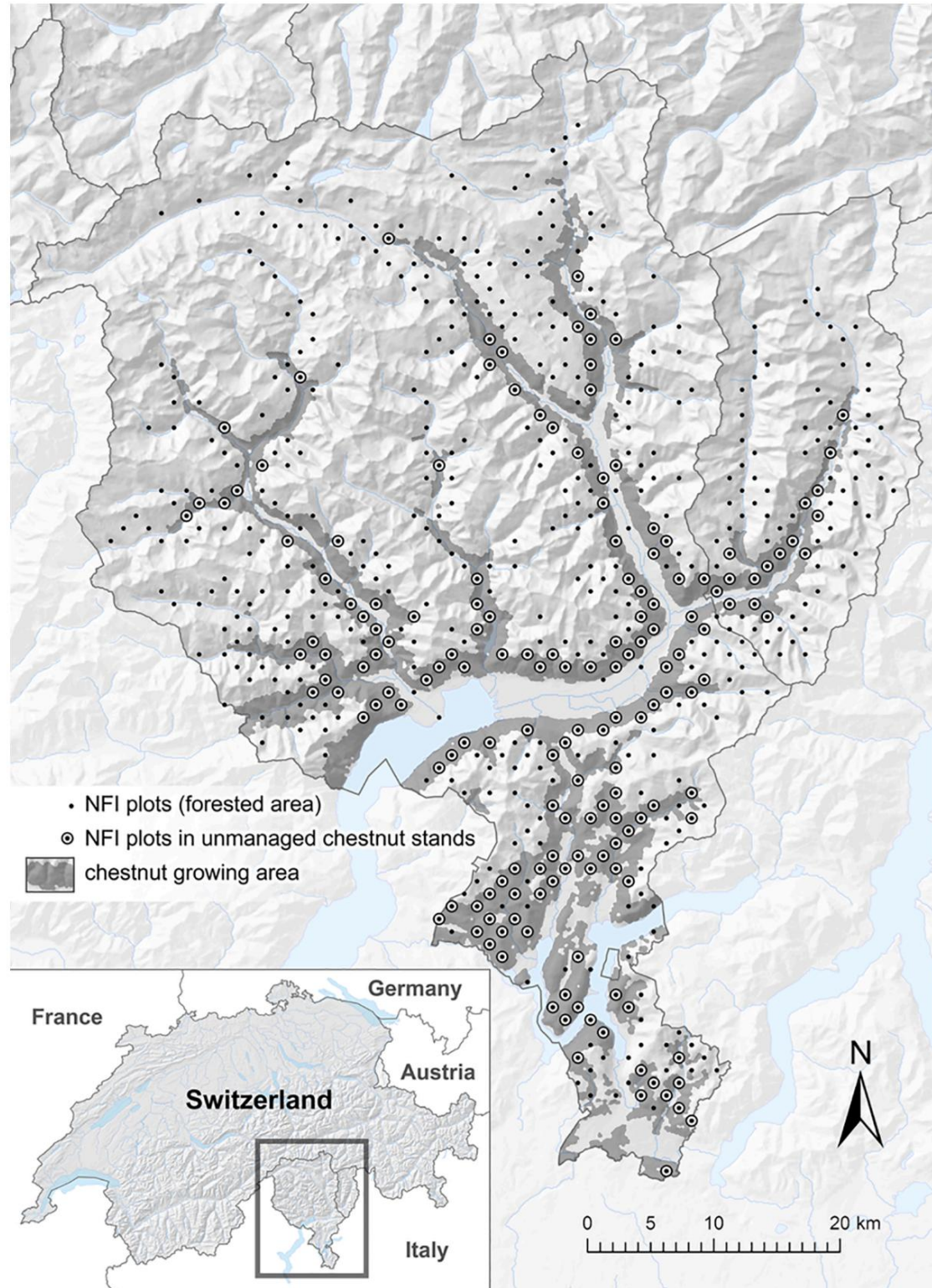


Fig. 1. La zone d'étude couvrant le canton suisse du Tessin et la région de Moesa (canton des Grisons) avec des parcelles de l'Inventaire forestier national suisse avec (point et cercle) et sans (point) châtaigniers.

allant de 8 à 15 °C et précipitations annuelles minimales entre 600 et 800 mm (Conedera et al., 2004b, 2016).

Face aux changements climatiques actuels, le châtaignier suscite un regain d'intérêt en tant qu'essence potentiellement pérenne pour l'Europe centrale (par exemple, De Avila et Albrecht, 2017 ; Hane, 2018 ; Lüpke et al., 2018 ; Forker et al., 2020). Cette hypothèse repose généralement sur des modèles de distribution des espèces (MDE ; Elith et Leathwick, 2009) qui utilisent des données de présence pour déduire l'enveloppe environnementale dans laquelle une espèce peut potentiellement persister (Thurm et al., 2018). Pour le châtaignier, ces approches statiques de définition des aires de répartition futures sont particulièrement problématiques, car la « civilisation du châtaignier » a eu un impact significatif sur la distribution et la structure actuelles des forêts de cette espèce. Par exemple, les MDE ignorent généralement les interactions biotiques et la dynamique de succession et ne peuvent donc pas refléter le fait qu'en l'absence de gestion forestière, le châtaignier peut être supplanté par d'autres espèces (par exemple, Zlatanov et al., 2013).

Bien que des études récentes aient mis en évidence la faible compétitivité du châtaignier lorsqu'il est soumis à une succession post-culturelle dans des châtaigniers abandonnés (Conedera et al., 2001 ; Pezzi et al., 2011 ; Zlatanov et al., 2013) et sa sensibilité aux sécheresses estivales (Lemaire, 2008 ; Conedera et al., 2009), des connaissances plus détaillées sur l'espèce sont nécessaires pour évaluer son adéquation aux forêts futures.

Dans cette étude, nous avons analysé les schémas de mortalité du châtaignier et les facteurs associés dans des châtaigneraies abandonnées du sud de la Suisse, soumises à une dynamique post-culturelle, à partir des données historiques (1983-2017) de l'Inventaire forestier national suisse (IFN). Les objectifs spécifiques étaient : (i) de comparer les probabilités de survie du châtaignier avec celles des principales essences présentes, (ii) de quantifier les principaux facteurs de mortalité, en accordant une attention particulière au stress supplémentaire induit par le dépérissement du châtaignier, et (iii) de détecter d'éventuelles variations de ces facteurs en fonction du stade de développement des châtaigniers. Enfin, nous discutons des résultats et de la pertinence du châtaignier comme essence d'avenir face aux changements climatiques attendus.

## 2. Matériel et méthodes

### 2.1. Zone d'étude

La zone d'étude se situe sur les versants sud des Alpes suisses et couvre 3 308 km<sup>2</sup> du territoire contigu du canton de Tessin et de la région de Moesano (qui fait partie du canton des Grisons). Elle constitue le principal foyer de châtaigneraies en Suisse (Brandli et al., 2020 ; Fig. 1). Le châtaignier est l'espèce dominante à basse altitude (jusqu'à 900–1 100 m). À moyenne altitude (900–1 400 m), les forêts sont principalement composées de hêtres (*Fagus sylvatica* L.), suivies, en haute altitude, de forêts de conifères (*Picea abies* (L.) H. Karst, *Abies alba* Mill., *Larix decidua* Mill. et *Pinus cembra* L.) (Ceschi 2014). En plaine (c.-à-d. <

1100 m d'altitude), le climat est tempéré chaud et pluvieux, avec une précipitation annuelle moyenne de 1700 mm et une température annuelle moyenne d'environ 12 °C (MétéoSuisse Locarno-Monti, normales climatiques 1981–2010, MétéoSuisse 2020).

### 2.2. Évolution historique des châtaigneraies dans la zone d'étude

Le climat doux, riche en précipitations estivales, et le substrat rocheux siliceux prédominant dans la zone d'étude ont favorisé l'introduction et la culture intensive du châtaignier jusqu'à ses limites écologiques à la fin du Moyen Âge (Krebs et al., 2012), au point que les monocultures de châtaigniers ont presque entièrement remplacé la végétation forestière naturelle en basse altitude (Tinner et al., 1999 ; Conedera et al., 2004a ; Krebs et al., 2014). Cette ceinture de châtaigniers quasi continue n'était interrompue que ponctuellement par la présence d'autres espèces feuillues, telles que *Tilia cordata* Mill., *Quercus petraea* (Matt.) Liebl., *Q. pubescens* Willd., *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn., *Prunus avium* L., *Acer* spp. ou *Fraxinus* spp. (Krebs et al., 2014). L'abandon subséquent et la suspension quasi totale de la gestion forestière, combinés à l'apparition de maladies spécifiques au châtaignier (par exemple, la maladie de l'encre ; Krebs et al., 2014), ont transformé le paysage forestier.

Les châtaigneraies des « réserves latentes » au sens de Portier et al. (2020) tendent à évoluer naturellement vers des peuplements forestiers mixtes (Conedera et al., 2001). Enfin, le chrysomèle du chrysomèle du chrysomèle (ACGW) a été observée pour la première fois en 2007 dans la zone d'étude, près de la frontière italienne (Forster et al., 2009). Depuis, elle cause des dégâts d'ampleur variable selon les conditions du site et le délai d'apparition de son antagoniste naturel, le chrysomèle de Chine (*Torymus sinensis*) (Gehring et al., 2020). Malgré cette évolution défavorable, le châtaignier demeure l'essence forestière dominante sur environ 20 000 ha et joue un rôle d'espèce associée sur 5 000 ha supplémentaires (Brandli et al., 2020).

### 2.3. Données sur les forêts de châtaigniers

Les données sur les forêts de châtaigniers ont été extraites des quatre bases nationales suisses. Inventaires forestiers NFI 1–4. La première campagne de terrain NFI a été réalisée en 1983/85 (NFI 1) avec deux suivis en 1995 (NFI 2) et 2006 (NFI 3). Pour la dernière mesure (NFI 4), une nouvelle méthode d'échantillonnage a été adoptée et seulement 1/9 des parcelles ont été évaluées chaque année, répartissant la campagne de terrain sur la période de 2009 à 2017. En conséquence, les intervalles de temps entre NFI 1 et 3 ont couvert une période d'environ 10 ans, tandis que la période de NFI 3 à NFI 4 variait de 3 à 10 ans.

Le réseau IFN couvre une grille rectangulaire de 1,4 × 1,4 km en Suisse. À chaque nœud, tous les arbres de plus de 12 cm et 36 cm de diamètre à hauteur de poitrine (DHP) sont recensés sur des placettes circulaires de petite (200 m<sup>2</sup>) et grande (500 m<sup>2</sup>), respectivement. Pour l'analyse, nous avons conservé tous les châtaigniers des placettes IFN 1 à 4 recensés (morts ou vivants) lors d'au moins deux inventaires consécutifs sur des placettes non gérées ou gérées de manière empirique (par exemple, récolte d'arbres isolés par des propriétaires privés). Les placettes gérées régulièrement (N = 6) ont été exclues de l'analyse, indépendamment de la présence de châtaigniers.

Sur les parcelles de l'Inventaire Forestier National (IFN), jusqu'à 300 caractéristiques différentes du site, du peuplement et de l'arbre sont enregistrées. Parmi les caractéristiques du site, nous avons extrait la position sur la pente (relief : haut de pente, moyenne pente, piémont), le pH du sol, la communauté forestière naturelle potentielle et des variables morphométriques du terrain telles que l'exposition (transformée selon Beers et al., 1966), la pente et l'altitude (tableau 1). Ces trois dernières variables sont considérées comme des indicateurs des conditions climatiques locales (par exemple, Beers et al., 1966 ; Schonenberger et al., 1995), tandis que le pH du sol est inclus car le châtaignier est connu pour préférer les sols acides à neutres et éviter les sols calcaires (De Avila et Albrecht, 2017).

Dans le cadre de l'IFN 4, la végétation naturelle potentielle (VNP) a été définie de manière systématique (Ott et al., 1997 ; Frehner et al., 2009). La VNP est censée se développer lorsque les peuplements forestiers croissent en parfait équilibre avec les conditions environnementales et sans aucun impact anthropique. Nous avons regroupé la VNP ainsi obtenue en trois types principaux : (i) les chênaies acidophiles, (ii) les forêts de feuillus mésophiles et (iii) les autres types de forêts (tableau 1), et nous l'avons utilisée comme indicateur de l'adéquation des conditions du site à la croissance d'une espèce d'arbre.

La pression compétitive interspécifique potentielle exercée sur le châtaignier a été évaluée en regroupant les autres espèces d'arbres en trois catégories (pionnières, intermédiaires et tardives) selon leur taux de croissance (surtout lorsqu'elles sont jeunes) et leur tolérance à l'ombre (Oberdorfer, 2001 ; voir figure A.1 en annexe A). La compétition interspécifique potentielle a ensuite été exprimée par la surface terrière totale de chaque catégorie (BApion, BAint, BALate).

Le temps écoulé depuis le dernier traitement sylvicole régulier (Las-Use) a été inclus comme indicateur de la durée de la dynamique naturelle du peuplement. Afin d'évaluer le rôle potentiel des perturbations externes susceptibles de modifier la dominance et la compétition entre les espèces au sein des peuplements, nous avons créé la catégorie « perturbation » (Disturb) incluant le pâturage par les chèvres et autres animaux d'élevage (moutons, bovins, ânes, chevaux) en fonction de leur comportement de broutage, ainsi que les feux de forêt. Ces derniers ont été extraits en superposant les périmètres d'incendie enregistrés (surface brûlée ≥ 0,5 ha) selon la base de données suisse sur les feux de forêt (Pezzatti et al., 2010) aux coordonnées des placettes de l'Inventaire forestier national (IFN). Les dommages causés par la guêpe gallicole du pin (ACGW) à l'échelle de la placette ont été exprimés en six catégories allant de 0 à 5 (dommages nuls à dommages extrêmes causés par la guêpe gallicole), selon Gehring et al. (2018, 2020). Enfin, nous avons extrait la position de l'arbre par rapport à la can

## Tableau

1 Variables utilisées dans l'estimateur de Kaplan-Meier et le modèle de Cox à risques proportionnels.

| Nom de la variable  | Unités d'abréviation ou catégories | Moyenne [erreur standard] ou nombre de observations   |
|---|------------------------------------|---|
| <b>Indicateurs de site</b>  |                                    |   |
| Aspect1   | Aspect                             | °   |
| Pente   | Pente                              | %   |
| Élévation   | Éléve                              | m au-dessus   |
| Position sur la pente*  | Relief                             | du niveau de la mer 1 :   |
|   |                                    | haut versant 2 : milieu du versant 3 : pied de colline  |
|   |                                    | N 239<br>N 5078<br>N 153  |
| Potentiel du pH du sol, types de communautés forestières naturelles**                       | pH<br>PNV                          | 3,99 [±0,01]<br>1 : chêne acidophile<br>2 : forêt décidue mésophile<br>3 : autre forêt                  |
| <b>Caractéristiques du stand</b>  |                                    |   |
| Perturbation  | Déranger                           | 0 : aucune perturbation   |
|   |                                    | 1 : chèvres   |
|   |                                    | 2 : autres animaux d'élevage  |
|   |                                    | 3 : incendie 0 : aucun dégât 1 : très faible 2 : faible à modéré 3 : modéré 4 : élevé 5 : grave dommage |
| N 4860<br>N 85<br>N 120<br>N° 227<br>N 4240<br>N 330<br>N° 157<br>N° 172<br>N° 192<br>N 201 |                                    |   |
| Infestation de guêpes gallicoles niveau 2   | Dommages à la bile                 | m2 ha <sup>-1</sup>   |
| surface basale intermédiaire arbres   | BAINT                              | 1,20 [± 0,15]   |
| Surface basale tardive-arbres successifs  | BALATES                            | 3,06 [± 0,09]   |
| Surface terrière des arbres pionniers   | BAPion                             | m2 ha <sup>-1</sup>   |
| Temps écoulé depuis la période régulière sylvicole LastUse**                                | Traitement                         | le  |
| Variables climatiques Standardisé   | moyenneSPEI                        | 0,05 [± 0,19]   |
| <b>Caractéristiques de l'arbre</b>  |                                    |   |
| Position de la couche debout  | Couche                             | 1 : supérieur 2 : moyen 3 : inférieur   |
|   |                                    | N 4025<br>N° 1105<br>N 208  |

\* Corrélée à la surface terrière des espèces d'arbres intermédiaires et à l'évapotranspiration des précipitations standardisée et donc exclue du modèle Cox-PH.

\*\* En corrélation avec l'exposition, le pH du sol a été exclu des modèles Cox-PH.

<sup>1</sup> Transformé d'après Beers et al. (1966).

<sup>2</sup> Utilisé uniquement dans le modèle de dommages ACGW pour les données NFI 4.

couches (Couche : couche supérieure, moyenne et inférieure du peuplement) pour chaque arbre considéré, qui correspond approximativement à la position sociale et peut donc être utilisée comme proxy de la compétitivité (Tableau 1).

Pour détecter les effets climatiques sur la mortalité des châtaignes, nous avons calculé l'indice moyen de précipitation-évaporation standardisé (meanSPEI) pour chaque intervalle d'enquête à l'aide du package SPEI (Beguería et Vicente-Serrano, 2017) dans R (R Core Team 2019) en utilisant les données quotidiennes de température (°C) et de précipitation (mm) extrapolées pour chaque parcelle NFI considérée (Brunner et al., 2019).

## 2.4. Analyse des données

### 2.4.1. Analyse de survie

Nous avons utilisé des modèles de survie pour analyser les probabilités de survie des châtaignes. Les modèles de survie sont fréquemment utilisés dans l'analyse des dispositifs expérimentaux écologiques (voir la synthèse de Fox, 2000) et leur utilisation s'est accrue en sciences forestières ces dernières années (par exemple, Neuner et al., 2015 ; Neumann et al., 2017 ; Brandl et al., 2020). Le concept central de l'analyse de survie est le suivant :

fonction de survie  $S(t)$  (ou le risque de mortalité  $h(t)$ ), qui définit la probabilité qu'un individu survive depuis le moment de l'origine (par exemple, la date d'établissement ou le moment d'entrée sous observation) jusqu'à un point temporel ( $t$ ) dans le futur (par exemple, l'évaluation sur le terrain).

Contrairement aux modèles de régression logistique, souvent utilisés pour analyser la mortalité des arbres, les analyses de survie n'uniformisent pas la durée des périodes de réobservation (Salas-Ejtab et Weiskittel, 2020). De plus, elles prennent en compte la censure et la troncature à gauche. La censure survient lorsque le temps d'événement réel ( $t_i$ ) est potentiellement non observé (censure à droite). Le temps d'observation est tronqué à gauche si l'objet étudié doit franchir un seuil pour être inclus. Klein et Moeschberger (2003) appellent cela un « temps d'entrée différé », car les individus ne sont observés qu'à partir de ce moment, jusqu'à ce qu'ils subissent l'événement d'intérêt ou soient censurés. Négliger la troncature à gauche peut introduire un biais important dans l'estimation de la distribution du temps de survie (Klein et Moeschberger, 2003). Les données NFI sont tronquées à gauche, car les arbres doivent franchir un seuil de diamètre à hauteur de poitrine (DHP) pour être inclus.

Nous avons censuré les données des arbres n'ayant pas subi de mort naturelle à la fin de la période d'observation, même s'ils s'étaient déplacés hors de la parcelle d'inventaire forestier national (IFN) (par exemple, en s'inclinant). Notre étude portant sur la mortalité naturelle, nous avons également considéré comme censurés les arbres abattus pour récupération du bois, conformément aux études précédentes (par exemple, Staupendahl et Zucchini, 2010 ; Brandl et al., 2020). En revanche, les arbres ont été classés comme ayant subi une défaillance (c'est-à-dire ayant subi une mort) en cas de coupe non différenciée (c'est-à-dire une coupe sanitaire d'arbres malades isolés) et de mortalité naturelle potentiellement due à des facteurs de stress environnementaux, à l'auto-éclaircissage ou à la sénescence.

En transposant le concept d'analyse de survie à notre étude, nous avons utilisé le diamètre à hauteur de poitrine (DHP) de l'arbre cible au début et à la fin de la période d'observation comme variable temporelle (Cancho et al., 2003), ainsi que l'événement codé (censure/décès), afin d'estimer la fonction de survie ( $S(DHP)$ ). Ceci nous a permis de modéliser la probabilité de survie en fonction du DHP, qui représente un paramètre essentiel pour le développement, l'architecture et l'ontogenèse des arbres (Barthelemy et Caraglio, 2007), et est fréquemment utilisé pour les décisions de gestion forestière. Nous avons calculé et visualisé les résultats en fonction du stade de développement des arbres, selon les classes de DHP définies par l'IUFRO (2000) (voir également la figure 2).

### 2.4.2. Modèles de survie

Nous avons utilisé l'estimateur non paramétrique de Kaplan-Meier (estimateur KM ; Kaplan et Meier, 1958) pour comparer les probabilités de survie de différentes espèces d'arbres et le modèle semi-paramétrique de Cox à risques proportionnels (modèle Cox PH, Cox, 1972) pour tester l'influence de différents prédicteurs sur la probabilité d'échec du châtaignier.

L'estimateur de Kaplan-Meier ne suppose aucune forme paramétrique de la distribution de survie et la fonction de survie  $S(t)$  de  $T$  (dans notre cas DBH) est définie comme :

$$S(DBH) = \prod_{i:DBH(i) \leq DBH} (1 - n_i^{-De}) \quad (1)$$

où  $S(0) = 1$ ,  $d_i$  sont des arbres qui échouent au  $DBH(i)$ , et  $n_i$  représente le nombre total d'arbres à risque au  $DBH(i)$ .

Nous avons calculé des modèles de Cox à risques proportionnels semi-paramétriques en évitant de spécifier une distribution de survie paramétrique correspondant à une distribution tronquée à gauche (Brostrom, 2012). Nous avons ensuite utilisé la fonction de risque suivante :

$$h(DBH) = h_0(DBH) \cdot \exp(\beta_1 x_1 + \beta_2 x_2 + \dots + \beta_n x_n)$$

où  $h_0(DBH)$  est la fonction de risque,  $DBH$  désignant la variable « temps »,  $x_1, \dots, x_n$  l'ensemble des prédicteurs (tableau 1) et  $\beta$  les coefficients estimés mesurant leurs impacts. Le terme  $h_0(DBH)$  représente le risque de base, correspondant au risque si tous les prédicteurs sont égaux à leur moyenne. Les quantités  $\exp(\beta_i)$  sont appelées rapports de risque (RR), les valeurs supérieures à un indiquant un prédicteur positivement associé à la probabilité de l'événement, et donc négativement associé à la probabilité de l'événement.

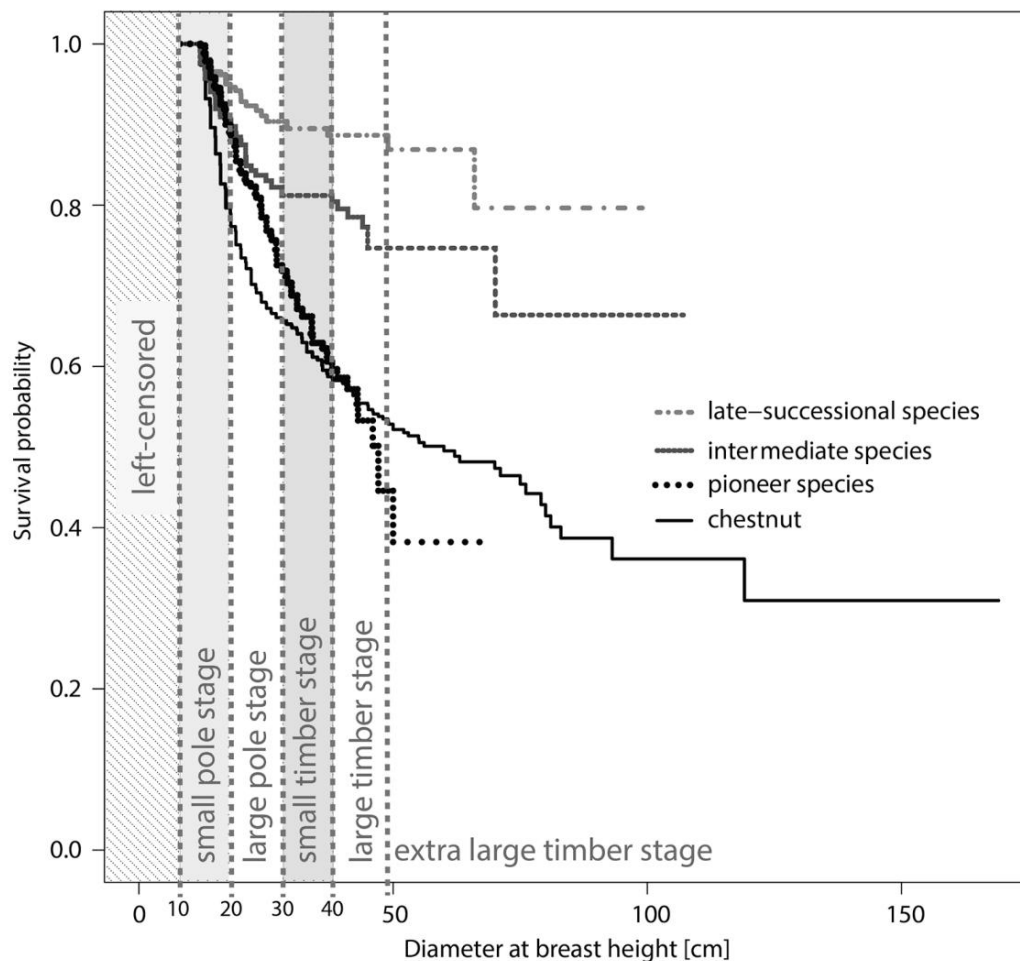


Fig. 2. Probabilités de survie  $S(DBH)$  pour l'espèce cible châtaignier et les espèces d'arbres pionnières, intermédiaires et tardives. Les lignes verticales pointillées délimitent les différents stades de développement de l'arbre : jeune plant ( $12 \text{ cm} \leq DBH < 20 \text{ cm}$ ), gros plant ( $20 \text{ cm} \leq DBH < 30 \text{ cm}$ ), jeune arbre ( $30 \text{ cm} \leq DBH < 40 \text{ cm}$ ), arbre de grande taille ( $40 \text{ cm} \leq DBH < 50 \text{ cm}$ ), très grand arbre ( $DBH \geq 50 \text{ cm}$ ).

La durée de survie (dans notre cas, la DBH, qui peut être atteinte) est prise en compte. Un HR inférieur à un indique une association négative entre le facteur prédictif et la probabilité de l'événement, et donc une survie plus longue.

Afin d'identifier les facteurs multiplicatifs de mortalité du châtaignier avant et après l'apparition du chrysmèle du châtaignier (ACGW), nous avons ajusté deux modèles de Cox à risques proportionnels (Cox-PH) différents. Le premier incluait les deux périodes entre le premier et le troisième inventaire national des cultures (INC) précédant l'arrivée de l'ACGW (modèle INC 1-3). Pour isoler l'effet spécifique de l'ACGW, nous avons calculé un modèle de Cox-PH distinct (modèle ACGW) à partir des données INC 3-4, qui représentent la période suivant l'arrivée du ravageur dans la zone d'étude (Gehring et al., 2020).

Les calculs ont été effectués avec le logiciel R (R Development Core Team, 2019) à l'aide des packages `data.table` (Dowle et al., 2018), `survival` (Therneau, 2018) et `ggplot2` (Wickham, 2016). L'exploration des données a suivi les recommandations de Zuur et al. (2010), qui suggèrent l'utilisation du coefficient de corrélation de Pearson et du facteur d'inflation de la variance (VIF) pour détecter la colinéarité entre les variables. Toutes les variables ont été transformées en scores z afin de faciliter l'interprétation comparative des coefficients estimés. Étant donné que les arbres appartenant à une même placette d'inventaire présentent une corrélation de comportement plus élevée que les arbres de placettes différentes, nous avons utilisé la placette d'inventaire comme ordonnée à l'origine aléatoire.

Pour la sélection du modèle, nous avons d'abord ajusté des modèles de Cox à risques proportionnels avec des prédicteurs uniques. Les variables significatives au seuil de 0,2 à 0,25 ont ensuite été intégrées à un modèle multivarié (Sveinbjornsson et al., 2011). Dans un second temps, les variables jugées non significatives lors de la première étape ont été réintégrées au modèle afin de confirmer ou d'infirmer l'absence de signification statistique. La contribution de chaque variable au modèle a été vérifiée par un test du rapport de vraisemblance. Enfin, nous avons testé les interactions entre les variables.

variables.

Les hypothèses du modèle ont été vérifiées en testant l'hypothèse de proportionnalité des risques (HPR), en analysant les résidus et en calculant la concordance. L'HPR est fondamentale dans les modèles de Cox à risques proportionnels (Cox-PH) ; elle suppose que le rapport de risque de deux unités subissant un événement est proportionnel et que cette relation est constante dans le temps. Nous avons testé l'HPR en calculant les résidus de Schoenfeld modifiés de Grambsch et Therneau (1994) à l'aide de la fonction « `cox.zph` » du package `survival` (Therneau, 2018). Dans notre cas précis, le modèle ACGW sélectionné ne respectait pas l'HPR. Par conséquent, nous avons organisé les données en intervalles de DBH (voir strates dans le tableau 2) à l'aide de la fonction `split` du package `survival` (Therneau, 2018). L'hypothèse sous-jacente à cette organisation est la constance des risques au sein des intervalles, mais une possible variation des risques entre eux.

Les variables violant le PHA ont été considérées comme dépendantes du temps et incluses avec une interaction DBH ( $f(DBH)$ ).

L'analyse des résidus pour les modèles de survie diffère par rapport aux modèles de régression (Mills, 2011) en raison de la structure des données censurées. Nous avons donc calculé les résidus `dfbeta` (Klein et Moschberger, 2003) afin de détecter les observations ayant une influence importante sur le modèle, et les résidus de Martingale afin d'évaluer sa forme fonctionnelle. Les modèles n'ont révélé aucune structure particulière dans les résidus (voir l'annexe B). En cas de non-respect des hypothèses du modèle, nous avons testé les transformations racine carrée, racine cubique, logarithmique et Box-Cox.

Enfin, nous avons utilisé la statistique de concordance (Therneau et Atkinson, 2020) comme mesure de la qualité d'ajustement des modèles de survie. La concordance calcule la probabilité qu'une valeur prédite soit correctement comprise dans le modèle.

Tableau

2 Rapport de risque estimé ( $\exp(\beta)$ ), valeurs z et valeurs p des variables des modèles de risques proportionnels de Cox finaux pour les données NFI 1–3 (modèle NFI 1–3) et NFI 3–4 (modèle ACGW).

| Variable   | Modèle NFI 1–3  |        |          | Modèle ACGW     |        |          |
|--|-----------------|--------|----------|-----------------|--------|----------|
|  | exp ( $\beta$ ) | valeur | valeur p | exp ( $\beta$ ) | valeur | valeur p |
| Couche (milieu)                                  | 9,38            | 9,07   | ***      | 7,95            | 8,65   | ***      |
| Couche (inférieure)                              | 18,37           | 9,67   | ***      | 14,3            | 10,6   | ***      |
| BALATES +  | 1,54            | 5,46   | ***      | 1,46            | 2,36   | *        |
| C'est -  | 1,41            | 2,14   | *        | -               | -      | -        |
| BApion +   | 0,79            | - 1,63 | ns       | 0,29 - 1,57     | -      | ns       |
| signifie SPEI                                    | 0,22            | - 15,8 | ***      | -               | -      | -        |
| Perturber (chêvre)                               | 3,09            | 1,89   | .        | -               | -      | -        |
| Perturber (autre)                                | 0,55            | - 1,52 | ns       | -               | -      | -        |
| Perturber (incendie)                             | 0,19            | - 1,6  | .        | -               | -      | -        |
| Dommmages à la bile (très faibles)               | -               | -      | -        | 1,72            | 0,93   | ns       |
| Dommmages biliaires (faibles à modérés)          | -               | -      | -        | 1,48            | 0,76   | ns       |
| Dommmages biliaires (modérés)                    | -               | -      | -        | 1,36            | 0,51   | ns       |
| Dommmages à la vésicule (élevés)                 | -               | -      | -        | 1,92            | 1,11   | ns       |
| Dommmages à la bile (dommmages graves)           | -               | -      | -        | 3,15            | 2,09   | *        |
| Aspect   | 0,88            | - 0,89 | ns       | 0,73 - 2,58     | -      | **       |
| Pente  | 0,95            | - 0,44 | ns       | -               | -      | -        |
| Éleve  | 1,88            | 5,04   | ***      | -               | -      | -        |
| Niveau : strate 1                                | -               | -      | -        | 0,88 - 0,88     | -      | ns       |
| Niveau : strate 2                                | -               | -      | -        | 0,43 - 3,98     | -      | ***      |
| Niveau : strate 3                                | -               | -      | -        | 0,55 - 2,09     | -      | *        |
| Niveau : strate 4                                | -               | -      | -        | 0,37 - 1,88     | -      | *        |
| BAlate+ : aspect                                 | -               | -      | -        | 1,24            | 2,54   | *        |
| Dommmages à la bile (très faibles) : BApion      | -               | -      | -        | 3,64            | 1,52   | ns       |
| Dommmages biliaires (faibles à modérés) : BApion | -               | -      | -        | 2,12            | 0,82   | ns       |
| Dommmages biliaires (modérés) : BApion           | -               | -      | -        | 4,16            | 1,73   | .        |
| Dommmages à la bile (élevés) : BApion            | -               | -      | -        | 4,18            | 1,67   | .        |
| Dommmages importants (dégâts graves) : BApion    | -               | -      | -        | 1,91            | 0,81   | ns       |
| Dommmages à la bile (très faibles) : BALATES     | -               | -      | -        | 1,43            | 1,75   | .        |
| Lésions biliaires (faibles à modérées) : BAlate  | -               | -      | -        | 1,44            | 1,05   | ns       |
| Dommmages biliaires (modérés) : BAlate           | -               | -      | -        | 0,37 - 1,92     | -      | .        |
| Dommmages à la bile (élevés) : BALATES           | -               | -      | -        | 1,38            | 1,84   | .        |
| GallDamage (dommmages graves) : BAlate           | -               | -      | -        | 2,52            | 2,82   | **       |
| Couche (milieu) : BApion                         | 0,65            | - 2,2  | *        | -               | -      | -        |
| Couche (inférieure) : BApion                     | 0,61            | - 2,2  | *        | -               | -      | -        |
| Concordance                                      | 0,95            | -      | -        | 0,86            | -      | -        |

Un rapport de risque (RR) inférieur à 1 diminue le risque de décès, et inversement. La moyenne et l'écart type des variables initiales, ainsi que leurs acronymes, sont présentés dans le tableau 1. En raison du non-respect de l'hypothèse des risques proportionnels, les strates correspondent aux groupes de diamètre à hauteur de poitrine (DHP) suivants : 12–20 cm (strate 1), 20,1–40 cm (strate 2), 40,1–50 cm (strate 3) et DHP > 50 cm (strate 4). Codes de signification : « \*\*\* »  $p < 0,05$ , « . »  $p < 0,1$ , « ns » non significatif, « - »  $p < 0,001$ ,  $p < 0,01$ , retenus

+ Racine carrée transformée dans le modèle ACGW et le modèle NFI 1–3, - Transformation de l'échelle des puissances de Tukey dans le modèle NFI 1–3.

Le coefficient de concordance est proportionnel à la direction des données réelles et correspond à l'aire sous la courbe ROC (AUC), utilisée comme mesure de la qualité d'ajustement dans l'analyse de régression logistique. Les modèles dont le coefficient de concordance est supérieur à 0,5 présentent une bonne capacité de prédiction, tandis que ceux dont le coefficient est inférieur ou égal à 0,5 n'ont aucune capacité prédictive.

### 3. Résultats

Au total, 154 parcelles étaient disponibles pour les analyses de mortalité du châtaignier, réparties sur une gamme altitudinale allant de 283 m à

À 1 090 m d'altitude, des données ont été collectées sur 1 757 châtaigniers, soit 5 292 observations individuelles (4 404 observations censurées et 888 échecs). Le châtaignier était l'espèce dominante en termes de surface terrière dans 59 % des parcelles. Outre le châtaignier, 34 autres espèces d'arbres ont été recensées (Annexe A, Fig. A.1), principalement le bouleau verruqueux (*Betula pendula*) et le hêtre commun (*Fagus sylvatica*).

#### 3.1. Probabilités de survie spécifiques à l'espèce

L'estimateur KM non paramétrique montre d'une part la capacité des châtaigniers à atteindre une taille supérieure (DHP > 160 cm) à celle des autres espèces d'arbres, mais révèle également leur plus faible probabilité de survie aux premiers stades de développement (12 cm ≤ DHP < 50 cm) par rapport aux espèces pionnières, intermédiaires et tardives (Fig. 2). Ces différences sont particulièrement marquées au stade de grand arbre (DHP 20–30 cm), où les probabilités de survie du châtaignier sont respectivement inférieures d'environ 15 %, 31 % et 41 % à celles des espèces pionnières, intermédiaires et tardives. Ce n'est qu'au-delà de 48 cm de DHP que la probabilité de survie des espèces pionnières devient inférieure à celle du châtaignier, qui présente une probabilité de survie stable pour des DHP supérieurs à 110 cm.

Les courbes de Kaplan-Meier spécifiques à l'espèce (Annexe A, Fig. A.2) du châtaignier présentent un profil similaire à celui des arbres pionniers dans la partie inférieure de la gamme, représentée par les saules (*Salix* spp.). Au stade de petit bois (30 cm ≤ DHP < 40 cm), le châtaignier a une probabilité de survie encore plus faible que les espèces pionnières bien établies telles que le bouleau (*Betula pendula*). Au stade de grand bois (40 cm ≤ DHP < 50 cm), les espèces de fin de succession *Fagus sylvatica* (S(DHP) = 0,95), *Abies alba* (S(DHP) = 0,87), *Tilia* (S(DHP) = 0,85) et *Picea abies* (S(DHP) = 0,85) présentent les probabilités de survie les plus élevées, soit plus du double de celle du châtaignier (S(DHP) = 0,37).

Concernant le nombre d'arbres morts et vivants dans les quatre intervalles de l'Inventaire forestier national (IFN), les châtaigniers présentent le nombre total d'individus morts le plus élevé, comparativement aux espèces pionnières, intermédiaires et tardives (Fig. 3). Alors que seulement 5 % des châtaigniers étaient considérés comme morts dans l'IFN 1, ce pourcentage a doublé dans les IFN 2 à 4. De même, le nombre d'arbres pionniers morts a légèrement augmenté entre l'IFN 1 (2 %) et l'IFN 4 (9 %), tandis que celui des espèces intermédiaires et tardives est resté quasiment constant.

#### 3.2. Facteurs concomitants de mortalité des châtaigniers

Le modèle Cox-PH pour la période précédant le réchauffement climatique anthropique (modèle NFI 1-3) inclut la surface terrière des autres espèces pionnières (BApion), intermédiaires (BAint) et de fin de succession (BAlate), l'indice moyen standardisé de précipitations et d'évapotranspiration (meanSPEI), le type de perturbations, les indicateurs topographiques (altitude, pente, exposition) et la position de l'arbre au sein du peuplement (Layer) (Tableau 2). Le modèle relatif au réchauffement climatique anthropique inclut des prédicteurs similaires, à l'exception du meanSPEI, des perturbations, de BAint et de la pente, ainsi que du niveau de dommages causés par ce réchauffement. Il met en évidence comment la pression exercée par le réchauffement climatique anthropique a généré des interactions entre les facteurs environnementaux (par exemple, l'altitude ou l'exposition) et le stade de développement (classes de diamètre à hauteur de poitrine). Les modèles NFI 1-3 et relatif au réchauffement climatique anthropique présentent tous deux une forte concordance, respectivement de 0,95 et 0,86. En maintenant toutes les variables à leurs valeurs moyennes, la probabilité de survie des châtaigniers jusqu'à un diamètre à hauteur de poitrine (DHP) de 30, 40 et 50 cm diminue respectivement de 0,8 à 0,74 et 0,7 (modèle NFI 1–3, courbe de référence, figure 4). Pour les châtaigniers plus grands, la probabilité de survie se stabilise à environ 50 % (figure 4).

L'indice MeanSPEI influence fortement la mortalité des châtaigniers dans le modèle NFI 1–3, révélant que les châtaigniers poussant sur des sites bien arrosés présentent un risque de mortalité plus faible (HR = 0,22). Sur ces sites, les probabilités de survie des châtaigniers sont d'environ 0,90, tandis qu'elles chutent entre 0,30 et 0,48 en conditions de sécheresse (Fig. 4a).

La compétition, qui s'exprime à la fois par la compétitivité du châtaignier (position de l'arbre dans la canopée) et par la présence d'espèces d'arbres de fin de succession, a un impact important sur la probabilité de survie du châtaignier (tableau 2). Les arbres de la strate intermédiaire de la canopée présentent un risque de mortalité 8 à 9 fois supérieur (HRNFI 1-3 = 9,38, HRACGW = 7,95) à celui des arbres de la strate supérieure.

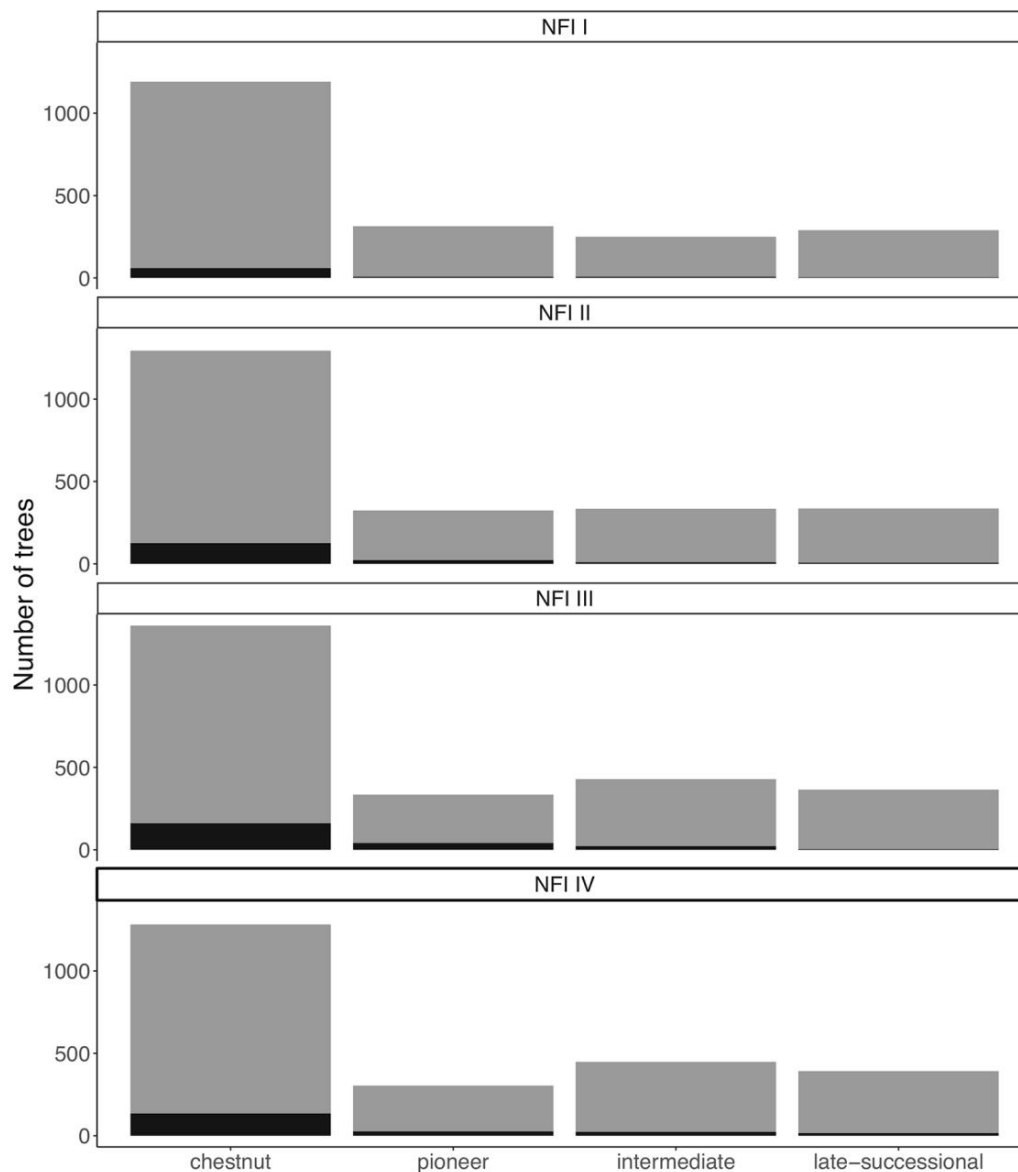


Fig. 3. Nombre d'arbres châtaigniers morts (noir) et vivants (gris), pionniers, intermédiaires et tardifs pour NFI 1–4, respectivement.

couche, alors que pour les arbres poussant dans la couche inférieure, le risque augmente jusqu'à = 18,37, 1-3). Parmi les paramètres de compétition, HRACGW = 14,3, Fig. 4b), de 14 à 18 fois (HRNFI

la présence d'espèces pionnières, intermédiaires et tardives est incluse dans les modèles, à l'exception de BAint dans le modèle ACGW. La présence d'espèces tardives et intermédiaires a un impact négatif significatif sur la probabilité de survie du châtaignier, tandis que l'effet des espèces intermédiaires est moins prononcé pour les châtaigniers poussant dans les strates inférieure et moyenne (HRNFI 1-3 = 0,65 (BAint:strate(intermédiaire)), HRNFI 1-3 = 0,61 (BAint:strate(inférieure))). Le risque de mortalité du châtaignier augmente d'environ 50 % en présence d'arbres tardifs dans les modèles NFI 1-3 (HRNFI = 1,54) et ACGW (HRCCGW = 1,46), respectivement. À un diamètre à hauteur de poitrine (DHP) de 0,95 % et à 0,95 %

1-3

50 cm, les tuiles de 0,05 (correspondant à moins de 1 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup>)<sup>1</sup> (correspondant respectivement à 14,41 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup>) pour la gamme BALate entre 0,81 et 0,61 (Fig. 4c)). Pour les deux modèles NFI 1–3 et ACGW, la surface terrière des espèces pionnières présente un effet inverse (HRNFI 1 = 0,79, HRACGW = 0,29) à celui des espèces 3 de fin de succession, bien que non significatif (Fig. 4d).

L'altitude est significativement liée à la probabilité de survie du châtaignier dans les deux modèles, mais avec des effets opposés. Avant l'arrivée du réchauffement climatique antarctique (modèle NFI 1-3), les châtaigniers poussant en altitude étaient confrontés à un

Le risque de mortalité est plus élevé pour les châtaigniers situés à plus haute altitude que pour ceux situés à une altitude inférieure (HRNFI 1-3 = 1,88). À 390 m d'altitude, ce qui correspond au 0,05e percentile, les probabilités de survie des châtaigniers dont le diamètre à hauteur de poitrine (DHP) est inférieur à 50 cm sont proches de 0,90 (Fig. 4e), mais diminuent jusqu'à 0,64 pour les arbres en phase de croissance à 956 m d'altitude (0,95e percentile). En revanche, l'effet s'inverse et les rapports de risque varient avec l'augmentation du DHP dans le modèle ACGW (ØHRACGW = 0,70, Tableau 2). Dans ce modèle, l'exposition est également significativement liée à la probabilité de survie du châtaignier, celle-ci étant plus élevée pour une exposition nord-est que pour une exposition sud-ouest (HRACGW = 0,73).

Dans le modèle NFI 1-3, les perturbations causées par les chèvres et les incendies ont une influence significative sur le risque de mortalité du châtaignier. En comparant les forêts non perturbées à celles perturbées par le feu, ce risque diminue de 81 % (HRNFI 1-3 = 0,19). En revanche, le risque de mortalité est environ trois fois plus élevé (HRNFI 1-3 = 3,09) sous la pression du pâturage caprin (tableau 2, figure 4f).

L'infestation par le scolyte du châtaignier (ACGW), en tant que perturbation biotique, influence significativement le risque de mortalité du châtaignier. En comparant les différents niveaux de dommages causés par l'infestation d'ACGW, le modèle révèle un risque de mortalité trois fois plus élevé (HRACGW = 3,15) pour les châtaigniers gravement endommagés (niveau 5) que pour les châtaigniers intacts. Cet effet est encore plus marqué en présence d'arbres pionniers et de stades de succession tardifs (HRACGW = 3,15).

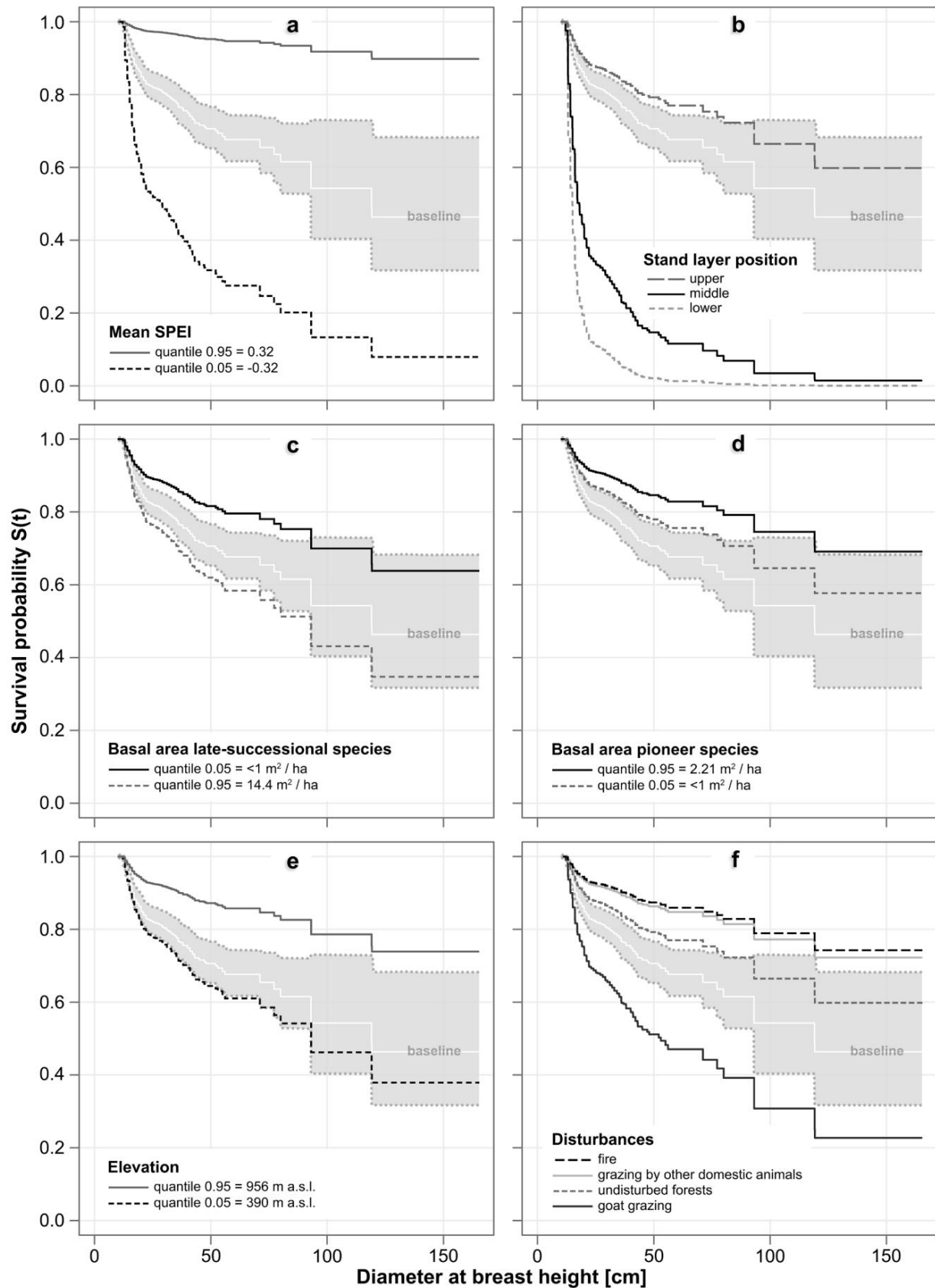


Figure 4. Influence des variables individuelles incluses dans le modèle de Cox-PH (NFI 1–3) sur la probabilité de survie du châtaignier. a = Indice SPEI moyen, b = Position dans la strate herbacée, c = Surface terrière des espèces de fin de succession, d = Surface terrière des espèces pionnières, e = Altitude, f = Perturbations. La ligne blanche et la zone ombrée représentent respectivement la courbe de survie de référence (toutes les variables à leurs valeurs moyennes) et l'intervalle de confiance (95 %).

= 2,52 (BAIate:GallDamage)).

#### 4. Discussion

##### 4.1. Survie du châtaignier comparée à celle d'autres espèces d'arbres

Les courbes KM spécifiques à l'espèce (Fig. 2) illustrent clairement le paradoxe du châtaignier, une espèce longévive lorsqu'elle est gérée régulièrement ou cultivée en verger isolé (Krebs et al., 2012). Contrairement à d'autres espèces longévives comme le sapin blanc (*Abies alba*) ou le hêtre commun (*Fagus sylvatica*), le châtaignier doit être maintenu en pleine lumière et à l'abri des espèces concurrentes par des interventions sylvicoles ou arboricoles pour assurer sa longévité. Cependant, soumis à la dynamique naturelle du peuplement et à la concurrence, le châtaignier présente un risque de mortalité très élevé, notamment aux jeunes stades de développement (diamètre à hauteur de poitrine < 50 cm). Dans ces conditions, nous avons obtenu des courbes de survie qui placent même le châtaignier au même niveau que des espèces à courte durée de vie et exigeantes en lumière comme le peuplier faux-tremble (*Populus tremula*), le robinier faux-acacia (*Robinia pseudoacacia*) et le prunier (*Prunus avium*).

Ceci met en évidence certaines caractéristiques pionnières du châtaignier, telles que sa faible compétitivité et une intolérance marquée à l'ombre, en particulier à partir du stade de poteau, ce qui contraste partiellement avec la tolérance à l'ombre partielle supposée du châtaignier dans les peuplements gérés (Bernetti, 1995 ; Manetti et al., 2017).

##### 4.2. Facteurs de mortalité des châtaigniers

En raison de l'intolérance à l'ombre de l'espèce, toute position dans le peuplement autre que la strate supérieure, et en particulier une cime ne dépassant pas la strate inférieure, présente un risque accru de mortalité. Ce risque est encore accentué par l'abondance d'espèces d'arbres de fin de succession très compétitives, qui exercent un impact négatif important et significatif tout au long du cycle de vie des châtaigniers. Ces arbres de fin de succession, tolérants à l'ombre, peuvent pénétrer la cime des châtaigniers, réduisant ainsi leur potentiel photosynthétique et leur vigueur générale (Conedera et al., 2000 ; Pividori et al., 2005 ; Muster et al., 2007 ; Zlatanov et al., 2013). Les châtaigniers poussant dans les strates inférieures souffrent même de la présence d'espèces intermédiaires moins ombragées.

Par conséquent, la vitalité des châtaigniers diminue et l'espèce devient plus vulnérable aux pathogènes secondaires tels que le chancre du châtaignier (*Cryphonectria parasitica*) ou la pourriture pigmentaire (*Phytophthora* spp.), qui, à leur tour, affaiblissent davantage sa compétitivité (Pridnya et al., 1996 ; Vettraino et al., 2005 ; Pezzi et al., 2011 ; Zlatanov et al., 2013). Des effets similaires sont également observés lors de la compétition avec les espèces intermédiaires, notamment pour les châtaigniers dans les strates inférieures, bien que l'impact soit nettement moins marqué que pour les espèces de fin de succession. Dans ce contexte, le temps écoulé depuis la dernière intervention peut également jouer un rôle indirect. Plus une châtaigneraie est soumise à la dynamique forestière naturelle, plus la probabilité que les espèces intermédiaires et de fin de succession colonisent les châtaigneraies abandonnées est élevée (Muster et al., 2007).

Les modèles mettent en évidence la sensibilité du châtaignier au stress hydrique, notamment en cas de déficit pluviométrique combiné à des températures élevées durant la période de végétation. Ceci est particulièrement visible par l'effet négatif hautement significatif de l'indice moyen d'évapotranspiration-précipitation standardisé (meanSPEI) sur la probabilité de survie des châtaigniers, ce qui concorde avec des observations empiriques antérieures (Lemaire, 2008 ; Conedera et al., 2009, 2016).

Le châtaignier présente une certaine résistance à certaines perturbations. Cela lui permet, par exemple, de tirer profit des effets néfastes du feu ou du broutage par le bétail sur la colonisation par d'autres espèces sensibles au feu et sujettes au broutage (Tinner et al., 2000 ; Muster et al., 2007 ; Conedera et al., 2010b). Une exception est la perturbation causée par les chèvres, connues pour leur comportement très agressif, y compris sur l'écorce des arbres adultes, notamment des châtaigniers (Brenni, 1937). Le risque de mortalité du châtaignier est donc plus élevé lorsque les chèvres broutent et agressent l'écorce de manière répétée.

arbres.

Enfin, la probabilité de survie du châtaignier diminue vers les altitudes plus élevées, où l'espèce a souvent été cultivée jusqu'à ses limites écologiques (Muster et al., 2007).

Depuis l'arrivée de la guêpe gallicole du châtaignier (ACGW) dans la zone d'étude, les dégâts importants qu'elle cause (niveau 5) sont devenus un facteur de mortalité élevé pour le châtaignier, masquant ou modifiant partiellement l'impact d'autres facteurs. De manière générale, les interactions entre les facteurs environnementaux (par exemple, l'altitude ou l'exposition) et les caractéristiques du châtaignier, telles que le stade de développement (classes de diamètre à hauteur de poitrine [DHP]), voient leur pouvoir explicatif augmenter en raison de l'impact différent de la guêpe gallicole selon le stade de développement et le site de culture (Gehring et al., 2020). Par exemple, les perturbations ou l'indice moyen d'évapotranspiration-précipitation standardisé (SPEI moyen) n'ont aucun impact sur le modèle ACGW, tandis que l'altitude inverse son effet. De même, l'effet de l'exposition augmente et l'effet néfaste de la compétition exercée par les arbres de fin de succession s'intensifie en cas de dégâts importants et simultanés causés par l'ACGW. Selon Gehring et al. En 2018, il a été démontré que des attaques répétées et sévères du châtaignier du Canada (niveau de dommage 5) peuvent réduire la surface foliaire de la cime du châtaignier jusqu'à 70 %. Ceci affaiblit considérablement les arbres, ce qui accroît leur consommation d'énergie par l'activation des bourgeons dormants afin de tenter de reconstituer la biomasse perdue de la cime (Gehring et al., 2018). Cette perte de biomasse verte et cet épuisement énergétique réduisent également la compétitivité du châtaignier face à l'ombrage des espèces d'arbres de fin de succession, comme le révèle l'interaction entre le niveau de dommage 5 du châtaignier du Canada et la surface terrière de ces espèces dans le modèle du châtaignier du Canada.

Comme l'ont rapporté Gehring et al. (2020), la lutte biologique exercée par l'antagoniste naturel du pyrale du maïs (*Torymus sinensis*) peut être compromise sur les versants sud, où les températures plus élevées induisent probablement une émergence plus précoce de la majorité de la population antagoniste et une désynchronisation avec l'apparition du pyrale. Cette désynchronisation phénologique des deux insectes et l'inefficacité de l'action parasitaire de l'antagoniste sur les versants sud pourraient expliquer l'effet de l'exposition observé dans le modèle du pyrale.

Enfin, le délai réduit entre l'arrivée du charançon du châtaignier (ACGW) et celle de son antagoniste en altitude (Gehring et al., 2020) pourrait expliquer l'effet contrasté de l'altitude sur la survie du châtaignier dans le modèle ACGW par rapport au modèle NFI 1-3. La lutte biologique rapide contre l'épidémie, en cas de délai réduit entre l'arrivée des deux insectes, diminue le risque d'attaques répétées de l'ACGW sur les cimes des châtaigniers. Ceci augmente probablement la survie, notamment pour les châtaigniers à croissance rapide des strates 2 et 3 de développement (diamètre à hauteur de poitrine entre 20 et 80 cm).

##### 4.3. Pertinence et limites de l'approche

L'utilisation des données des quatre premiers inventaires forestiers nationaux suisses nous a permis d'analyser un vaste ensemble d'observations systématiques et représentatives de châtaigniers poussant en régime post-culturel sur les versants sud des Alpes suisses. Il en résulte une grande diversité de caractéristiques de stations, un délai généralement long depuis le dernier traitement sylvicole et un régime post-culturel avancé (c'est-à-dire des « réserves latentes » au sens de Portier et al., 2020).

Compte tenu de la nature chronologique des données (par exemple, les intervalles de suivi), nous avons utilisé des modèles de survie pour l'analyse. Dans les études médicales, ces modèles sont principalement développés pour l'analyse des durées de survie après un traitement spécifique (par exemple, Campbell et al., 2010) chez des individus présentant des conditions initiales quasi identiques (par exemple, cancer du sein). L'état de santé des individus peut ensuite évoluer après le traitement, ce qui permet de mesurer précisément la durée de survie du début (traitement) à la fin (dernière observation) de l'étude. Dans notre approche, des conditions limites précisément définies sont présentes uniquement pour le modèle ACGW, car tous les châtaigniers ont subi l'arrivée de l'ACGW, bien qu'avec de courts décalages temporels et des degrés de dommages différents (qui, dans notre cas, équivalent au traitement). En revanche, aucun traitement spécifique n'est prévu pour le modèle NFI 1-3, malgré la suspension générale des interventions de gestion intervenue à la fin des années 1960 en raison du contexte socio-économique.

Le développement de la zone (Krebs et al., 2014) peut être considéré comme un facteur déterminant général, constitué par l'augmentation du temps passé dans des conditions dynamiques naturelles du peuplement. Malgré ces limitations, les modèles de survie prennent en compte les données censurées et sont donc adaptés aux inventaires forestiers, même lorsque

De tels traitements spécifiques font défaut (Neuner et al., 2015 ; Brandl et al., 2020).

Les intervalles d'inventaire relativement longs (jusqu'à 10 ans) n'ont pas permis un enregistrement temporel précis de l'événement de mortalité, rendant la définition précise de sa cause quasi impossible. Par conséquent, d'éventuelles causes prédisposantes de mortalité, telles que le chancre du châtaignier (Prídnyá et al., 1996) ou des épisodes de sécheresse extrême (Conedera et al., 2010a), n'ont pu être incluses dans notre analyse. Pour la même raison, l'interaction légèrement significative, mais difficilement explicable, observée entre la surface terrière des espèces d'arbres de fin de succession et le niveau 2 de dommages causés par le flétrissement du châtaignier (à l'exclusion des niveaux 3 et 4) pourrait être un artefact dû à l'absence d'inventaires annuels dans notre approche.

L'absence, dans l'Inventaire forestier national (IFN), d'un registre systématique et fiable de l'origine des arbres (arbres issus de graines ou rejets) et des marques de greffage existantes sur les arbres fruitiers nous a empêchés de prendre en compte ces paramètres dans notre analyse, et notamment de distinguer les anciens taillis destinés à la production de bois des châtaigneraies abandonnées pour la production de fruits. Les différences de dynamique de croissance et de physiologie entre les châtaigniers issus de graines et ceux issus de greffons (Manetti et al., 2020), ainsi qu'entre les arbres issus de graines sauvages et les arbres fruitiers greffés (Conedera et al., 2001), peuvent en effet avoir un impact significatif sur la probabilité de survie des arbres.

Enfin, la plupart des châtaigniers analysés sont d'anciens bosquets purs, désormais soumis à une dynamique naturelle post-culturelle suite à l'arrêt des interventions culturales. Dans les peuplements mixtes, la présence, dès les premiers stades de croissance, de châtaigniers aux côtés d'autres essences aux comportements et besoins écologiques similaires peut engendrer des différences de compétitivité interspécifique.

## 5. Conclusions

L'ajustement de modèles de survie aux données de « réserves forestières de châtaigniers latentes » nous a permis d'approfondir nos connaissances sur l'écologie du châtaignier, au-delà des évaluations statiques des modèles de distribution d'espèces (MDE). Nous avons utilisé deux modèles différents intégrant des données antérieures et postérieures au réchauffement climatique antarctique (RCA).

Suite à l'arrivée du chrysome du châtaignier (ACGW) dans la zone d'étude, nous avons pu démontrer son impact sur la mortalité des châtaigniers dans les zones où l'arrivée tardive de cet antagoniste spécifique avait causé de graves dommages. Ceci souligne l'importance d'une lutte rapide contre les ravageurs nouvellement introduits en foresterie, chaque fois que cela est possible.

On peut donc conclure que le châtaignier n'est pas, en soi, une essence à l'épreuve du temps. Sur les sites pauvres et en cas de sécheresse, l'espèce semble particulièrement vulnérable au stress hydrique croissant, ce qui entraîne un risque de mortalité plus élevé. Les gestionnaires forestiers doivent donc être conscients que le châtaignier n'est peut-être pas le meilleur choix sur les sites xériques pour faire face à la hausse attendue des températures estivales et à la sécheresse. Malgré le risque constant que représentent les agents biotiques historiques (chancre du châtaignier, pourriture de l'encre) et nouveaux (dépérissement du châtaignier), le châtaignier peut néanmoins constituer une excellente option pour la production de bois de qualité (Manetti et al., 2020). Cela peut être le cas sur les bons sites et dans les parcelles forestières où des traitements sylvicoles réguliers sont justifiés. L'espèce peut, au contraire, se révéler très sensible lorsqu'elle est associée à des essences tolérantes à l'ombre ou à l'absence d'interventions sylvicoles, comme le montrent sa faible tolérance à l'ombre et sa faible compétitivité lorsqu'elle est soumise à la dynamique des peuplements après la récolte, notamment dans de bonnes conditions de croissance. De plus, en raison de l'abondante capacité de rejet de souche de l'espèce, les châtaigniers se transforment généralement en systèmes de taillis à partir de la deuxième génération d'arbres, ce qui nécessite alors une adaptation de l'approche sylvicole.

## Déclaration de conflits d'intérêts

Les auteurs déclarent n'avoir aucun conflit d'intérêts.

## Reconnaissance

Nous remercions l'équipe LFI pour la mise à disposition des données. LH a bénéficié d'un financement du ministère bavarois de la Science et des Arts dans le cadre du Réseau bavarois de recherche sur le climat (bayklif).

## Contributions des auteurs

MC, JW et LH ont conçu l'idée de cet article. MC et JM ont élaboré la méthodologie, analysé les données et rédigé le manuscrit. MA, PK et EG ont préparé les données. Tous les auteurs ont contribué de manière critique aux versions préliminaires et ont approuvé la version finale pour publication.

## Disponibilité des données

Les données brutes de l'IFN suisse peuvent être fournies gratuitement dans le cadre d'un accord contractuel (<http://www.lfi.ch/dien-stleist/daten-en.php>).

## Annexe A. Matériel supplémentaire

Les données supplémentaires de cet article peuvent être trouvées en ligne à l'adresse <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119320>.

## Références

- Avtzis, DN, Melika, G., Mato'sević, D., Coyle, DR, 2019. La guêpe gallicole asiatique du châtaignier, *Dryocosmus kuriphilus* : un envahisseur mondial et un exemple réussi de lutte biologique classique. *J. Pest Sci.* 92, 107–115. <https://doi.org/10.1007/s1034-0-018-1046-1>.
- Barthelemy, D., Caraglio, Y., 2007. Architecture végétale : une approche dynamique, multineveu et globale de la forme, de la structure et de l'ontogenèse des plantes. *Ann. Bot.* 99, 375–407. <https://doi.org/10.1093/aob/mcl260>.
- Beers, TW, Dress, PE, Wensel, LC, 1966. Transformation de l'aspect dans la recherche sur la productivité de la taille. *J. Forest.* 64, 691–692.
- Beguieria, S., Vicente-Serrano, SM (2017). Calcul de la précipitation standardisée- Indice d'évapotranspiration. Version 1.7. Package R. CRAN.
- Bernetti, G., 1995. *Foresterie spéciale*. UTET, Turin.
- Brandl, UB, Abegg, M., Allgaier Leuch, B. (2020). Inventaire forestier national suisse. Résultats de la quatrième enquête 2009-2017. Birmensdorf, Institut fédéral de recherches sur la forêt, la neige et le paysage WSL. Berne, Office fédéral de l'environnement. 341 p. ISBN 978-3-905621-60-0.
- Brandl, S., Paul, C., Knoke, T., Falk, W., 2020. L'influence du climat et de la gestion sur la probabilité de survie des principales espèces d'arbres d'Allemagne. *For. Ecol. Géogr.* 117652 <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.117652>.
- Brenni, G.C., 1937. L'importance économique du châtaignier dans le canton du Tessin et en Italie du Nord. Tipografia C. Stucchi & Co, Mendrisio.
- Brostrom, G., 2012. Analyse de l'historique des événements avec R. Chapman & Hall/CRC The R Series. CRC Press, New York.
- Brunner, MI, Bjornsen Gurung, A., Zappa, M., Zekollari, H., Farinotti, D., Stahli, M., 2019. Pénurie d'eau actuelle et future en Suisse : potentiel d'atténuation grâce aux réservoirs et aux lacs. *Sci. Total Environ.* 666, 1033–1047. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.02.169>.
- Campbell, HE, Gray, AM, Harris, AL, Briggs, AH, Taylor, MA, 2010. Estimation et validation externe d'un nouveau modèle pronostique pour prédire la survie sans récurrence chez les patientes atteintes d'un cancer du sein précoce au Royaume-Uni. *Br. J. Cancer* 103, 776–786.
- Canchola AJ, Stewart, SL, Bernstein, L., West, DW, Ross, RK, Deapen, D., Pinder, R., Reynolds, P., Wright, W., Anton-Culver, H., Peel, D., Ziogas, A., Horn-Ross, PL (2003). Régression de Cox utilisant différentes échelles de temps. Actes de la conférence SAS. Utilisateurs occidentaux du logiciel SAS. 5-7 novembre 2003, San Francisco.
- Ceschi, I. (2014). La Forêt du Canton du Tessin. Locarno : Armando Dado Editeur.
- Conedera, M., Stanga, P., Lischer, C., Stockli, V., 2000. Compétition et dynamique dans les châtaigniers abandonnés du sud de la Suisse. *Ecologia Mediterranea* 26, 101–112.
- Conedera, M., Stanga, P., Oester, B., Bachmann, P., 2001. Différentes post-cultures dynamique dans les vergers de châtaigniers et les taillis abandonnés. *Forest Snow Landscape Res.* 76, 487–492.
- Conedera, M., Krebs, P., Tinner, W., Pradella, M., Torriani, D., 2004a. La culture de *Castanea sativa* (Mill.) en Europe, de son origine à sa diffusion à l'échelle continentale. *Veget. Hist. Archaeobot.* 13, 161–179. <https://doi.org/10.1007/s00334-004-0038-7>.
- Conedera, M., Manetti, MC, Giudici, F., Amorini, E., 2004b. Répartition et potentiel économique du châtaignier (*Castanea sativa* Mill.) en Europe. *Ecologia Mediterranea* 30, 179-193. <https://doi.org/10.3406/ECMED.2004.1458>.
- Conedera, M., Krebs, P., 2008. Histoire, situation actuelle et perspectives du châtaignier La culture du châtaignier en Europe. Actes du deuxième Congrès ibérique sur le châtaignier (éd. CG Abreu, FP Peixoto & J. GomesLaranjo), 23-27.

- Conedera, M., Barthold, F., Torriani, D., Pezzatti, G., 2009. Sensibilité à la sécheresse de *Castanea sativa* : étude de cas de l'été 2003 dans les Alpes du Sud. I Congrès européen sur le châtaignier-*Castanea* 2009 (866), 297–302.
- Conedera, M., Barthold, F., Torriani, D., Pezzatti, G.B. (2010a). Sensibilité à la sécheresse de *Castanea sativa* : étude de cas de l'été 2003 dans les Alpes du Sud. *Acta Horticulturae* (éd. G. Bounous & GL Beccaro).
- Conedera, M., Lucini, L., Valsecchi, E., Ascoli, D., Pezzatti, G.B. (2010b). Résistance au feu et capacité de recrutement végétatif de différentes espèces d'arbres feuillus après des feux de surface d'intensité faible à modérée dans le sud de la Suisse. VI Conférence internationale sur la recherche sur les feux de forêt D. X. Viegas (éd.), 2010.
- Conedera, M., Tinner, W., Krebs, P., De Rigo, D., Caudullo, G., 2016. *Castanea sativa* en Europe : distribution, habitat, utilisation et menaces. Atlas européen des espèces d'arbres forestiers 78–79.
- Cox, D.R., 1972. Modèles de régression et tables de mortalité. *J. Roy. Statist. Soc.* 34 (2), 187–222.
- De Avila, A.L., Albrecht, A., 2017. Espèces d'arbres alternatives face au changement climatique : Fiches descriptives des espèces – un recueil d'informations. Institut de recherche forestière. Bade-Wurtemberg.
- Dowle, M., Srinivasan, A., Short, T., Lianglou, S., 2018. Extension de 'data.frame' : package R. 1(4), version du package R.
- Elith, J., Leathwick, J.R., 2009. Modèles de distribution des espèces : explication et prédiction écologiques dans l'espace et le temps. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 40, 677–697.
- Forker, M., Bouwman, M., Roloff, A., 2020. Espèces d'arbres face au changement climatique - 10 ans du Laboratoire forestier de Cologne. *AFZ der Wald* 73, 12–15.
- Forster, B., Castellazzi, T., Colombi, L., Fürst, E., Marazzi, C., Meier, F., Tettamanti, G., Moretti, G., 2009. Die edelkastaniengallwespe *Dryocosmus kuriphilus* (Yasumatsu) (Hymenoptera, Cynipidae) apparaît pour la première fois dans le sud de la Suisse. *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft* 82, 271–279.
- Fox, G., 2000. Analyse des temps de défaillance : étude des délais d'apparition des événements et des taux de survenue de ces événements. Dans : Schreiner, S.M., Gurevitch, J. (dir.), *Conception et analyse des expériences écologiques*, 2e éd. Oxford University Press, Oxford, Royaume-Uni, p. 253–289.
- Frehner, M., Wasser, B., Schwitler, R., 2009. Durabilité et suivi du succès dans les forêts de protection. Lignes directrices pour les mesures de gestion dans les forêts à fonctions de protection, Berne, Office fédéral de l'environnement.
- Gehring, E., Bellosi, B., Quacchia, A., Conedera, M., 2018. Évaluation du *Dryocosmus* Dommages causés par *Kuriphilus* sur *Castanea sativa*. *Journal of Visualized Experiments* 138, e57564. <https://doi.org/10.3791/57564>.
- Gehring, E., Bellosi, B., Reynaud, N., Conedera, M., 2020. Dégâts causés aux châtaigniers Évolution due aux attaques de *Dryocosmus kuriphilus*. *J. Pest. Sci.* 93, 103–115. <https://doi.org/10.1007/s10340-019-01146-0>.
- Grambsch, P.M., Therneau, T.M., 1994. Tests et diagnostics de risques proportionnels basés sur des résidus pondérés. *Biometrika* 81 (3), 515–526. <https://doi.org/10.1093/biomet/81.3.515>.
- Hane, K. (2018). Le châtaignier. Arbre de l'année (2018). Forêt et Bois, 99(5), 13–14.
- IUFRO (Union internationale des organisations de recherches forestières) (2000). Terminologie de la gestion forestière. Série mondiale IUFRO Vol. 9-en, Vienne, 176 p.
- Kaplan, E.L., Meier, P., 1958. Estimation non paramétrique à partir d'observations incomplètes. *J. Am. Stat. Assoc.* 53 (282), 457–481.
- Klein, J.P., Moeschberger, M.L., 2003. Analyse de survie : Techniques pour les données censurées et données tronquées, 2e édition. New York, Springer.
- Krebs, P., Koutsias, N., Conedera, M., 2012. Modélisation de la niche éco-culturelle des châtaigniers géants : nouvelles perspectives sur l'histoire de l'utilisation des terres dans le sud de la Suisse grâce à l'analyse de la distribution d'un patrimoine vivant. *J. Hist. Geogr.* 38, 372–386. <https://doi.org/10.1016/j.jhge.2012.01.018>.
- Krebs, P., Tinner, W., Conedera, M., 2014. Sur le châtaignier et sa culture en Les quartiers insubriques : une tentative de synthèse éco-historique. *Archivio Storico Tessinois* 4–37.
- Lemaire, J., 2008. Auto-écologie du châtaignier: un fougereux qui craint la sécheresse. *For'et Entreprise* 179, 18–24.
- Lüpke, M., Heitz, R., Uhl, E., Hübner, C., 2018. Le châtaignier en Bavière – résultats d'un projet de la LWF. *LWF Wissen* 81, 42–53.
- Manetti, M.C., Becagli, C., Carbone, F., Corona, P., Giannini, T., Romano, R. et Pelleri, F. (2017). Directives pour la sylviculture des taillis de châtaignier. Réseau rural national, Conseil de la recherche agricole et de l'économie agricole, Rome.
- Manetti, M.C., Marcolin, E., Pividori, M., Zanuttini, R., Conedera, M. (2020). Taillis et technologie du bois de châtaignier. Dans : Beccaro, G., Alma, A., Bounous, G., Gomes-Laranjo, J. (dir.), *Le manuel du châtaignier. Gestion des cultures et des forêts* (p. 275–295). <https://doi.org/10.1201/9780429445606-10>.
- Météo Suisse, 2020. Normales climatiques. <https://www.meteoswiss.admin.ch/home/climate/the-climate-of-switzerland/climate-normals.html>. (consulté le 19 octobre 2020).
- Mills, M., 2011. Introduction à l'analyse de survie et d'histoire des événements. Sage, Los Angeles.
- Muster, S., Eisenbecker, H., Conedera, M., 2007. Effets à petite échelle de l'utilisation historique des terres et de la topographie sur la composition des espèces d'arbres post-culturelles dans une vallée alpine du sud de la Suisse. *Landscape Ecol.* 22, 1187–1199. <https://doi.org/10.1007/s10980-007-9099-1>.
- Neuner, S., Albrecht, A., Cullmann, D., Engels, F., Griess, V.C., Hahn, W.A., Hanewinkel, M., H' art, F., Kolling, C., Staupendahl, K., Knoke, T. (2015). La survie de l'épicéa commun reste plus élevée dans les peuplements mixtes sous un climat plus sec et plus chaud. *Global Change Biology*, <https://doi.org/10.1111/gcb.12751>.
- Neumann, M., Mues, V., Moreno, A., Hasenauer, H., Seidl, R., 2017. La variabilité climatique est à l'origine de la mortalité récente des arbres en Europe. *Glob. Change Biol.* 23, 4788–4797.
- Oberdorfer, E., 2001. Excursion sociologique végétale Flore, 8e éd. Ulmer-Verlag, Stuttgart.
- Ott, E., Fehrer, M., Frey, H.-U., Lüscher, P., 1997. Forêts de conifères de montagne. Haupt-Verlag, Berne.
- Pezzatti, G.B., Reinhard, M., Conedera, M., 2010. Swissfire : la nouvelle base de données suisse sur les feux de forêt. *Revue suisse de foresterie* 161, 465–469. <https://doi.org/10.3188/szf.2010.0465>.
- Pezzi, G., Maresi, G., Conedera, M., Ferrari, C., 2011. Composition en espèces ligneuses de Les châtaigniers des Apennins du Nord : conséquences de 200 ans de changements d'utilisation des terres. *Landscape Ecol.* 26, 1463–1476. <https://doi.org/10.1007/s10980-011-9661-8>.
- Pitte, J.R., 1986. Terres de castanide. Homme et paysage du châtaignier de l'Antiquité à nos jours, Evreux, Fayard.
- Portier, J., Wunder, J., Stadelmann, G., Zell, J., Abegg, M., Thürig, E., Rohner, B., 2020. « Réserves latentes » : un trésor caché dans les inventaires forestiers nationaux. *J. Ecol.* <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13487>.
- Pividori, M., Armando, F., Conedera, M. (2005). Dynamiques post-culturelles dans un taillis mixte de châtaigniers à sa limite écologique. Actes du troisième Congrès international du châtaignier (éd. CG Abreu, E. Rosa & AA Monteiro), 219–224.
- Pridnya, M.V., Cherpakov, V.V., Paillet, F.L., 1996. Écologie et pathologie du châtaignier européen (*Castanea sativa*) dans les forêts de feuillus des monts Caucase, dans le sud de la Russie. *Bull. Torrey Bot. Club* 123, 213–222.
- Équipe R Core (2019). R : un langage et un environnement pour le calcul statistique. R Fondation pour le calcul statistique, Vienne, Autriche. <https://www.R-project.org/>.
- Rigling, D., Prospero, S., 2018. *Cryphonectria parasitica*, l'agent causal du chancre du châtaignier : historique de l'invasion, biologie des populations et lutte contre la maladie. *Mol. Plant Pathol* 19, 7–20. <https://doi.org/10.1111/mpp.12542>.
- Salas-Eljatib, C., Weiskittel, A.R., 2020. Sur l'étude des schémas de mortalité individuelle des arbres dans les forêts naturelles : une analyse de modélisation. *For. Ecol. Manage.* 475, 1183369. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118369>.
- Schonenberger, W., Senn, J., Wasem, U., 1995. Facteurs affectant l'établissement des arbres plantés, y compris le mélange d'Europe, près de la limite forestière alpine. Rapport technique général, Station expérimentale forestière et de parcours intermontagneuse 319, 170–175.
- Staupendahl, K., Zucchini, W., 2010. Estimation des fonctions de temps de survie des principales espèces d'arbres à partir de données de séries temporelles de l'enquête sur l'état des forêts de Rhénanie-Palatinat. *Allgemeine Forst- und Jagd Zeitung* 182, 129–145.
- Sveinbjornsson, G., Kim, J., Wang, Y., 2011. Le modèle de Cox dans R. ETH-Zürich. [https://stat.ethz.ch/education/semesters/ss2011/seminar/contents/handout\\_7.pdf](https://stat.ethz.ch/education/semesters/ss2011/seminar/contents/handout_7.pdf). Dernière consultation : 5 mai 2021.
- Therneau, T. (2018). Analyse de survie (Version 2.42-6) : Équipe de développement CRAN R.
- Therneau, T., Atkinson, E., 2020. Concordance. Équipe de développement CRAN R.
- Thurm, E.A., Hernandez, L., Baltensweiler, A., Ayan, S., Rasztovis, E., Bielak, K., Zlatanov, T.M., Hladnik, D., Balic, B., Freudenschuss, A., Buechsenmeister, R., Falk, W., 2018. Espèces d'arbres alternatives face au réchauffement climatique dans les forêts européennes gérées. *For. Ecol. Manage.* 430, 485–497. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.08.028>.
- Tinner, W., Hubschmid, P., Wehrli, M., Ammann, B., Conedera, M., 1999. Écologie et dynamique à long terme des feux de forêt dans le sud de la Suisse. *J. Ecol.* 87, 273–289.
- Tinner, W., Conedera, M., Gobet, E., Hubschmid, P., Wehrli, M., Ammann, B., 2000. Une tentative paléoclimatologique de classification de la sensibilité au feu des arbres dans les Alpes du Sud. *Holocène* 10, 565–574. <https://doi.org/10.1191/095968300674242447>.
- Vettraino, A.M., Morel, O., Perlerou, C., Robin, C., Diamandis, S., Vannini, A., 2005. Présence et répartition des espèces de *Phytophthora* dans les châtaigniers européens, et leur association avec la maladie de l'encre et le dépérissement du houppier. *Eur. J. Plant Pathol.* 111, 169–180. <https://doi.org/10.1007/s10658-004-1882-0>.
- Wickham, H., 2016. *ggplot2 : Graphiques élégants pour l'analyse des données*. Springer, New York.
- Zlatanov, T., Schleppei, P., Velichkov, I., Hinkov, G., Georgieva, M., Eggertsson, O., Zlatanova, M., Vacik, H., 2013. Diversité structurale des forêts abandonnées dominées par le châtaignier (*Castanea sativa* Mill.) : implications pour la gestion forestière. *For. Ecol. Manage.* 291, 326–335. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.11.015>.
- Zuur, A.F., Ieno, E.N., Elphick, C.S., 2010. Un protocole d'exploration des données à éviter Problèmes statistiques courants. *Méthodes Ecol. Evol.* <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2009.00001.x>.