

# Plant Phenology



26.05.07

23.10.07

*“The oak before the ash, we’ll only have a splash.  
The ash before the oak, then we’ll surely have a soak!”*

# Plan

---

1. La phénologie ?
2. Déterminisme endogène et exogène
  - Débourrement
  - Sénescence
3. Modélisation
5. Impact du changement climatique sur la phénologie
6. Résultats récents

# 1. La phénologie ?

## ➤ Définition

Etude de la répartition dans le temps de certains évènements biologiques cycliques en relation avec les variations saisonnières du climat

## ➤ Discipline née d'une publication de Réaumur (1745)

Il suggère que la température est directement impliquée dans la phénologie des céréales, des températures élevées favorisant leur développement.

Il proposa un modèle expliquant la phénologie printanière toujours en vigueur aujourd'hui (réactualisé par Sarvas en 1972)

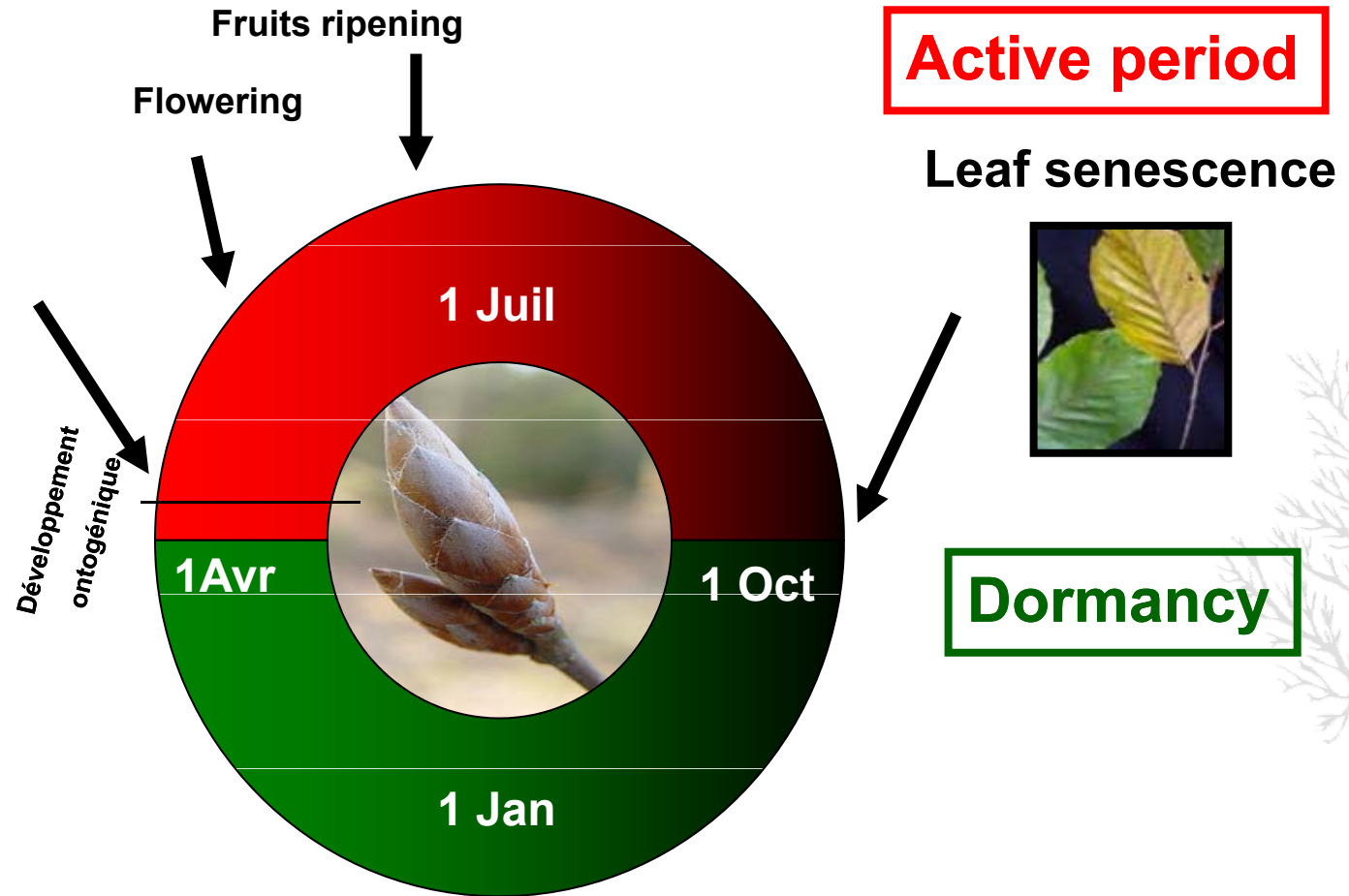


# 1. La phénologie ?

## Annual cycle of trees from temperate climate

Example of beech

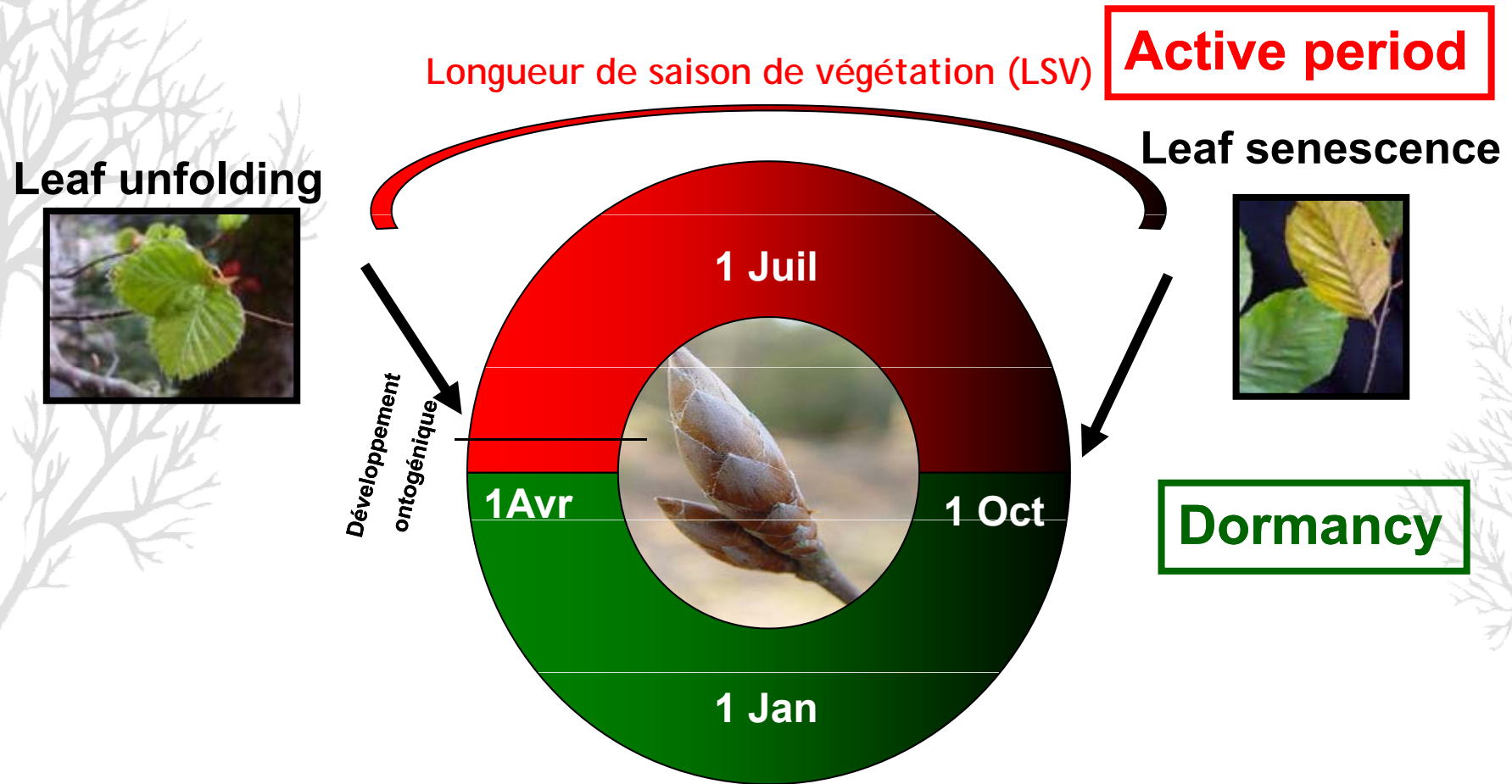
Leaf unfolding



# 1. La phénologie ?

## Annual cycle of trees from temperate climate

Example of beech



→ Un allongement de la LSV augmente la GPP

# 1. La phénologie ?

Leaf phenology : traits with a high selective value



**Advance of leaf unfolding**



**Delay of leaf senescence**  
(colouration + leaf fall)



**growing season length and growth** (Churkina *et al.*, 2005)

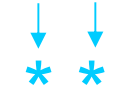


**frost damages** (Hanninen, 2006)

Leaf unfolding

Leaf senescence

Late frost



**Growing season length**

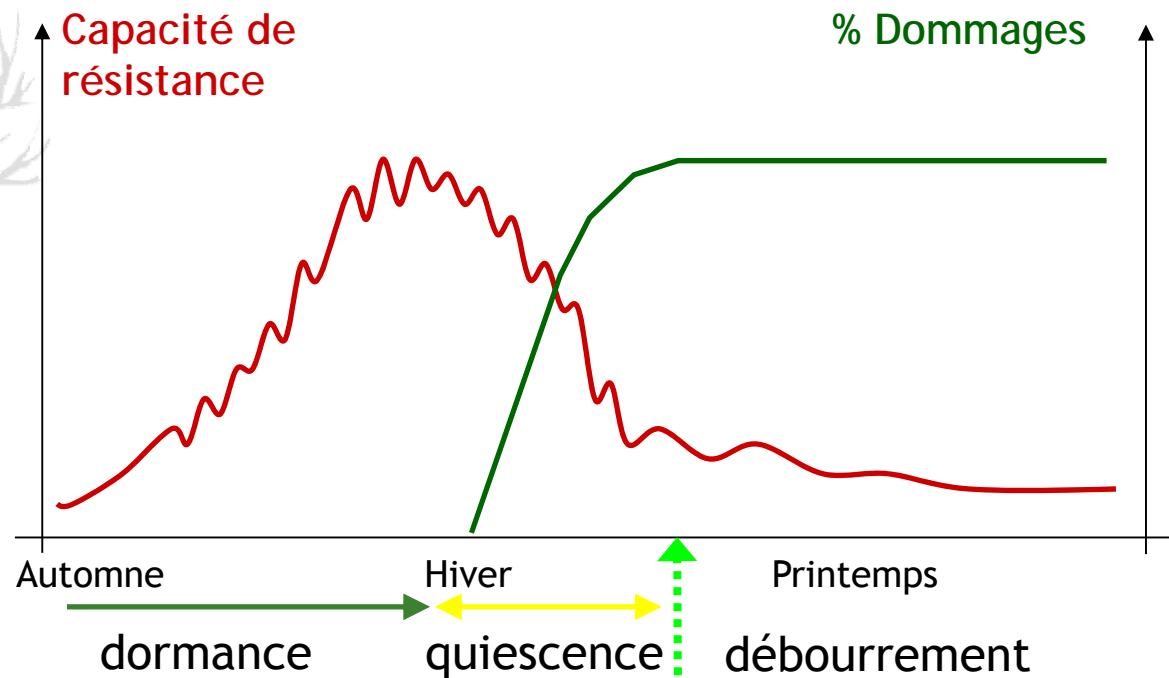
# 1. La phénologie ?



## Risque de gel ??

### Evolution saisonnière de la résistance au gel

(Leinonen 1996)



### Déterminisme environnemental de l'endurcissement

→ Trade off allongement saison de croissance/évitement des gels tardifs

# 1. La phénologie ?

## Late frost in Spring...

Plateau de Lienz 1600 m



Plateau de Lienz 1600 m



▲ May 1<sup>st</sup>, 2007



▲ June 5<sup>th</sup>, 2007

# 1. La phénologie ?

Leaf phenology : traits with a high selective value



**Advance of leaf unfolding**



**Delay of leaf senescence**  
(colouration + leaf fall)



**growing season length and growth** (Churkina *et al.*, 2005)



**growing season length and growth** (Dunlap and Stettler, 1998)



**frost damages** (Hanninen, 2006)



**carbohydrates storage** (Skomarkova *et al.*, 2006)



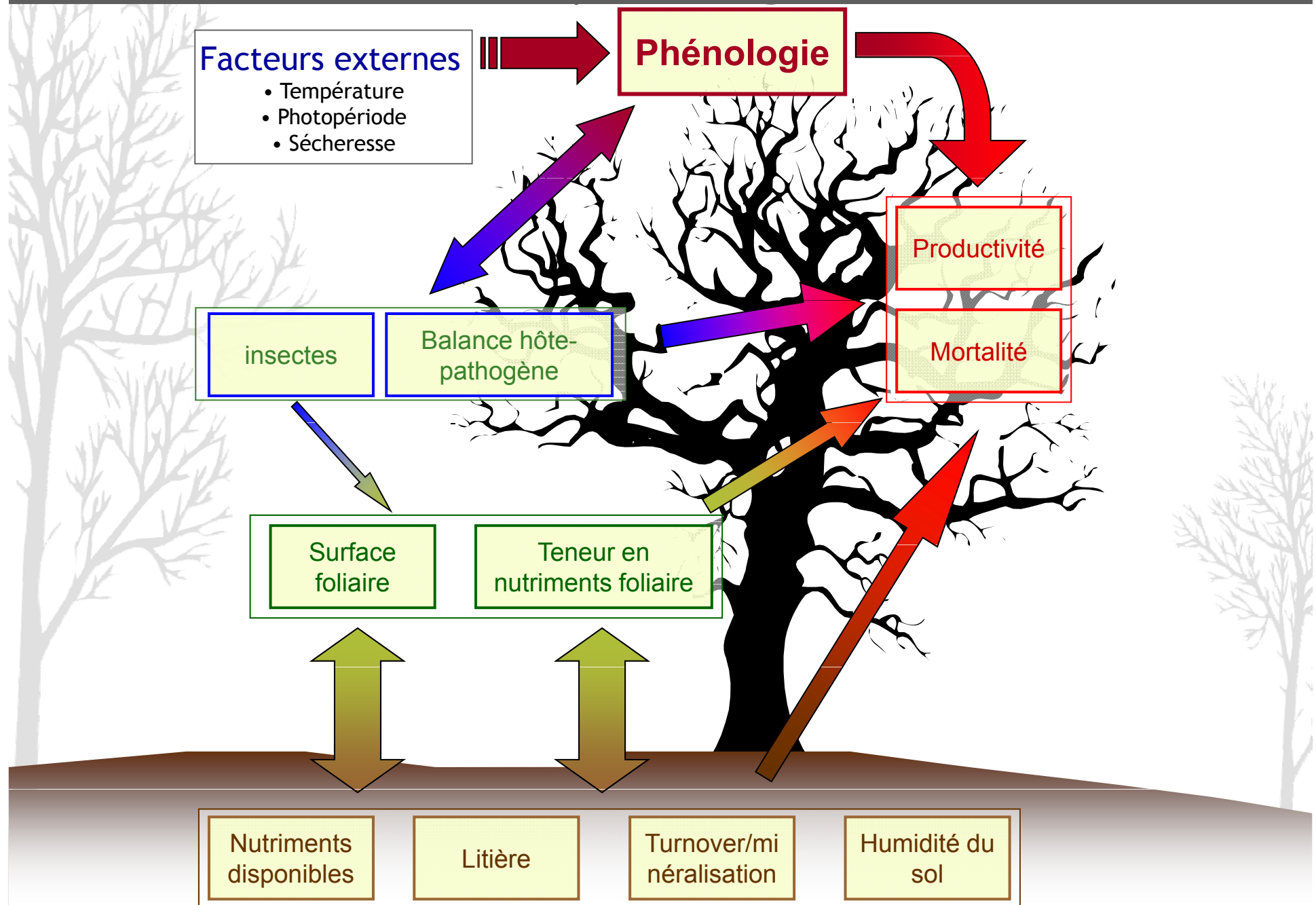
**risks of incomplete nutrients remobilization (earlier leaf fall caused by frost)** (Norby *et al.*, 2003)

Leaf unfolding

Leaf senescence



# 1. La phénologie ?



## 2. Détermisme endogène et exogène

---

Gibbéréllines ?

Sucres ?

Phytohormones ?

Photopériode ?

Lumière ?

Humidité ?

Gènes ?

VPD ?

âge ?

Ombrage ?

Température ?

Gel ?

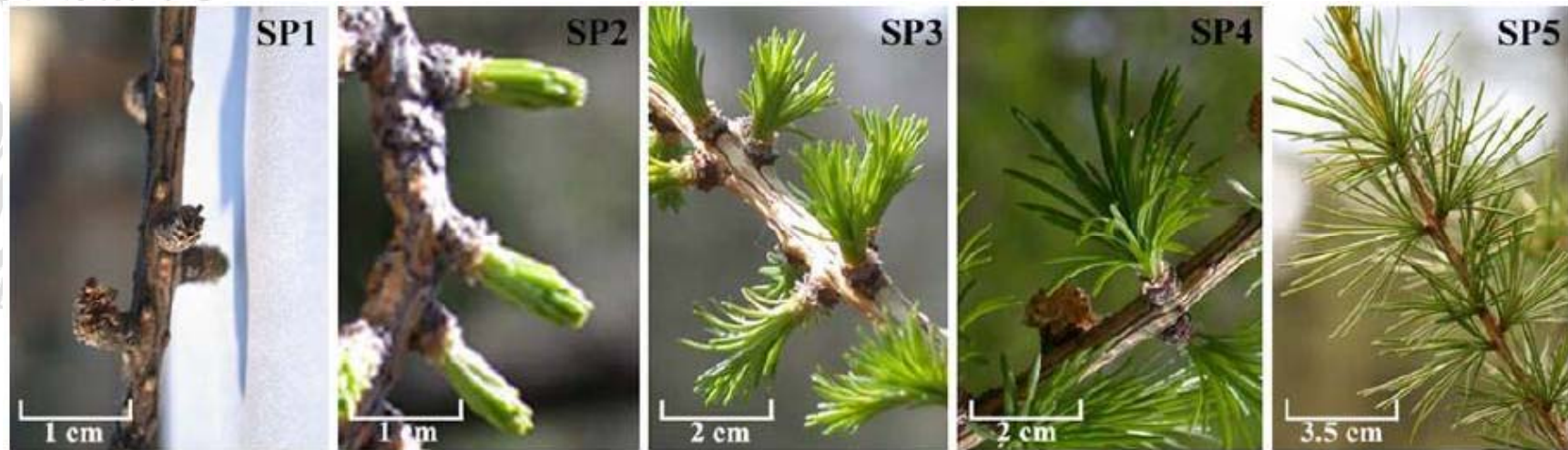
Auxines ?

ABA ?

Ethylène ?

## 2. Déterminisme endogène et exogène

# Débourrement des bourgeons



*Migliavacca et al. 2008 Int. J. Bio.*

## 2. Déterminisme endogène et exogène

### ➤ Définition

La dormance est l'arrêt temporaire de croissance visible de toute structure de la plante contenant un méristème.

Lang (1987)



*Acer pseudoplatanus*



*Fraxinus excelsior*

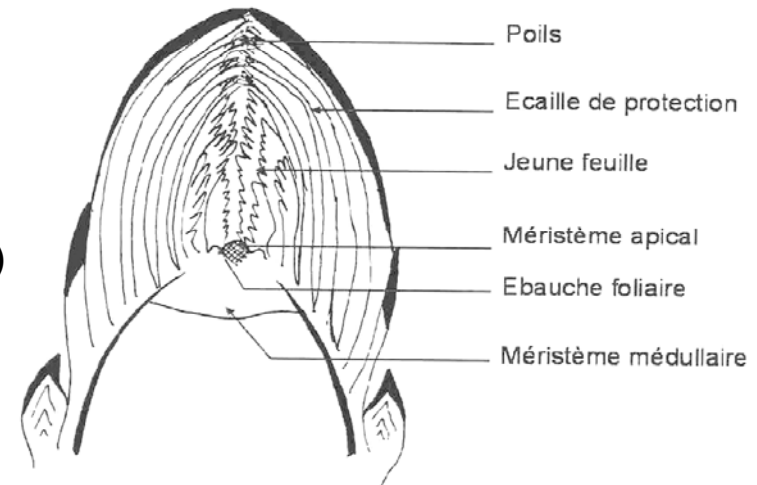


*Fagus sylvatica*



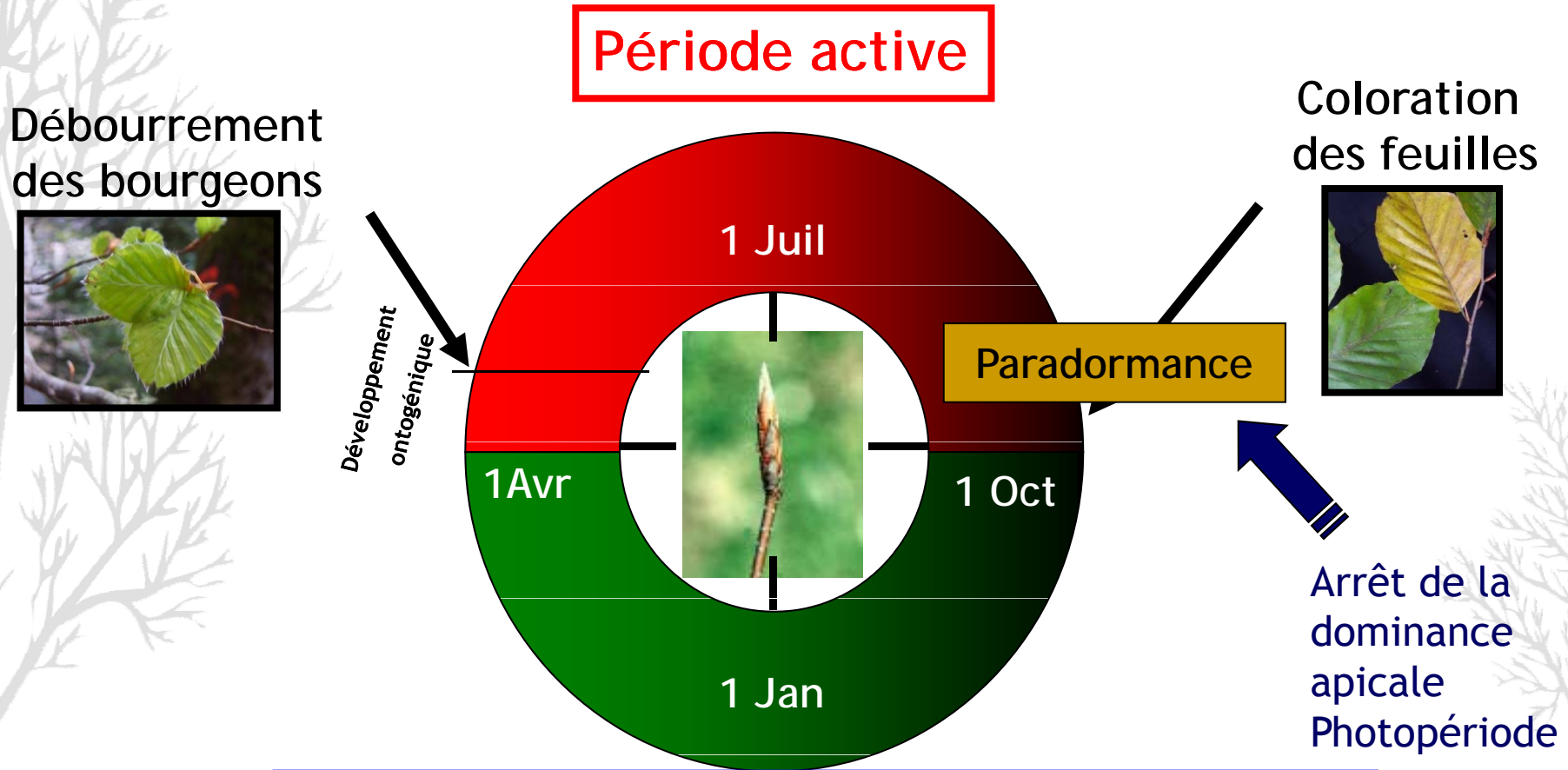
*Abies alba*

- Faible teneur en eau
- Présence d'organes protecteurs (écailles des bourgeons, téguments des graines)
- Réserves pour permettre le redémarrage du métabolisme



## 2. Déterminisme endogène et exogène

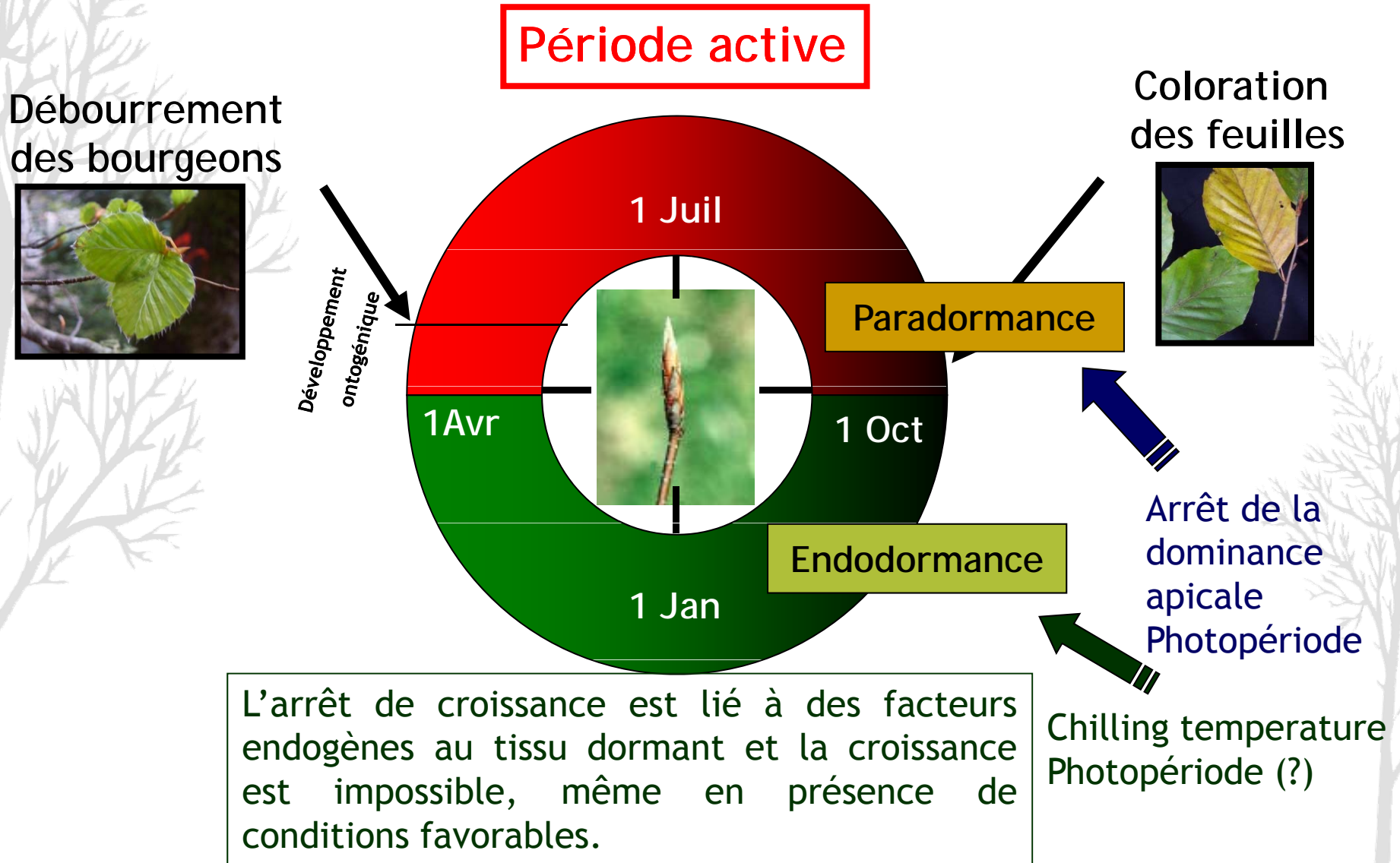
### ➤ Les différents types de dormance



L'arrêt de croissance est provoqué par un autre organe de la plante, distinct et éloigné du tissu dormant.  
Exemple : inhibition des bourgeons axillaires par le méristème apical (=inhibition corrélative)

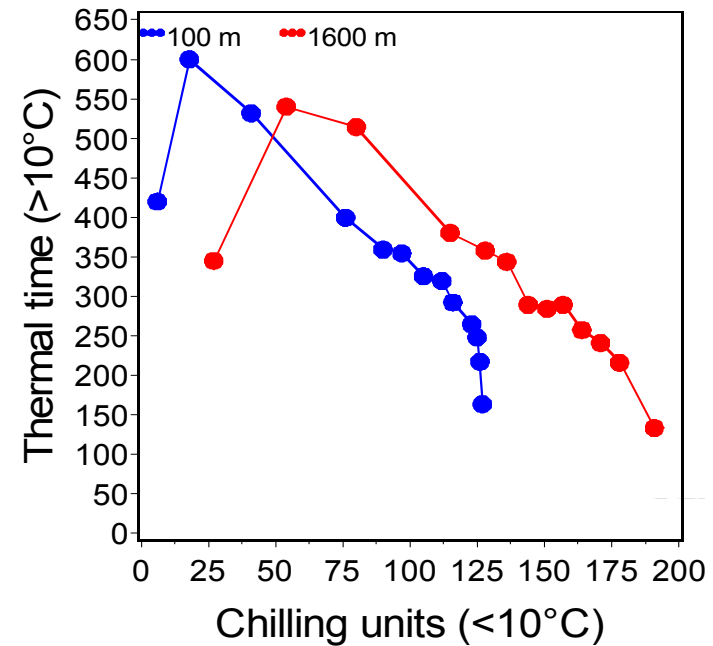
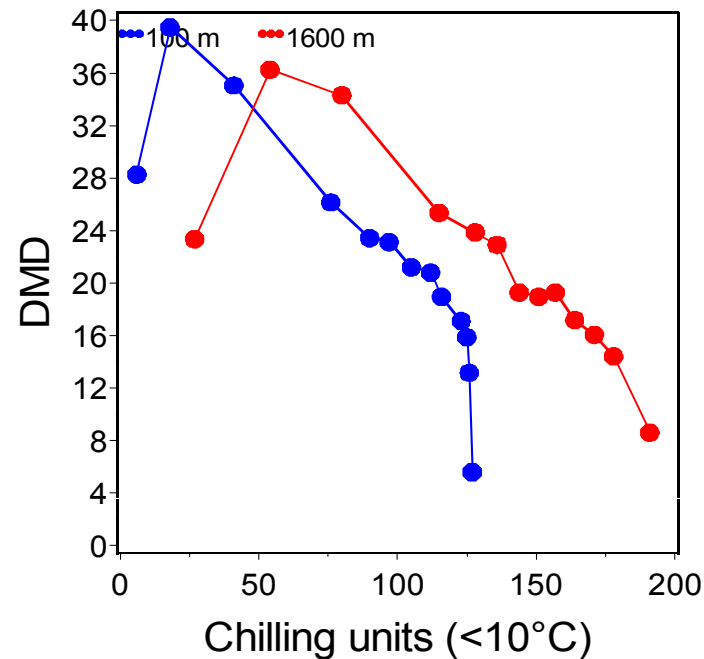
## 2. Déterminisme endogène et exogène

### ➤ Les différents types de dormance



## 2. Déterminisme endogène et exogène

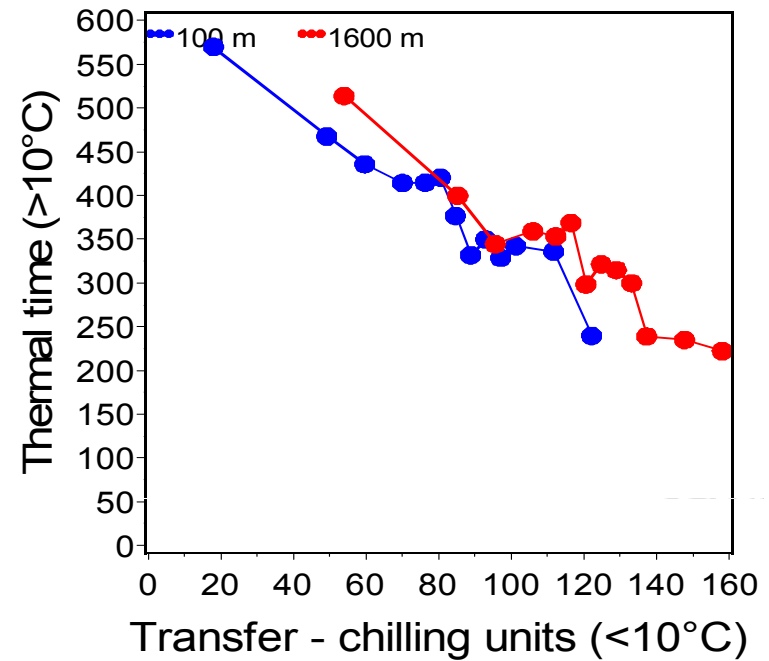
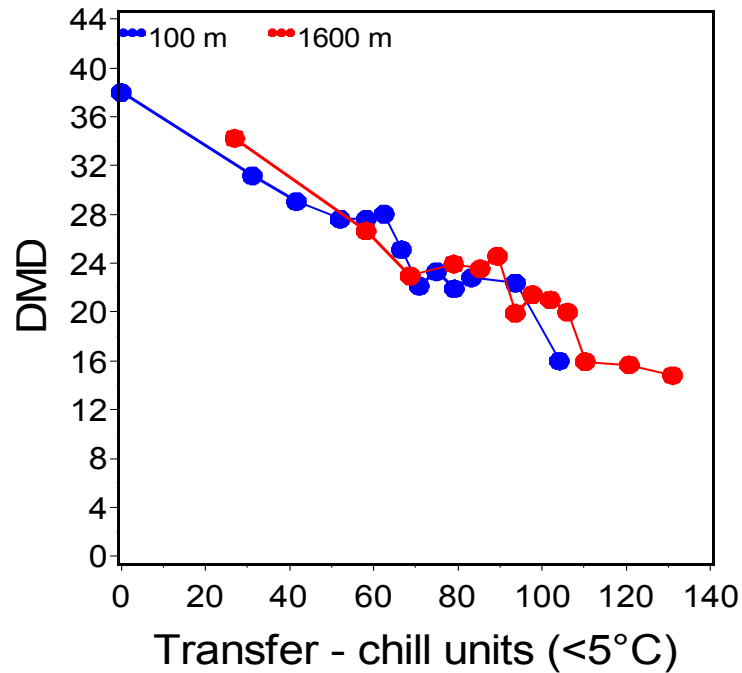
### ► Levée de l'endodormance



Récolte in situ dans deux populations

## 2. Déterminisme endogène et exogène

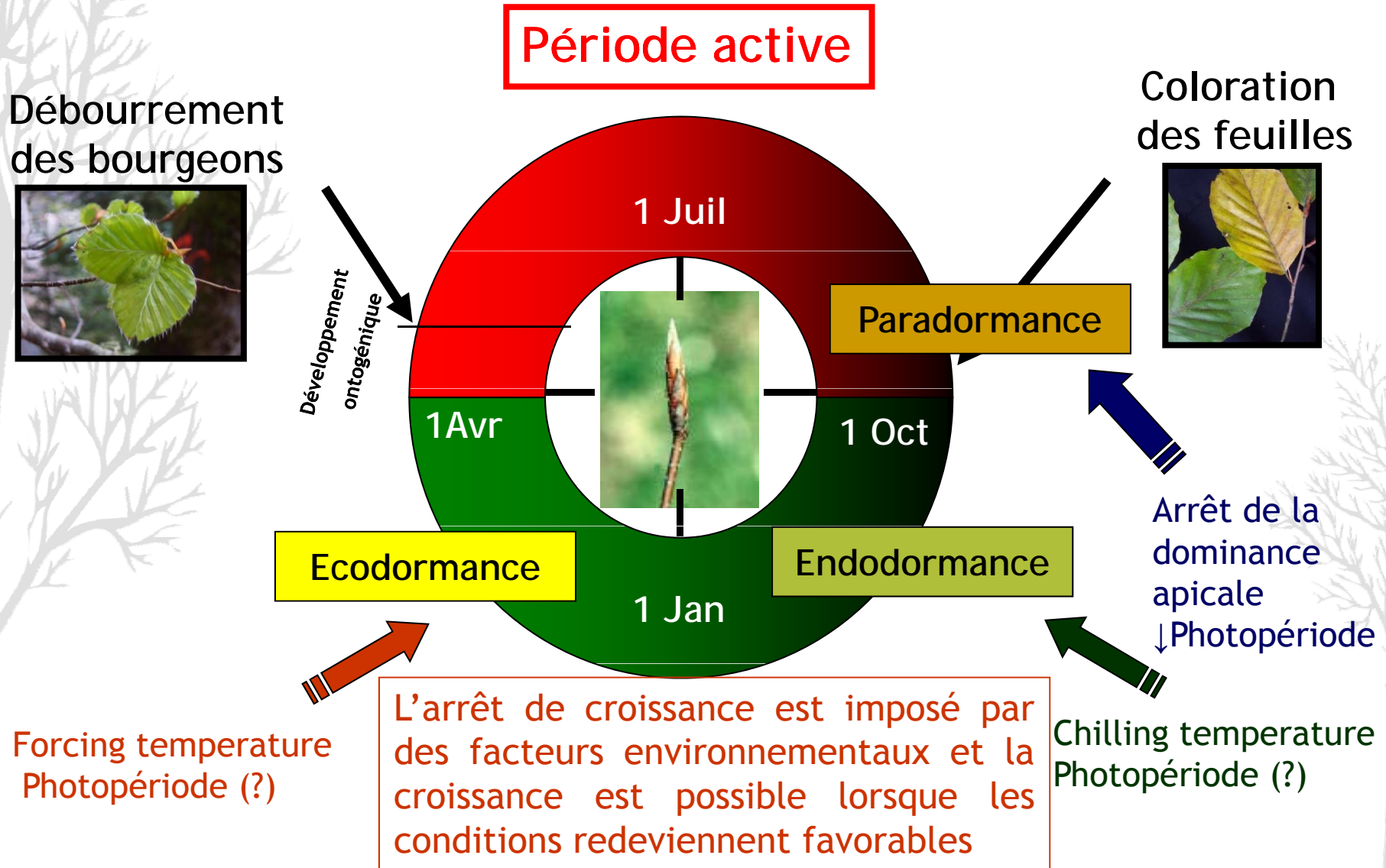
### ➤ Levée de l'endodormance



Manip de transfert

## 2. Déterminisme endogène et exogène

### ➤ Les différents types de dormance





# (i) Le contrôle endogène de la dormance

## 2. Déterminisme endogène et exogène

### (i) Le contrôle endogène de la dormance

#### ➤ 1. Facteurs génétiques

**Table 2.** Narrow-sense ( $h_f^2$ ) or broad-sense ( $H_f^2$ ) individual-tree heritabilities for the timing of bud flush or bud set; lignification; second flushing; fall, winter, or spring frost hardiness from artificial freeze tests; and fall or spring frost damage from natural, outdoor frosts.

Trait	Species	Heritability median (range) <sup>a</sup>	References
Bud flush			
	<i>Picea abies</i>	0.82 (0.75–0.89)	Hannerz et al. 1999b
	<i>Picea glauca</i>	0.42 (0.31–0.70)	Nienstaedt and King 1970; Wilkinson 1977; Nienstaedt 1985
	<i>Pseudotsuga menziesii</i> var. <i>glauca</i>	0.52	Rehfeldt 1983b
	<i>Pseudotsuga menziesii</i> var. <i>menziesii</i>	0.87 (0.45–1.0)	Aitken and Adams 1995a, 1995b; Christophe and Birot 1979; El-Kassaby and Park 1993; Li and Adams 1993, 1994
	<i>Populus balsamifera</i>	0.25 (0.21–0.47) <sup>b</sup>	Farmer 1993
	<i>Populus trichocarpa</i> × <i>P. deltoides</i>	0.80 <sup>b</sup>	Howe et al. 2000
	<i>Robinia pseudoacacia</i>	0.62 (0.55–0.83)	Mebrahtu and Hanover 1989

Howe CJB 2003

➔ **Forte héritabilité de la date de débourrement**

---

# Types de dormance

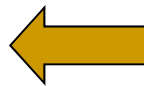
- Paradormance (inhibition corrélative, on parle de paradormance apicale si le facteur à l'origine de la dormance est le méristème apical).
- Endodormance (dormance vraie, causes hormonales)
- Quiescence ou Ecodormance (due aux conditions du milieu)

## 2. Déterminisme endogène et exogène

### (i) Le contrôle **endogène** de la dormance

#### ➤ 2. Facteurs hormonaux

**Paradormance**



#### **Auxines et Cytokinines**

imposée aux bourgeons axillaires par le bourgeon apical

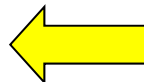
**Endodormance**



#### **ABA**

→ Dans les bourgeons, la concentration en ABA suit un cycle saisonnier avec un maximum durant la phase d'endodormance

**Ecodormance**



#### **Gibbérellines et brassinostéroïdes**

→ Sur les bourgeons, l'application de gibbérellines durant la phase de sortie de dormance stimule très fortement la croissance chez le hêtre (Falusi et Calamassi 2002).

→ Sur le poirier japonais, la concentration en gibbérellines augmente rapidement après que les bourgeons aient reçus une certaine dose de température froide (Tamura et al., 2002)

**Rôle exacte de ces hormones dans le maintien de la dormance et le déclenchement du débourrement encore mal connu**

→ Voir Review Rohde et al. *TRENDS in Plant Science*, 2007

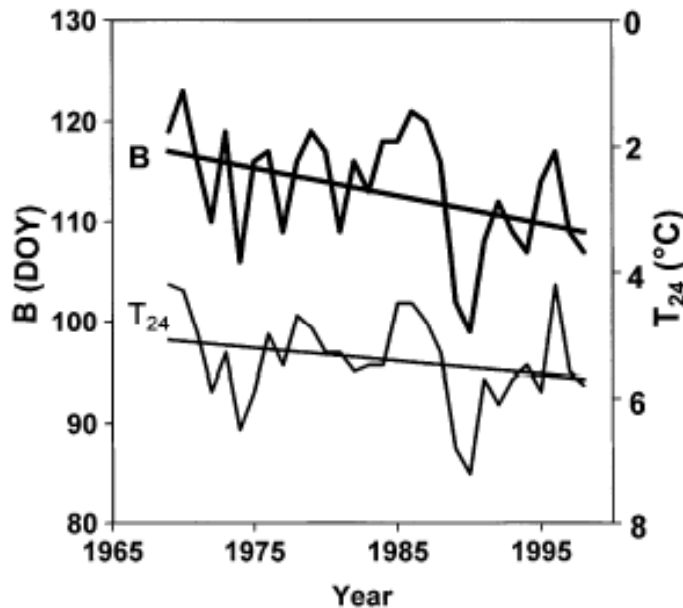


## (ii) Le contrôle **exogène** de la dormance

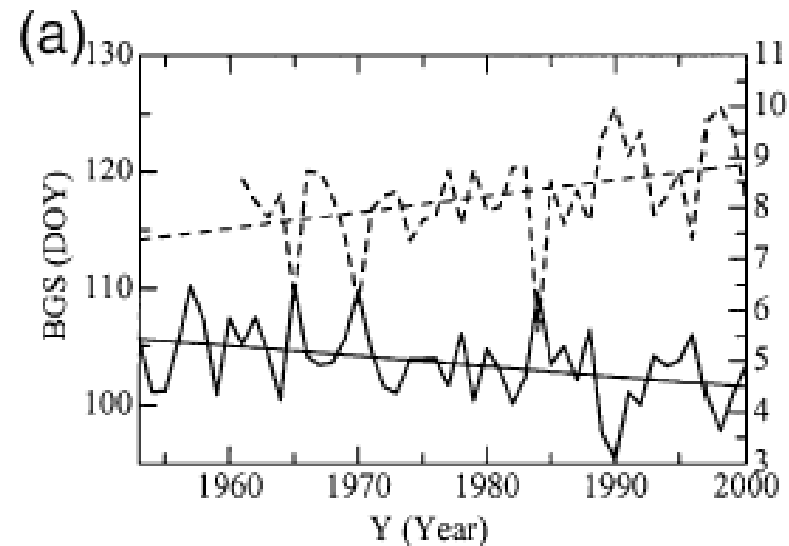
## 2. Déterminisme endogène et exogène

### (ii) Le contrôle exogène de la dormance

#### ➤ 1. Influence des températures chaudes printanières



*Chmielewski et al 2001 AFM*



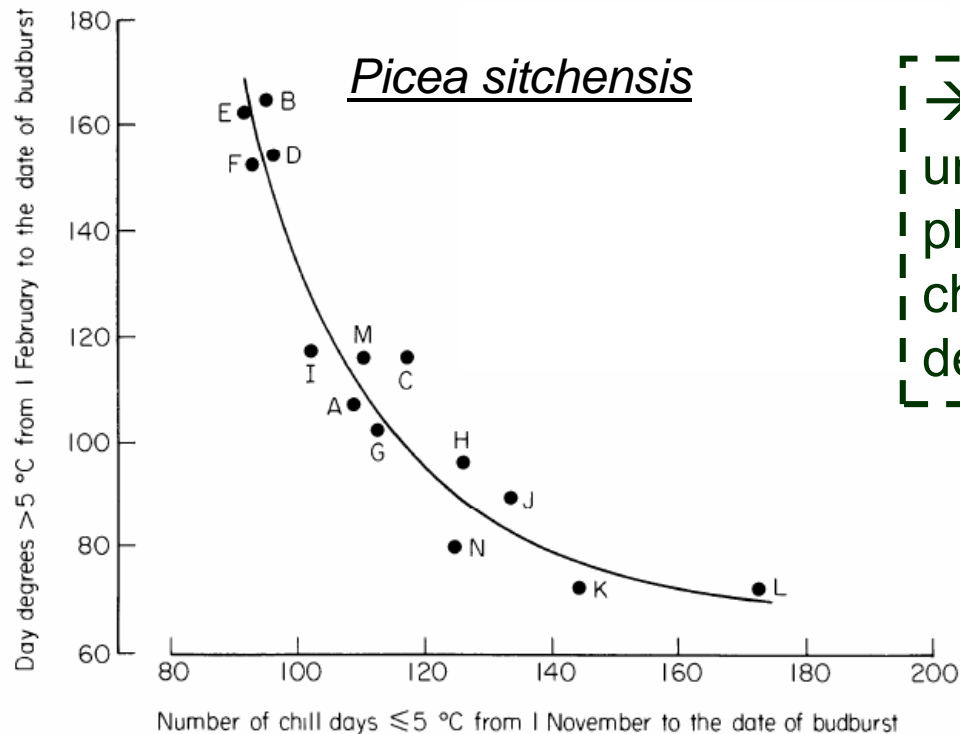
*Matsumoto et al 2003 GCB*

→ Dans l'hémisphère Nord, les T° de fin d'hiver début de printemps permettent d'expliquer les dates de débourrement des arbres

## 2. Déterminisme endogène et exogène

### (ii) Le contrôle **exogène** de la dormance

#### ➤ 2. Influence des températures froides hivernales



→ Plus les arbres subissent une période de froid longue, plus la somme de températures chaudes nécessaire au débourrement est faible

Cannel & Smith *J.App.Ec.* 1983

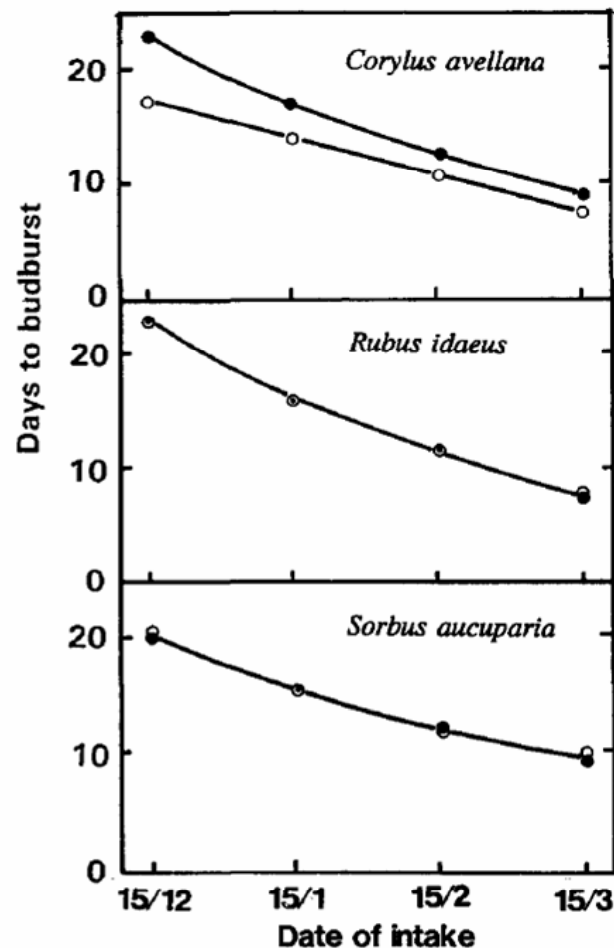
→ Somme minimale de température nécessaire au débourrement, lorsque la dormance d'une essence donnée a été entièrement levée

(Murray et al. 1989)

## 2. Déterminisme endogène et exogène

### (ii) Le contrôle **exogène** de la dormance

#### ➤ 3. Influence de la photopériode



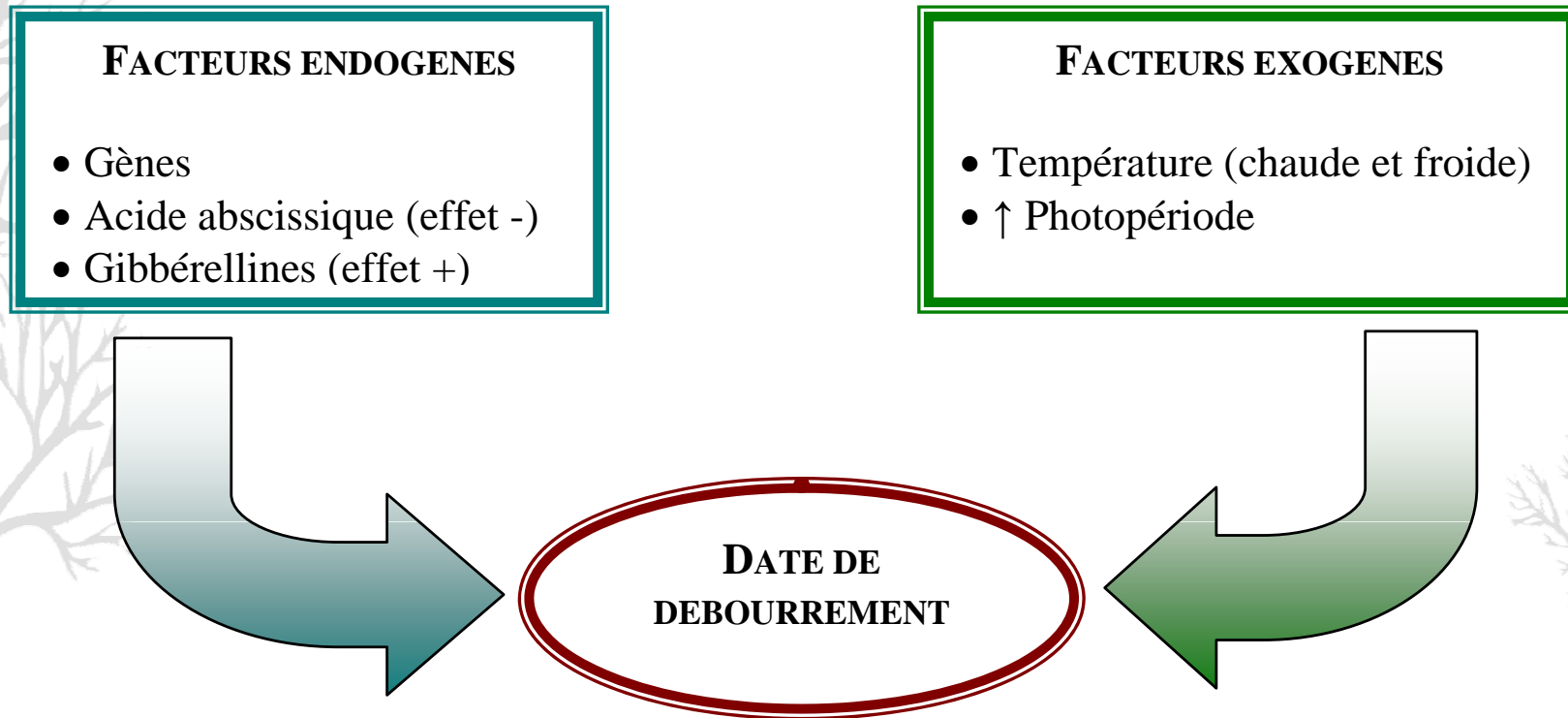
○ Long days  
● Short days

Fig. 5. Number of days to budburst at 21°C in 3 woody species at successive intake dates. Note difference between species in daylength response. Results for 1990/91 season only. Open circles, long days; filled circles, short days.

→ Certaines sp sont sensibles à la durée du jour au niveau du débourrement (*Corylus*), d'autres non (*Rubus* et *Sorbus*).

## 2. Déterminisme endogène et exogène

### Résumé déterminismes abiotiques du débourrement

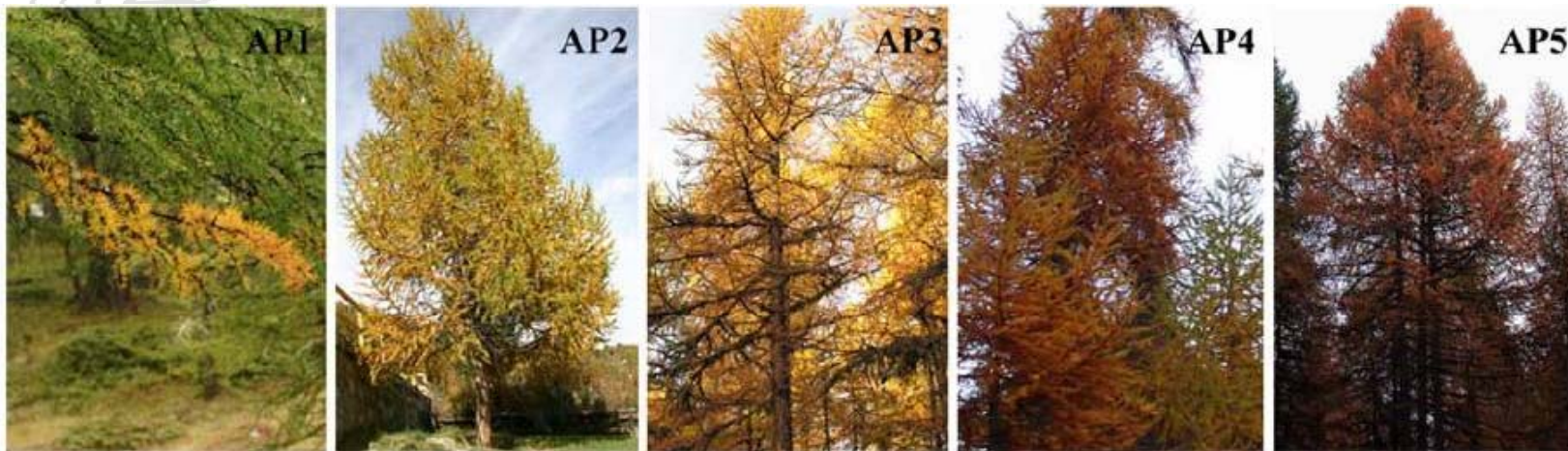


## 2. Déterminisme endogène et exogène

---

# La Senescence foliaire

---



*Migliavacca et al. 2008 Int. J. Bio.*

## 2. Déterminisme endogène et exogène

---

# La Senescence foliaire

### ➤ 1. Définition

*“C’est le dernier souhait et testament de la feuille dans lequel elle lègue les derniers nutriments qu’elle a fabriqués au reste de la plante”*


Smart C.M. New Phytol. 1994

### ➤ 2. Symptômes visibles ?

→ Coloration des feuilles :

- Dégradation préférentielle des chlorophylles
- Synthèse d’anthocyanes et de composés phénoliques

→ Abscission foliaire



# **(i) Le contrôle endogène de la sénescence**

## 2. Déterminisme endogène et exogène

### (i) Le contrôle endogène de la sénescence

#### ➤ 1. Facteurs génétiques

→ régulé par un grand nombre de gènes...

Trait	Species	Heritability median (range) <sup>a</sup>	References
Bud set	<i>Pseudotsuga menziesii</i> var. <i>glauca</i>	0.25	Rehfeldt 1983 <sup>b</sup>
	<i>Pseudotsuga menziesii</i> var. <i>menziesii</i>	0.70 (0.16–0.81)	Aitken and Adams 1995 <sup>a</sup> , 1995 <sup>b</sup> ; Li and Adams 1993
	<i>Populus balsamifera</i>	0.65 <sup>b</sup>	Riemenschneider et al. 1992
	<i>Populus trichocarpa</i>	0.69 (0.62–0.76) <sup>b</sup>	Weber et al. 1985; Riemenschneider et al. 1994
	<i>Populus trichocarpa</i> × <i>P. deltoides</i>	0.53 (0.48–0.72) <sup>b</sup>	Howe et al. 2000

Howe CJB 2003

➔ **Forte héritabilité de la date de formation des bourgeons**  
(correlée à la date de sénescence foliaire)

## 2. Déterminisme endogène et exogène

---

### (i) Le contrôle endogène de la sénescence

#### ➤ 2. Facteurs physiologiques : les hormones

All the major plant hormones have been implicated as being involved in the senescence process, but only cytokinins and ethylene have been shown definitively to have a role in the regulation of senescence (Smart, 1994).

#### ➔ **Cytokines**

- Diminution [cytokinines] pourrait causer l'initiation de la sénescence  
(Nooden et al. 1990)
- L'application de Cytokinines entraîne un retard de sénescence  
(van staden et al. 1988)

#### ➔ **Ethylène**

- Hormone essentielle dans la régulation de la germination, maturation des fruits ou sénescence des fleurs
- Accélère la sénescence foliaire mais mécanismes mal compris  
(Buchanan-Wollaston 1997)

## 2. Déterminisme endogène et exogène

### (i) Le contrôle endogène de la sénescence

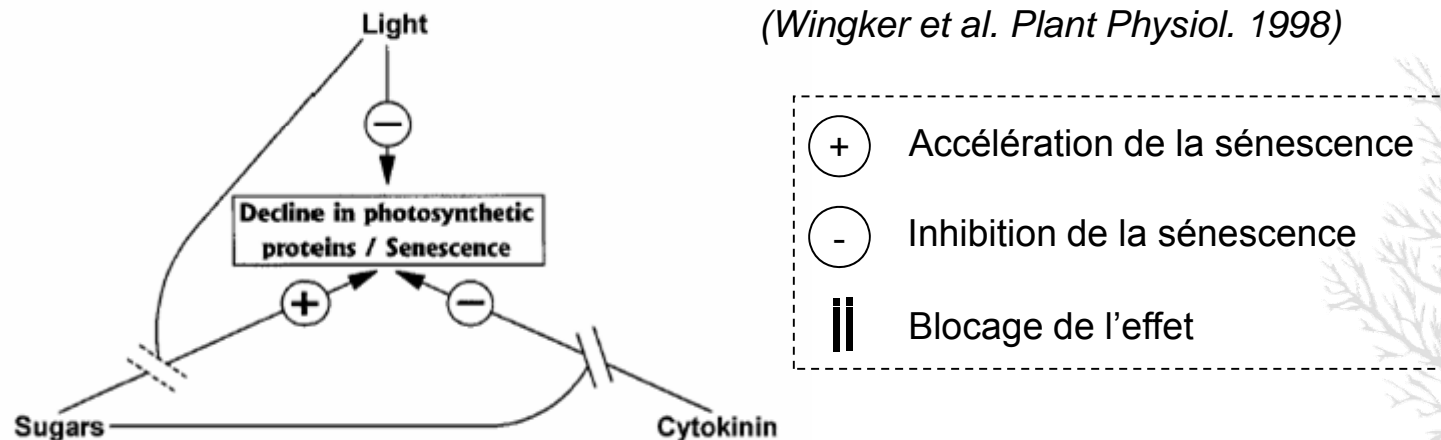
#### ➤ 2. Facteurs physiologiques : la teneur en sucre

→ Une [sucres] pourrait déclencher la sénescence foliaire

(Nooden et al. 1997, Stessman et al. 2002)

→ Interactions avec les cytokinines et la lumière

(Wingker et al. Plant Physiol. 1998)



→ A l'opposé, une ↓ [sucre] pourrait déclencher la sénescence

(Quirino et al. 2000)

→ **Hypothèse encore très controversée!**

(Yoshida 2003)

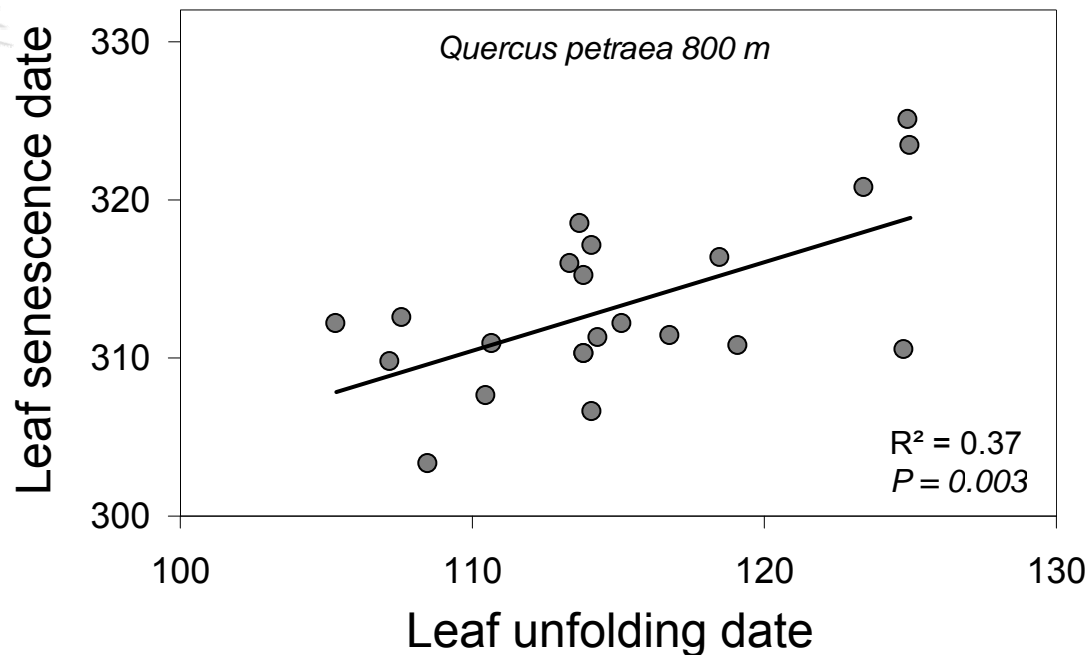
## 2. Déterminisme endogène et exogène

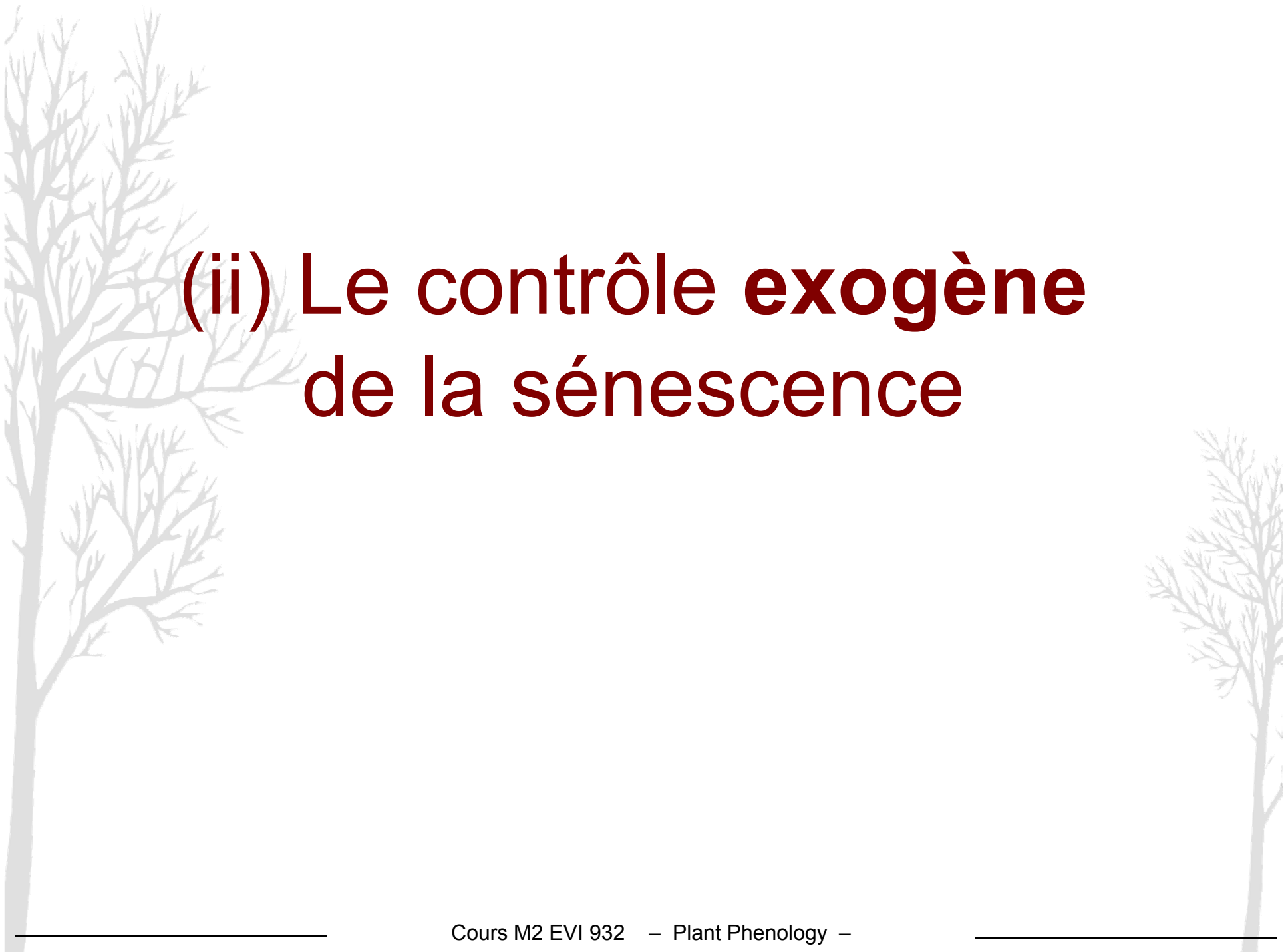
### (i) Le contrôle endogène de la sénescence

#### ➤ 2. Facteurs ontogéniques : l'âge des feuilles

→ “*Early budburst, due to warm temperatures in spring, results in early leaf fall*”

(Worral 1993)





## **(ii) Le contrôle exogène de la sénescence**

## 2. Déterminisme endogène et exogène

### (ii) Le contrôle exogène de la sénescence

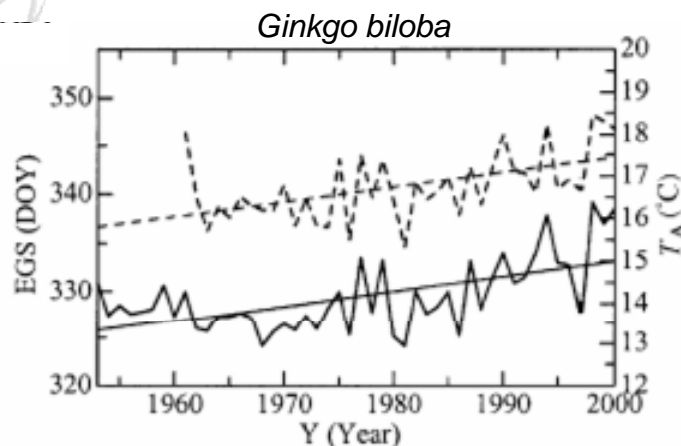
#### ➤ 1. Déclenchement

→ ↓ température et ↓ photopériode

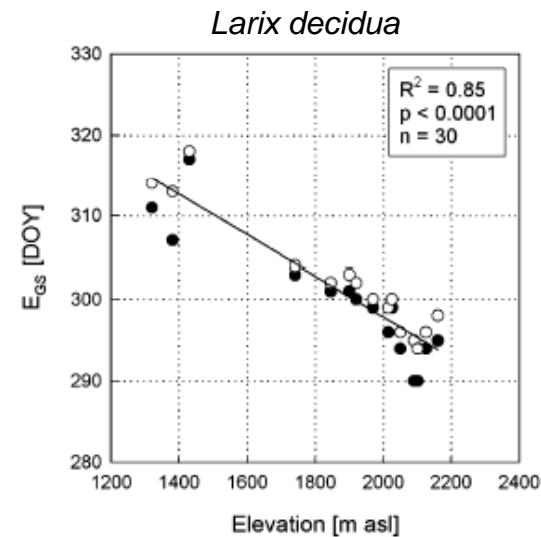
#### ➤ 2. Modulation

→ Température

Exemple de modulation par la température



Matsumoto et al 2003 GCB



Migliavacca et al. 2008 Int. J. Bio.

→ Les températures chaudes automnales retardent la sénescence

## 2. Déterminisme endogène et exogène

### (ii) Le contrôle exogène de la sénescence

#### ➤ 1. Déclenchement

→ ↓ température et ↓ photopériode

#### ➤ 2. Modulation

→ Température

→ Stress abiotiques ou biotiques

- Extrêmes températures (chaudes ou froides) peut déclencher la coloration des feuilles, interaction avec les cytokinines ? *Smart 1994*
- Sécheresse estivale
- Deficiencia en nutrimentos (interacción con citoquininas ?) *Singh et al. 1992*
- Attaque de champignons ou insectes

→ **Pas de consensus !**

→ **Semble être très dépendant des espèces**

## 2. Déterminisme endogène et exogène

### Résumé déterminisme de la sénescence

#### FACTEURS ENDOGENES

- Gènes
- Cytokinine (effet -)
- Ethylène (effet +)
- Teneur en sucres (effet ?)
- Age de la feuille

#### FACTEURS EXOGENES

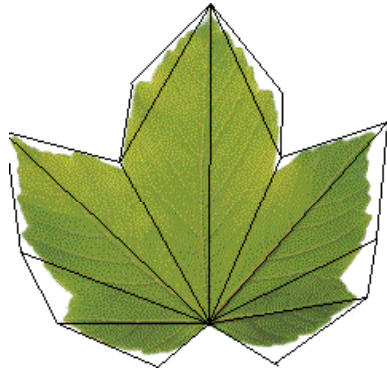
- ↓ Température
- ↓ Photopériode
- Sécheresse
- Limitation en lumière
- Limitation en nutriments
- Attaque par des pathogènes

**DECLENCHEMENT  
ET MODULATION  
DE LA SENESCENCE**

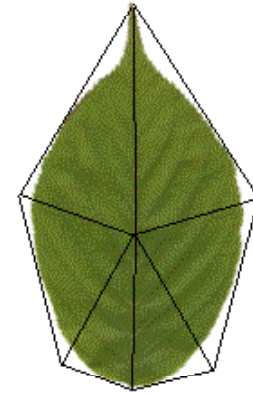
02310102310120045015051015044504150504570231012004501505102302315012084

0  
2  
3  
1  
0  
1  
0  
2  
3  
1  
0  
1  
2  
0  
0  
4  
5  
0  
1  
5  
0  
8  
9

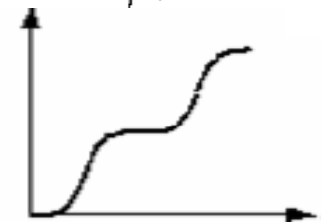
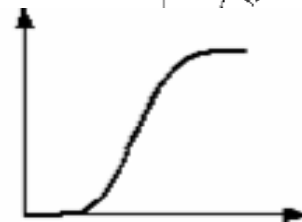
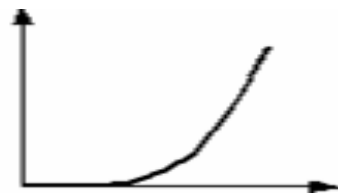
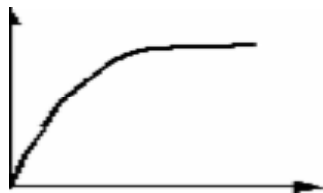
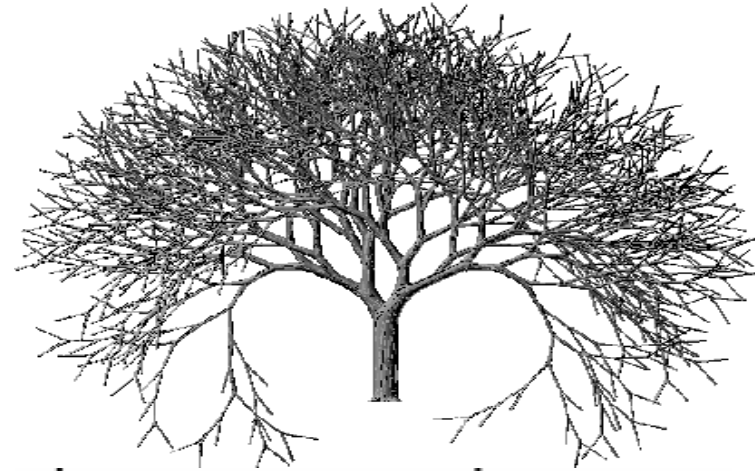
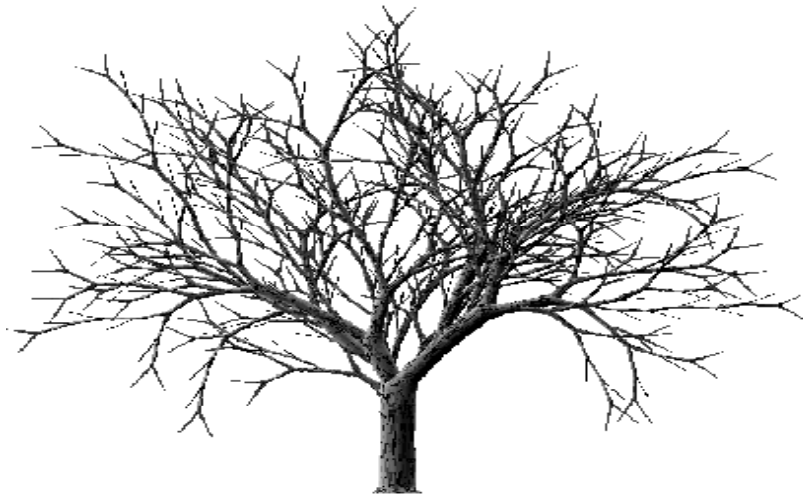
0  
2  
3  
1  
0  
1  
0  
2  
3  
1  
0  
1  
2  
0  
0  
4  
5  
0  
1  
5  
0  
8  
9



# 3. Modélisation



0231010231012004501501504450415050457023101204501505102302315012084



02310102310120045015051015044504150504570231012004501505102302310127104



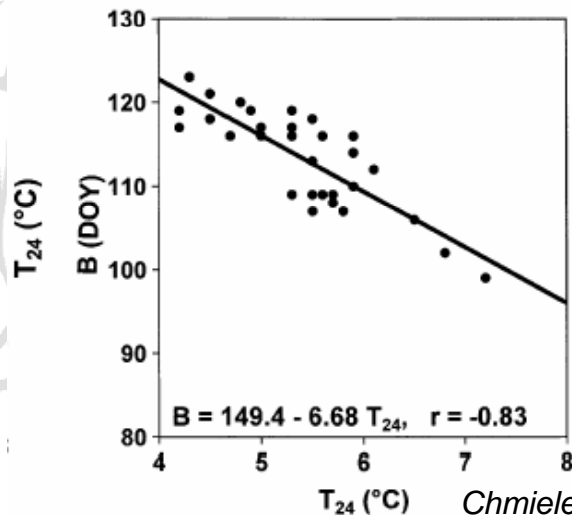
# (i) Modélisation de la date de **débourrement**

# 3. Modélisation de la phénologie des feuilles

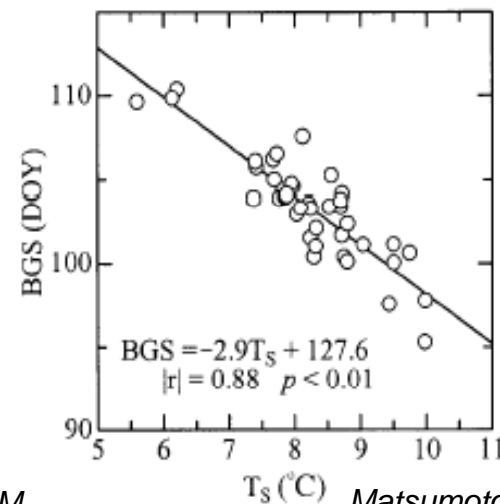
## Modélisation du débourrement

### ➤ 1. Les modèles empiriques

Dans l'hémisphère Nord, les T° de fin d'hiver début de printemps permettent d'expliquer les dates de débourrement des arbres



*Chmielewski et al 2001 AFM*



*Matsumoto et al 2003 GCB*

- Modèles statistiques qui utilisent des équations linéaires ou plus complexes
- Efficaces pour renseigner sur des tendances générales d'évolutions phénologiques en réponse au changement climatique
- corrélatifs, non basés sur les processus physiologiques connus

# 3. Modélisation de la phénologie des feuilles

---

## Modélisation du débourrement

---

### ➤ 2. Les modèles mécanistes

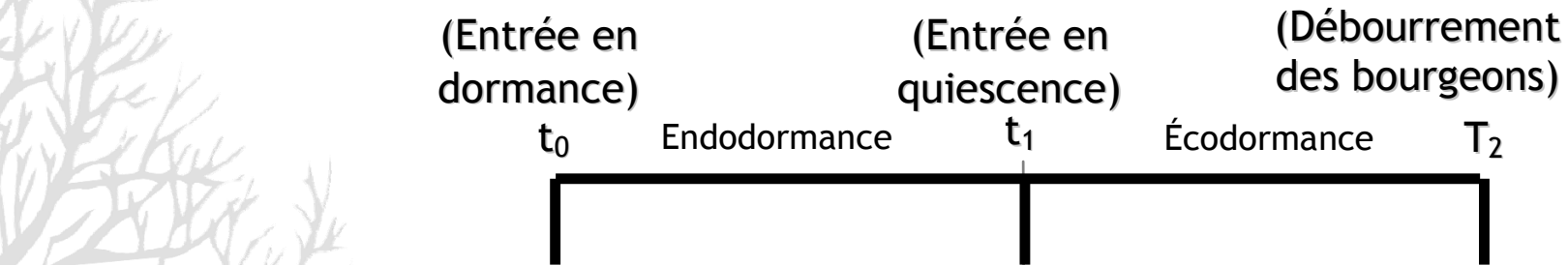
Tentent de rendre compte des relations connues ou supposées entre des variables environnementales et des processus biologiques

→ 2 types de modèles (*Hänninen & Kramer, 2007*)

- **Modèles E** où la réponse à l'**environnement** reste constante au cours du temps
- **Modèles ES** où la réponse des bourgeons à l'**environnement** change en fonction du **stade** de développement

# 3. Modélisation de la phénologie des feuilles

## Les différents types de modèles mécanistes

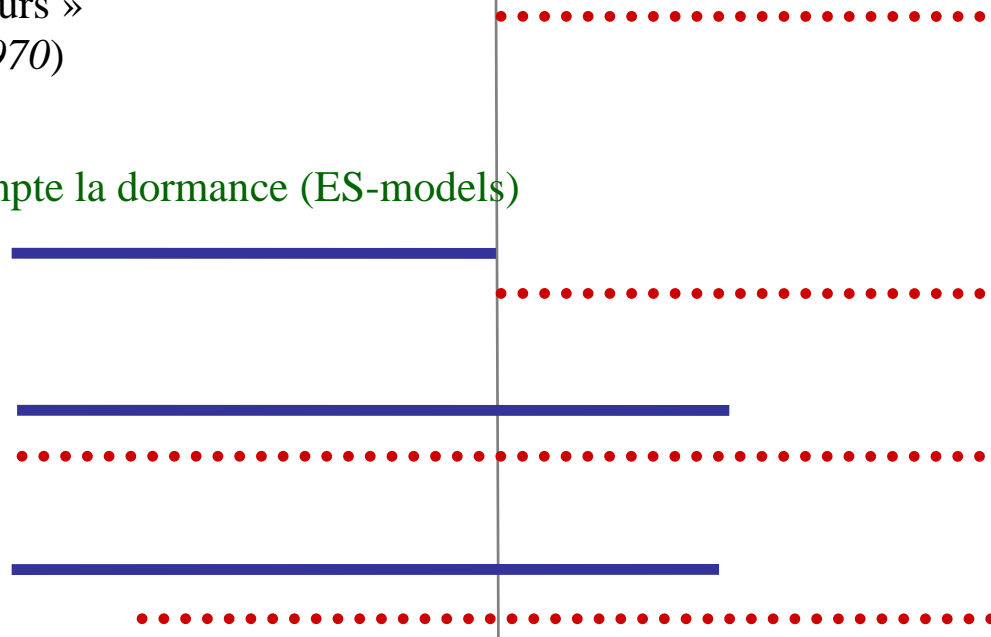


### 1. Modèle qui ne prend pas en compte la dormance (E-models)

- Modèle de type « degrés jours »  
(Arnold 1959, Hari and al. 1970)

### 2. Modèles qui prennent en compte la dormance (ES-models)

- Modèle séquentiel  
(Sarvas, 1974)
- Modèle alternatif  
(Cannell & Smith, 1983)
- Modèle synthétique  
(Hanninen, 1990)



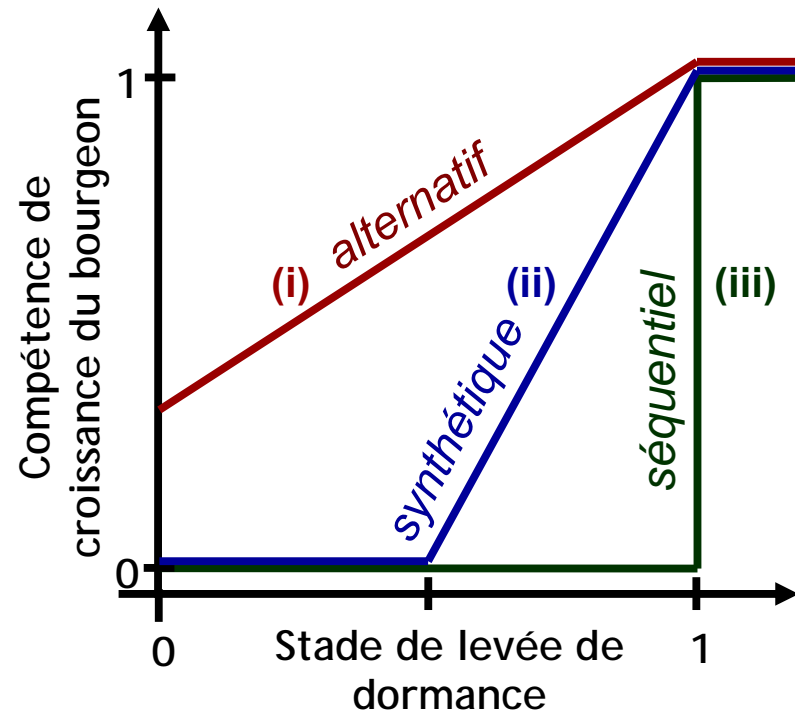
Review des différents modèles → Chuine et al. 1998

# 3. Modélisation de la phénologie des feuilles

## Les différents types de modèles mécanistes

### ES-models

Relation supposée entre le stade de dormance et la capacité de croissance du bourgeon



(Hänninen & Kramer, 2007)



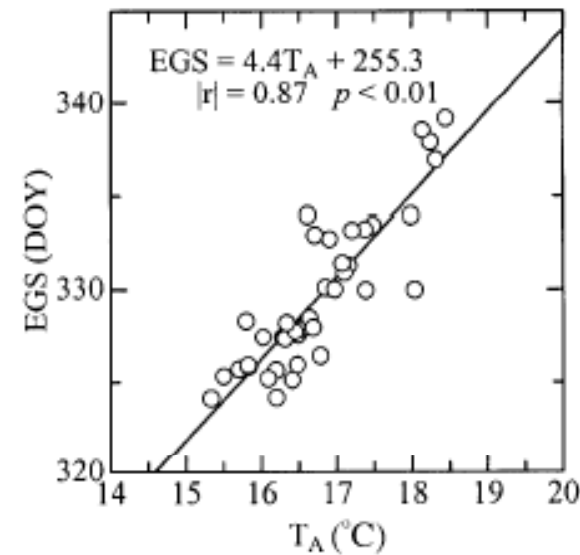
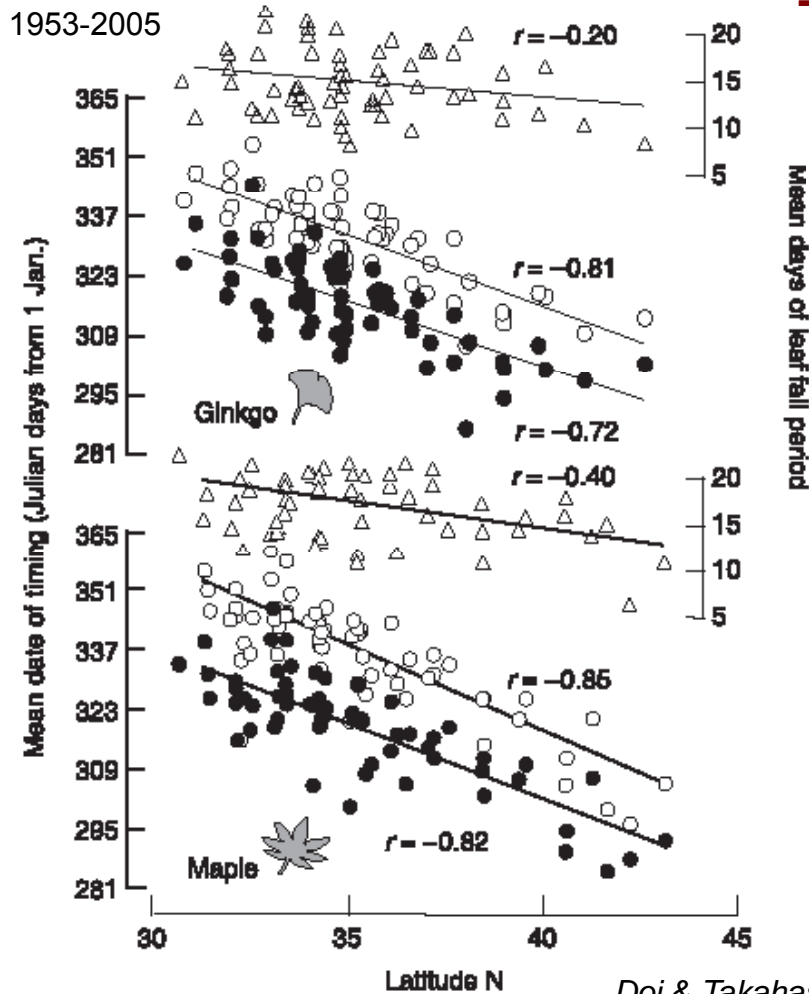
## (ii) Modélisation de la date de **sénescence**

# 3. Modélisation de la phénologie des feuilles

## Modélisation de la sénescence

### ➤ 1. Les modèles empiriques

➔ Relation avec la latitude et la température



Matsumoto et al 2003 GCB

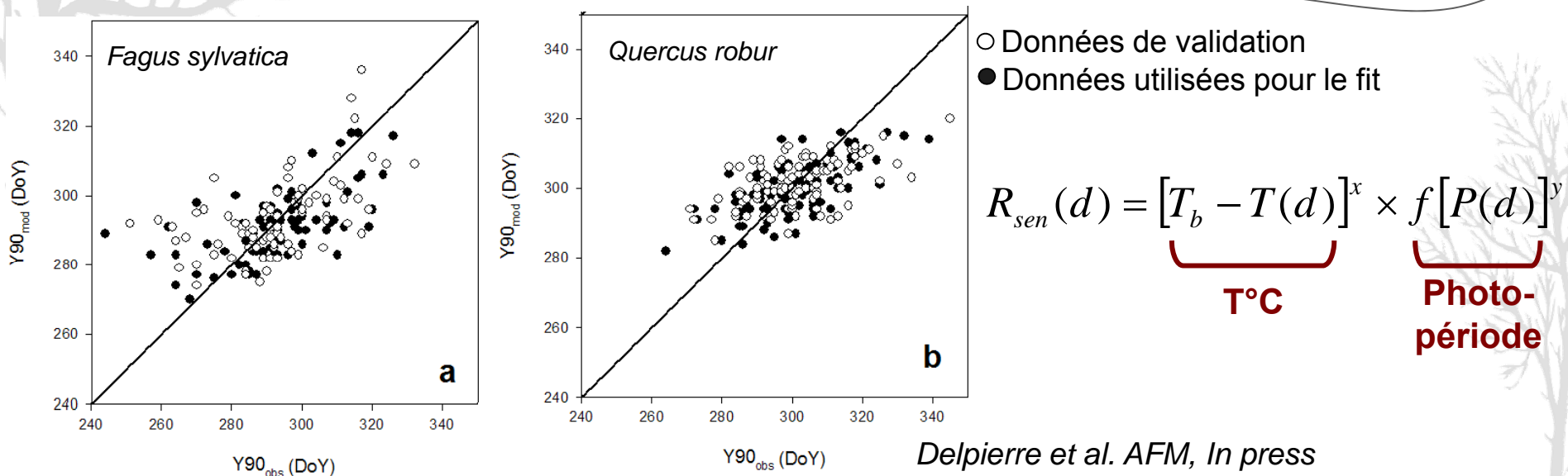
# 3. Modélisation de la phénologie des feuilles

## Modélisation de la sénescence

### 2. Les modèles mécanistes

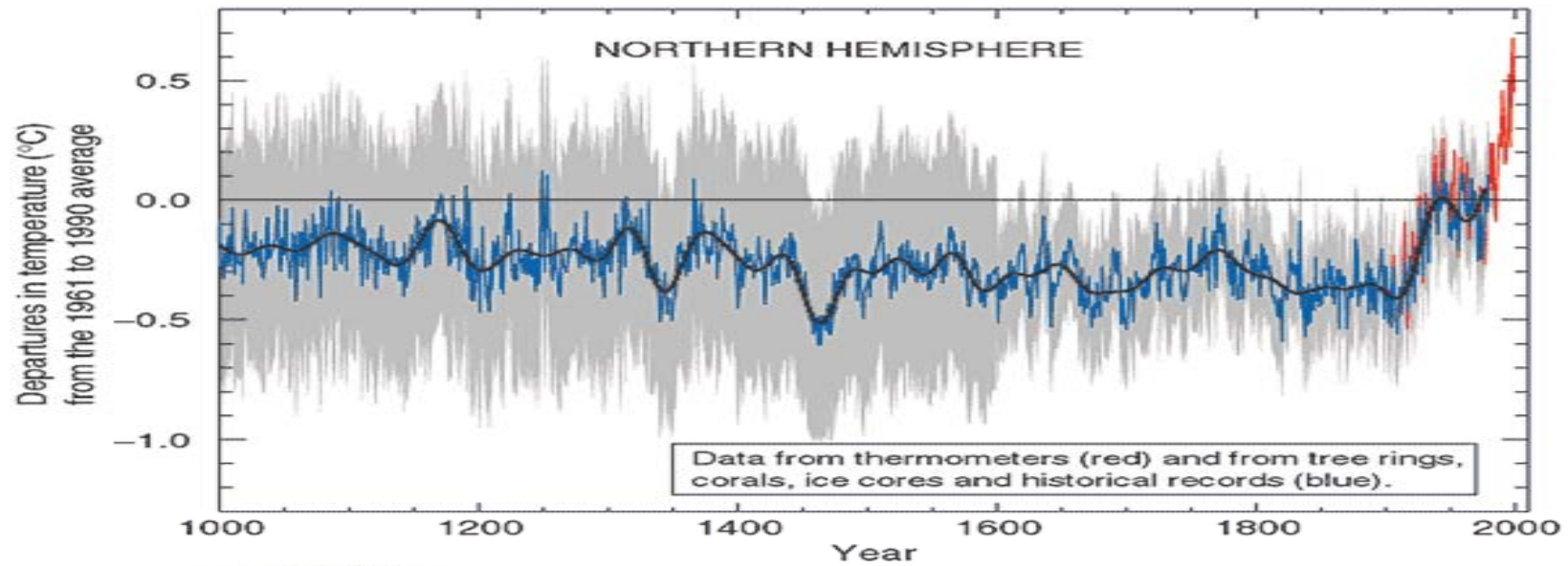
#### Processus

- La sénescence a lieu lorsque le jour devient court (*Vegis, 1964*)
- Cette dépendance à la photopériode est modulée par la température (*Heide, 1974*)

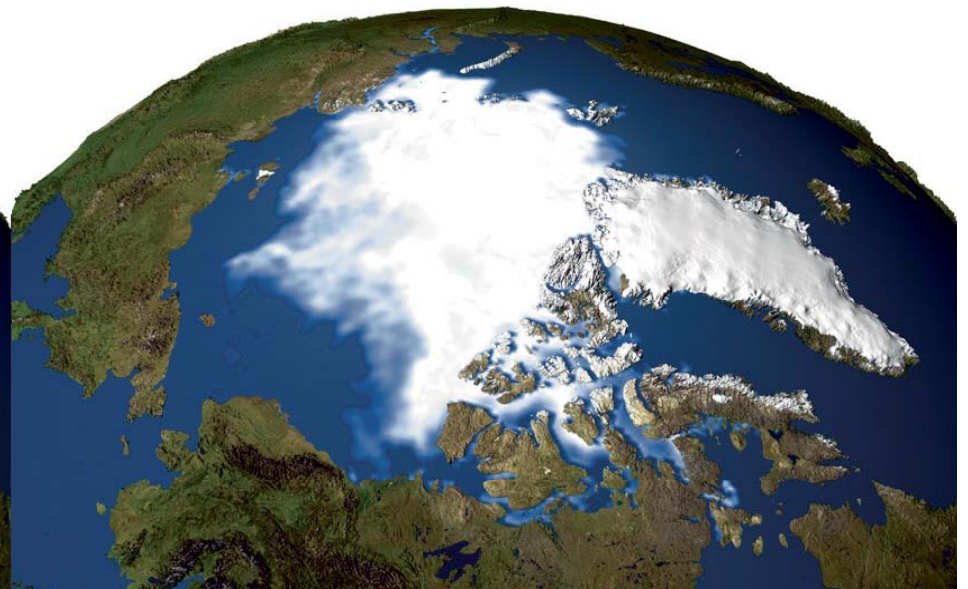


→ Modèles beaucoup moins performant que pour le débourrement  
→ Très peu de modèles de sénescence existent et encore de nombreuses interrogations sur les facteurs responsables

# 4. Impact du changement climatique



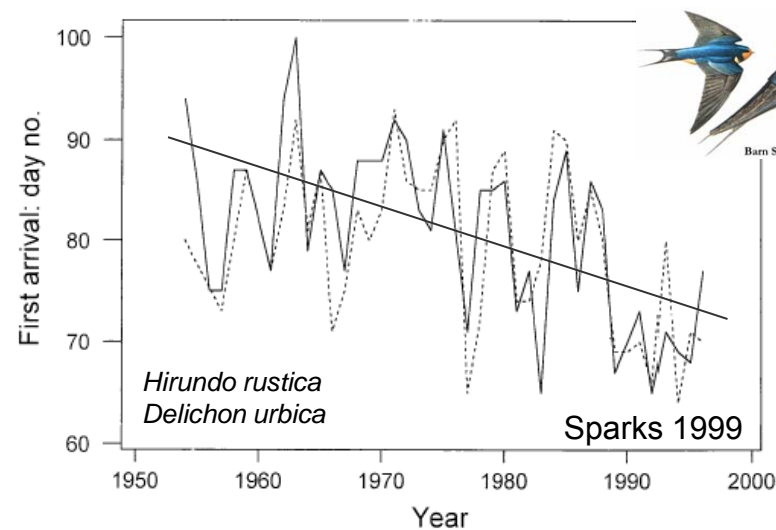
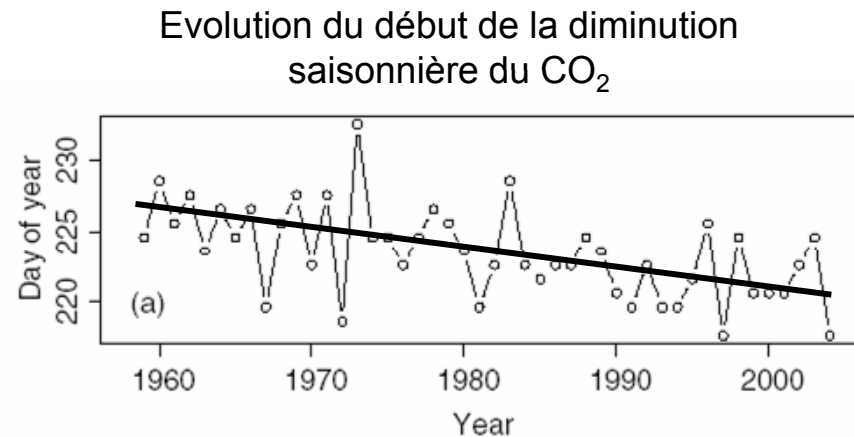
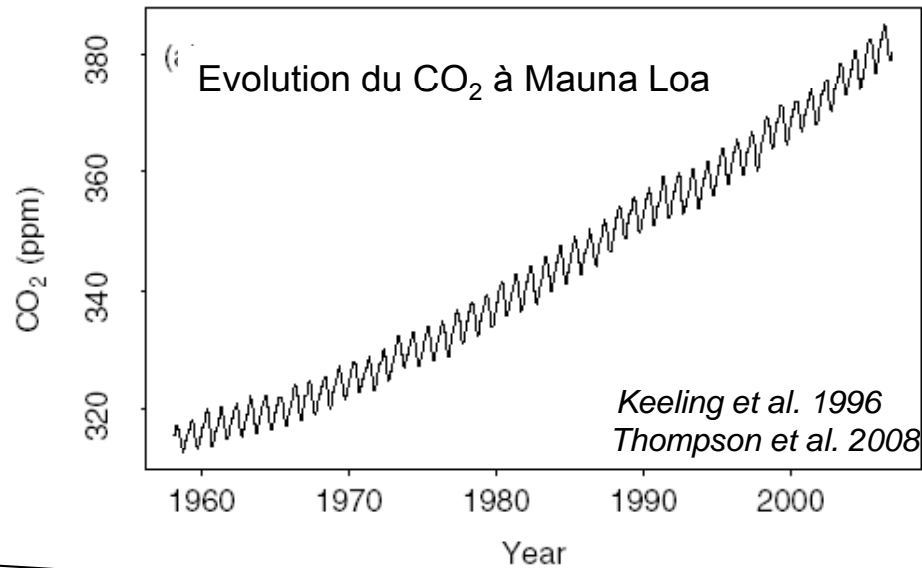
1979



2003

## 4. Impact of climate change on phenology

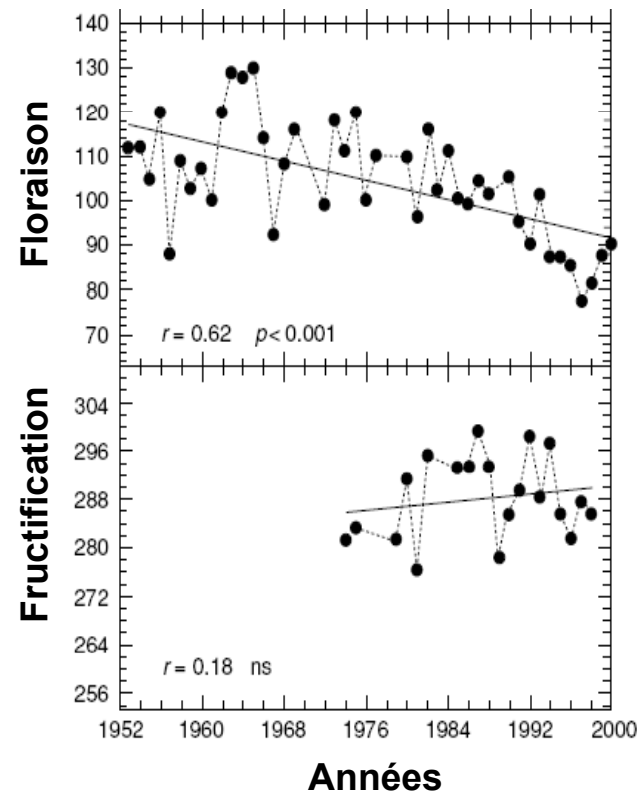
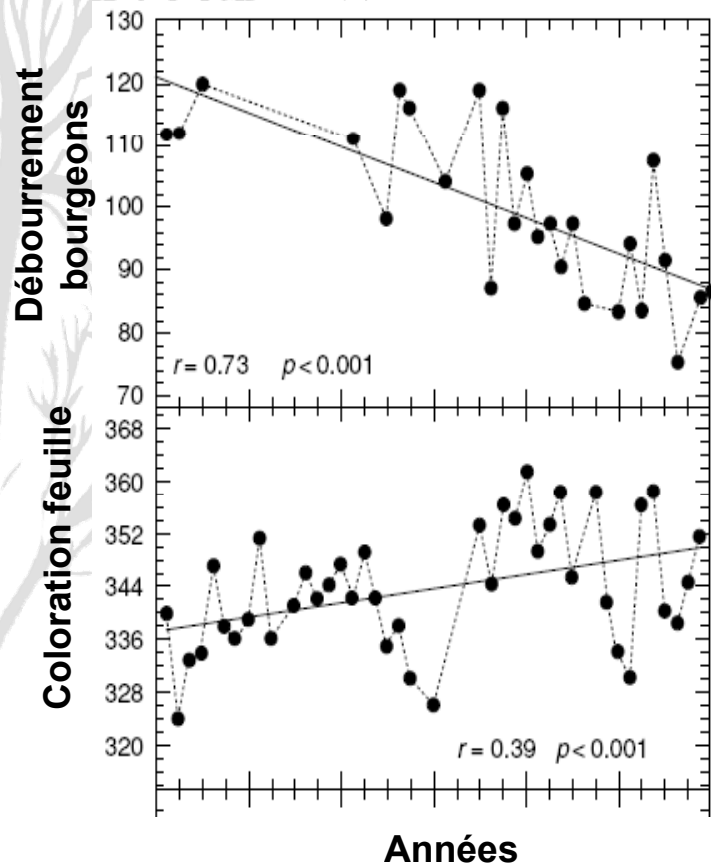
La phénologie → indicateur du changement climatique



# 4. Impact of climate change on phenology

## Variations phénologiques au cours des dernières décennies

### Exemple du pommier



*D'après Peñuelas et al. GCB 2002*

# 4. Impact of climate change on phenology

## 1. Evolution de la phénologie des arbres : OBSERVATIONS

AUTEURS	ESPECES	ZONE GEOGRAPHIQUE	PERIODE	VARIATIONS DE LA SAISON DE CROISSANCE (JOURS)		
				Début	Fin	LSV
<i>Observation de Terrain</i>						
Sparks <i>et al.</i> 1997	4 espèces d'arbre	Angleterre	1947-1996	-8		
Beaubien and Freeland 2000	<i>Populus tremuloides</i>	Canada	1900-1997	-26		
Ho <i>et al.</i> 2006	5 espèces ligneuses	Corée	1922-2004	-13		
Ahas <i>et al.</i> 2002	Plusieurs espèces d'arbres	Europe Ouest et Centrale	1951-1998	-28		
Ahas <i>et al.</i> 2002	Plusieurs espèces d'arbres	Europe de l'Est	1951-1998	+14		
Canyan <i>et al.</i> 2001	2 espèces ligneuses	Etats-Unis	1968-1994	-5.2		
Menzel <i>et al.</i> 2001	Feuillus	Allemagne	1951-1996	-3 à -8	+1 à +5	+9.2
Defila et Clot 2001	13 espèces d'arbres	Suisse	1951-2000	-11.6	+1.7	13.3
Penuelas <i>et al.</i> 2002	Plantes méditerranéennes	Espagne	1952-2000	-16	+13	+29
Menzel and Fabian 1999	Mélange	Europe	1959-1993	-6	+4.8	+10.8
Chmielewski et Rötzer 2001	4 espèces d'arbre	Europe	1969-1998	-8	+3	+10.5
Matsumoto <i>et al.</i> 2003	<i>Ginkgo biloba</i>	Japon	1953-2000	-4	+8	+12

### De 1960 à 1990

→ Avance des dates de débournement de 6 jours

→ Recul des dates de sénescence de 4.8 jours mais très hétérogène

→ Allongement de la saison de croissance de 10.8 jours

(Menzel and Fabian, Nature 1999)

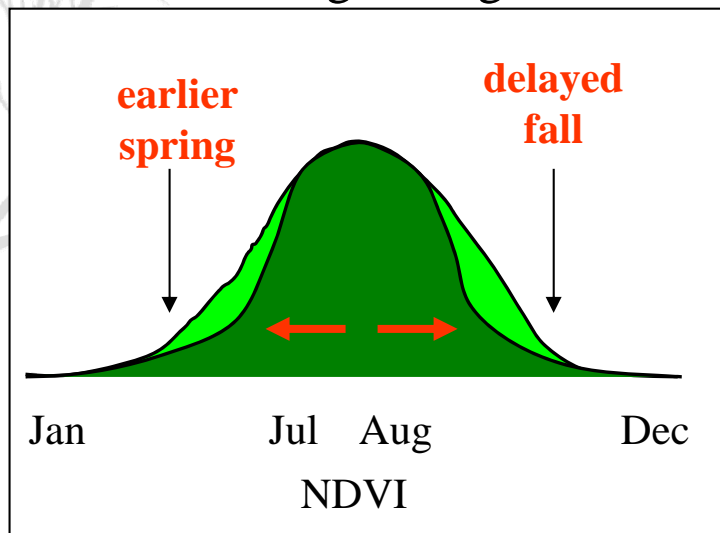
# 4. Impact of climate change on phenology

## 2. Evolution de la phénologie de la végétation : TELEDETECTION

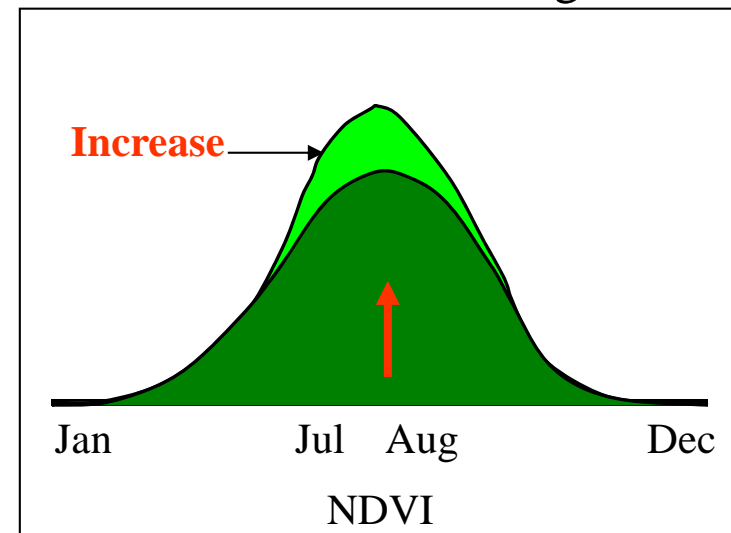
### ➤ Changes in vegetation activity can be characterized through

1. Changes in growing season
2. Changes in seasonal NDVI magnitude

Increases in growing season



Increases in NDVI magnitude



*Zhou et al. 2000*

# 4. Impact of climate change on phenology

## 2. Evolution de la phénologie de la végétation : TELEDETECTION

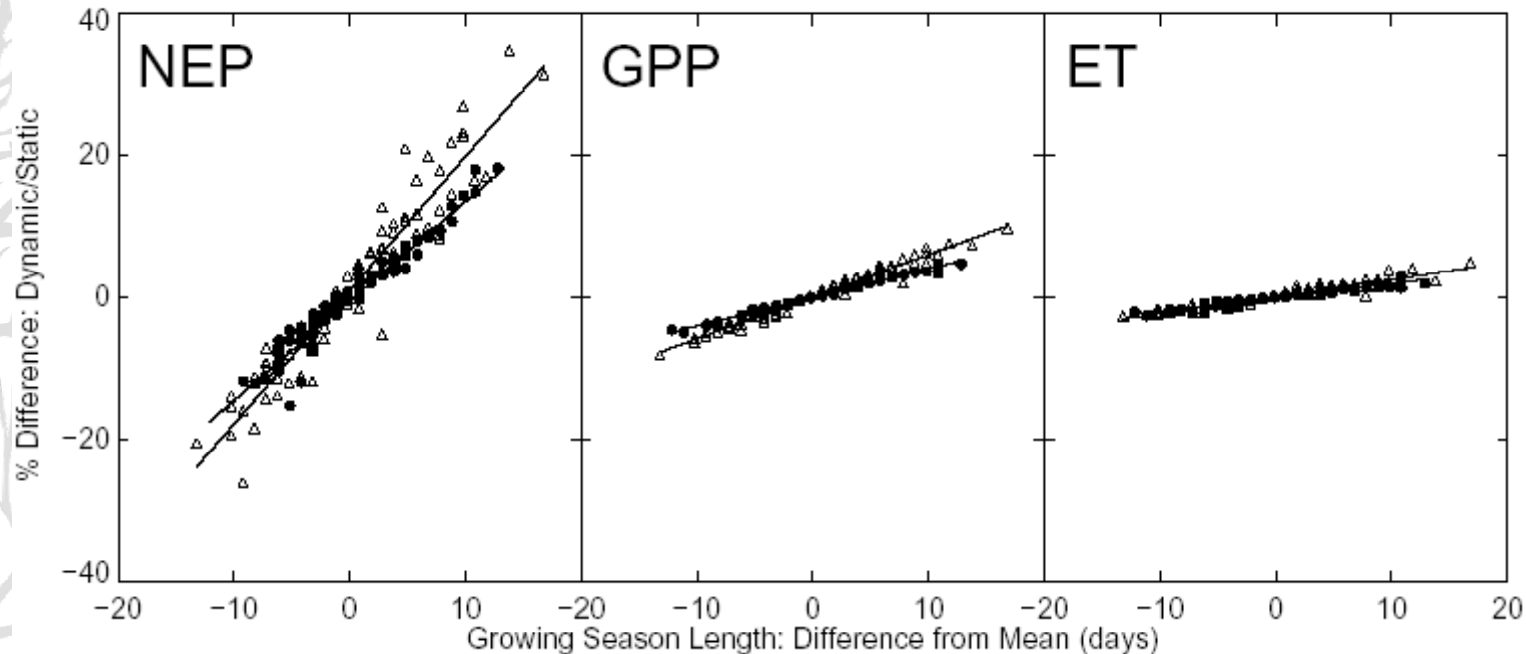
→ Utilisation des données satellites à l'échelle des biomes

AUTEURS	ESPECES	ZONE GEOGRAPHIQUE	PERIODE	VARIATIONS DE LA SAISON DE CROISSANCE (JOURS)		
				Début	Fin	LSV
<i>Téledétection (NDVI)</i>						
Chen <i>et al.</i> 2005	Couvert végétal	Chine	1982-1993	-8 à -20	+11 à +23	+17 à +43
Zhou <i>et al.</i> 2001	Couvert végétal	Eurasie	1982-1999	-6	+11	+18
Zhou <i>et al.</i> 2001	Couvert végétal	Amérique du Nord	1982-1999	-8	+4	+12
Stöckli and Vidale 2004	Couvert végétal	Europe	1982-2000	-10.8		+19.2
Tucker <i>et al.</i> 2001	Couvert végétal	Eurasie, 45-75°N	1982-1991	-5.3		+5.0
Tucker <i>et al.</i> 2001	Couvert végétal	Amérique Nord, 45-75°N	1982-1991	-5.9		+3.3
Myneni <i>et al.</i> 1997	Couvert végétal	Global	1981-1991	-8		+12

→ **Allongement de la saison de croissance de 1980-2000 dans tous les biomes étudiés de la planète**

## 4. Impact of climate change on phenology

### 3. Conséquences de l'allongement de la GSL

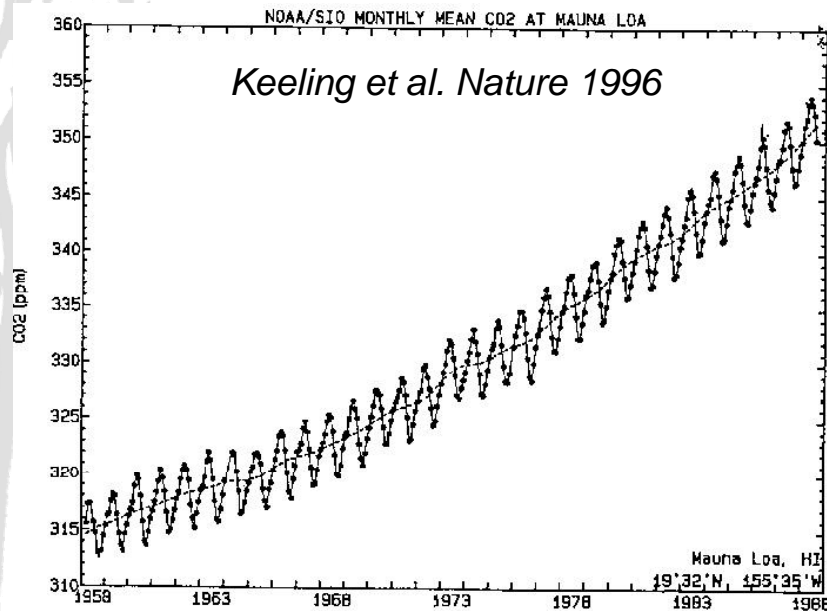


*White et al. Int. J. Clim. 1999*

→ La longueur de saison de croissance est très corrélée (positivement) à la NEP, GPP et ET

## 4. Impact of climate change on phenology

### 3. Conséquences de l'allongement de la GSL



#### Mesure indirecte

Keeling et al. (1996) montre :

- Une avance de 7 j. du déclin du CO<sub>2</sub>
- augmentation de l'amplitude annuelle de variations du CO<sub>2</sub> (+20% à Hawaï et +40% en Arctique) depuis 1960

Cette étude suggère que

- de la fréquence du signal de CO<sub>2</sub> est liée à l'allongement de la GSL
- de l'amplitude saisonnière du CO<sub>2</sub> reflète une augmentation de l'assimilation de CO<sub>2</sub> par les plantes en réponse au changement climatique ( T et CO<sub>2</sub>)

# 6. Résultats récents

Impact du changement climatique sur la phénologie des arbres  
- *Mesures in situ et en tests de provenances* -



# Plan

- 1. Phenological sensitivities to temperature for 6 woody species along an altitudinal gradient  
(*in situ* measurements)**
- 2. Relative contribution of LU and LS in the growing season length  
(*in situ* measurements)**
- 3. Does a genetic variability of phenology and growth exist between populations from various altitudes?  
(Common garden experiment)**
- 4. Phenological plasticity of beech and oak along an altitudinal gradient  
(Reciprocal Transplant Experiments)**

# Plan

- 1. Phenological sensitivities to temperature for 6 woody species along an altitudinal gradient  
(*in situ* measurements)**
2. Relative contribution of LU and LS in the growing season length  
(*in situ* measurements)
3. Does a genetic variability of phenology and growth exist between populations from various altitudes?  
(Common garden experiment)
4. Phenological plasticity of beech and oak along an altitudinal gradient  
(Reciprocal Transplant Experiments)

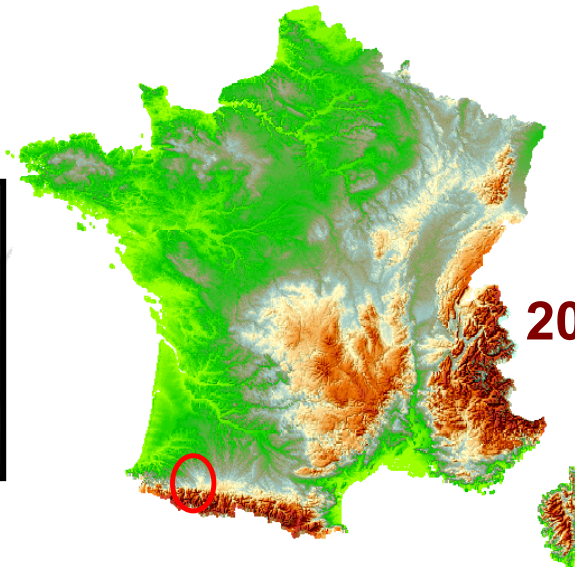
# 1. Phenological sensitivities to temperature

## in situ Design

## LU & LS measurements

## 6 woody species

41 pop (31 sites)



2005-2006

North

5 altitudes x 2 valleys

1600 m

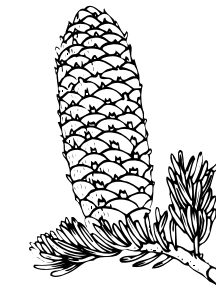
1200 m

800 m

400 m

100 m

2005-2007



*Abies alba*



*Acer pseudoplatanus*



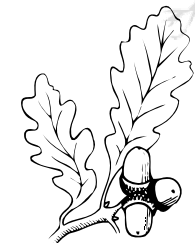
*Ilex aquifolium*



*Fraxinus excelsior*



*Fagus sylvatica*

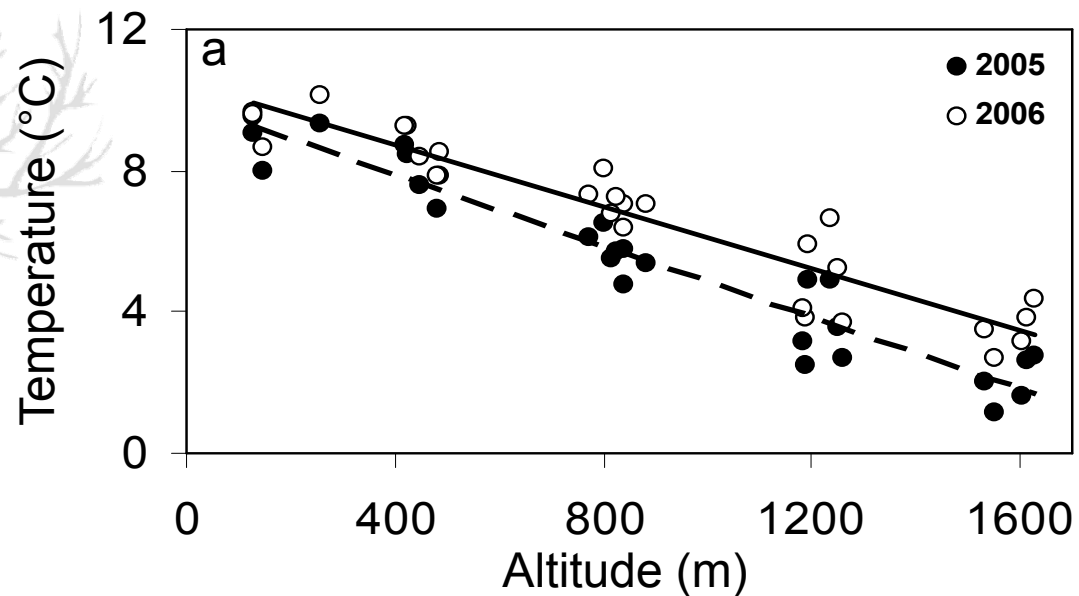


*Quercus petraea*

# 1. Phenological sensitivities to temperature

## in situ Design

### Evolution de la température le long des deux transects altitudinaux



→ Amplitude de **8.4°C (2005)** et **7.4°C (2006)**

# 1. Phenological sensitivities to temperature

## Leaf bud burst scale

### I. *Fraxinus excelsior*

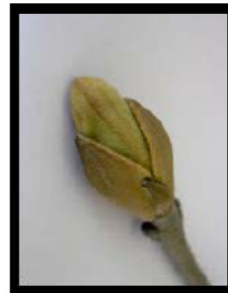
**Stade 0 :**  
Bourgeon  
fermé.



**Stade 0 :**  
FF = fleurs fermées  
FO = Fleurs ouvertes,  
bourgeon fermé.



**Stade 1 :**  
Bourgeons gonflés et  
allongés.



**Stade 2 :**  
Explosion du bourgeon,  
début de l'expansion des  
feuilles

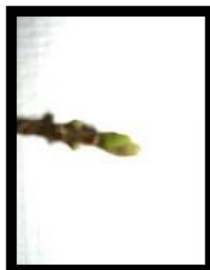


**Stade 3 :**  
Feuilles sorties  
et épanouies.



### II. *Acer pseudoplatanus*

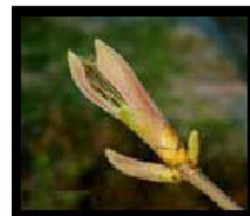
**Stade 0 :**  
Bourgeon  
fermé.



**Stade 1 :**  
Ouverture du bourgeon,  
apparition d'un duvet  
blanchâtre à l'extrémité.



**Stade 2 :**  
Elongation du  
bourgeon, coloration  
souvent rouge.



**Stade 3 :**  
Explosion du  
bourgeon, début de  
l'expansion des  
feuilles



**Stade 4 :**  
Feuilles sorties  
et épanouies.



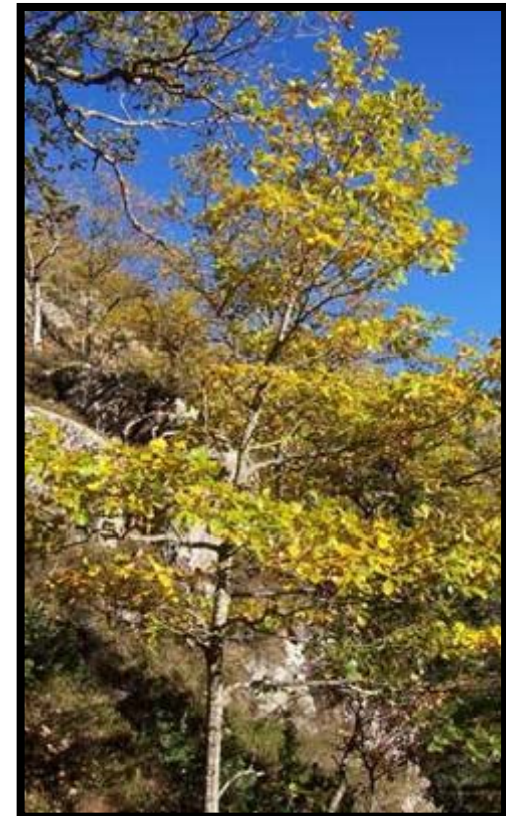
# 1. Phenological sensitivities to temperature

## Leaf senescence measurements

Example 1,  $X_t = 46\%$



Example 2,  $X_t = 84\%$



$$x_t = \frac{\alpha_t \times (100 - \beta_t)}{100} + \beta_t$$

percentage of coloured leaves

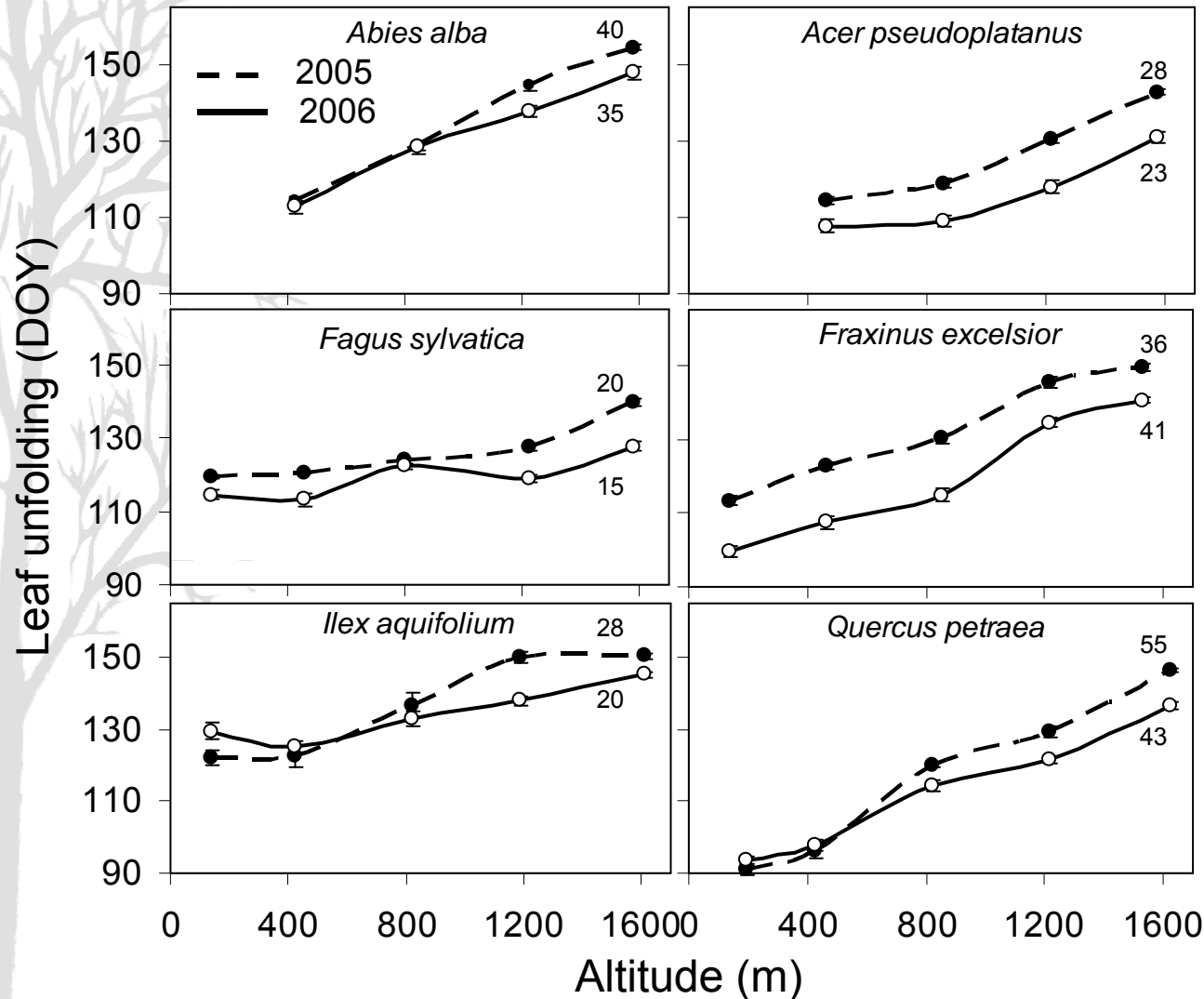
percentage of non-functional leaves

percentage of missing leaves

→ The date of senescence is reached when  $x_t = 50\%$

# 1. Phenological sensitivities to temperature

## Leaf unfolding vs altitude



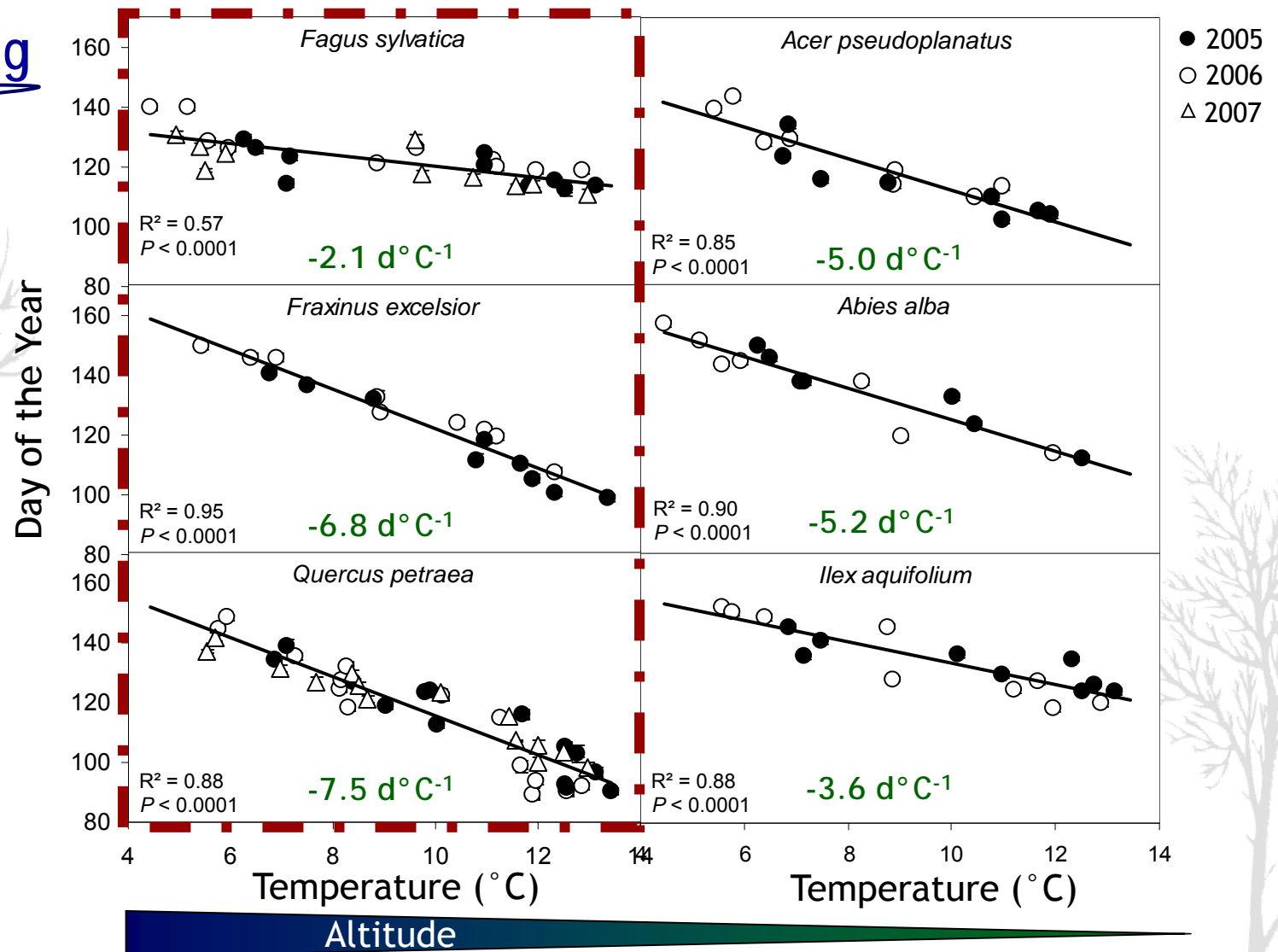
1. Pop. les plus hautes sont les plus tardives

2. Pattern assez similaire d'une année sur l'autre (mais amplitude 2006 plus faible)

3. Pattern des différents espèces

# 1. Phenological sensitivities to temperature

## Leaf unfolding



Vitasse et al. AFM, 2009

→ Phenological sensitivities to temperature depend on species

# 1. Phenological sensitivities to temperature

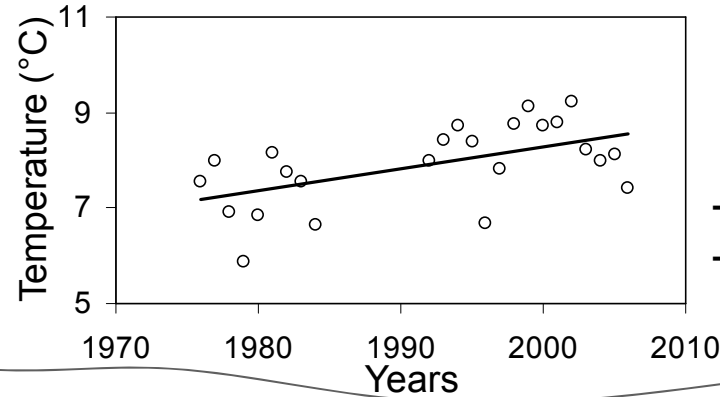
Pendant ce temps, dans la forêt de Fontainebleau...



Date de débourrement

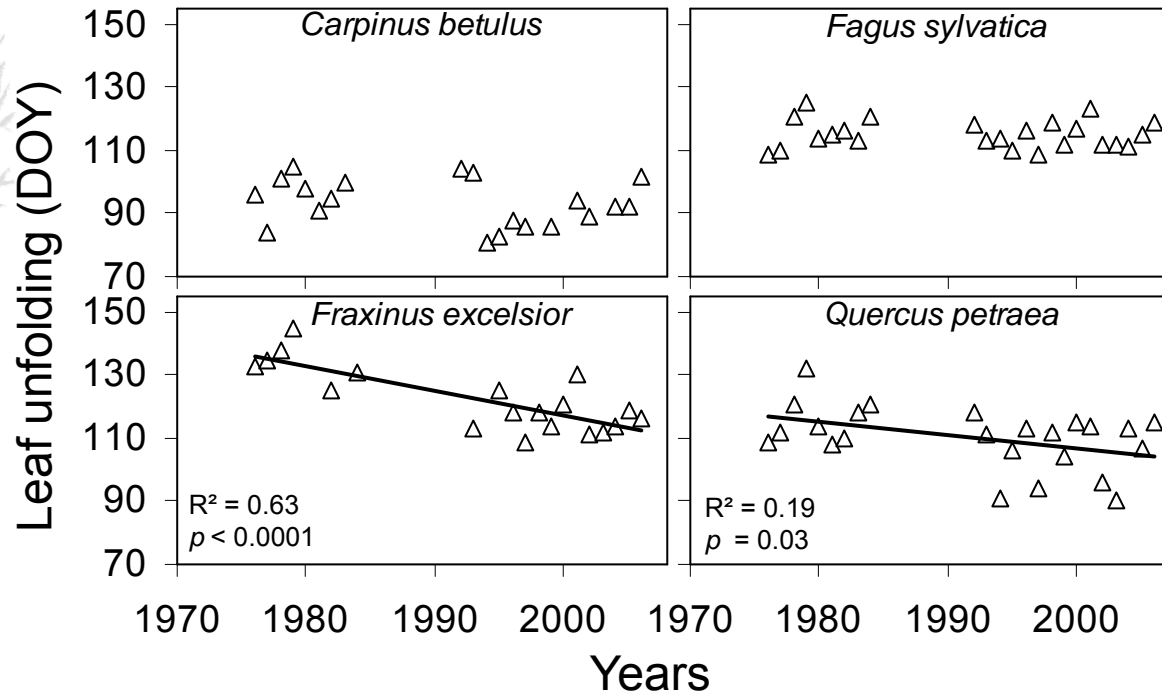
- Hêtre
- Frêne élevé
- Chêne sessile
- Charme

**Temporal gradient -22 years-**



Collaboration with UMR  
ESE, Paris Orsay

→ Augmentation de 0.54°C/10 ans  
→ Amplitude de 4,7°C



# 1. Phenological sensitivities to temperature

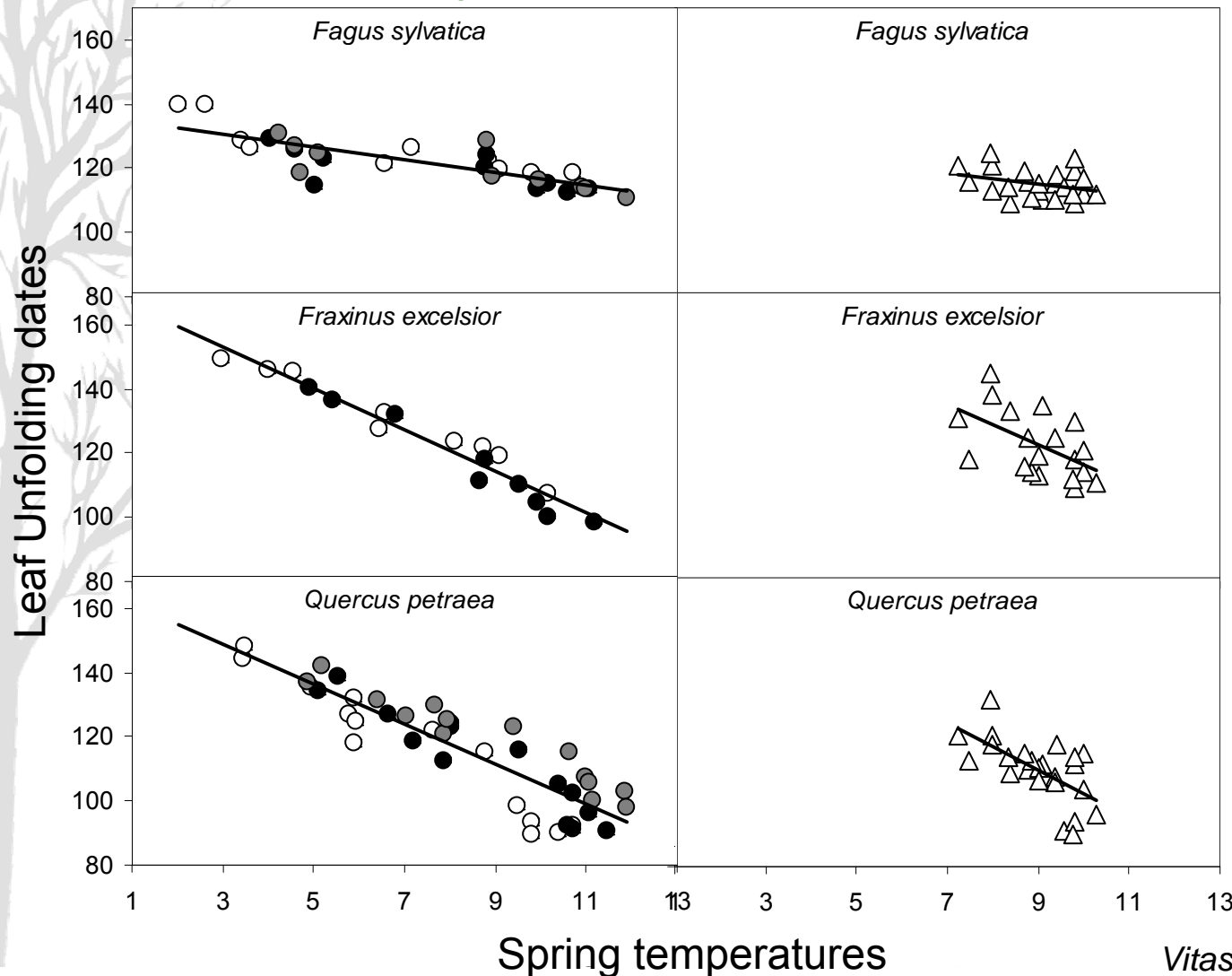
## Comparison between an altitudinal and a temporal gradient

**Altitudinal gradient  
(1400 m -3 years-)**

**Temporal gradient  
-22 years-**



Collaboration with UMR  
ESE, Paris Orsay



→ We observed the same trends within species in both gradients

# 1. Phenological sensitivities to temperature

## Comparison between an altitudinal and a temporal gradient

Could the adaptations between populations disrupt predictions in phenology under climate warming?

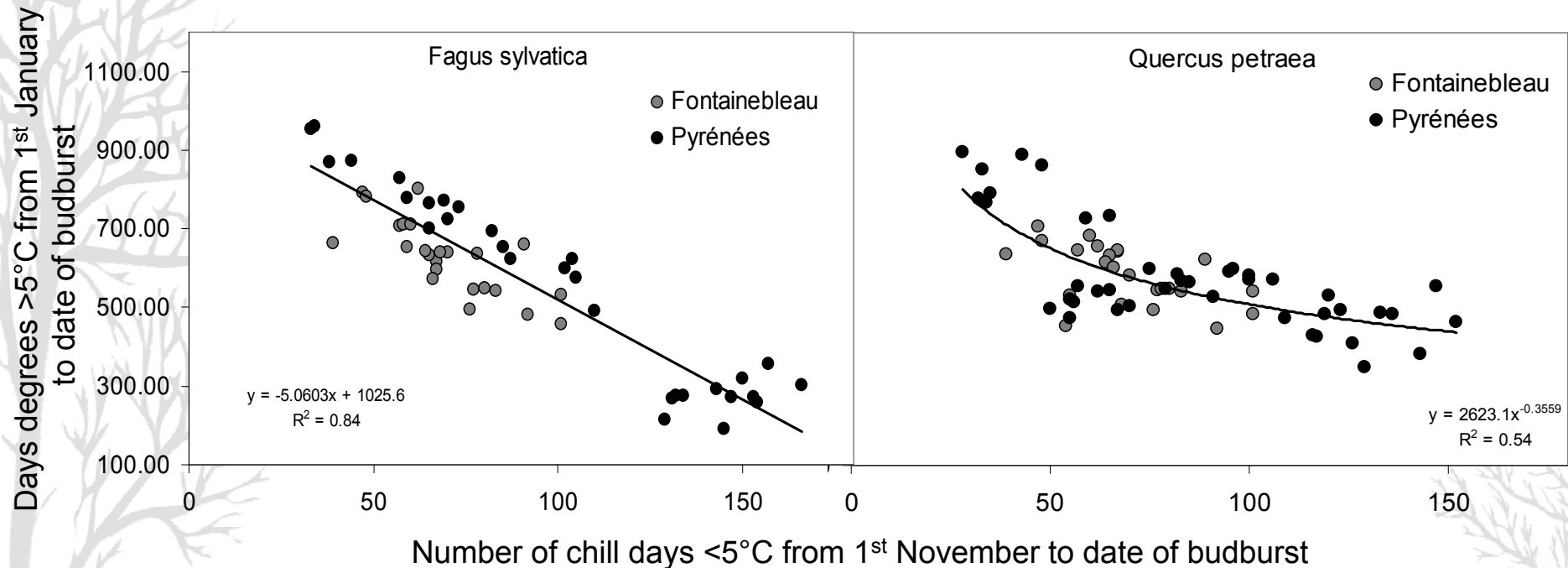
	<b>Altitudinal gradient</b> Pyrennes mountains (1400 m) days.C <sup>-1</sup>	<b>Temporal gradient</b> Fontainebleau forest (22 years) days.C <sup>-1</sup>	Slopes comparison (ANCOVA)
<i>Fagus sylvatica</i>	<b>- 2.1</b> $r^2 = 0.63^{***}$	<b>- 2.0</b> $r^2 = 0.15$	<b>ns</b>
<i>Fraxinus excelsior</i>	<b>- 6.8</b> $r^2 = 0.93^{***}$	<b>- 6.7</b> $r^2 = 0.34^{**}$	<b>ns</b>
<i>Quercus petraea</i>	<b>- 7.5</b> $r^2 = 0.91^{***}$	<b>- 7.3</b> $r^2 = 0.39^{**}$	<b>ns</b>

→ Phenological sensitivity are similar within species between two separate areas, it seems to be an intrinsic characteristic of each species.

→ In spite of possible phenological adaptations between populations, this will probably not be a serious constraint in predicting the phenological responses to global warming at the species scale

# 1. Phenological sensitivities to temperature

## Relationships Chilling vs. Forcing temperatures

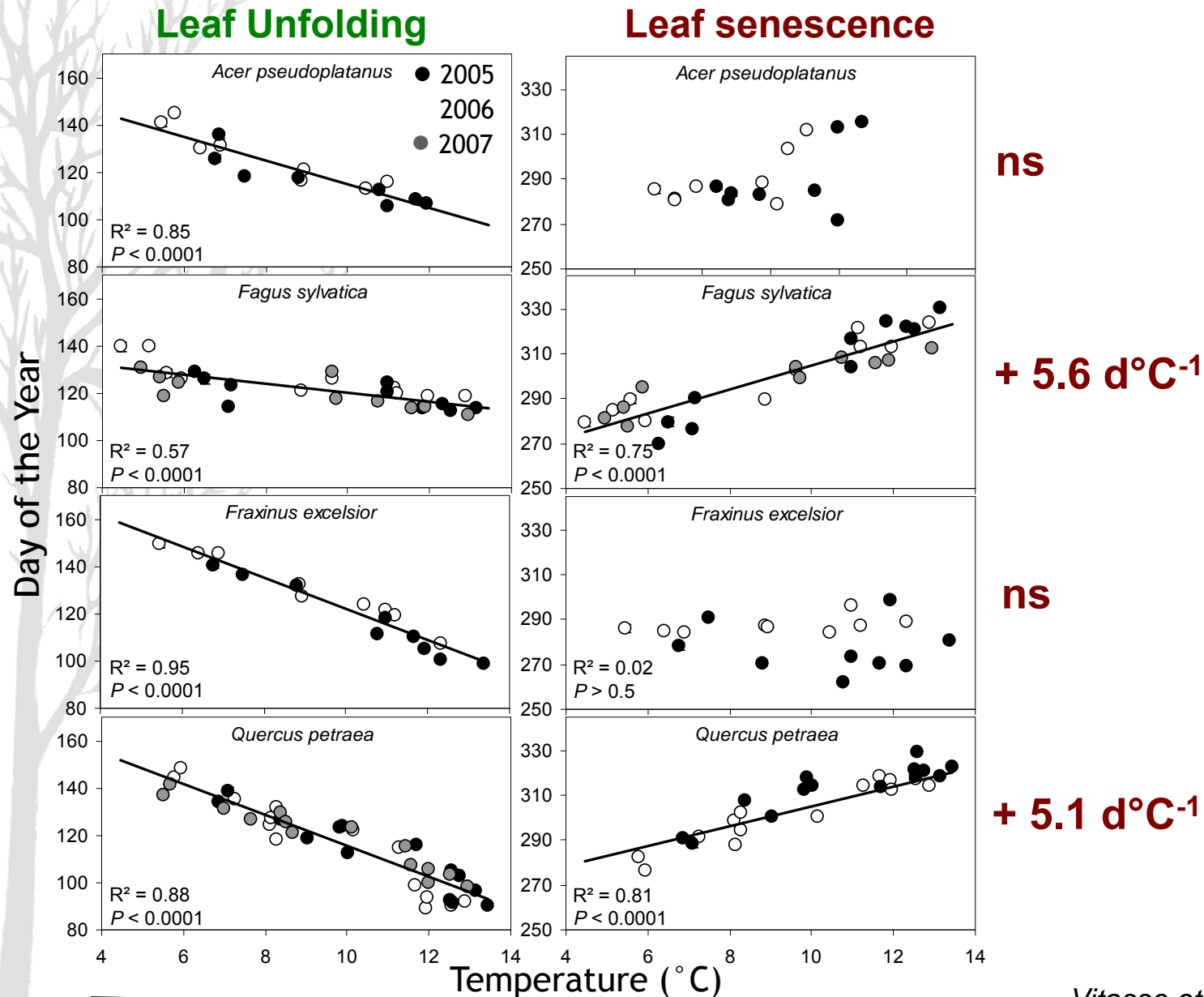


→ Hêtre : Relation linéaire entre le nb de jours froids et le besoin en chaleur

→ Chêne : à partir d'un nb seuil de jours froids (≈ 80 jours), il semble ne réagir qu'aux T° chaudes

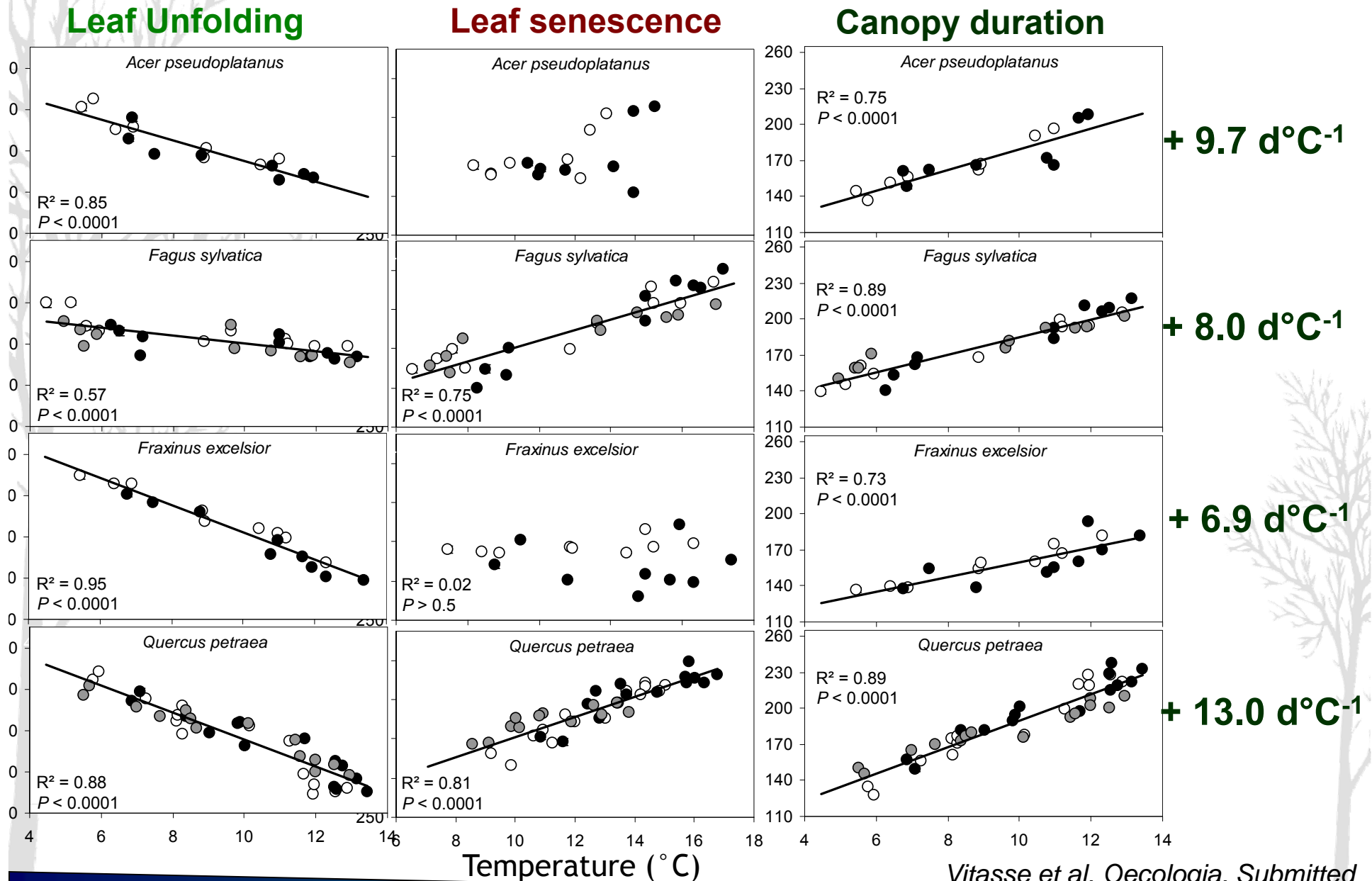
	Fagus (n=54)			Quercus (n=66)		
Model	RMSE	ME	R <sup>2</sup>	RMSE	ME	R <sup>2</sup>
SW	5.0	0.49	0.50	6.1	0.83	0.83
UniForc	4.2	0.64	0.64	7.9	0.71	0.72
Sigmoid	4.0	0.68	0.67	6.2	0.83	0.83
Unimodal	4.4	0.61	0.62	6.2	0.83	0.83
Normal	4.1	0.66	0.66	6.2	0.82	0.82
UniChill	3.9	0.70	0.70	5.6	0.86	0.86
Unified	3.9	0.69	0.69	5.5	0.86	0.86

# 1. Phenological sensitivities to temperature

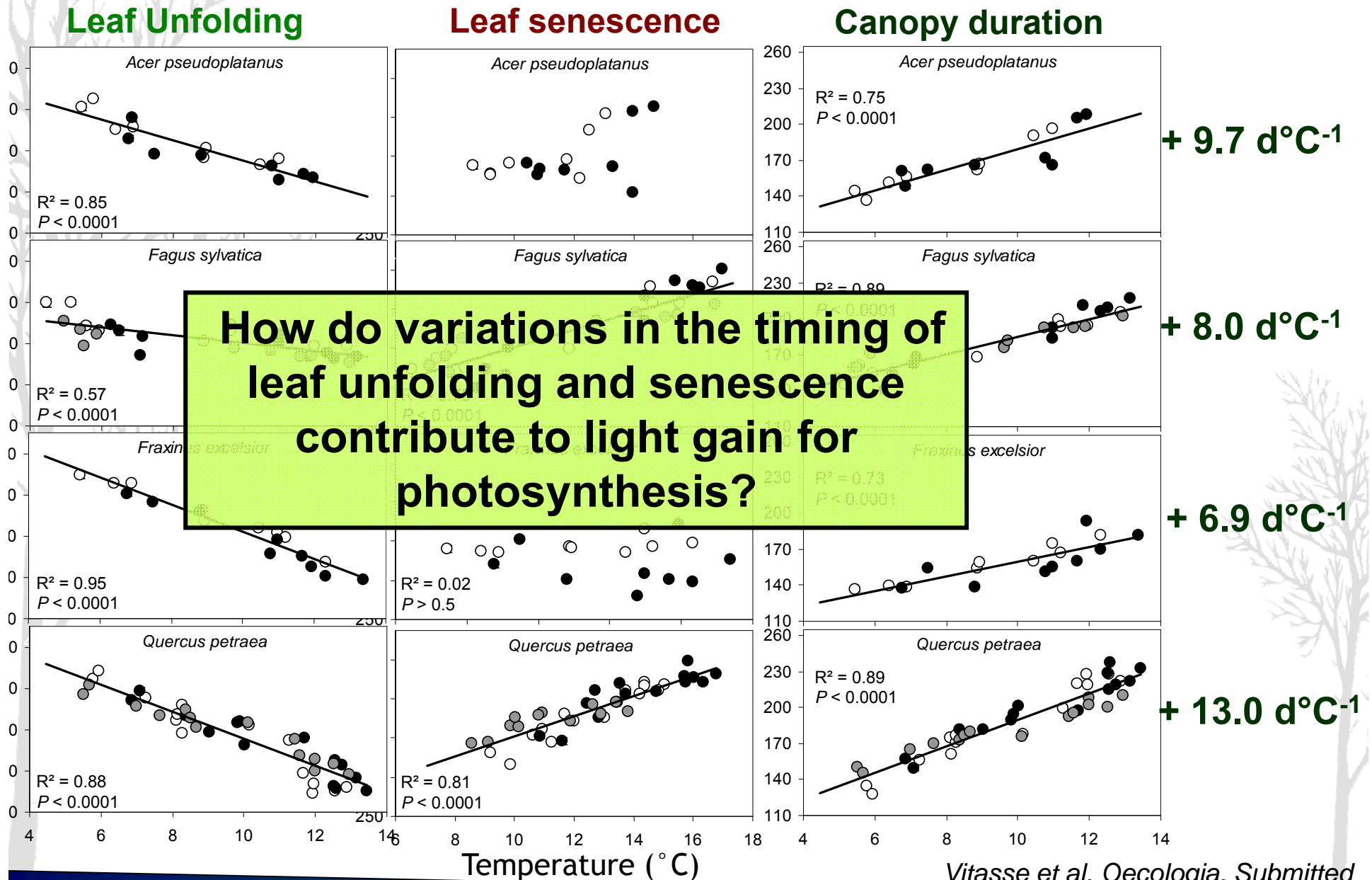


Altitude

# 1. Phenological sensitivities to temperature



# 1. Phenological sensitivities to temperature



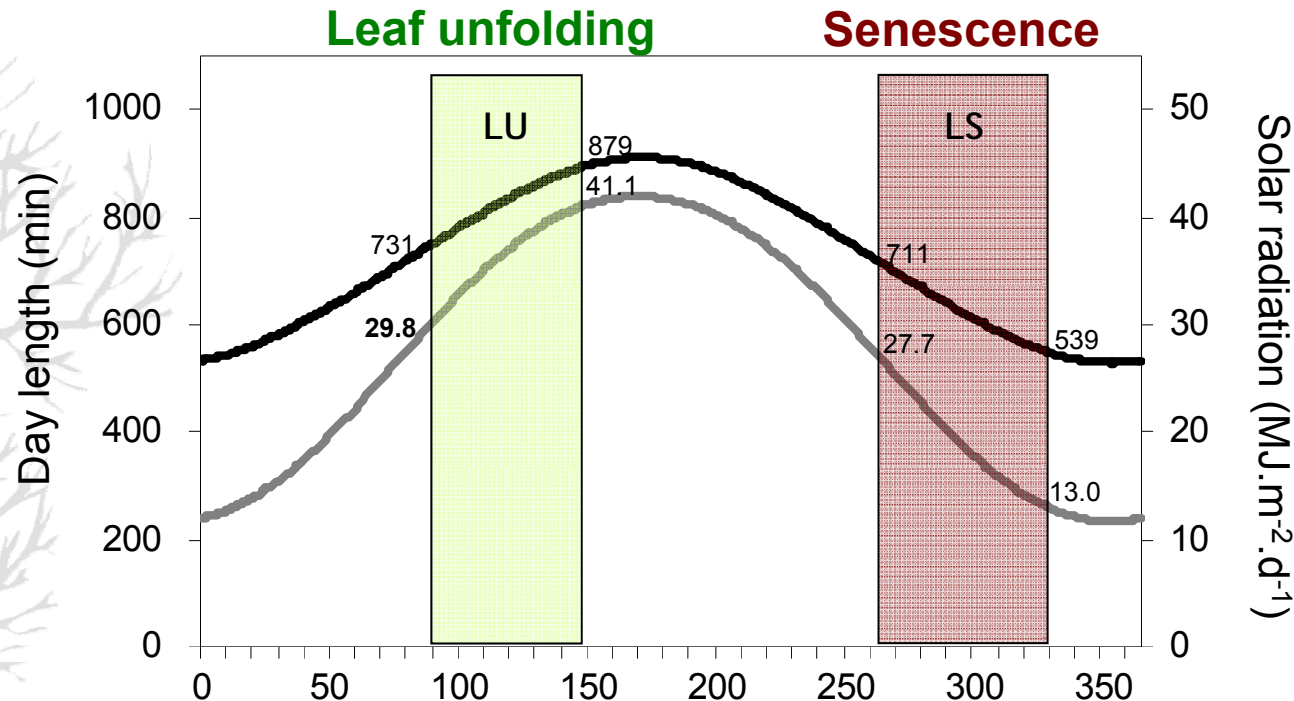
How do variations in the timing of leaf unfolding and senescence contribute to light gain for photosynthesis?

# Plan

1. Phenological sensitivities to temperature for 6 woody species along an altitudinal gradient (*in situ* measurements)
- 2. Relative contribution of LU and LS in the growing season length**  
(*in situ* measurements)
3. Does a genetic variability of phenology and growth exist between populations from various altitudes?  
(Common garden experiment)
4. Phenological plasticity of beech and oak along an altitudinal gradient  
(Reciprocal Transplant Experiments)

## 2. Relative contribution of LU and LS

### Daylength and solar radiation



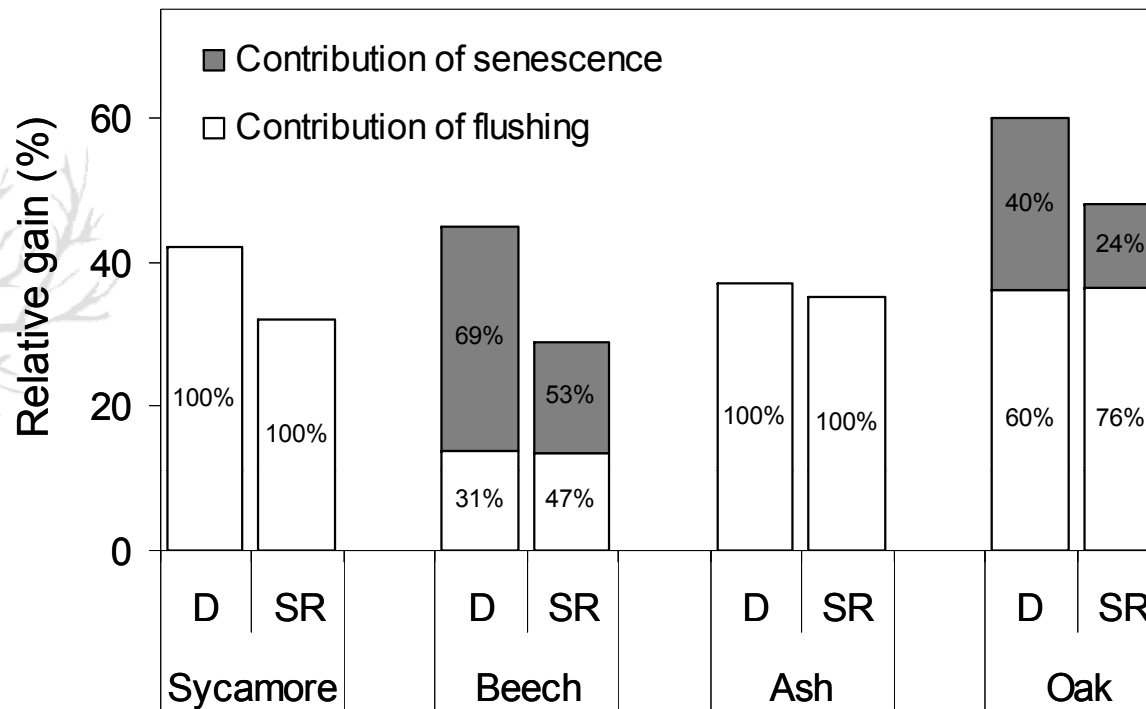
Daylength	805 min (13h30)	625 min (10h30)
Solar radiation	35 MJ.m <sup>-2</sup> .d <sup>-1</sup>	20 MJ.m <sup>-2</sup> .d <sup>-1</sup>

→ An advance of leaf unfolding would contribute to increase more the leaf interception of solar radiation than a delay of leaf senescence.

## 2. Relative contribution of LU and LS

### Role of LU and LS in potential growth

a



#### Gain in solar radiation

→ 29 to 48% increase of potential solar radiation intercepted between the lowest and the highest populations

#### Relative contribution of LU and LS

→ Variations in LU contributed largely more than variations in LS for 3/4 species. In contrast, this contribution was similar for beech.

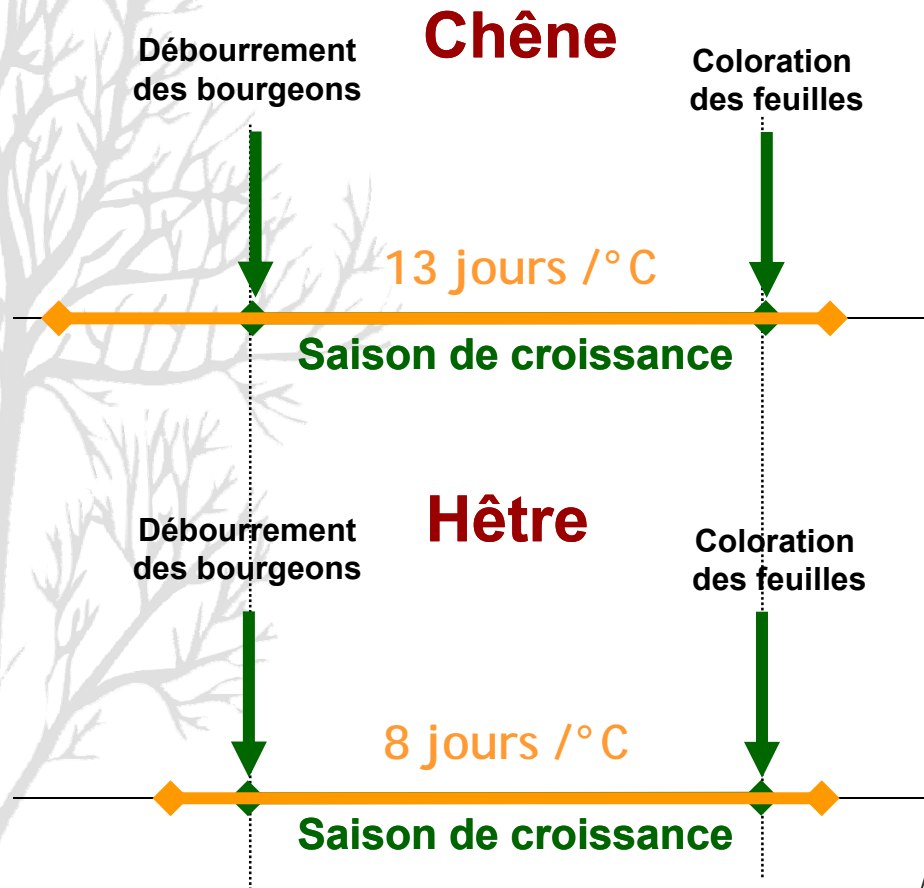
## Summary phenological variations *in situ*

---

- ▶ We found strong variations in leaf phenology along the altitudinal gradients, mainly explained by temperature (except senescence for ash and sycamore)
- ▶ We showed that phenological sensitivities dramatically differed between species
- ▶ These sensitivities seems to be very stable at species scale (for LU)
- ▶ The relative contribution of LU was higher than LS to increase the solar radiation intercepted during growing season of all species except for beech

# 1. Phenological sensitivities to temperature

Différentes réponses entre espèces...

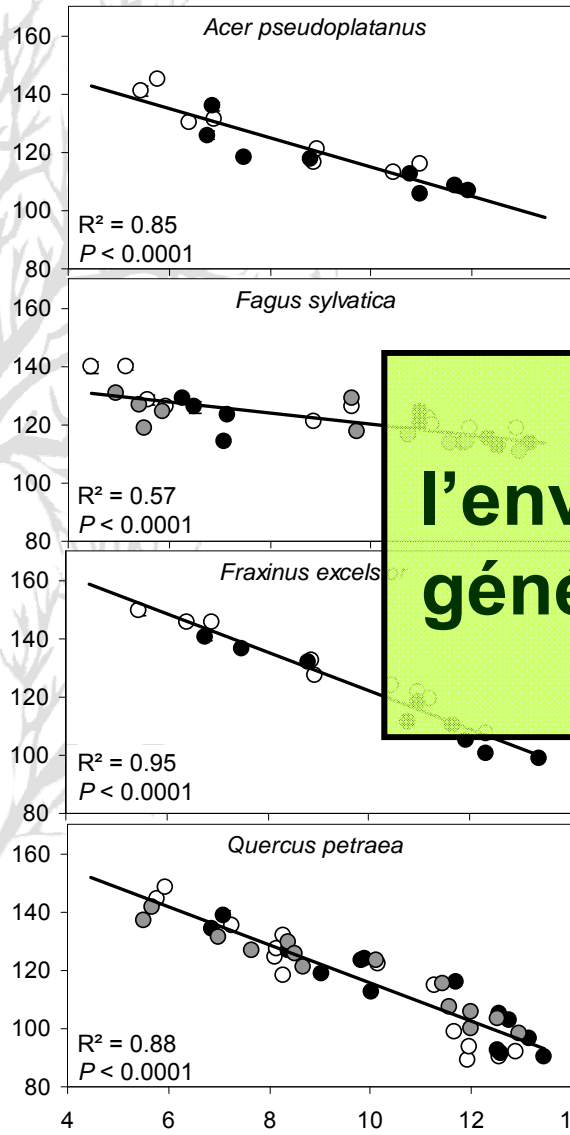


Chêne pourrait être favorisé par un allongement plus important de sa saison de croissance

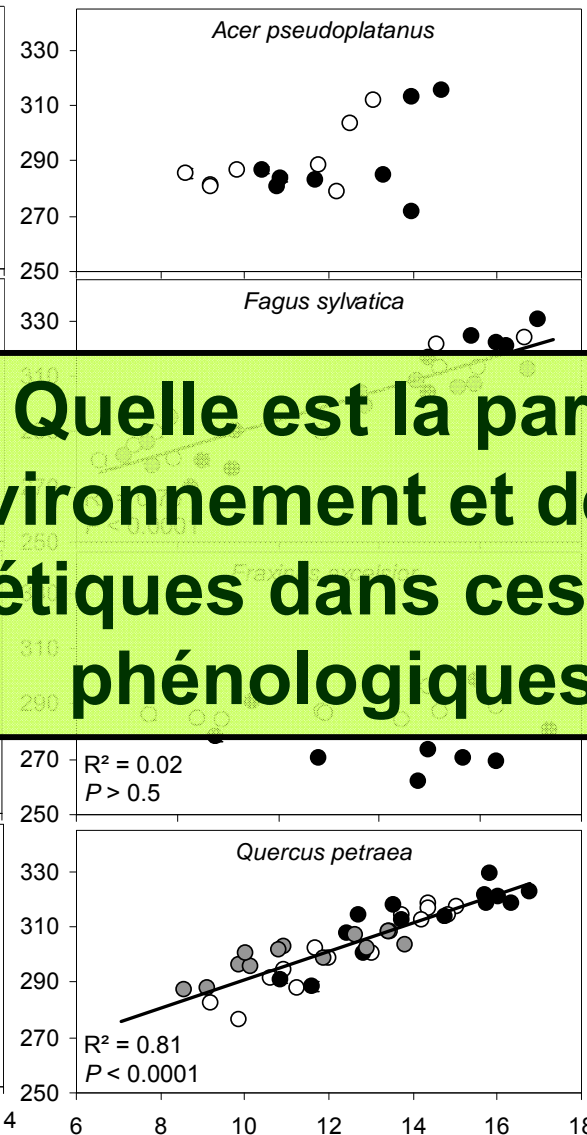
Mais...

- Augmentation des dommages liés au gel tardif ? (frost damage hypothesis : Hänninen, 1991)
- Gain en carbone contrebalancé par une sécheresse plus précoce (réservoir en eau du sol diminue plus tôt) (Davi et al, 2006)
- Plasticité et/ou adaptation ??

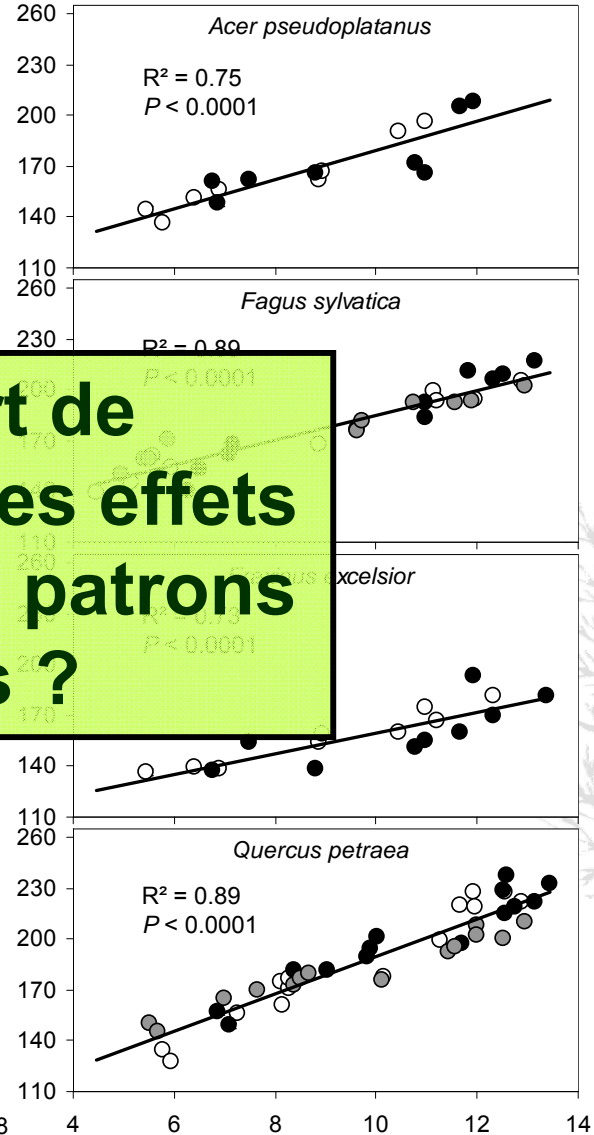
## Leaf Unfolding



## Leaf senescence



## Canopy duration



Quelle est la part de l'environnement et des effets génétiques dans ces patrons phénologiques ?

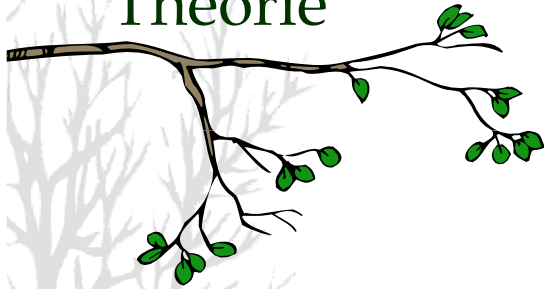
Temperature (°C)

Vitasse et al. Oecologia, Submitted

# Plan

1. Phenological sensitivities to temperature for 6 woody species along an altitudinal gradient (*in situ* measurements)
2. Relative contribution of LU and LS in the growing season length (*in situ* measurements)
- 3. Does a genetic variability of phenology and growth exist between populations from various altitudes? (Common garden experiment)**
- 4. Phenological plasticity of beech and oak along an altitudinal gradient (Reciprocal Transplant Experiments)**

# Théorie



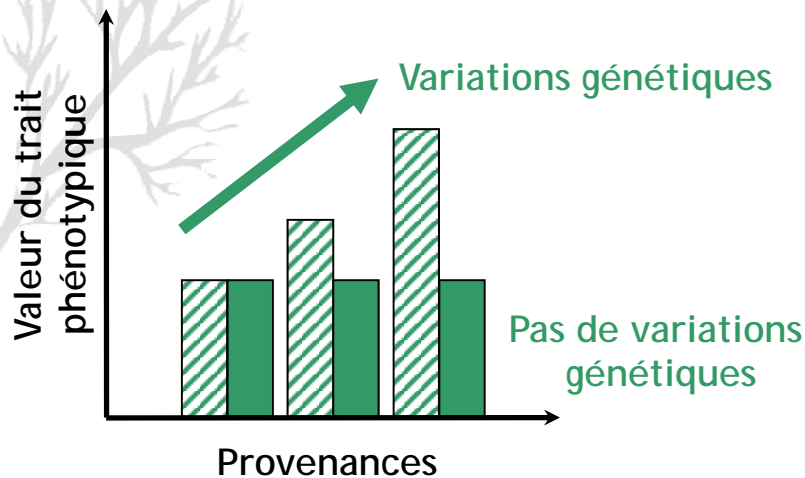
## Plasticité phénotypique (au sens strict):

Capacité d'un génotype à modifier son phénotype en réponse à des changements dans son environnement  
(Callahan et al. 1997)

### Diversité génétique

1 seul environnement  
Plusieurs provenances

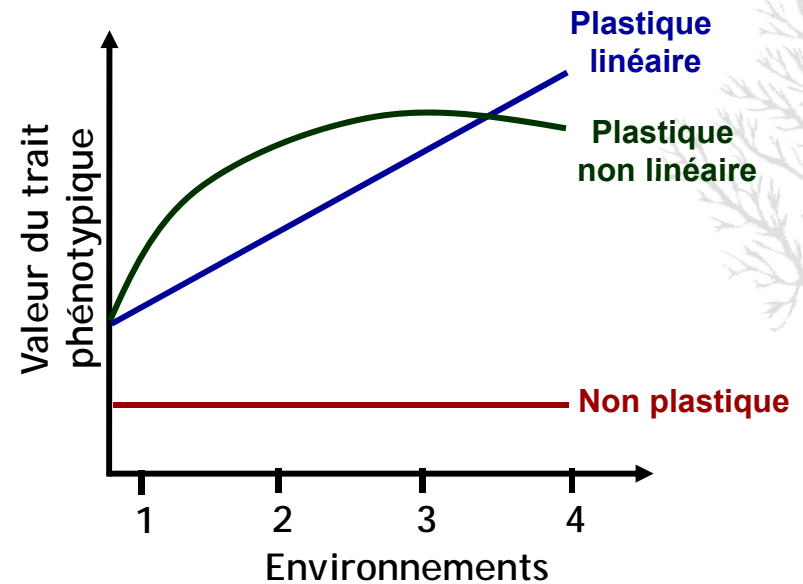
### Test de provenance



### Plasticité

Plusieurs environnements  
1 seule provenance

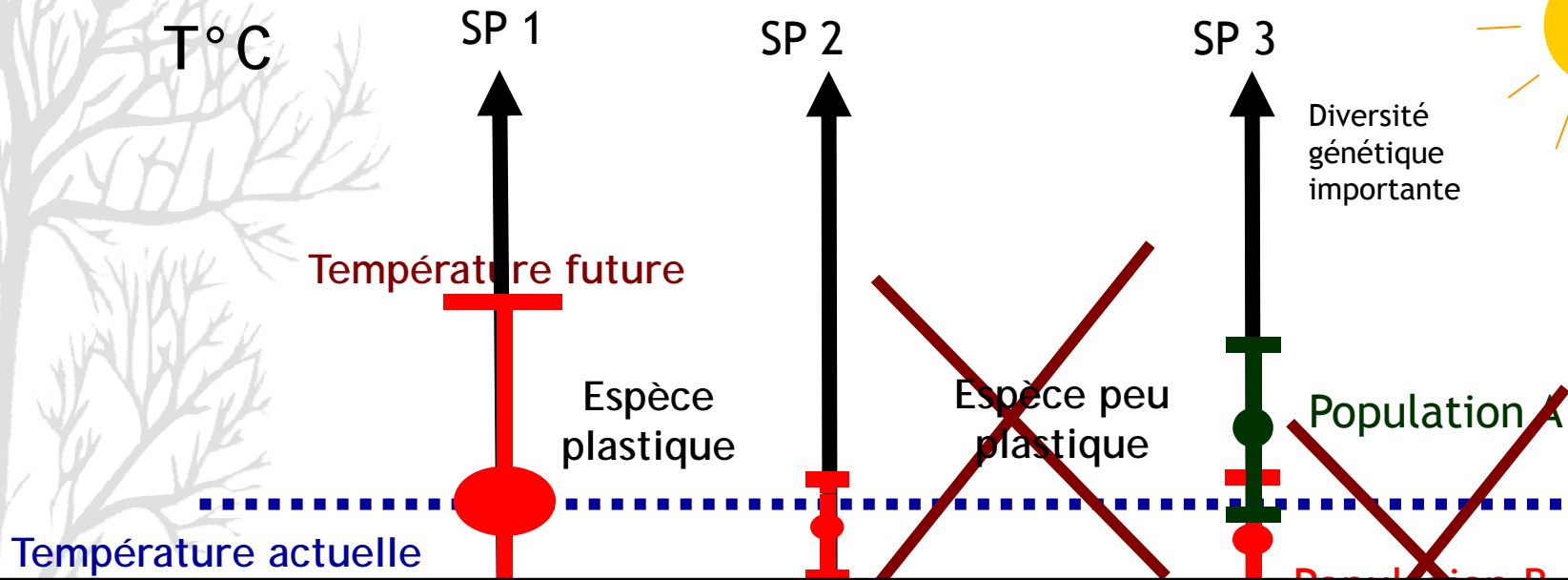
### Norme de réaction



Schlichting & Pigliucci Phenotypic Evol., 1998

Théorie

# Capacité de réponse et d'adaptation des populations en place ?



Dans un environnement changeant :

La **plasticité phénotypique** et la **diversité génétique** pourraient permettre aux populations de s'acclimater rapidement à un nouvel environnement

## Common garden design 2006-2007

≈ 9 pop/sp  
≈ 35 individuals / pop  
Total ≈ 1500 plants

### Measurements

1. Growth

2. Leaf unfolding

3. Senescence



## 2. Diversité génétique

1. M&M

2. Résultats

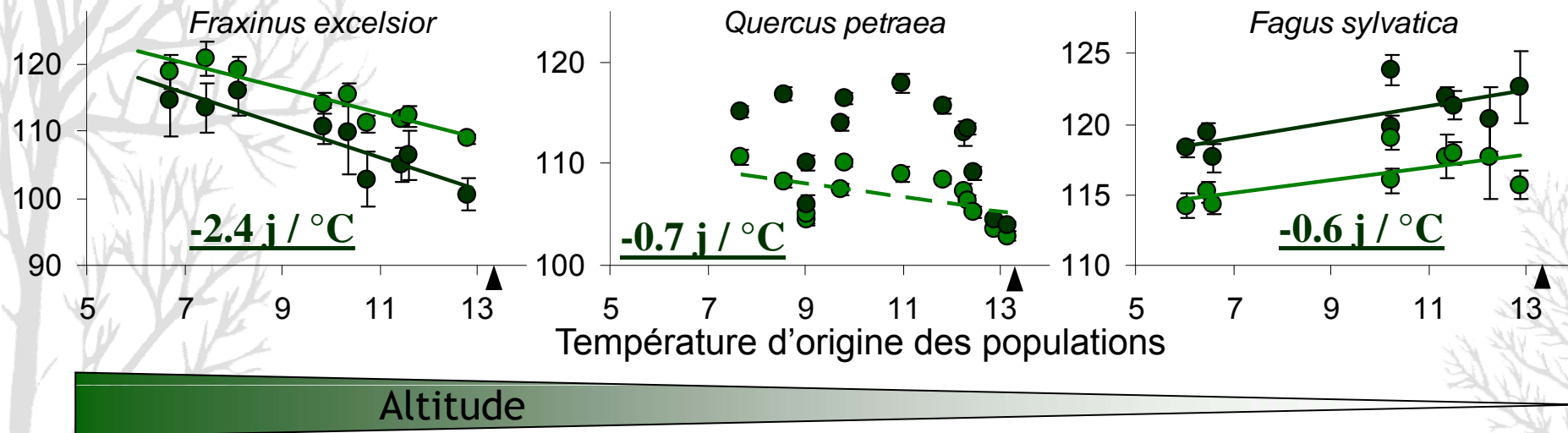
3. Discussion/Conclusion

### Différenciation inter-populationnelle

$$V_P = V_G + V_E + V_{(G \times E)}$$

● 2008  
● 2007

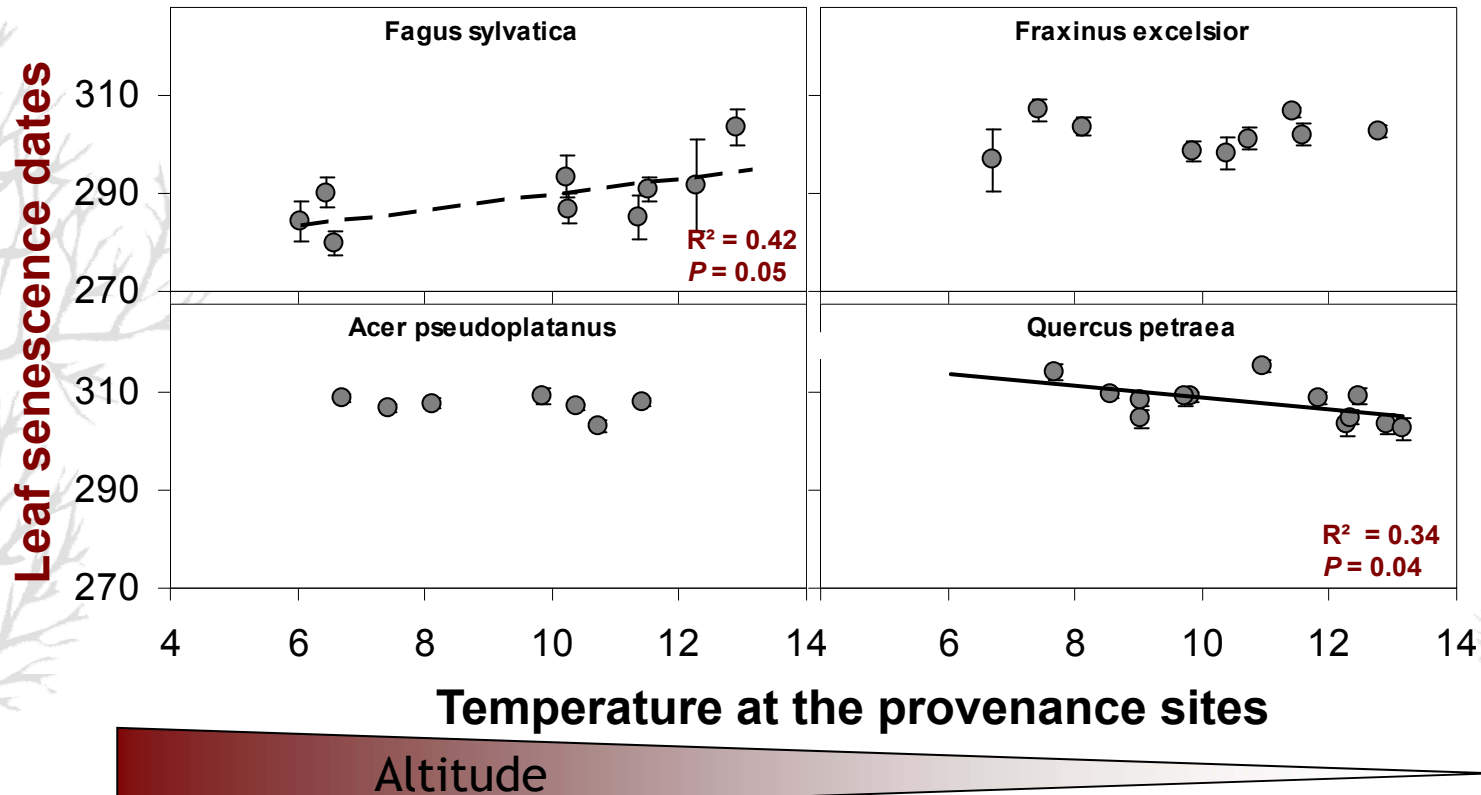
### Débourrement



- Pas de différenciation pour le sapin, le houx et l'érable
- Différenciation génétique pour frêne, chêne et hêtre
- Clines opposés entre frêne/hêtre

## 2. Genetic variations among populations ?

### Senescence

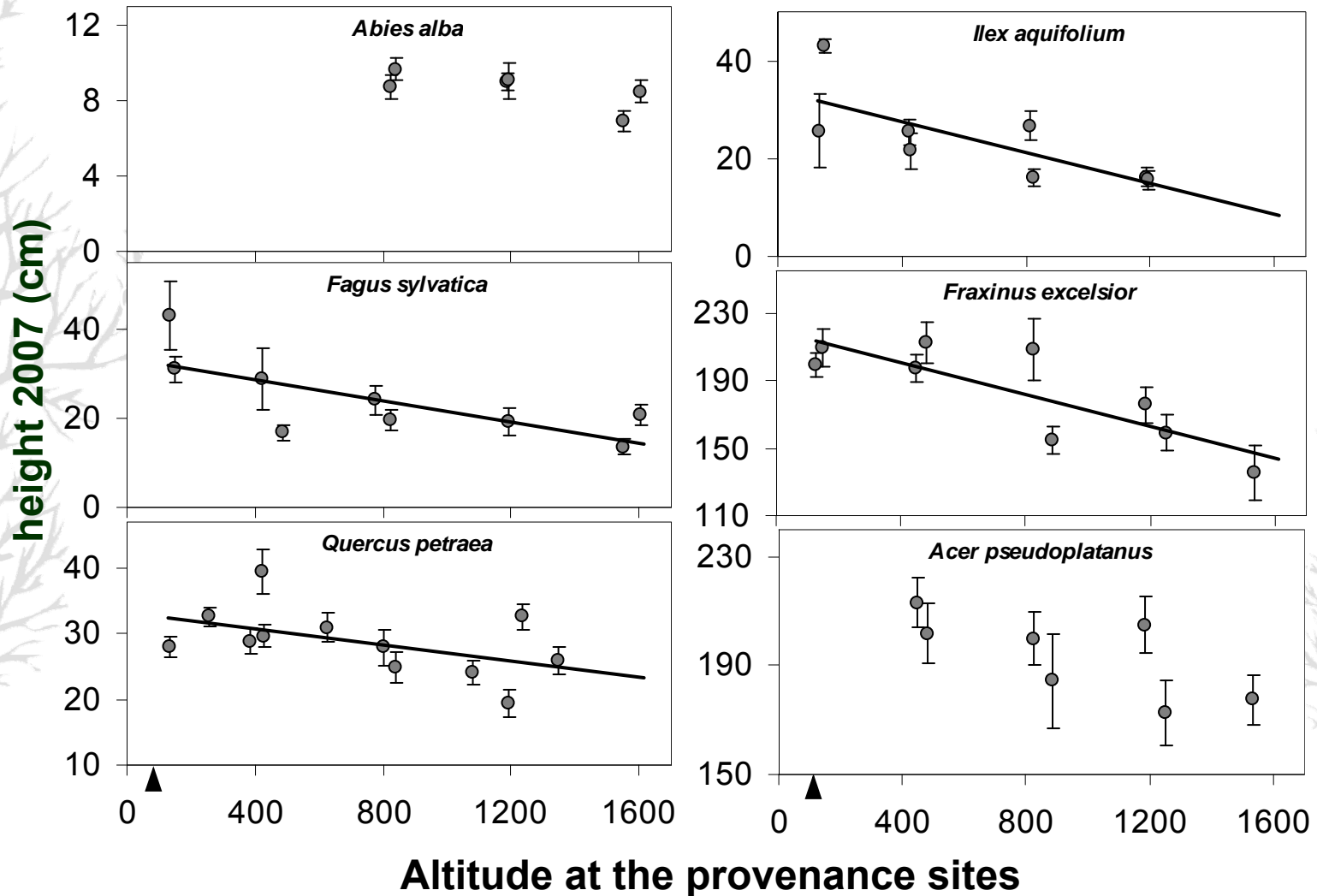


- Local adaptation only for oak (slight trend)
- high inter-annual variations (more 1 month earlier in 2007 than in 2006)

Vitasse et al. *CJFR*, 2009

## 2. Genetic variations among populations ?

### Growth



→ High local adaptation for ash: the lower populations had better growth rates

Vitasse et al. *CJFR*, 2009

# Théorie

## Plasticité phénotypique (au sens strict):

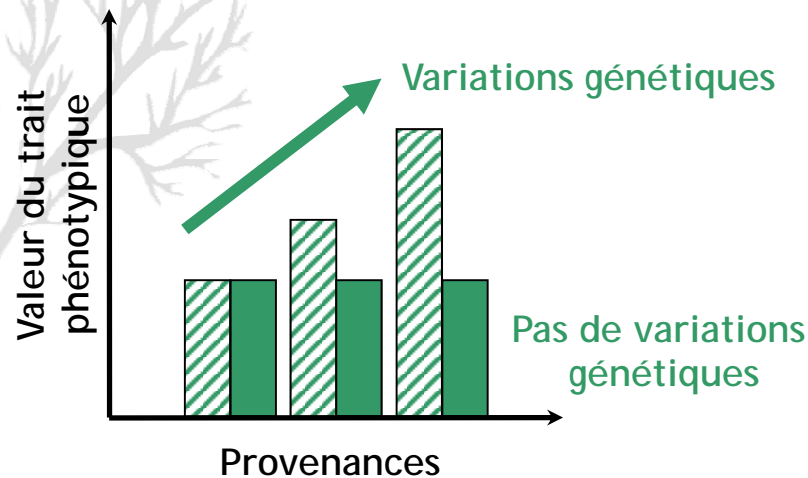
Capacité d'un génotype à modifier son phénotype en réponse à des changements dans son environnement

(Callahan et al. 1997)

### Diversité génétique

1 seul environnement  
Plusieurs provenances

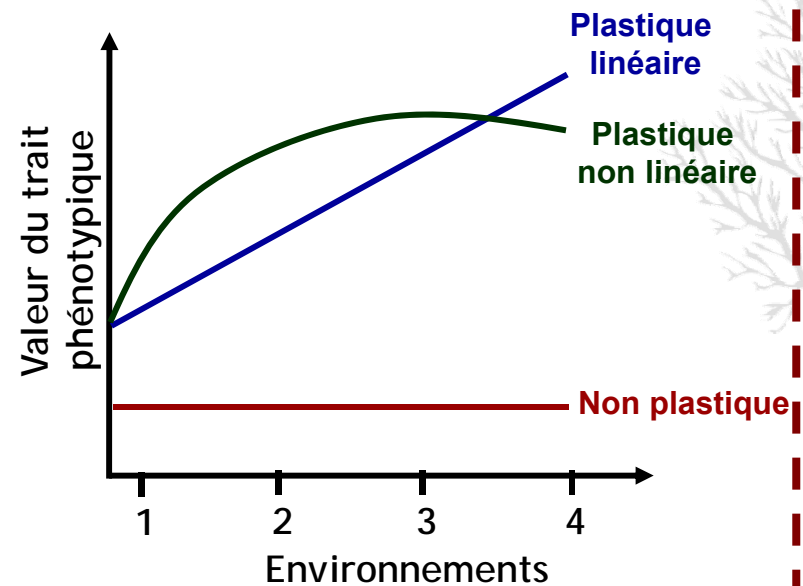
### Test de provenance



### Plasticité

Plusieurs environnements  
1 seule provenance

### Norme de réaction



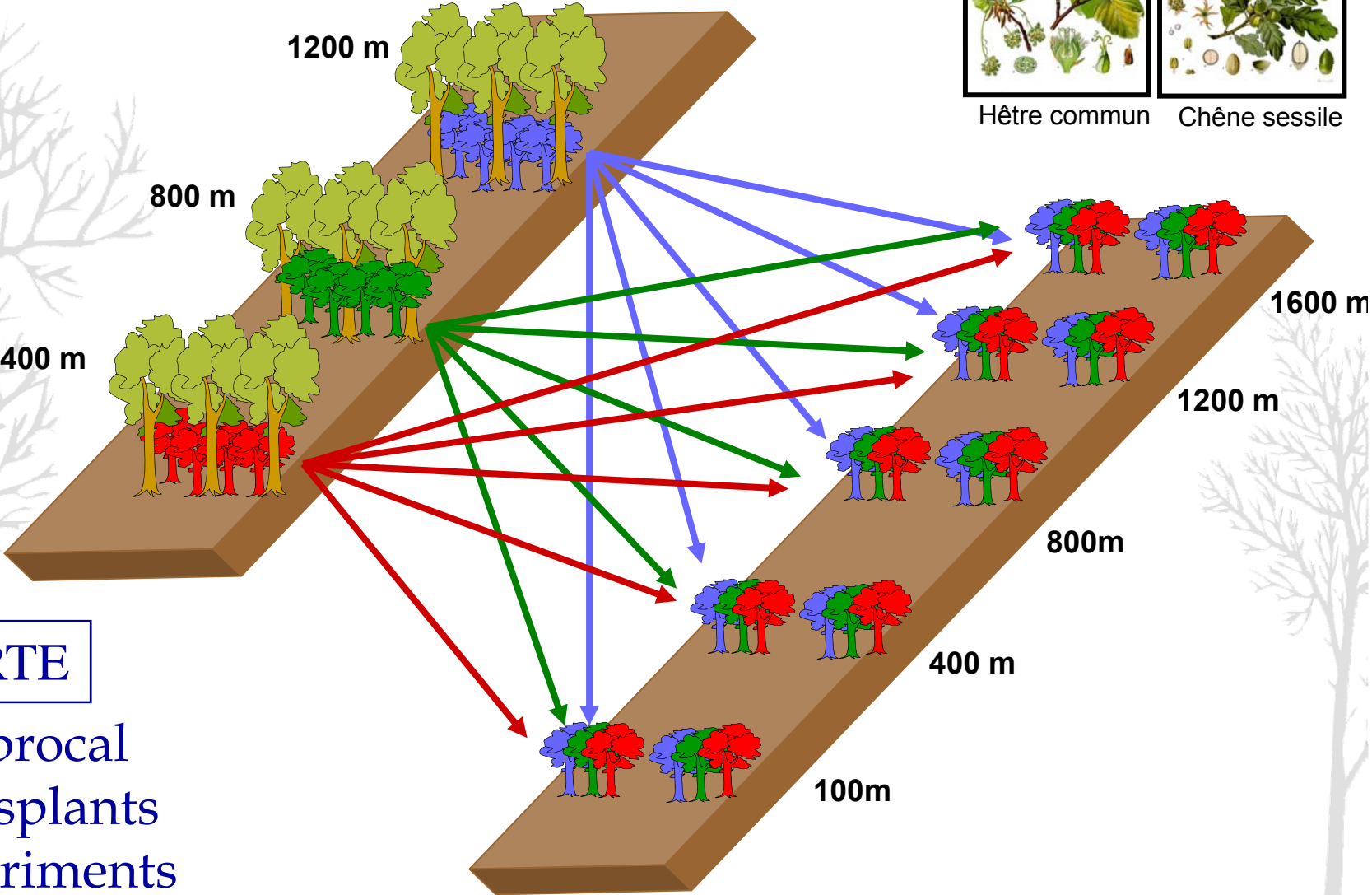
Schlichting & Pigliucci *Phenotypic Evol.*, 1998

# 3. Phenological plasticity

**RTE Design**



Hêtre commun Chêne sessile



RTE

Reciprocal  
Transplants  
Experiments

# 3. Phenological plasticity



*Plateau de Lienz 1600 m*



*Forêt de Laveyron 100 m*



## Mesures phénologiques

- La date de débourrement  
(2007 & 2008)
- La date de sénescence  
(2007 & 2008)

## Mesures dendrométriques

- diamètre (2007 & 2008)
- croissance (2007 & 2008)

## Mesures microclimatiques

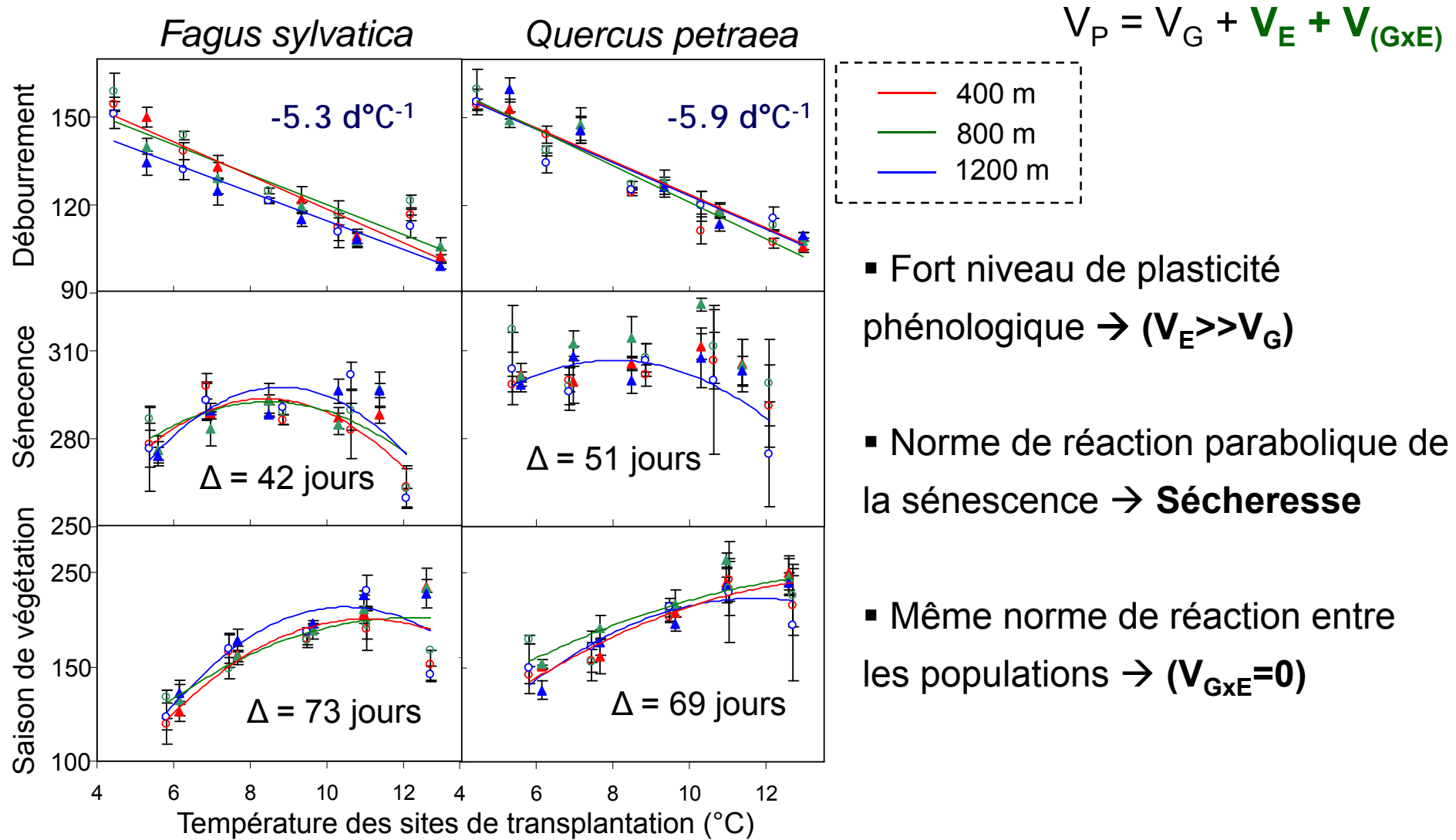
- Température
- Humidité relative

## 2. Plasticité phénotypique

1. M&M

2. Résultats

3. Discussion/Conclusion



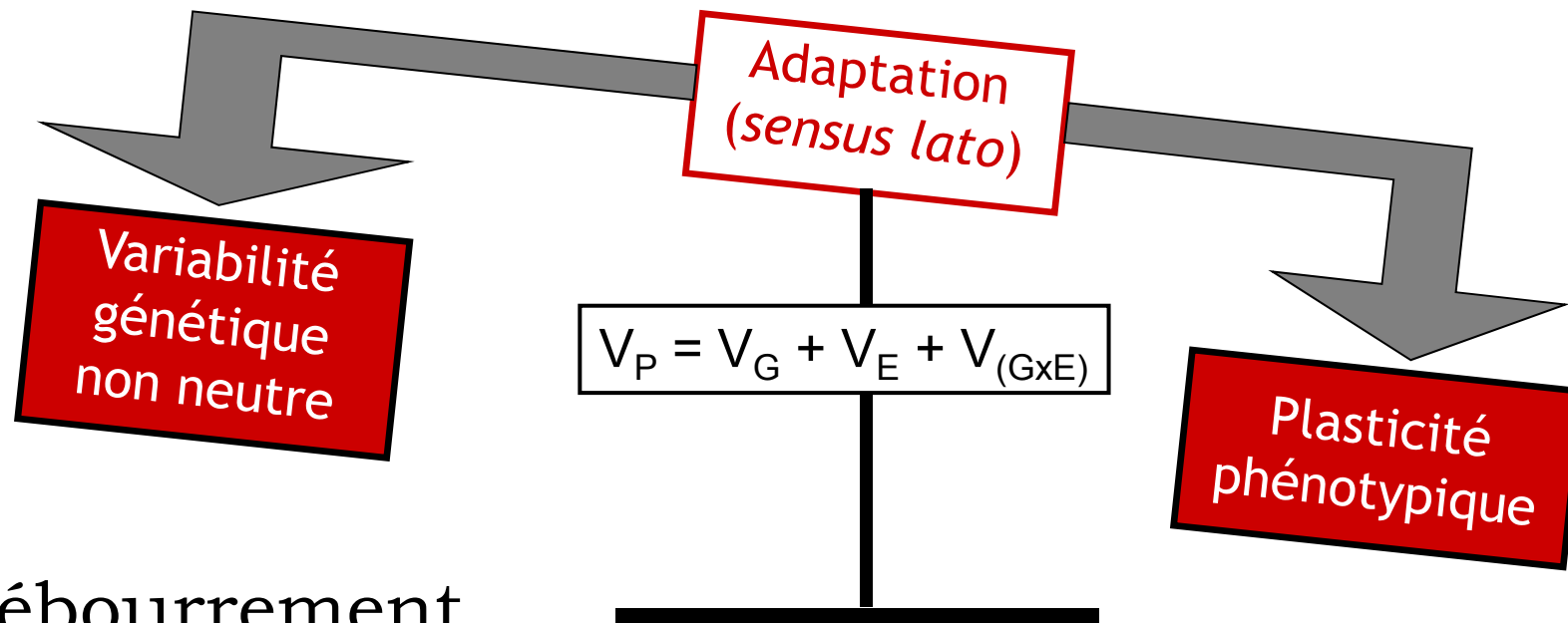
## 2. Plasticité phénotypique

1. M&M

2. Résultats

3. Discussion/Conclusion

### Synthèse capacités adaptatives pour la phénologie



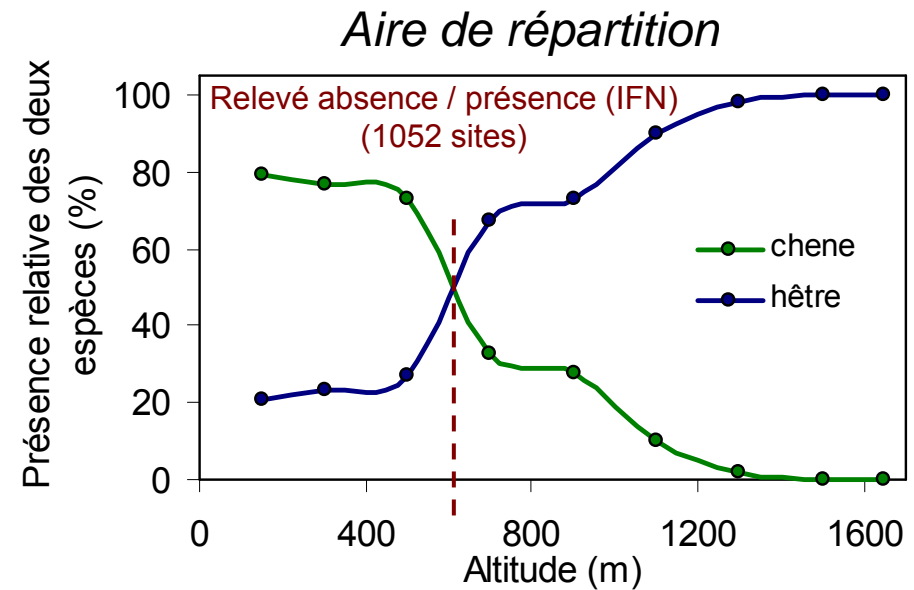
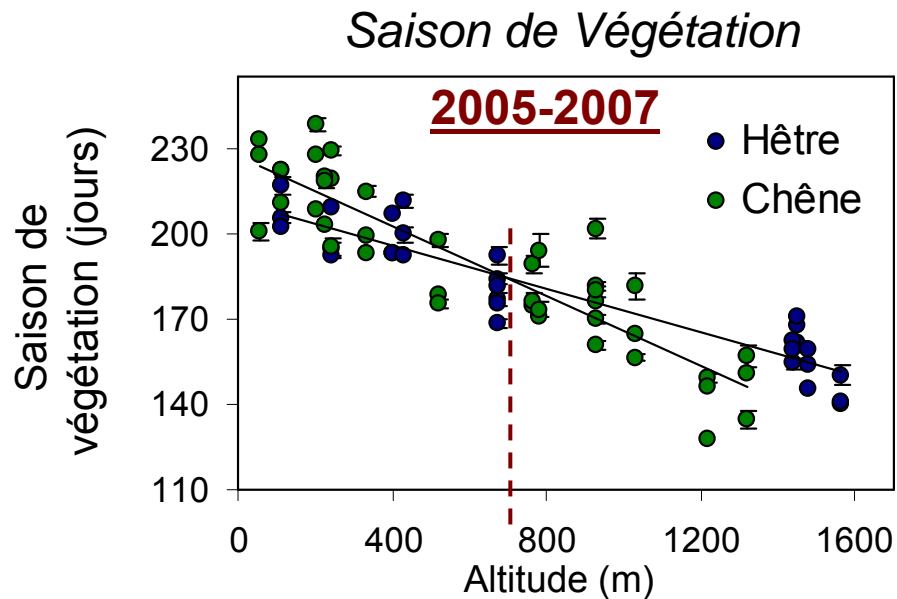
species	Patrons <i>in situ</i> ( $V_P$ )	Différenciation ( $V_G$ )	Plasticité ( $V_E + V_{GxE}$ )
<i>Fagus</i>	-2.1 jour/°C	+ 0.6 jour/°C	-5.3 jour/°C
<i>Quercus</i>	-7.5 jour/°C	- 0.7 jour/°C	-5.9 jour/°C

### 3. Implications sous l'effet du changement climatique

Comment les espèces forestières vont répondre au changement climatique ?

#### 1. Balance compétitive entre le chêne et le hêtre

##### Observations actuelles

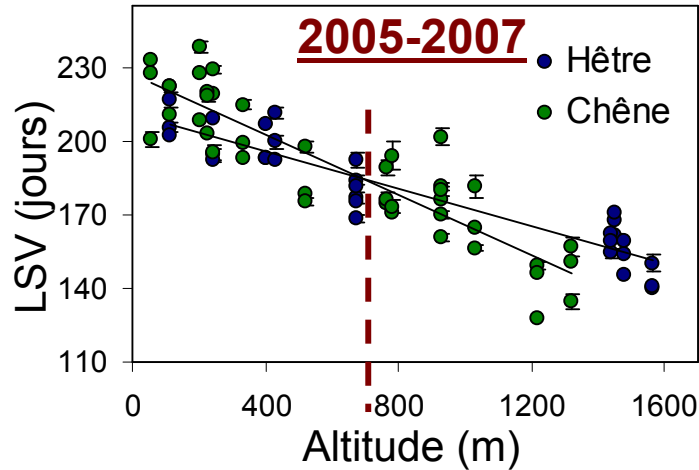


→ Au dessus de 700 m d'altitude, le hêtre a une saison de végétation plus importante et est plus abondant que le chêne

### 3. Implications sous l'effet du changement climatique

Comment les espèces forestières vont répondre au changement climatique ?

#### Observations actuelles



Chêne pourrait être favorisé par un allongement plus important de sa saison de croissance

Mais...

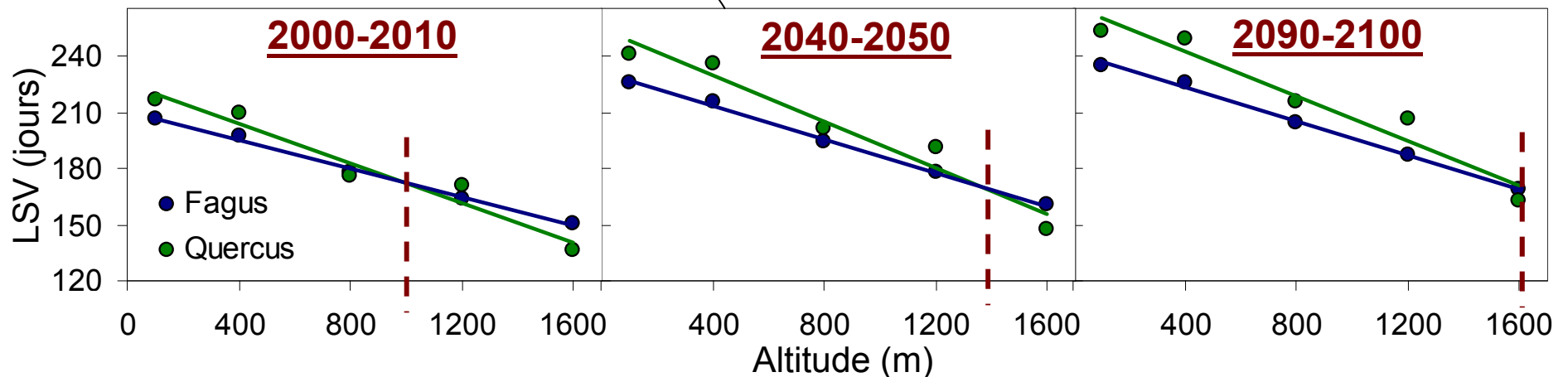
- Augmentation des dommages liés au gel tardif ?

(frost damage hypothesis : Hänninen, 1991)

- Gain en carbone réduit/limité par une sécheresse plus précoce ?

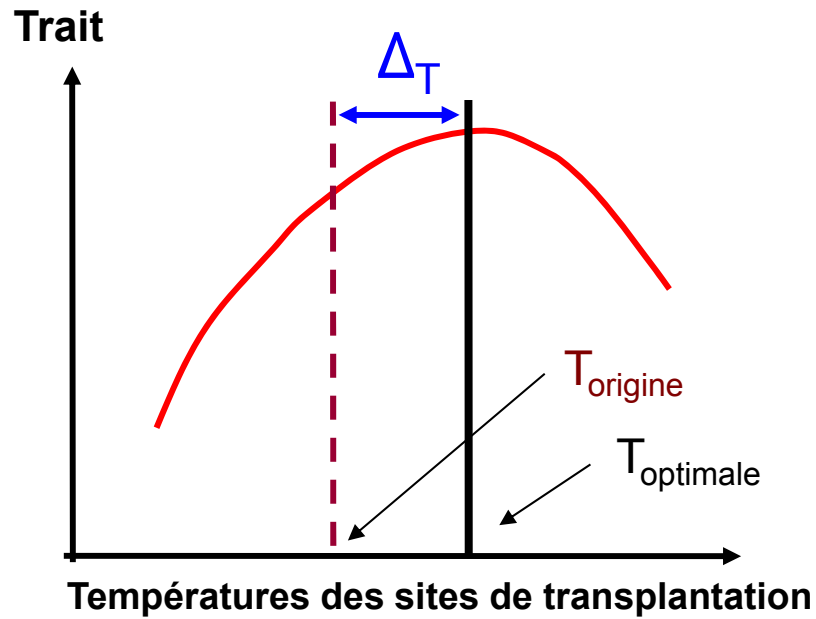
(Davi et al, 2006)

#### Prédictions XXI<sup>ème</sup> siècle

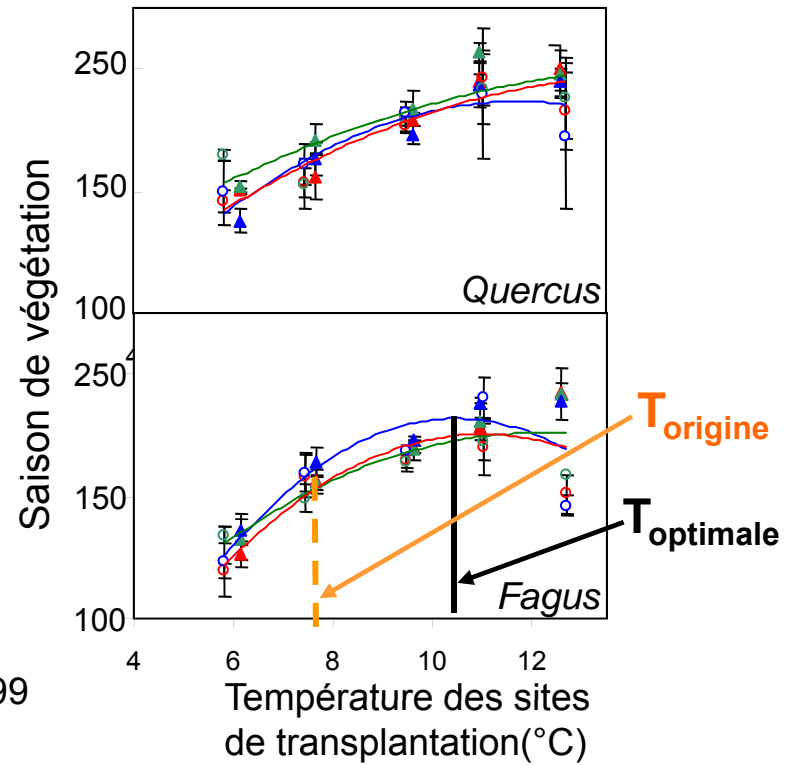


# Réponses prévisibles des arbres au changement climatique ?

## Norme de réaction



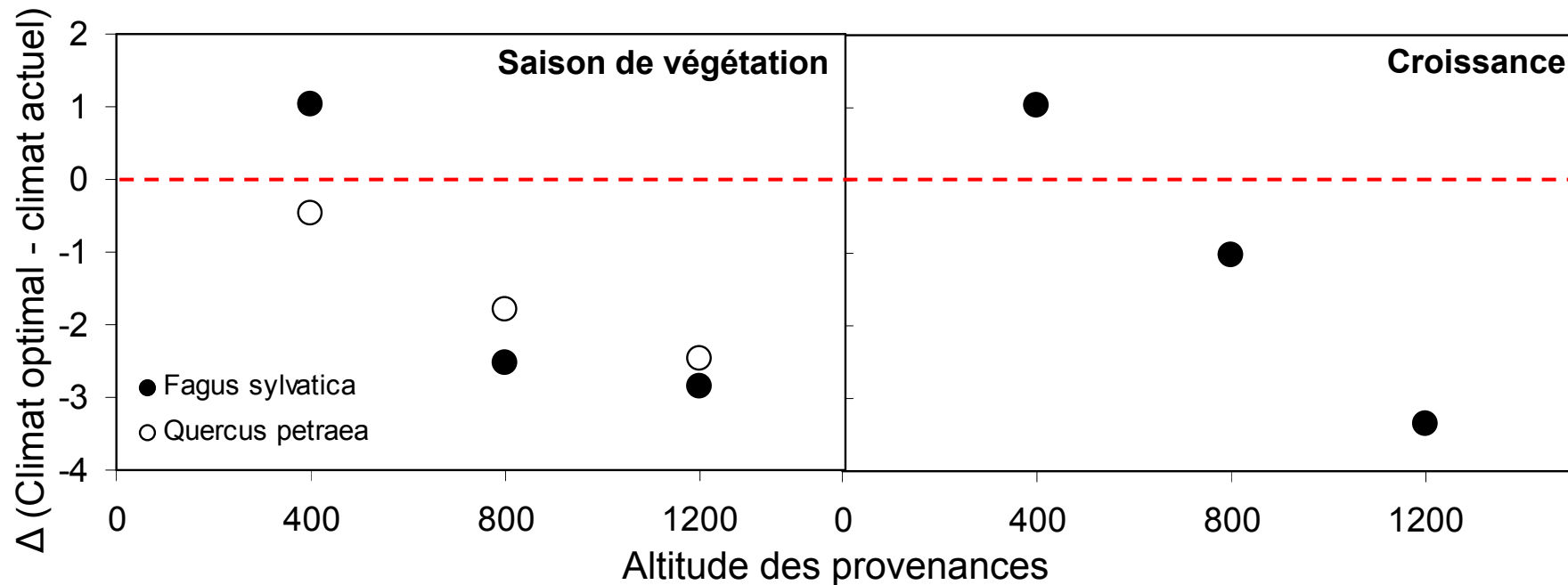
Rehfeldt *et al.*, 2002 ; Rehfeldt *et al.*, 1999



### 3. Implications sous l'effet du changement climatique

Comment les espèces forestières vont répondre au changement climatique ?

#### 2. Optimum de fitness d'une population...



Populations de haute altitude → **Effet positif du changement climatique ?**

Populations de basse altitude → **Effet négatif du changement climatique ?**

# Synthèse & Discussion

## Synthèse

### 1. *Patrons phénologiques*

- Débourrement → Sensibilités phénologiques **différentes entre espèces** (chêne et frêne les plus sensibles) mais **proches au sein d'une espèce**
- Sénescence → clines uniquement chez deux espèces (chêne et Hêtre)

### 2. *Facteurs déterminants*

- Débourrement → **T° printanières** pour toutes les espèces
- Sénescence → **T° froides automnales** chez le **hêtre** et le **chêne**

### 3. *Capacités adaptatives*

- Clines de différenciations génétiques **opposés selon les espèces**
- **Forte plasticité et faible différenciation génétique**