

THÈSE

Présentée à

L'UNIVERSITÉ BORDEAUX 1

ECOLE DOCTORALE : SCIENCES ET ENVIRONNEMENTS

Par

Yann VITASSE

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR

SPÉCIALITÉ : Ecologie évolutive, fonctionnelle et des communautés

**DETERMINISMES ENVIRONNEMENTAL ET GENETIQUE DE LA
PHENOLOGIE DES ARBRES DE CLIMAT TEMPERE**
– *Suivi des dates de débourrement et de sénescence le long d'un gradient
altitudinal et en tests de provenances* –

Soutenue le : 27 Avril 2009

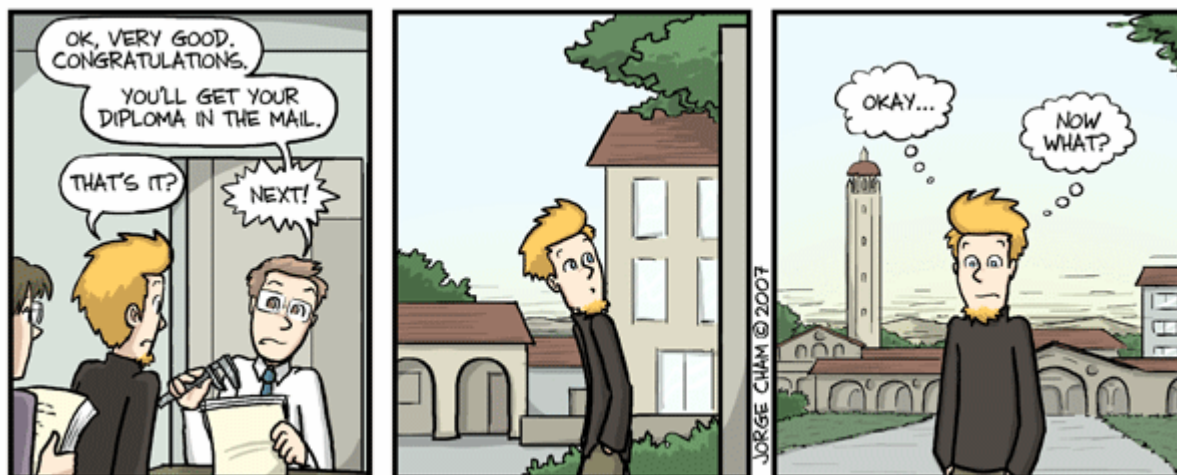
Devant la commission d'examen formée de :

M. KREMER, Antoine	DR INRA Bordeaux	Président
M. DREYER, Erwin	DR INRA Nancy	Rapporteur
M. FADY, Bruno	DR INRA Avignon	Rapporteur
M ^{me} CHUINE, Isabelle	CR CEFE-CNRS Montpellier	Examinatrice
M. DUFRÈNE, Eric	CR CNRS Paris	Examineur

M. MICHALET, Richard
M. DELZON, Sylvain

Pr Université Bordeaux I
MCU Université Bordeaux I

Directeur de Thèse
Co-directeur de Thèse



THIS MARKS THE END OF THE THIRD CHAPTER IN THE PHD SAGA...!

Avant propos

Ce mémoire de doctorat est rédigé sous forme de thèse sur publications. Cette thèse a été financée sur une durée de 3 ans par le ministère de l'enseignement supérieur et de la recherche. Les recherches ont été appuyées par un projet interrégional entre l'Aquitaine et la région Midi Pyrénées, intitulé "Evolution de la Biodiversité des forêts sous l'effet des changements globaux". Ce travail de recherche s'est déroulé au sein de l'UMR BIOGECO (INRA - Université Bordeaux 1) dans l'équipe universitaire d'écologie des communautés à l'université Bordeaux 1.

Remerciements

Est-il possible de mener une thèse à bout sans aide ni soutien ? Au vu de la longueur des remerciements que l'on peut trouver au début de chaque manuscrit de thèse, je vous laisse deviner la réponse... Cette partie est donc essentielle et légitime pour remercier officiellement, comme il se doit, toutes les personnes impliquées dans cet ouvrage, sans qui, vous ne liriez pas ces mots.

En premier lieu, je commencerai par remercier tous ceux qui m'ont aidé sur le terrain tant cette partie a été importante durant cette thèse (pas moins de 258 jours consacrés au terrain durant cette thèse, soit 8 mois $\frac{1}{2}$!!). Alors bien sûr mes premiers remerciements s'adressent à mon fidèle compagnon de terrain, Jean-Marc, le baroudeur infatigable et sa fameuse pâte de coing redonnant le punch après 4 heures de marche en raquettes pour décharger les capteurs météo... Toujours de bonne humeur et disponible pour une virée Pyrénéenne, et toujours équipé en toutes circonstances (cafetière italienne, lampe frontale, crème de marron, couverture de survie pour dormir sans duvet au coin du feu -lac de Biou-Artigues, mai 2005-...). Continuons ce qui concerne les missions Pyrénées, merci à Nicole de l'Hôtel « Le Moderne » pour son accueil, sa gentillesse et pour toutes ces soirées belotte... Un des rares hôtels où l'on peut arriver à pas d'heure, se faire le petit-déjeuner et celui des clients (car on le sait tous, tu n'es vraiment pas du matin !), où l'on peut manger des morilles à la crème ou des cèpes rapportés directement du terrain... Merci à Sandrine, la relève de l'hôtel de Nicole, pour son accueil chaleureux et son humour. Enfin, j'aimerais remercier toutes les personnes qui sont venus me donner un coup de main sur le terrain, notamment au cours des missions de suivi phénologique automnal où l'on se sent parfois très seul sur les sentiers Pyrénéens (quand il y en a !) au beau milieu d'une tempête de grêle ou au fin fond d'un brouillard, cherchant désespérément les chênes accrochés à une falaise après 2 heures de marche.... Je tiens donc à remercier :

Sylvain, notamment pour les inoubliables missions hivernales « hobo » en raquettes (tu te souviens tu avais perdu un genou et moi une cheville après une semaine de marche intense dans une neige bien poudreuse...),

Richard pour tes qualités d'écologue incomparables en milieu montagnard, une des rares personnes capable de repérer du chêne sessile (non pas du pédonculé !) perché sur une falaise à 500 m depuis la route (à 60 km.h⁻¹), où encore de trouver à partir d'une simple carte routière des peuplements de houx ou de hêtre pour les altitudes recherchées (en fonction de la continentalité, du versant et... surtout de son flair !), Merci encore pour ta connaissance du milieu montagnard et ta vision si fine des paysages. Merci également d'avoir initié

l'expérimentation de transplantations in situ ...

Caro pour ta bonne humeur, ton endurance (même si parfois la montée du Pégère tu ne la faisais pas en courant...), ta motivation et bien sûr pour tous ces moments de complicité (combien a-t-on fait de missions ensemble ??),

Elsa pour ta disponibilité, ton souci du travail bien fait, ta motivation (chercher des plants qui ont été recouverts par une bouse de vache est un bon test le 1^{er} jour de ton stage...) et pour tous ces moments partagés sur les spécialités culinaires Pyrénéennes...

Céline pour ton endurance à toute épreuve, au hasard la semaine de transplantation des jeunes semis et l'installation des enclos où il fallait bêcher la molinie sous 35°C ! ou encore pour ton sourire qui nous a permis de sortir d'une situation délicate avec les forestiers...

Henri, pour l'installation des transplantations réciproques ainsi que du common garden de Toulence, merci pour ton souci de rigueur et ta disponibilité.

J'aimerais remercier tous ceux qui m'ont aidé ponctuellement sur le terrain et je vais essayer de ne pas en oublier.... Jérémie, Mimi, Raphaël, Fabien, Charlène, mes parents, Guy, les Lustucrus, Estelle (on se souviendra toujours de notre escalade très verticale au dessus du ravin du lac d'Artouste où on ne pouvait même pas lâcher une main pour ramasser les morilles....), Flo (Tu te souviens on ne trouvait même plus le chemin tellement il y avait de neige et de brouillard...), et ma douce qui a eu le bonheur unique de récolter des faines à la fronde...

Merci aussi à Dominique, ma marraine et Jean-marc pour leur hébergement à Barzun au début de ma thèse (où l'on trouve les meilleurs gâteaux à la broche des Pyrénées...).

Je tiens également à remercier, de manière générale, toute l'équipe de l'unité expérimentale de Toulence pour son accueil et sa gentillesse, en particulier Julien pour son aide précieuse sur le terrain, son sérieux et sa disponibilité et bien sûr Dominique Monty et Marie-Laure (qui n'aura désespérément pas vu de stagiaire masculin) qui m'ont tout de suite mis en confiance et aidé dans la réalisation du test de provenances de Toulence. De la même manière, je souhaiterais remercier l'unité expérimentale de Pierroton, Patrick et Frédéric pour m'avoir fait confiance et permis de mener à bien les tests de transplantations.

Enfin, merci à la Nature pour avoir offert à nos yeux une faune extraordinaire : des chevreuils, des isards, des genettes (une vivante et une morte...) des chauves souris, des milans royaux, des vautours, des marmottes, des écureuils, des couleuvres, des sangsues, des euproctes, des salamandres, des grands lézards verts... et j'en passe ! Sans compter l'exubérante flore Pyrénéenne (fritillaires, ancolies, gentianes, grassettes, orchidées...).

Une fois revenu du terrain, il faut également se sentir bien dans son équipe au laboratoire pour pouvoir travailler le plus efficacement possible. C'est pourquoi, je souhaite tout

d'abord remercier l'équipe d'écologie des communautés dans son ensemble pour son ambiance, sa convivialité et comme l'indique si bien son titre « des communautés », pour ses qualités sociales.

D'une façon plus individuelle, j'aimerais remercier Sylvain, le renard (ou le Pitbull selon l'humeur) sans qui cette thèse n'aurait jamais pris cette tournure, merci pour tes conseils constructifs en particulier pour la rédaction, tes intuitions scientifiques qui s'avèrent le plus souvent très justes, ta confiance (merci de m'avoir confié les TD d'écophysiologie qui m'ont particulièrement intéressé) et surtout merci pour ton encadrement (je sais que beaucoup de thésards n'ont pas la chance d'avoir un directeur aussi présent), mais aussi pour toutes nos discussions scientifiques devant le tableau blanc du bureau ou devant un petit whisky...

Merci Annabel, pour ta disponibilité envers les thésards en détresse... ton altruisme. Et merci pour ... tout un tas de choses ! (tes conseils pour la rédaction, les statistiques, pour remonter le moral etc...)

Blaise, « Austère sur la forme mais absolument pas sur le fond », merci pour tes conseils et ton écoute envers l'enseignement (les TP de bota seront parmi mes meilleurs souvenirs d'enseignement).

Emmanuel, toujours prêt à rendre service et à remonter le moral, merci pour ta joie de vivre, ton humour et ta gentillesse.

Merci aussi à tous ceux avec qui j'ai partagé un café pour parler de science ou d'autres choses : Clém, Jean-Paul, JB, Cassandre (la reine des mots fléchés), Luc, Chantal, Régis, Brice, Caro (encore)....

A Pierroton, je tiens spécialement à remercier celles qui m'ont grandement simplifié la vie au niveau administratif : Annie, Corinne, Véronique et Florence.

Merci aussi à Frédéric Raspail qui m'a montré comment faire vivre une base de données en la nourrissant sans la contrarier...

Maintenant, parlons science....

Bien sûr, je souhaite remercier chaleureusement Richard de m'avoir ouvert les portes de la recherche depuis mon master 2 vers un sujet aussi passionnant et extraordinaire et de m'avoir fait confiance pour mener ce projet à bout.

Je souhaiterais également remercier Antoine Kremer pour ces conseils précieux notamment concernant la diversité génétique,

Concernant la partie modélisation, j'aimerais remercier en premier lieu :

Isabelle Chuine pour sa collaboration entamée dès mon master 2 et son aide précieuse qui m'a permis d'utiliser les modèles phénologiques dans ce manuscrit,

Inaki pour m'avoir expliqué le principe d'optimisation des modèles à la craie...

La team modélisation d'Orsay : Eric, Christophe et Nicolas pour leur réactivité et leur contribution à la partie de modélisation.

Un des moments fort durant cette thèse a été l'obtention d'une bourse pour partir au sud d'Oxford pour un séjour d'un mois au sein de la société Northmouth. Je remercie tout d'abord cette entreprise de m'avoir accueilli et logé. Ensuite, j'aimerais remercier toutes les personnes qui ont contribué à faire de ce voyage une expérience réussite :

Oliver (beer ' brandy et aubépine...),

Gabriel (pour le terrain mais surtout pour m'avoir mis en contact avec Jo).

David Boshier pour avoir organisé une présentation de mes travaux de thèse au sein de l'université d'Oxford,

Michael Morecroft pour nous avoir consacré une après-midi à discuter et faire visiter les dispositifs expérimentaux.

Peter Savill pour m'avoir montré le département forêt de l'université d'Oxford, les pépinières, etc...

Merci aussi à Richard Bradshaw pour son accueil au sein de l'Université de Liverpool et ses conseils pour l'après-thèse...

Et enfin, Jo pour absolument tout le reste du voyage. Merci de m'avoir montré et fait participer aux tests de germination, de m'avoir aidé dans mon projet de rencontre avec les autres chercheurs, merci aussi pour m'avoir fait découvrir une partie du pays de Galles et bien sûr pour les randos...

Merci à Erwin Dreyer et Bruno Fady d'avoir accepté d'être rapporteur de ma thèse, ainsi qu'Eric Dufrêne et Isabelle Chuine d'avoir bien voulu juger de mon travail.

Merci à Vincent pour cette semaine isolée (et c'est un faible mot) à Vanxains « Latisonie » où même le GPS n'était pas capable de trouver l'endroit. Cette semaine isolée du monde a été le déclencheur de la rédaction de ce manuscrit (les signes rencontrés à ce moment là ne trompaient pas...)

Je tiens à remercier mes parents de m'avoir toujours soutenu dans ce que j'entreprenais et surtout de m'avoir donné le goût de la Nature (les nombreuses randos effectuées gamin m'ont probablement conduit vers les nombreuses randos effectuées pour mener cette thèse...).

Et bien sûr, merci à ma douce, Carine qui a enduré mes vacillements psychologiques inhérents à la thèse. Merci de ton soutien permanent, d'avoir su éponger mes doutes, et tout simplement, d'être à mes côtés....

Table des Matières

INTRODUCTION GENERALE	15
OBJECTIFS	45
<i>1^{er} CHAPITRE – LA PHENOLOGIE DES ARBRES – ETAT DE L’ART –</i>	51
1 La phénologie ?	55
2 Le cycle annuel de développement des arbres en climat tempéré	57
3 La phénologie comme indicateur du changement climatique	61
4 Les facteurs endogènes et exogènes qui régulent la phénologie du feuillage	69
5 Modélisation de la phénologie et prédictions futures	80
6 Diversité inter-populationnelle et plasticité de la phénologie	89
<i>2^{ème} CHAPITRE – CADRE D’ETUDE & METHODES UTILISEES</i>	103
1 Cadre d’étude	107
2 Mise en place du suivi in situ et des dispositifs expérimentaux	110
3 Suivis phénologiques	121
4 Modélisation de la phénologie	127
<i>3^{ème} CHAPITRE – PATRONS PHENOLOGIQUES IN SITU</i>	133
<i>4^{ème} CHAPITRE – DETERMINISME ENVIRONNEMENTAL DE LA PHENOLOGIE ET IMPACT DU CHANGEMENT CLIMATIQUE SUR LA LONGUEUR DE SAISON DE VEGETATION</i>	183
<i>5^{ème} CHAPITRE – CAPACITES ADAPTATIVES INHERENTES DES ESPECES</i>	223
<i>6^{ème} CHAPITRE – SYNTHESE ET DISCUSSION</i>	273
1 Patrons phénologiques	275
2 Variables climatiques influençant la phénologie	283
3 Capacités adaptatives inhérentes des arbres	299
CONCLUSION & PERSPECTIVES	317
BIBLIOGRAPHIE	323
ANNEXES	349

Table des Articles

- Article 1** _____ 137
Responses of canopy duration to temperature changes in four temperate tree species: relative contributions of spring and autumn leaf phenology.
 Yann Vitasse, Annabel J. Porté, Antoine Kremer, Richard Michalet and Sylvain Delzon.
Oecologia (2009), 161: 187-198
- Article 2** _____ 161
Leaf phenology sensitivity to temperature in European trees: do within-species populations exhibit similar responses?
 Yann Vitasse, Sylvain Delzon, Eric Dufrêne, Jean-Yves Pontailier, Jean-Marc Louvet, Antoine Kremer and Richard Michalet.
Agricultural and Forest Meteorology (2009), 149: 735–744
- Article 3** _____ 187
Assessing the effects of forecasted climate change on tree phenology of European temperate trees species along an altitudinal gradient.
 Yann Vitasse, Nicolas Delpierre, Christophe François, Eric Dufrêne, Isabelle Chuine, Antoine Kremer and Sylvain Delzon
 En preparation, soumission prevue à *Global Change Biology*
- Article 4** _____ 227
Altitudinal differentiation in growth and phenology among populations of temperate-zone tree species growing in a common garden.
 Yann Vitasse, Sylvain Delzon, Caroline C. Bresson, Richard Michalet and Antoine Kremer.
Canadian Journal of Forest Research (2009), 39: 1-11
- Article 5** _____ 251
Phenological plasticity of oak and beech seedlings along an altitudinal gradient.
 Yann Vitasse, Caroline C. Bresson, Antoine Kremer, Richard Michalet and Sylvain Delzon.
 Soumis à *Journal of ecology*.
- Article 6** _____ 353
Are plant pathogen populations adapted for encounter with their host? A case study of phenological synchrony between oak and an obligate fungal parasite along an altitudinal gradient.
 Marie-Laure Desprez-Loustau, Yann Vitasse, Sylvain Delzon, Xavier Capdevielle, Benoît Marçais and Antoine Kremer.
 Soumis à *Journal of Evolutionary Biology*.

Table des Annexes

Annexe A1 _____ 351

Article 6 *Are plant pathogen populations adapted for encounter with their host? A case study of phenological synchrony between oak and an obligate fungal parasite along an altitudinal gradient.*

Marie-Laure Desprez-Loustau, Yann Vitasse, Sylvain Delzon, Xavier Capdevielle, Benoît Marçais and Antoine Kremer.

Soumis à *Journal of Evolutionary Biology*.

Annexe A2 _____ 375

Caractéristiques des espèces étudiées

Annexe A3 _____ 383

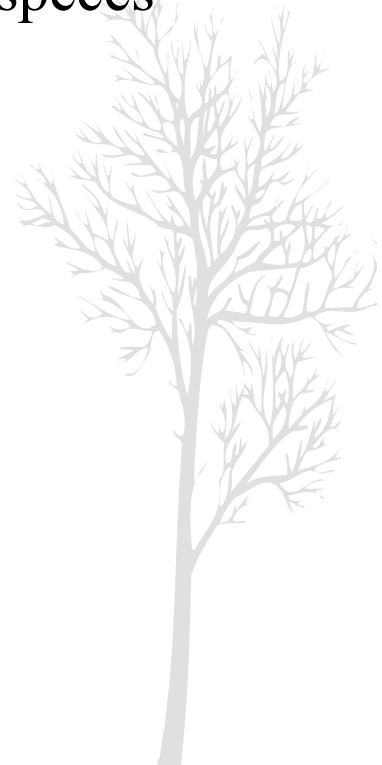
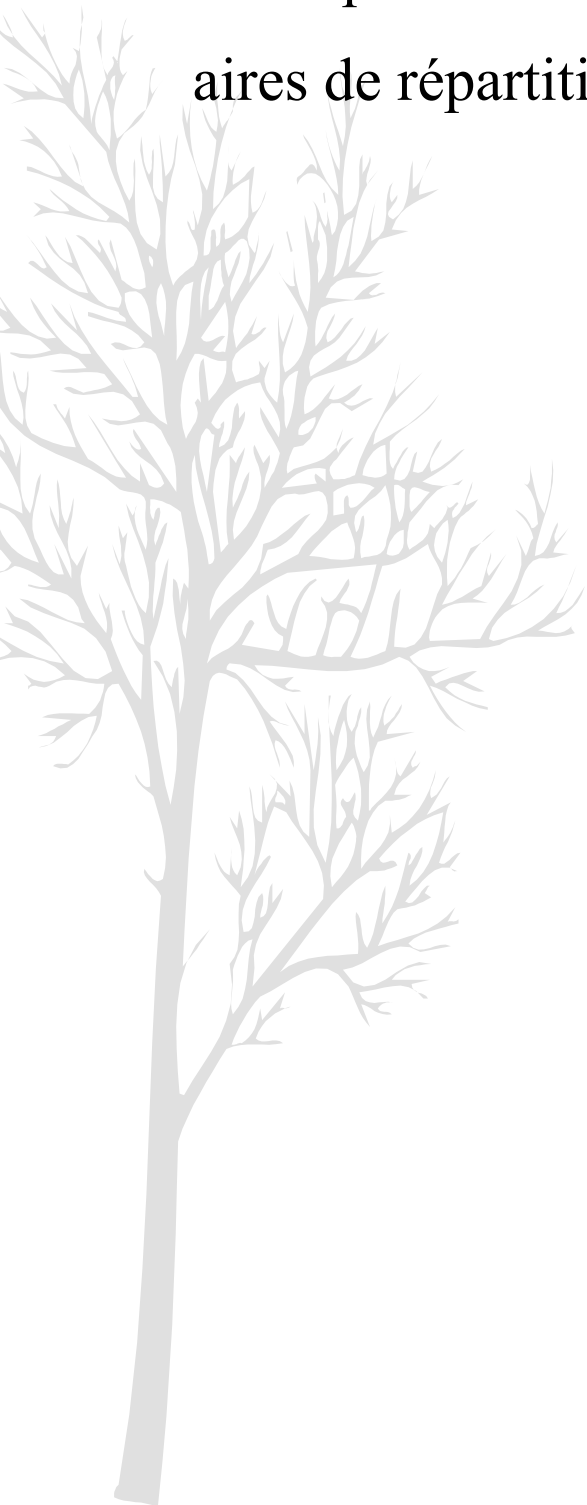
Evolution du climat avec altitude

Annexe A4 _____ 391

Compte rendu de mon expérience de monitorat (2006-2008)

INTRODUCTION GENERALE

- Impact des changements climatiques sur les
aires de répartition et la phénologie des espèces -



*“ De toutes les circonstances qui influent sur l’habitation des plantes,
la température est sans contredit la plus essentielle ”*

Lamarck, de Candolle, Flore française, 1805

LES CHANGEMENTS CLIMATIQUES DU QUATERNAIRE ONT FAÇONNÉ LES AIRES DE RÉPARTITION DES ESPÈCES

Depuis leur apparition, les espèces végétales ont subi plusieurs fois des changements climatiques importants causés principalement par des variations de l'orbite terrestre (Hewitt 2004). Les espèces forestières actuelles seraient apparues avant le quaternaire (Manos et al. 1999, Denk et al. 2002) et ont su par conséquent, faire face aux variations climatiques importantes qui marquent cette période ; notamment l'alternance de phases de glaciation et de phases interglaciaires marquées par de fortes variations de température, de précipitations et de concentration en CO₂. La principale réponse des espèces à ces variations climatiques (et la plus documentée) a été la migration* qui a entraîné de profondes modifications de leur aire de répartition. Dans l'hémisphère Nord, la végétation s'est ainsi réfugiée aux latitudes méridionales durant les périodes glaciaires, et a recolonisé l'Europe, l'Amérique du Nord et l'Asie au cours des périodes interglaciaires. Les migrations chez les plantes sont le résultat d'une dispersion de graines passives et d'un établissement des plantules dans les sites où les conditions le permettent (Lortie et al. 2005). En réponse à ces variations climatiques, les espèces ont donc migré vers des zones « refuges » pendant les phases de glaciation ou vers de nouvelles zones pendant les phases post glaciaires (également appelées phases de recolonisation) (Davis and Shaw 2001, Petit et al. 2003). La présence de barrières géographiques en Europe, notamment la chaîne alpine et la mer Méditerranée, a conduit à l'élimination de nombreuses espèces sur le continent européen, principalement au cours des premières glaciations (-2.4 à -1.7 millions d'années) (Kremer 1994). L'aire de répartition actuelle des végétaux est ainsi fonction de l'état de la végétation au moment du maximum glaciaire et de la reconquête au moment du réchauffement, sans oublier l'influence récente mais non négligeable de l'homme (Bradshaw 2004), et bien sûr les conditions environnementales actuelles et les interactions biotiques (Lortie et al. 2004).

Les études basées sur la palynologie, les macrofossiles et plus récemment les études phylogéographiques, c'est-à-dire basées sur une comparaison de la distribution géographique des variants génétiques, ont permis de recréer les migrations latitudinales et altitudinales des arbres en Europe, depuis les aires de refuges et les glaciers (Brewer et al. 2002; McLachlan and Clark 2004; Petit et al. 2004). Certains patrons de migrations se sont opérés à l'échelle

* La migration à l'échelle d'une espèce est définie comme un changement directionnel de son aire de distribution (Thuiller et al. 2008).

globale au cours des 25000 dernières années, c'est-à-dire que l'aire entière de répartition d'une espèce s'est déplacée vers de nouvelles latitudes alors que dans d'autre cas la migration s'est opérée à partir de zones refuges qui se sont développées progressivement. Par exemple, une étude basée sur les macrofossiles montre que les populations de *Pinus banksiana* et *Pinus resinosa* situées en limite sud d'aire de répartition aux Etats Unis s'étaient éteintes au début de l'holocène alors que les populations situées au Nord de l'aire ont progressées résultant en un déplacement latitudinal de toute l'aire de répartition (Jackson et al. 1997, Jackson et al. 2000). Des données palynologiques en Amérique du Nord révèlent la même tendance pour l'épicéa (*Picea* spp), tandis que la migration s'est opérée à partir de zones refuges qui se sont développées progressivement pour le genre *Quercus* (Jacobson et al. 1987) (Figure 1).

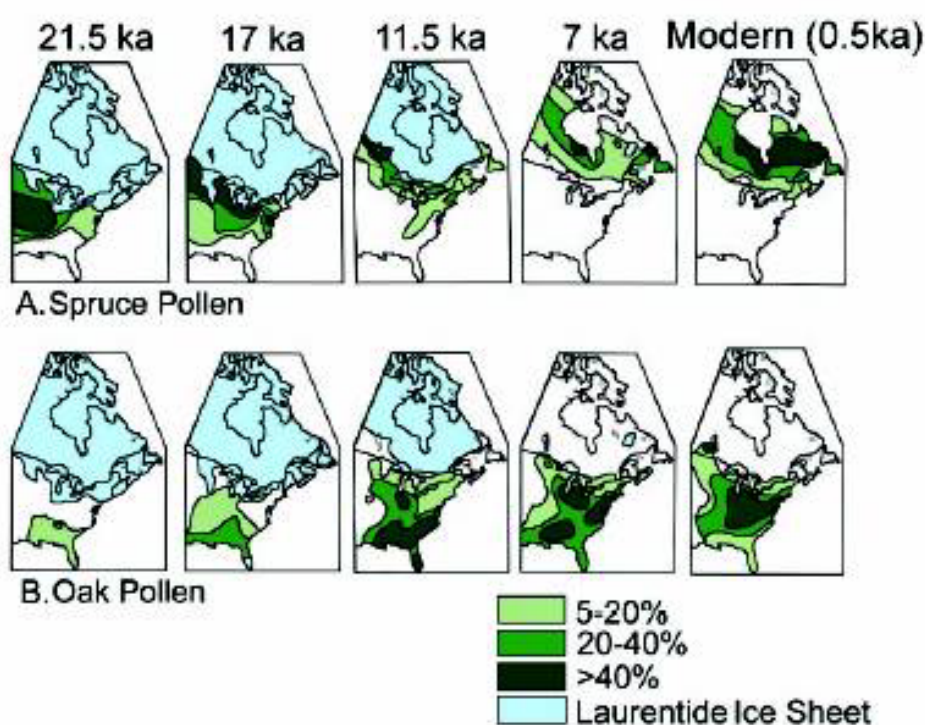


Figure 1: Evolution des aires de répartition de l'épicéa (A) et du genre *Quercus* (B) au Nord Est de l'Amérique du Nord au cours des 22000 dernières années.

Les aires de répartition ont été calculées à partir du pourcentage de pollen retrouvé dans les sédiments. La glace continentale est représentée en bleu et les proportions de pollen sont représentées avec différentes nuances de vert. D'après Jacobson et al. (1987).

En Europe, la palynologie montre que la colonisation post glaciaire des chênes s'est déroulée du Sud vers le Nord de l'Europe (Figure 2). Parallèlement, les études phylogéographiques ont permis d'étudier plus précisément les différentes voies de colonisation empruntées par différents taxons durant cette phase de réchauffement. Ainsi Petit et al. (2002) en utilisant l'ADN chloroplastique des chênes (ADN uniquement transmis par la mère) ont réussi à reconstruire les routes de migrations des chênes en Europe en mettant en

évidence les haplotypes majoritaires (variants génétiques ayant dérivés les uns des autres par mutations) (Figure 3).

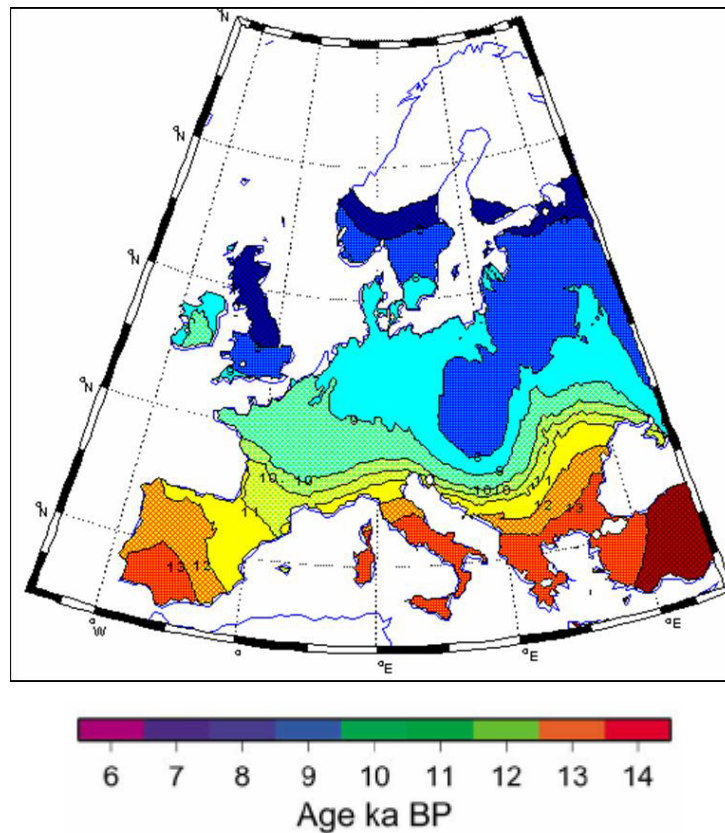


Figure 2 : Migration post-glaciaire des chênes à feuilles caduques en Europe.

Les cartes, basées sur la première apparition des chênes à feuilles caduques dans les diagrammes polliniques, ont été construites par tranche de 1000 ans, depuis -14000 (couleur rouge) jusqu'à -8000 ans (couleur bleu), chaque tranche étant représentée par des couleurs différentes (extrait de Brewer et al. 2002).

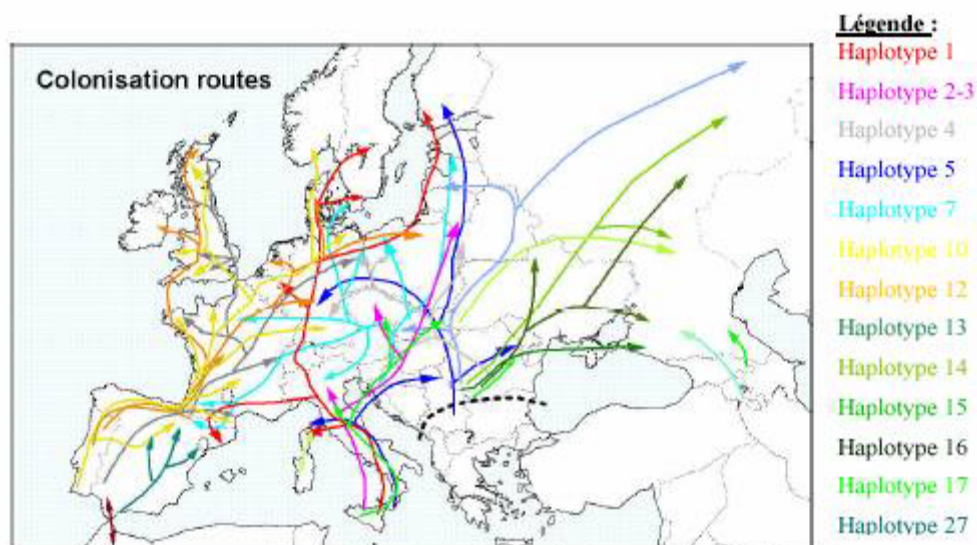


Figure 3 : Routes de colonisation des principaux haplotypes d'ADN chloroplastique de chênes en Europe (Extrait de Petit et al. 2002).

Enfin, une étude basée sur les macrofossiles a permis de comparer les aires de répartition altitudinale de différentes espèces ligneuses au cours de la dernière glaciation avec leur répartition actuelle (Huntley and Webb 1988). Ces données révèlent que la migration en réponse à un changement climatique a été très variable selon les taxons, certains ont progressé vers des altitudes supérieures alors que d'autres, moins nombreux, ont migré vers des altitudes inférieures (Figure 4). Ces différences de réponses entre les taxons résultent probablement de modifications des interactions entre les espèces co-existantes dans une même communauté causées par des différences de sensibilités des espèces face aux contraintes environnementales. Cette étude souligne la complexité de la réponse possible des espèces suite à un changement environnemental et suggère que le réchauffement climatique actuel pourrait avoir un impact plus ou moins marqué selon les espèces.

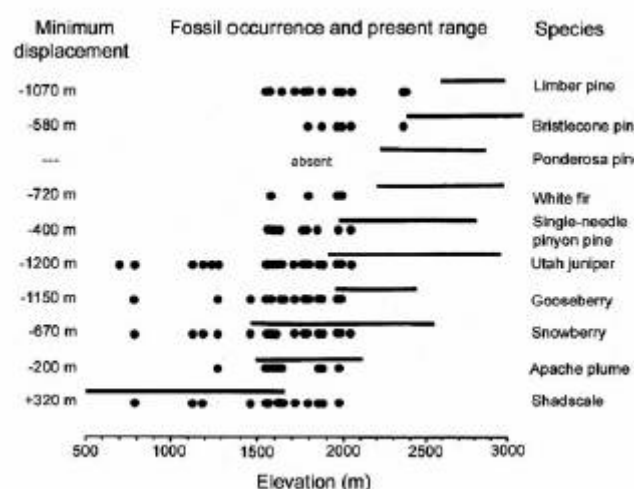


Figure 4 : Changements de répartition altitudinale de 10 espèces ligneuses dans les montagnes de “Sheep Range” dans le Nevada au cours du dernier réchauffement post-glaciaire.

Les cercles noirs représentent la répartition altitudinale durant la dernière glaciation et les lignes noires, la répartition actuelle. L'intensité du changement altitudinal et la direction de ce changement sont différentes pour chaque espèce (extrait de Huntley and Webb III 1988).

La vitesse de migration de la dernière recolonisation post glaciaire des essences forestières est actuellement estimé à un peu moins de 100 m par an (Aitken et al. 2008). Cependant ce taux de migration est très variable selon les époques, la topographie et les espèces considérées. Par exemple, la Figure 2 montre qu'en moins de 6000 ans, l'Europe entière a été colonisée par les chênes à feuilles caduques, avec des variations importantes de vitesse selon les époques. De plus, les zones montagneuses, comme ici la chaîne des Alpes ralentissent considérablement la vitesse de migration en créant des barrières topographiques. Le contexte actuel de réchauffement global pose à nouveau la question de la capacité

d'adaptation* des espèces longévives comme les arbres en un temps aussi court. En effet, l'intensité (Δ /unité de temps) des changements climatiques annoncés n'a jamais été atteinte depuis le dernier réchauffement post glaciaire. De plus, parallèlement au réchauffement climatique, les arbres sont actuellement confrontés à une réduction de leur habitat qui est le résultat d'une fragmentation progressive mais extrêmement rapide engendrée par les activités anthropiques. Cette conséquence du changement global, renforce la pression de sélection naturelle et limite les flux de gènes tout en freinant les capacités de migration des essences forestières (Hampe and Petit 2005, Eriksson et al. 2006). Les arbres répondront-ils par migration et/ou adaptation à un changement climatique aussi rapide ?

* A noter que le terme « adaptation » est ici utilisé au sens large, c'est-à-dire comme le résultat de divers processus permettant à un individu de survivre au nouvel environnement. La plasticité phénotypique dans le cadre du réchauffement climatique peut ainsi être considéré ici comme une adaptation.

CHANGEMENT CLIMATIQUE ACTUEL ET REPONSES POSSIBLES DES ESPECES

La « nouveauté » du changement climatique en cours par rapport à ceux passés est d'une part la vitesse à laquelle il se produit et d'autre part son origine anthropique. Dans son dernier rapport, le Groupe Intergouvernemental sur l'Evolution du Climat (GIEC) montre que la température moyenne du globe a augmenté de plus de 0.74 °C au cours des 100 dernières années (1906-2005, Figure 5). Ce réchauffement résulte en grande partie des émissions croissantes en gaz à effets de serre (GES) imputables aux activités anthropiques. En conséquence, que ce soit sur les continents ou dans les océans, on observe un réchauffement croissant de l'air et de l'eau depuis le début du XX^{ème} siècle (Figure 5). Les signes du réchauffement sont particulièrement alarmants à l'échelle humaine : 11 des 12 dernières années (1995-2006) se classent parmi les 12 années les plus chaudes à l'échelle mondiale depuis que l'on sait mesurer la température de manière fiable (depuis 1850).

Les projections futures basées sur des modèles de circulation générale atmosphérique (MCGAs) prévoient une augmentation de température moyenne comprise entre 1.8°C et 4.0°C entre la fin du siècle précédent et la fin de ce siècle selon les scénarios socio-économiques envisagés (Figure 6).

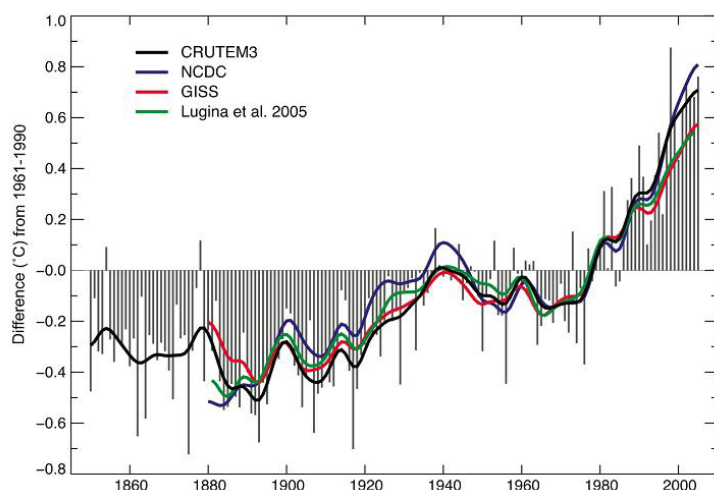


Figure 5 : Anomalies de la température annuelle globale de l'air (°C) de 1850 à 2005 par rapport aux moyennes établies de 1961 à 1990.

Les courbes lisses sont des moyennes flottantes avec un pas de temps de 10 ans. La courbe noire obtenue par le CRUTEM3 est comparée aux données issues de NCDC (Smithand Reynolds, 2005; courbe bleu), de GISS (Hansen et al., 2001; courbe rouge) et de Lugina et al. (2005; courbe verte). (adapté de Brohan et al. 2006)

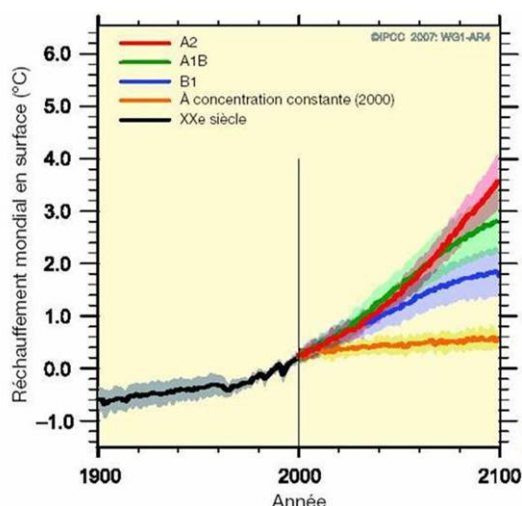


Figure 6 : Estimation du réchauffement de la surface de l'air d'ici à 2100.

Les lignes en traits pleins correspondent à des moyennes globales multi-modèles du réchauffement en surface (relatif 1980-1999) pour les scénarios A2, A1B et B1, indiqués comme le prolongement des simulations du XXème siècle. Les zones ombrées matérialisent les écarts types en plus et en moins des moyennes annuelles pour les différents modèles. La ligne orange représente l'expérience dans laquelle les concentrations étaient maintenues constantes par rapport aux valeurs de 2000 (Extrait du Rapport I de l'IPCC 2007)

Face à ce réchauffement climatique rapide, trois possibilités de réponse des espèces végétales (et animales) sont possibles : (i) soit, elles peuvent migrer vers des latitudes plus froides ou des altitudes plus élevées (Penuelas and Boada 2003; Thuiller et al. 2008; Walther et al. 2002), (ii) soit elles peuvent s'éteindre (extinction), ou disparaître localement (extirpation) en particulier dans les zones les plus chaudes de leur aire de répartition (Root et al. 2003, Hamrick 2004, Thomas et al. 2004, Jump and Penuelas 2005, Thomas et al. 2006, Aitken et al. 2008), (iii) soit elles peuvent réussir à se maintenir grâce à leur capacité adaptative inhérente (Davis and Shaw 2001; Hamrick 2004). De nombreuses études se sont intéressées aux migrations potentielles ainsi qu'aux risques d'extinction locale des populations d'arbres face au réchauffement, notamment à travers des travaux de modélisation ; tandis que peu de données existent sur les capacités adaptatives inhérentes des populations qui pourraient leur permettre de se maintenir dans leur milieu en particulier au niveau des marges chaudes des aires de répartition des espèces.

■ *Migrations / Extinctions locales*

Basé sur les changements d'aire de répartition du dernier réchauffement postglaciaire révélés par les études palynologiques et génétiques, la migration des espèces est la réponse la plus attendue face au réchauffement climatique en cours. Cependant, les réponses des espèces face au réchauffement seront probablement très différentes selon la zone de l'aire de répartition considérée. En effet, alors qu'au niveau de la limite « froide » d'aire de répartition des espèces (latitude ou altitude), les modèles prévoient des expansions de l'aire occupée via des processus de colonisation de nouveaux milieux devenus *a priori* favorables, au niveau de

la limite « chaude », les modèles prévoient des extinctions locales de population (Solomon and Kirilenko 1997, Thomas et al. 2004, Jump and Penuelas 2005, Schwartz et al. 2006, Thomas et al. 2006, Morin et al. 2008). Pour plus de clarté, nous nous efforcerons de regrouper schématiquement les réponses observées et attendues en terme de migration et d'extinctions locales selon deux zones distinctes, les marges « chaudes » et les marges « froides » de l'aire de répartition des espèces.

- Marges froides (« leading edge »)

Des études récentes rapportent des déplacements d'aire de répartition de certaines espèces à la fin du XX^{ème} siècle. Ainsi, dans l'hémisphère Nord, des migrations vers les hautes latitudes ont été documentées au cours des dernières décennies pour de nombreux taxons, comme par exemple les papillons qui semblent très sensibles au décalage des isothermes (Parmesan et al. 1999), les moustiques (Epstein et al. 1998), les plantes (Sturm et al. 2001), ou encore les oiseaux (Thomas and Lennon 1999, Crick 2004). Une méta-analyse regroupant différents taxons a estimé qu'en moyenne la limite de répartition des espèces s'était déplacée vers le nord de 6.1 km par décennie depuis 1950 (Parmesan and Yohe 2003).

Des changements altitudinaux ont aussi été observés en particulier chez les végétaux (Malanson 2001, Walther 2004, Lenoir et al. 2008). La limite de répartition des espèces herbacées alpines s'est ainsi élevée en altitude de 8 à 10 m par décennie depuis 1940 dans les Alpes (Grabherr et al. 1994) allant jusqu'à 24 m par décennie selon une autre étude (Parolo and Rossi 2008). Une étude récente basée sur 171 espèces forestières du sous bois, montre une remontée de ces espèces dans les massifs montagneux d'Europe de l'Ouest d'environ 29 mètres par décennies au cours du XX^{ème} siècle (Lenoir et al. 2008). Chez les arbres, certaines études montrent une relative stabilité de la limite altitudinale supérieure (« treeline ») au cours des dernières décennies (Wardle and Coleman 1992, Butler et al. 1994, Cuevas 2000, Masek 2001, Cuevas 2002, Klasner and Fagre 2002) mais souligne l'augmentation de densité de ces forêts dans ces zones, alors que d'autres études détectent une augmentation significative de cette limite en relation avec une augmentation générale des températures (Meshinev et al. 2000, Kullman 2002, Tableau 1). Ainsi, une élévation de la limite altitudinale est observée chez *Populus tremuloides* dans les Montagnes Rocheuses (Elliott and Baker 2004), chez *Picea glauca* en Alaska (Lloyd and Fastie 2003), et chez *Pinus sylvestris*, *Sorbus aucuparia*, *Picea abies*, *Betula pubescens*, et *Salix spp*, en Scandinavie, avec des remontées altitudinale allant de 120 à 375 m au cours de la deuxième moitié du XX^{ème} siècle (Kullman 2002).

-Marges chaudes (« rear edge »)

Une remontée altitudinale des espèces est également observée dans ces zones, par exemple le hêtre (*Fagus sylvatica*) est remonté de 70 mètres en Catalogne en l'espace de 50 ans (Penuelas and Boada 2003). Les études paléontologiques vont par ailleurs dans le même sens : durant les périodes de réchauffement climatiques rapides, les extinctions de populations étaient beaucoup plus fréquentes au niveau de ces marges Sud des aires de répartition (Davis and Shaw 2001). Par ailleurs, les extinctions sont plus probables dans la zone de marge chaude de leur aire de répartition (« rear edge ») car ces populations sont généralement isolées, fragmentées avec une diversité génétique faible (Jump and Penuelas 2005, Willi et al. 2006) et un fort degré de différenciation génétique, réduisant leur capacité d'adaptation (Hampe and Petit 2005). De plus, contrairement aux populations vivant dans les marges froides, les populations des marges chaudes ne bénéficient pas de flux de gènes « favorables », c'est-à-dire provenant de populations vivant déjà dans un milieu plus chaud. Ainsi, au niveau de ces marges chaudes, les capacités adaptatives inhérentes des populations pourraient ne pas être suffisantes pour garantir leur pérennité face à la rapidité du changement climatique.

En outre, les modèles prédisent un risque d'extinction accru chez les espèces présentant des aires de distribution réduites (Schwartz et al. 2006, Ohlemuller et al. 2008). Ce risque d'extinction prédit au niveau des marges chaudes des aires de répartition des espèces est, à l'heure actuelle, essentiellement basé sur des travaux de modélisation et très peu d'observations permettent de vérifier cette tendance, particulièrement chez les végétaux. En effet, alors que certaines études mettent en évidence des extinctions locales des populations de certains taxons comme les papillons ou les oiseaux (Parmesan 2006), encore très peu d'études montrent une extinction chez des populations végétales. Cependant, des études récentes suggèrent que le changement climatique a d'ores et déjà conduit à des extinctions ou des baisses démographiques au niveau des populations localisées en marge de la limite chaude de leur aire de répartition (Penuelas and Boada 2003, Lesica and McCune 2004, Hampe 2005, Lavergne et al. 2005, Lavergne et al. 2006, Foden et al. 2007). D'autre part, dans l'hémisphère Nord, on observe que pour beaucoup de taxons, les populations situées en marge sud de leur aire de répartition se maintiennent, ce qui suggère que leur capacité d'adaptation au changement climatique en cours est pour l'instant suffisante (Parmesan 2006). La première explication est que le réchauffement climatique est peut-être encore trop récent pour engendrer des extinctions locales chez les arbres qui ont une forte capacité à résister à d'importantes variations climatiques (variations interannuelles fortes de leur milieu). D'autre

part il n'existe qu'un petit nombre d'études focalisées sur l'impact du changement climatique au niveau des marges chaudes où les risques d'extinctions locales sont plus probables (Hampe and Petit 2005). Ceci pourrait en partie expliquer pourquoi encore très peu de données de terrain mettent en évidence des extinctions locales chez les végétaux.

Il est cependant important de comprendre que la réponse attendue des espèces au réchauffement global en terme de migration et d'extinction locale peut être considérée comme les deux facettes d'un même problème. En effet, au niveau de la limite chaude de l'aire de répartition, la perte de surface occupée par l'espèce est causée par l'extinction des populations existantes alors que de l'autre côté de l'aire de distribution de l'espèce, la migration est le résultat de la colonisation de nouvelles populations qui ont échappées à l'extinction (Thuiller et al. 2008).

En résumé, un grand nombre de modèles permettant de prédire les aires de répartition des espèces existent et s'accordent globalement à dire que le réchauffement climatique entraînera des modifications des aires de répartition des espèces par des processus de migrations au niveau des marges froides et d'extinctions locales au niveau des marges chaudes. De plus en plus d'observations confirment les migrations attendues au niveau des marges froides en révélant des expansions des populations localisées dans ces zones, en particulier au niveau de leur limite altitudinale. En revanche, au niveau des marges chaudes des aires de répartition des espèces, il existe encore très peu de données de terrain qui mettent clairement en évidence des changements démographiques des populations végétales imputables au réchauffement climatique en cours. L'essentiel de cette hypothèse est donc fondé sur des travaux de modélisation

Tableau 1 : Synthèse bibliographique des données concernant les variations altitudinales de la limite supérieure des arbres (« treeline »).

ESPECES	ZONE GEOGRAPHIQUE	PERIODE	CHANGEMENT DE LA LIMITE		REFERENCES
			ALTITUDINALE	SUPERIEURES DES ARBRES	
<i>Nothofagus pumilio</i>	Chili	≈1850-2000		+ 10 m	Cuevas 2000 et Cuevas 2002
<i>Picea glauca</i>	Canada (Nord Ouest)	≈1850-1990		+ 10-20 m	Szeicz and MacDonald 1995
Forêt mixte fermée	Russie (Nord de l'Oural)	1910-2000		+ 35 m	Shiyatov et al. 2007
3 <i>Nothofagus</i> sp et <i>Prumnopitys ferruginea</i> <i>Betula pubescens</i> , <i>Sorbus</i> <i>aucuparia</i> , <i>Picea abies</i> , <i>Pinus</i> <i>sylvestris</i> , <i>Salix</i> sp., <i>Acer</i> <i>platanoides</i>	Nouvelle Zélande	≈1930-1990		+ 5-9 m	Wardle and Coleman 1992
<i>Fagus sylvatica</i>	Suède	≈1950-2000		+ 120-375 m	Kullmann 2002
<i>Eucalyptus pauciflora</i> , <i>Eucalyptus stellulata</i>	Espagne	≈1945-2000		+ 70 m	Penuelas and Broadia 2003
<i>Pinus peuce</i>	Australie	≈1967-2000		jusqu'à + 15 m	Wearne and Morgan 2001
<i>Abies lasiocarpa</i> , <i>Pinus</i> <i>flexilis</i> , <i>Pinus albicaulis</i> , <i>Picea engelmannii</i> , <i>Larix</i> <i>lyallii</i>	Bulgarie	≈1970-2000		130-340 m	Meshinev et al. 2000
<i>Abies lasiocarpa</i>	Etats-Unis (Montana)	≈1972-1992		0	Butler et al. 1994
Principalement <i>Larix sibirica</i>	Etats-Unis (Montana)	≈1950-2000		0	Klasner and Fagre 2002
<i>Abies procera</i>	Russie (Nord de l'Oural)	≈1900-2000		+ 20-60 m	Devi et al. 2008
	Etats-Unis (Orégon)	≈1960-1990		+10 m	Magee and Antos 1992

Limites des modèles de prédiction des aires de répartition des espèces

Les modèles utilisés pour prédire les aires de répartition des espèces sont à prendre avec beaucoup de précaution car ils comportent certaines limites. Les prédictions de changements de répartition des espèces s'appuient principalement sur deux approches de modélisation (Thuiller et al. 2008). La première approche est une approche statistique et se base sur la théorie des niches (« niche-based models »). Ces types de modèles caractérisent la niche bioclimatique de chaque espèce dans un espace de variables environnementales à partir de la répartition observée des espèces. La seconde étape est de simuler la représentation géographique de la niche bioclimatique d'une espèce pour une date future en fonction des modèles de prévisions climatiques. Cette approche statistique a été beaucoup utilisée au cours des deux dernières décennies (e.g. Sykes et al. 1996, Guisan and Zimmermann 2000, Bakkenes et al. 2002, Thuiller 2004, Guisan and Thuiller 2005). La Figure 7 est un exemple de carte de prédiction réalisée à partir d'un modèle de niche à l'échelle de la France. Les résultats montrent que la niche climatique potentielle du hêtre régressera fortement au cours du XXI^{ème} siècle. Ce type de modèles conduit également à prédire une augmentation de la limite supérieure des arbres de 230 à 670 m dans les montagnes suédoises d'ici la fin du siècle, la fourchette des valeurs dépendant essentiellement du scénario climatique utilisé et de la région montagneuse considérée (Moen et al. 2004). Le principal avantage de ce type d'approche est de pouvoir s'appliquer à n'importe quelle espèce dont on connaît l'aire de répartition. Cependant de par leur construction statistique, les limites de ces modèles sont nombreuses. En effet, les sorties de ces modèles ne rendent pas compte des attributs des espèces (par exemple leur vitesse de migration dépendant de la capacité de dispersion des graines) ni des interactions biotiques (compétition et facilitation sur les nouvelles zones bioclimatiques occupées par d'autres espèces) (Hampe 2004, Brooker 2006, Dormann 2007). D'autre part, cette approche se base sur le principe que les espèces sont en équilibre avec leur environnement, c'est-à-dire que la niche réalisée actuelle d'une espèce est stabilisée et non dans une transition dynamique, ce qui constitue une hypothèse forte (Morin 2006).

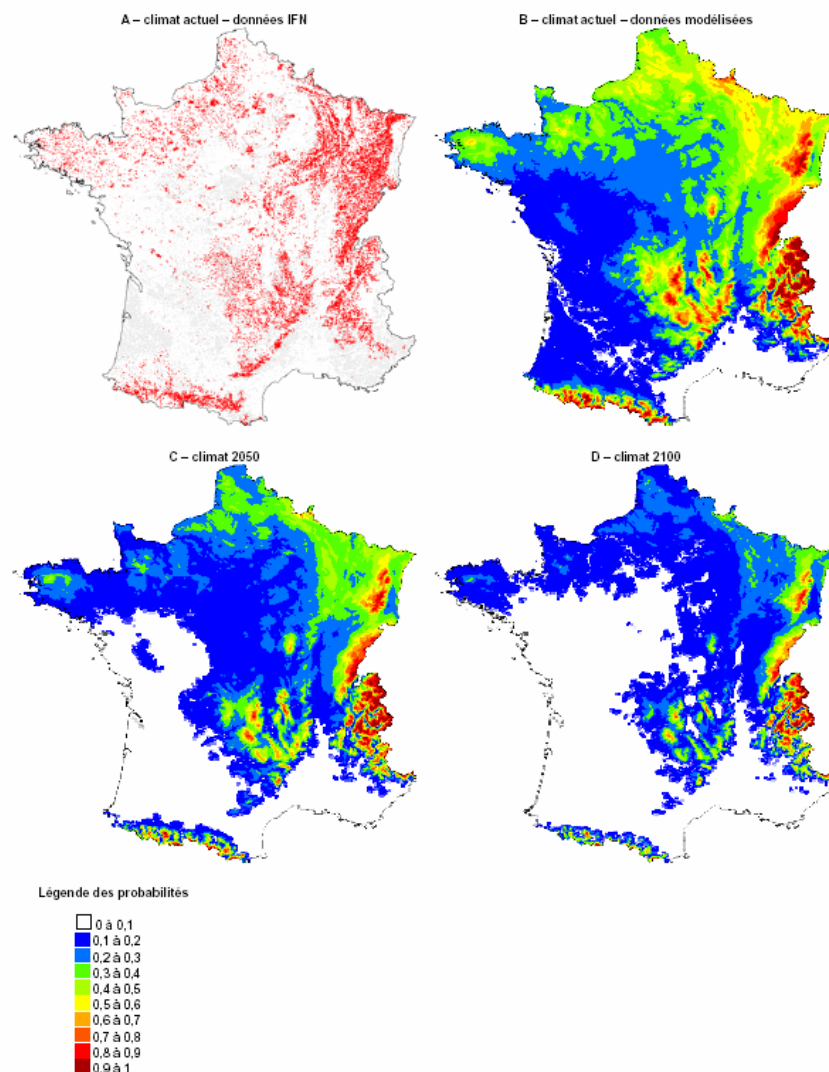


Figure 7 : Modélisation de la niche climatique du hêtre actuelle et prédite pour 2050 et 2100. *A – Répartition actuelle observée par l'IFN (Inventaire Forestier National) ; B – Modélisation de l'aire de répartition actuelle ; C et D – Extrapolation du modèle logistique en utilisant les données climatiques futures (modèle ARPEGE de Météo France, scénario B2) (Badeau et al. 2004).*

La deuxième approche de modélisation est dite mécaniste (« process-based models ») car elle tente de rendre compte des sites où une espèce peut être présente en simulant la réponse de divers processus biologiques à des variables environnementales. Ce type de modèle permet par exemple de tenir compte des stratégies fonctionnelles des espèces (Woodward 1992), des processus biologiques tels que la dispersion, l'établissement et le recrutement entrant en jeu dans les dynamiques de migration des espèces (Jeltsch et al. 2008) ou encore leur propriété phénologique (Morin et al. 2007, Morin et al. 2008). Ces types de modèles n'ont été développés que récemment à l'échelle des espèces et sont encore peu nombreux. Cependant les inconnues concernant les traits fonctionnels des espèces sont encore nombreuses ce qui crée un obstacle dans l'efficacité de paramétrisation de ces modèles. Par

exemple, une grande inconnue demeure sur la vitesse de migration des espèces, notamment pour les arbres (Higgins et al 2003). Cette vitesse est particulièrement difficile à prédire, car les vitesses de recolonisation postglaciaires calculées à partir d'études paléoécologiques (voir paragraphe précédent) sont beaucoup plus fortes que celles estimées à partir des capacités actuelles de dispersion des espèces. C'est ce qui est connu sous le nom de « paradoxe de Reid » (Clark 1998).

A l'heure actuelle, les modélisateurs s'efforcent d'affiner leur prédiction en créant des modèles complexes « hybrides » qui intègrent dans les modèles de niches certains processus biologiques prépondérants comme la capacité de dispersion des graines, le taux de régénération ou la phénologie foliaire (Purves et al. 2007, Jongejans et al. 2008).

Dans le contexte de changement climatique, il est crucial d'acquérir des données de terrain d'une part, pour implémenter et améliorer les modèles, et d'autre part pour confirmer ou infirmer leurs prédictions.

■ Capacités adaptatives inhérentes des espèces

A l'échelle des populations et des espèces, les capacités adaptatives font intervenir deux éléments : la diversité génétique intra et inter-populationnelle et la plasticité phénotypique (Figure 8). Ces deux composantes des capacités adaptatives pourront jouer un rôle crucial dans le maintien des populations face au réchauffement climatique, en particulier dans les zones centrales et sud des aires de répartition. Cependant, ces processus restent encore peu étudiés chez les arbres (Matyas 1995, Sultan 1995, Jump and Penuelas 2005).

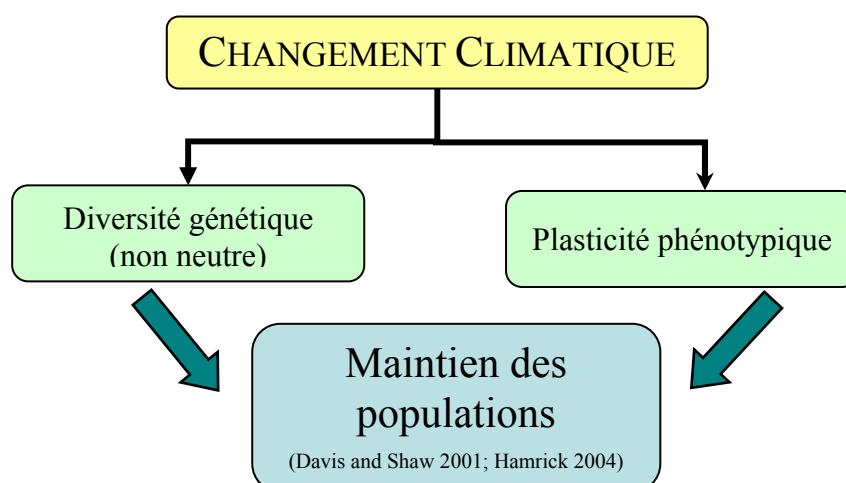


Figure 8 : Représentation schématique des deux processus qui pourraient permettre aux populations de se maintenir dans leurs milieux malgré le changement climatique.

Il existe une littérature très abondante sur les adaptations des espèces à leur milieu et leur plasticité phénotypique face à des changements environnementaux. En effet, le défi majeur de l'écologie évolutive est de comprendre comment de petites modifications des phénotypes, que ce soit via des adaptations ou de la plasticité, affectent la valeur sélective* des individus. Parce que le changement climatique en cours est très rapide, il est désormais évident que les espèces d'arbres à longue durée de vie seront exposées à des changements significatifs de leur environnement durant leur période de vie. Les espèces ayant une plasticité insuffisante ou un potentiel d'adaptation trop faible pour maintenir une croissance et une reproduction efficace dans des environnements changeants (faible diversité génétique par exemple) risqueraient de régresser (Encadré 1) ; ce qui explique pourquoi les études sur la

* En génétique des populations, on appelle valeur sélective ou fitness d'un génotype le nombre de descendants viables et fertiles que produit en moyenne ce génotype à la génération suivante. Étant donné la difficulté de mesurer la fitness d'un génotype en un environnement donné, elle est classiquement estimée par la capacité des individus à survivre et à se reproduire dans cet environnement.

plasticité et la diversité génétique des arbres connaissent aujourd'hui un regain d'intérêt. Ces études sont par ailleurs indispensables pour appréhender l'impact du changement climatique sur les forêts (Sultan 2000, Jump and Penuelas 2005, Valladares et al. 2006, Valladares et al. 2007). En effet, la plasticité constitue une réponse immédiate aux changements environnementaux et peut permettre aux individus d'une population de perdurer malgré des modifications de leur environnement. Les différences de plasticité phénotypique entre des espèces coexistantes devraient donc fortement affecter leur balance compétitive et seront déterminantes dans la future composition des communautés (Miner et al. 2005). Suite à un changement environnemental, la plasticité phénotypique peut être adaptative si les génotypes développent des phénotypes favorables, « maladaptative » si les individus produisent des phénotypes défavorables, ou neutre (Ghalambor et al. 2007). Autrement dit, la plasticité phénotypique est considérée comme adaptative et pouvant évoluer si le changement de phénotype de l'individu en réponse à un changement environnemental augmente sa fitness. Certains auteurs considèrent que la plasticité phénotypique peut également être une contrainte à l'établissement de nouvelles populations mieux adaptées aux variations climatiques, en permettant aux populations préexistantes de continuer de survivre (Price et al. 2003, Eriksson et al. 2006). Enfin, d'autres auteurs ne considèrent pas que la capacité d'une population ou d'une espèce à être plastique est nécessairement un avantage car la plasticité phénotypique peut parfois avoir un coût important ayant des répercussions négatives sur la valeur sélective (van Kleunen and Fischer 2005) (voir exemple illustré Figure 9).

Finalement, malgré une littérature pléthorique à ce sujet, le débat reste ouvert quant à la question de savoir si la plasticité phénotypique pourrait être sélectionnée dans le contexte du réchauffement climatique actuel (*e.g.* (Miner et al. 2005; Sultan 2000; Sultan 2004).

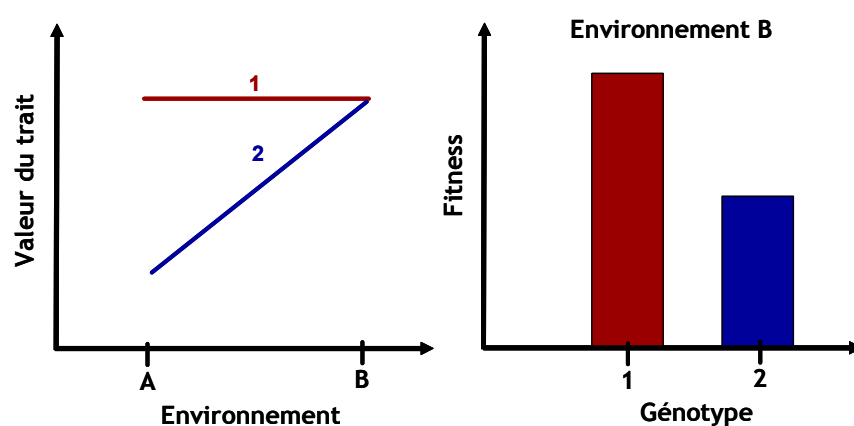
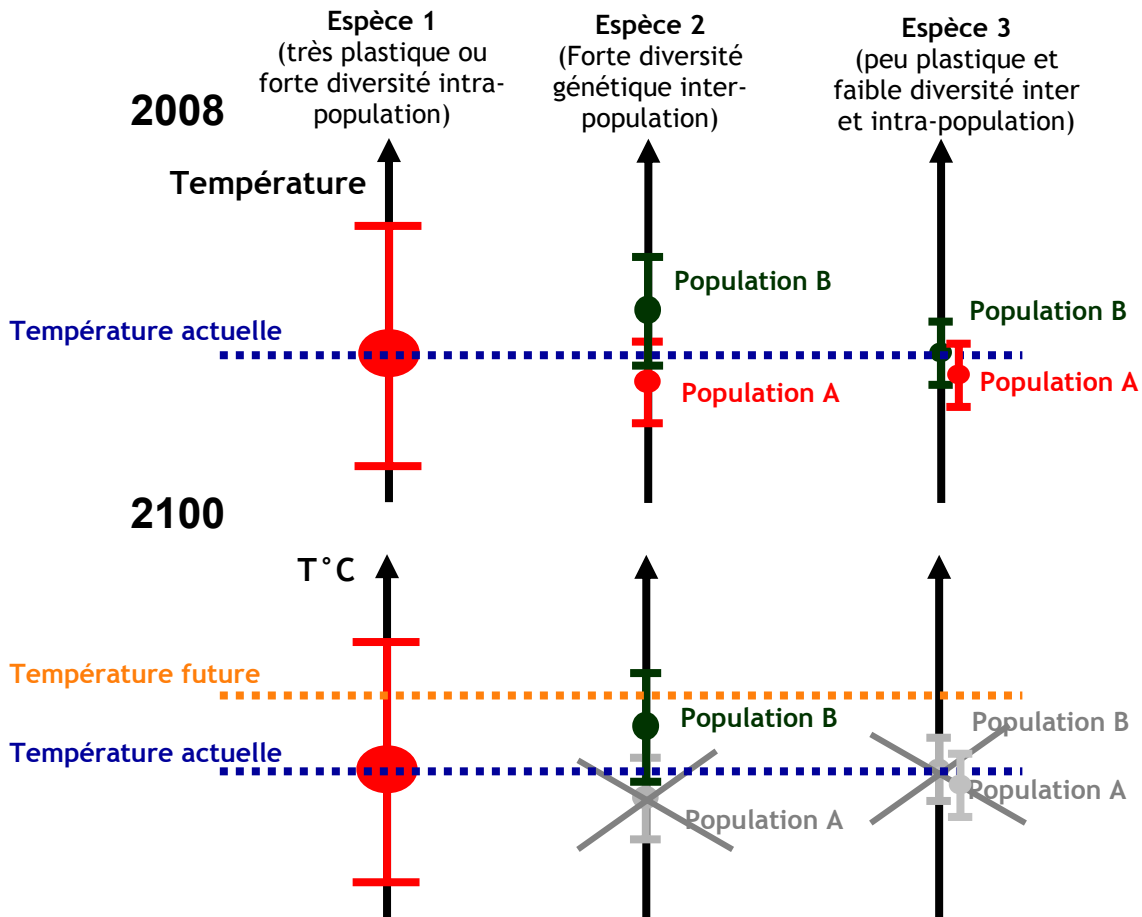


Figure 9 : Illustration du coût de la plasticité.

Le génotype fixé 1 et le génotype plastique 2 ont le même phénotype dans l'environnement B. Le coût de la plasticité est illustré par le fait que le génotype plastique 2 a une moins bonne fitness dans cet environnement par rapport au génotype fixé 1 (D'après Van Kleunen and Fisher 2005).

Encadré 1 : Représentation schématique du rôle potentiel de la diversité génétique et de la plasticité phénotypique dans le cadre du réchauffement climatique.



Dans un environnement changeant, la diversité génétique (intra ou inter-populationnelle) et la plasticité phénotypique pourraient permettre aux populations de s'acclimater rapidement à un nouvel environnement. Dans cet exemple, l'espèce 1 survivra en 2100 grâce à sa forte plasticité vis-à-vis de la température (ou sa forte variabilité intra-populationnelle), l'espèce 2 survivra grâce à sa forte variabilité inter-populationnelle au travers de sa population B, tandis que l'espèce 3 s'éteindra du fait de sa faible plasticité et diversité génétique inter et intra-populationnelle.

A l'inverse, il est communément admis qu'une forte diversité génétique au sein d'une espèce et/ou d'une population permet un potentiel d'adaptation accru face à un changement environnemental. En effet, une forte variation génétique au sein d'une population signifie que si des changements environnementaux opèrent, la probabilité que certains gènes soient plus efficaces au sein de ce nouvel environnement et soient sélectionnés est plus importante. Ainsi, les espèces présentant une forte diversité génétique inter-populationnelle ou intra-populationnelle pourraient par conséquent évoluer plus rapidement face aux changements globaux et être avantagées. L'encadré 2 illustre un exemple paru très récemment dans la revue *Current Biology* qui montre comment une forte diversité génétique peut amener rapidement à des adaptations face à un nouveau milieu (Kitano et al. 2008). Cependant l'adaptation par évolution génétique semble lent chez les arbres en raison de leur temps de génération long. De plus, même si certaines populations ou certains génotypes arrivent à se maintenir et à se développer au détriment des autres, le temps de régénération de la forêt serait long et la diversité génétique en pâtirait.

Cependant, dans le cadre du réchauffement global, les possibilités d'adaptation des populations d'une espèce seront variables selon (i) leur position au sein de l'aire de répartition (ii) et leur distribution spatiale (Hampe and Petit 2005, Eriksson et al. 2006).

(i) A l'heure actuelle, il est globalement reconnu que les populations marginales d'une espèce donnée, c'est-à-dire localisées en périphérie de l'aire de répartition, sont génétiquement moins diversifiées et auront plus de risques d'extinction que celles localisées au centre de l'aire de répartition parce qu'elles vivent dans des milieux moins favorables et que leur densité est plus faible et variable (« centre-periphery hypothesis ») (Vucetich and Waite 2003). En effet, les populations localisées dans les marges « chaudes » de l'aire de répartition (« rear edge ») pourraient ainsi être génétiquement plus différenciées des autres populations de par leur isolement géographique mais posséderaient une diversité intra-populationnelle plus faible que celles localisées dans le centre de l'aire (Figure 10). Néanmoins, même si cette hypothèse semble vérifiée à l'échelle locale et régionale, elle est actuellement remise en question à des échelles géographiques plus larges ou l'aspect historique de la dynamique de colonisation est le principal facteur structurant de la diversité génétique (Hewitt 2004).

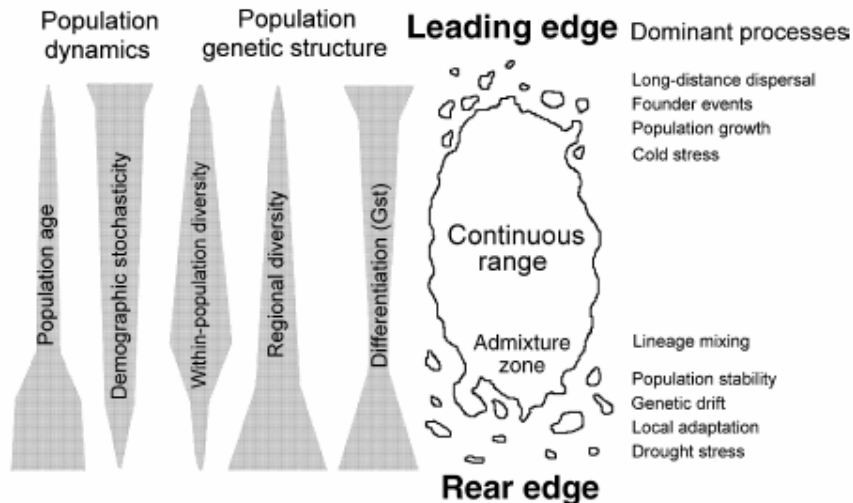


Figure 10 : Dynamique et structure génétique des populations localisées dans la marge chaude (« rear edge ») et la marge froide (« leading edge ») de l'aire de répartition d'une espèce. (Extrait de Hampe and Petit, 2005).

Les populations situées en marge froide de l'aire de répartition de l'espèce devraient pouvoir « simplement » s'étendre, via leur capacité de dispersion et de colonisation, vers des zones encore plus septentrionales comme cela a déjà été montré pour *Ilex aquifolium* (Walther et al. 2005) ou pour *Pinus contorta* (Johnstone and Chapin 2003). Dans ces nouvelles zones à coloniser, la compétition et la facilitation entre les espèces jouera un rôle primordial dans la composition des nouvelles communautés (Brooker 2006). Les populations situées dans la zone centrale de l'aire de répartition de l'espèce devraient répondre par leurs capacités adaptatives inhérentes (c'est-à-dire via les mécanismes de plasticité phénotypique et d'adaptation rapide discutés précédemment) (Rehfeldt et al. 2002). Elles seront en outre favorisées par des flux de gènes issus en partie des populations vivant dans des climats plus chauds. Enfin, les populations situées dans la partie méridionale de l'aire de répartition de l'espèce auront probablement plus de difficultés à s'adapter car il n'y aura pas d'apport de « gènes favorables » c'est-à-dire de flux génique venant de population vivant déjà dans des climats plus chauds et c'est probablement dans cette zone que les risques d'extirpation seront les plus forts. De plus, des études prédisent que le réchauffement climatique diminue la performance des populations d'arbres dans ces marges « chaudes » avec notamment des diminutions de croissance et de fécondité (Hampe 2005). L'impact du réchauffement climatique attendu dans ces zones est par conséquent une fragmentation progressive des populations installées qui deviendraient ainsi trop isolées pour permettre une éventuelle recolonisation ou migration latitudinale (Hampe and Petit 2005).

Encadré 2 : Exemple d'adaptation rapide suite à un changement environnemental (D'après Kitano *et al.* 2008).

C'est en étudiant l'épinoche du lac Washington (Etat de Washington) que les auteurs de cette étude ont mis en évidence l'évolution peu commune de cette espèce. Il y a cinquante ans, ce lac était le cimetière des eaux résiduelles de la région et sa flore se composait essentiellement d'algues bleues. La conséquence principale de cette pollution était une forte turbidité de l'eau et une visibilité faible, limitée à environ 75 cm. Il était donc facile pour l'épinoche à trois épines (*Gasterosteus aculeatus*) de se cacher de ses prédateurs et une infime armure faite de plaques osseuse suffisait amplement pour éviter d'être mangé par les truites, leur prédateur principal. Cependant, lorsque dans les années soixante un processus de dépollution de ce lac est mis en place, la donne change pour cette espèce. L'eau redevient quasiment transparente et la visibilité passe de 75 cm à plus de 750 cm. L'épinoche devient donc une proie facile pour les prédateurs. Pour éviter que leurs populations ne soient décimées, ces poissons ont su d'adapter de manière très rapide. L'armure osseuse leur permettant de mieux se protéger contre les prédateurs s'est étendue tout le long du corps au cours des générations. Dans les années soixante, seulement 6 % de d'épinoche du lac de Washington présentaient cette « armure » complète sur l'ensemble du corps. Aujourd'hui, cette proportion est passée à 49 %. Il s'agit d'un exemple de marche arrière de l'évolution puisque la tendance évolutive classique pour cette espèce tend vers une couverture osseuse réduite. Ces travaux montrent un exemple de changement phénotypique très rapide en réponse à un changement des conditions environnementales qui ne résulte pas d'une plasticité phénotypique mais d'une adaptation. D'après les auteurs, cette adaptation rapide via un processus de sélection naturelle a été permise par l'importante diversité génétique de cette espèce.

1957 March, Lake Washington



2006 March, Lake Washington



(ii) La distribution spatiale des populations d'une espèce dans son aire de répartition jouera également un rôle important dans les processus d'adaptation au sens large des populations (Eriksson et al. 2006). Dans le cas d'une distribution continue d'une espèce capable de disperser son pollen sur une longue distance, le flux de gène entre les différentes populations pourrait être bénéfique en lui augmentant ses chances de s'adapter et donc de survivre. A l'inverse, dans le cadre d'une distribution fragmentée, les populations déconnectées auront une chance plus faible de s'adapter et survivre car il n'y aura pas d'apport de gènes « externes » à la population. Dans ce cas, seule une forte diversité intra populationnelle sera le garant d'un potentiel adaptatif (Figure 11).

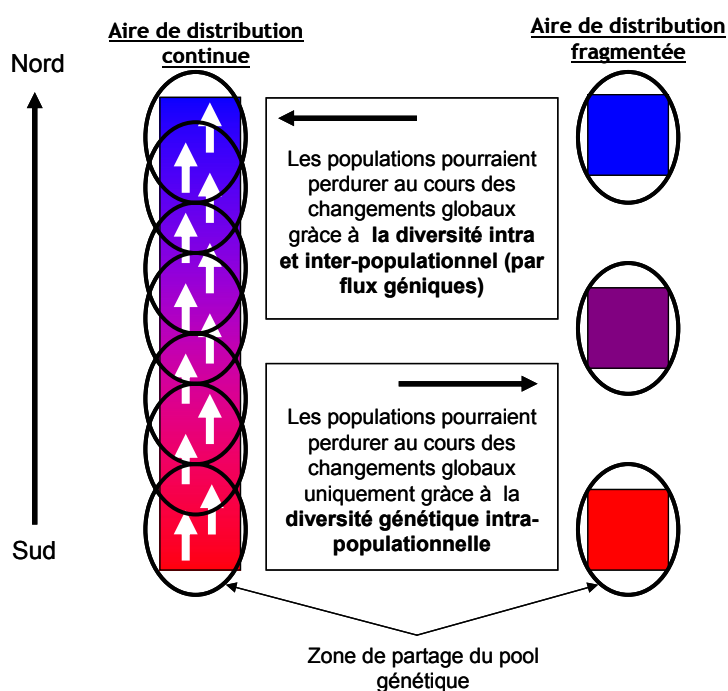


Figure 11 : Illustration des possibilités d'adaptation d'une espèce dans le cadre du réchauffement global selon si sa distribution spatiale est continue ou fragmentée. (Adapté de Eriksson et al. 2006).

Enfin, il peut également y avoir une interaction entre la plasticité d'un caractère et la fixation éventuelle de ce caractère suite à la sélection naturelle. En effet, certains auteurs pensent que la plasticité phénotypique d'un caractère est indispensable pour la fixation génétique future du caractère (Pigliucci et al. 2006, Ghalambor et al. 2007). De ce point de vue, la plasticité phénotypique pourrait faciliter l'expression d'un phénotype mieux adapté sous de nouvelles conditions environnementales (*e.g.*, après une migration dans une nouvelle aire géographique) et par conséquent permettre à la population de persister. Si ce nouvel environnement est considéré comme relativement stable, les nouvelles pressions de sélection

exercées pourraient favoriser ce nouveau phénotype plus performant dans cet environnement et entraîner une fixation génétique du phénotype. Dans cette configuration, cette fixation génétique pourrait également altérer la norme de réaction du caractère donné en diminuant sa plasticité (notion de canalisation génétique) en raison du coût élevé pour maintenir un haut niveau de plasticité (Figure 12). Selon cette théorie, la plasticité jouera un rôle considérable dans le contexte du réchauffement global particulièrement au niveau des marges froides de l'aire de répartition d'une espèce puisque qu'elle permettra la survie initiale de l'organisme dans un nouvel environnement (après une migration) ou suite à un changement environnemental (*e.g.* un réchauffement ou un assèchement).

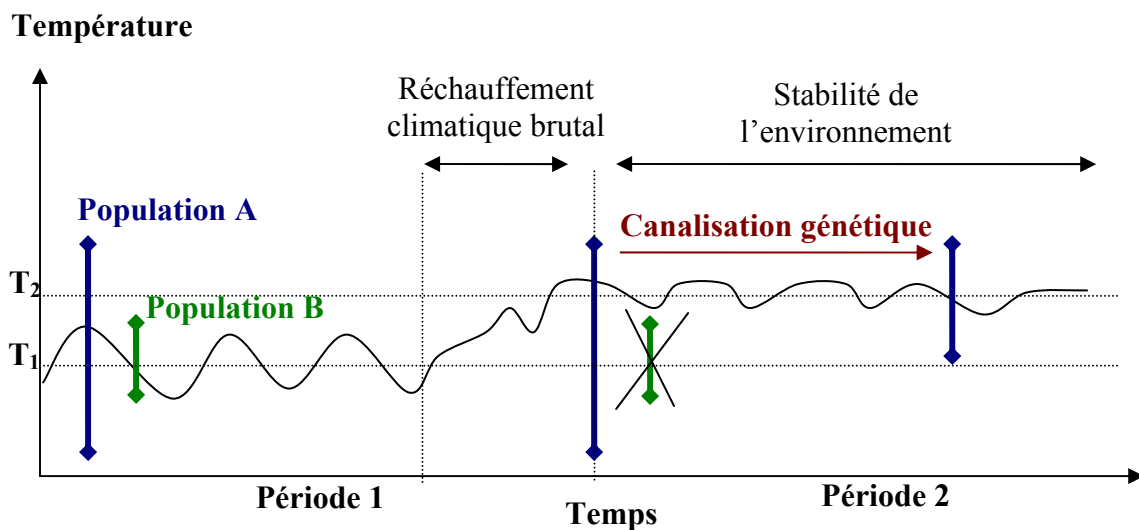


Figure 12 : Représentation schématique du rôle et du coût de la plasticité dans le maintien d'une population subissant un réchauffement climatique.

La population A (bleu) possède une plus forte plasticité vis-à-vis de la température que la population B (vert). Suite à une augmentation de la température (passage d'une moyenne de température T_1 durant la période 1 à une température T_2 supérieure correspondant à la période 2), la population A pourra se maintenir au détriment de la B. Si par la suite la température devient suffisamment stable, la plasticité de la population A pourra éventuellement diminuer en raison du coût important de la maintenir à un taux élevé.

Nous avons vu que les changements climatiques ont un impact considérable sur les limites de distribution des espèces. Cependant, il est important de comprendre que les variations climatiques agissent sur les aires de répartition des espèces via des processus sous-jacents qui affectent la valeur sélective des individus de l'espèce. Le changement climatique rapide auquel nous assistons actuellement est déjà en train de modifier le cycle de vie d'un grand nombre d'organismes (Parmesan and Yohe 2003, Edwards and Richardson 2004, Wilson et al. 2005) et les répercussions sont dès lors perceptibles tant au niveau de l'espèce qu'à celui des communautés (Sparks and Menzel 2002, Walther et al. 2002, Walther 2004,

Parmesan 2006). Les données indiquent que le réchauffement climatique des dernières décennies affecte d'ores et déjà la physiologie, la phénologie et la répartition des espèces (Hughes 2000). Dans cette thèse, l'accent a été porté sur un de ces processus qui pourrait avoir une implication majeure sur la répartition des espèces : la phénologie (Chuine and Beaubien 2001).

IMPACTS DES VARIATIONS PHENOLOGIQUES FOLIAIRES SUR LA FITNESS DES ARBRES

La phénologie est l'étude de l'apparition d'événements biologiques cycliques en relation avec les variations saisonnières du climat (Schwartz 2003). La phénologie a de fortes implications dans la valeur sélective d'un individu car, de sa coordination avec le climat dépend l'optimisation des performances végétatives et reproductrices (Rathcke and Lacey 1985, Kikuzawa 1995, Chuine and Beaubien 2001, Morin et al. 2007). Les dates de floraison et de maturation des fruits des arbres contribuent au succès reproducteur de l'individu et donc à la pérennité de sa descendance, et sont donc fortement soumises à la sélection naturelle. Les dates de débourrement et de sénescence foliaire, quant à elles, contrôlent la durée du cycle végétatif et par conséquent la croissance des individus (Loustau et al. 2005), ce qui a souvent des conséquences sur la survie et la reproduction. Cependant, la relation entre la performance d'un individu et sa phénologie est très complexe et l'individu doit alors ajuster au mieux sa phénologie sous la contrainte de facteurs d'ordres climatiques et biotiques. En effet, une des principales adaptations des arbres à la température est axée sur le compromis entre l'optimisation de la durée de saison de croissance et l'évitement des dommages engendrés par le froid, via une régulation des dates d'entrée en dormance à l'automne et de levée de dormance au printemps. Il est globalement reconnu que les arbres des zones tempérées ou boréales se sont adaptés de façon optimale à leur environnement local en minimisant la fréquence de dommages par le froid, tout en maximisant la durée de leur période de croissance (Lechowicz 1984). L'initiation des ébauches foliaires doit avoir lieu le plus tôt possible, afin d'accroître la durée de saison de croissance et, dans le même temps, les feuilles doivent éviter les gelées tardives qui les endommageraient (Tableau 2). De plus, il existe une saisonnalité de la capacité de résistance au froid qui conditionne l'importance des dégâts dus à un gel potentiel. Les bourgeons et ébauches foliaires sont particulièrement sensibles pendant la période de débourrement où le potentiel de croissance est au plus haut alors que la capacité de résistance au gel s'approche du minimum (Figure 13).

Les dates de sénescence ont aussi une forte valeur adaptative car elles sont associées à la remobilisation des nutriments (Quirino et al. 2000, Lim et al. 2007). Elles peuvent ainsi être vues comme le résultat d'un compromis entre une remobilisation optimale des nutriments, en particulier l'azote, et un allongement de la période de croissance. En effet, les arbres qui entrent en sénescence précocement seront plus efficaces pour remobiliser l'azote aux dépens

de la production photosynthétique. A l'inverse, les arbres qui entament leur sénescence tardivement produiront plus de composés carbonés mais auront un risque accru que les feuilles gèlent et tombent avant que la remobilisation des nutriments ne soit complète, particulièrement les années où le gel automnal est précoce (Keskitalo et al. 2005) (Tableau 2). De plus, les arbres qui finissent plus précocement leur croissance à l'automne acquièrent une meilleure résistance au froid (Deans and Harvey 1996, Howe et al. 2003b).

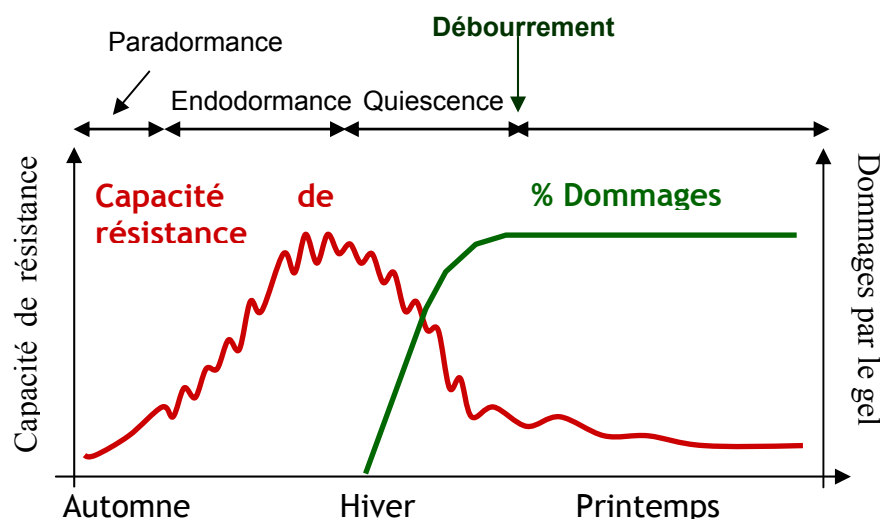


Figure 13 : Représentation schématique des variations annuelles de la capacité de résistance au gel des bourgeons et du pourcentage de dommages causés par le gel. D'après Leinonen (1996).

La phénologie regroupe ainsi un ensemble de caractères fortement reliés à la fitness des individus. La coordination des événements phénologiques avec les variations climatiques tout au long de l'année constitue donc un facteur crucial dans les adaptations des espèces aux contraintes climatiques et détermine en partie leurs aires de répartition (Orshan 1989, Chuine and Beaubien 2001). La capacité des espèces à modifier leur phénologie en réponse à des changements environnementaux définira en partie leur capacité à se maintenir ou leur extirpation dans le futur.

La phénologie foliaire chez les arbres remplit ainsi les trois conditions requises pour qu'un caractère soit potentiellement adaptatif (*i.e.* capable de répondre aux pressions de sélection) (Howe et al. 2003b) : il existe une forte variation des événements phénologiques au sein des populations (Baliuckas et al. 2005), ce sont des caractères qui présentent une forte héritabilité (Billington and Pelham 1991, Howe et al. 2000) et enfin les traits phénologiques sont corrélés avec la fitness de l'individu (Chuine and Beaubien 2001, Tikkanen and Julkunen-Tiitto 2003). Chez les espèces à longue longévité, une question fondamentale est

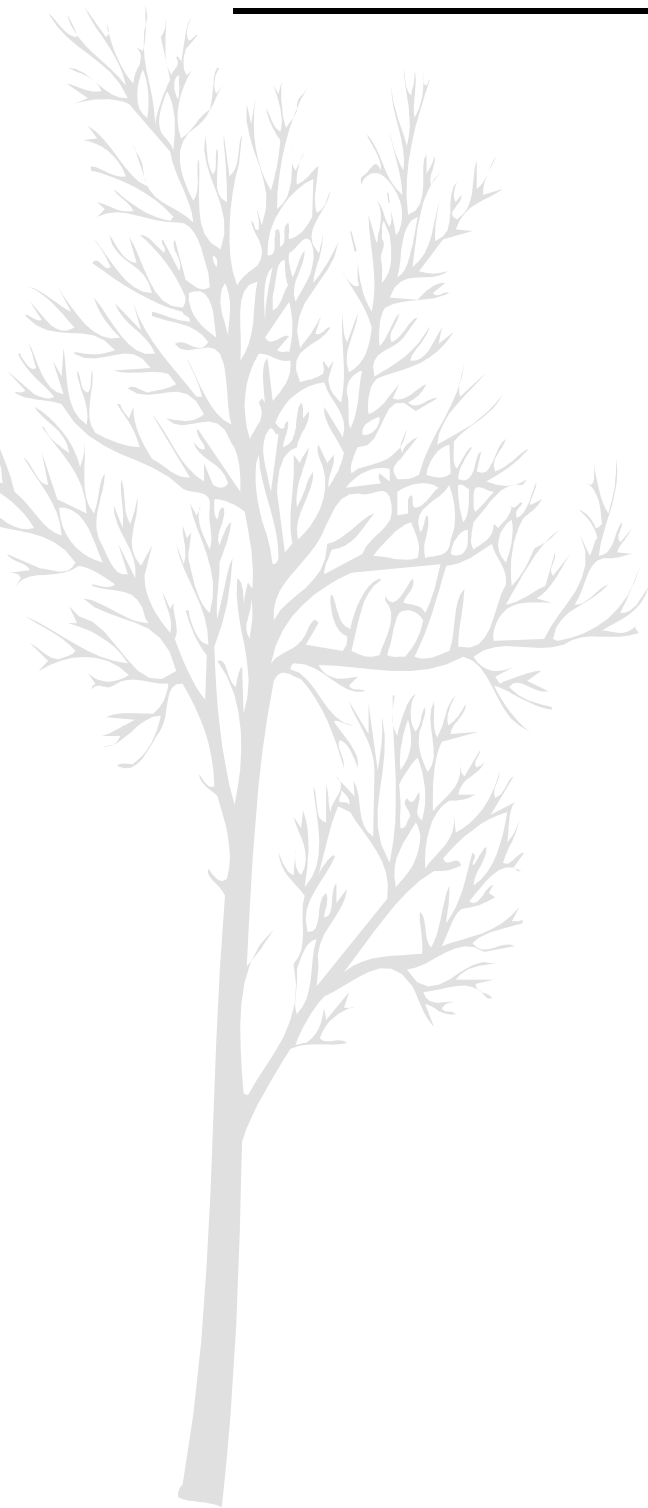
donc d'évaluer leurs capacités adaptatives pour évaluer si elles seront capables de faire face aux changements climatiques annoncés.

Tableau 2: Synthèse des bénéfices et des risques encourus par une phénologie printanière précoce ou une phénologie automnale tardive chez les arbres caducifoliés

(Tableau réalisé à partir de Dunlap and Stettler 1998, Norby et al. 2003, Churkina et al. 2005, Hanninen 2006, Skomarkova et al. 2006).

Débourrement printanier plus précoce		Sénescence automnale plus tardive	
Bénéfices	Risques	Bénéfices	Risques
Augmentation de la durée de saison de végétation et de la croissance potentielle	Augmentation des dommages liés au gel tardif	Augmentation de la durée de saison de végétation et de la croissance potentielle	Résorption incomplète de nutriments, notamment l'azote en cas de gel
	Stress hydrique estival plus précoce lié à une diminution plus précoce de la réserve utile du sol	Augmentation des réserves en sucres	Diminution de la résistance au froid hivernal

OBJECTIFS



Cette thèse s'inscrit dans la problématique générale visant à appréhender la réponse des espèces et des populations au réchauffement climatique. Nous avons choisi comme modèles d'étude les arbres, qui occupent une place cruciale dans les écosystèmes naturels, d'une part par leur surface d'occupation (les forêts représentent par exemple plus du tiers de la surface de l'Europe) et d'autre part par leur fort pouvoir structurant des communautés végétales (notion d'espèce fondatrice, Whitham et al. 2003). Les écosystèmes forestiers jouent également un rôle important dans la conservation de la biodiversité. Les forêts abritent en effet entre 50 et 80% des espèces terrestres. Cette richesse tient essentiellement à leur composition en plantes pérennes, à leur étendue et à leur hétérogénéité spatiale, qui permettent la multiplicité et la durabilité des habitats pour les espèces animales et végétales associées. La biodiversité des forêts représente ainsi un enjeu particulièrement important pour la conservation des ressources biologiques en Europe et il est actuellement crucial d'identifier les principaux mécanismes qui façonneront cette diversité en réponse aux changements globaux en cours (changements d'utilisation des terres, augmentation de la pression démographique, changements climatiques, etc...). Enfin les écosystèmes forestiers jouent un rôle considérable dans le cycle du carbone. Les forêts renferment 90 % du carbone organique des écosystèmes continentaux et représentent 65 % du NPP terrestre (Production Primaire Nette) (Schlesinger 1991). Pour connaître l'évolution future du bilan de carbone global en réponse au changement climatique, il est indispensable d'étudier ces écosystèmes.

Afin d'évaluer la sensibilité des espèces à la température, nous avons utilisé un gradient thermique induit par un gradient altitudinal. Les zones de montagne qui présentent une mosaïque d'habitats très rapprochés sont, en effet, un endroit privilégié pour l'étude de l'impact des changements climatiques (Beniston 2003). L'utilisation de transects altitudinaux sur un versant présentant un fort dénivelé permet d'obtenir un gradient thermique important sur une courte distance, ce qui limite les variations des régimes de pluies et de conditions stationnelles susceptibles d'intervenir sur des aires trop étendues. Les gradients altitudinaux permettent ainsi d'acquérir en peu de temps une quantité raisonnable de mesures de traits (physiologiques, morphologiques ou phénologiques), dans des situations climatiques très contrastées. Enfin, l'intérêt d'étudier les écosystèmes montagnards est évident dans le cadre du changement climatique, aux vues d'une part de la vulnérabilité de ces écosystèmes à l'augmentation de température, et d'autre part en raison de l'importance de ces habitats en terme de conservation du patrimoine biologique et en terme économique (notamment via le tourisme) (Beniston 2003, Nogues-Bravo et al. 2007).

Enfin, nous nous sommes intéressés à la phénologie des arbres d'une part parce que la

phénologie regroupe un ensemble de traits très reliés à la fitness des individus, et par là même ces traits sont susceptibles d'évoluer sous l'influence de la sélection naturelle et des changements climatiques. D'autre part, il a été montré que la phénologie était un très bon indicateur du réchauffement climatique, la température étant le principal facteur environnemental qui affecte les événements phénologiques foliaires chez les arbres, et c'est précisément ce facteur qui varie le plus le long des gradients altitudinaux.

Les trois objectifs principaux de cette thèse sont :

- (i) de caractériser, chez des essences forestières majeures, **la variabilité phénotypique** existante entre des populations échantillonnées sur une gamme de températures importante induite par un gradient altitudinal. Nous nous sommes ainsi attachés à **identifier les patrons phénologiques** (débourrement et sénescence foliaire) de six espèces, d'importance écologique et économique, le long de deux transects altitudinaux.
- (ii) de déterminer **les variables climatiques** à l'origine de ces patrons en évaluant le plus finement possible l'influence de chacun pour le débourrement et la sénescence foliaire à l'aide de modèles phénologiques. Ces modèles permettront également de prédire l'évolution de la longueur de saison de végétation sous l'effet du changement climatique.
- (iii) d'évaluer **les capacités adaptatives inhérentes des populations et des espèces** leur permettant de faire face à une modification du climat, en quantifiant **la variabilité génétique et la plasticité phénotypique** de la phénologie et de la croissance à l'aide de tests de provenances.

Pour répondre aux objectifs précédents, trois approches méthodologiques ont été utilisées.

La première approche a consisté en un suivi des dates de débourrement et de sénescence *in situ* de six essences forestières sélectionnées le long d'un gradient altitudinal reproduisant un gradient thermique d'environ 7°C. Ces observations effectuées en conditions naturelles a permis de caractériser les patrons phénologiques existants le long d'un gradient altitudinal, et d'expliquer ces patrons par des variables climatiques. Dans un second temps, les données obtenues nous ont permis d'évaluer l'impact d'une augmentation de température, simulée par le gradient altitudinal, en étudiant la contribution respective des dates de début et de fin de végétation sur les variations de durée de saison de croissance. En collaboration avec

l'UMR ESE de l'université Paris-Sud, nous avons également utilisé les observations phénologiques effectuées depuis 22 ans dans la forêt de Fontainebleau, pour trois espèces identiques à notre jeu de données. Cette comparaison entre un gradient altitudinal et temporel, nous a permis de tester si la réponse phénologique à la température était identique entre des populations d'une même espèce mais éloignées géographiquement. Cette première approche de suivi phénologique *in situ* ainsi que la comparaison avec les données phénologiques issues d'un gradient temporel fait l'objet du chapitre 3.

La seconde approche, complémentaire de la première, était de paramétrer des modèles phénologiques existants dans la littérature avec les dates de débourrement et de sénescence observées le long du gradient altitudinal. Cette approche comportait deux objectifs principaux. Le premier objectif était d'affiner nos connaissances sur le déterminisme environnemental de la phénologie, en évaluant d'une part le rôle des températures froides hivernales et chaudes printanières sur les dates de débourrement, et d'autre part le rôle des températures automnales et de la photopériode sur les dates de sénescence. Ce dernier point est d'autant plus intéressant qu'il existe encore très peu de modèles permettant de simuler les dates de sénescence. Le second objectif de cette approche de modélisation était de prédire quelle sera l'évolution de la durée de saison de croissance au cours des prochaines décennies dans le cadre du réchauffement climatique à partir des modèles les plus efficaces testés pour expliquer les variations des dates de débourrement et de sénescence. Ces prédictions pourront amener à des hypothèses sur l'évolution potentielle des interactions biotiques entre les espèces étudiées ainsi que de l'évolution de leur croissance future. Cette approche fait l'objet de l'article du chapitre 4.

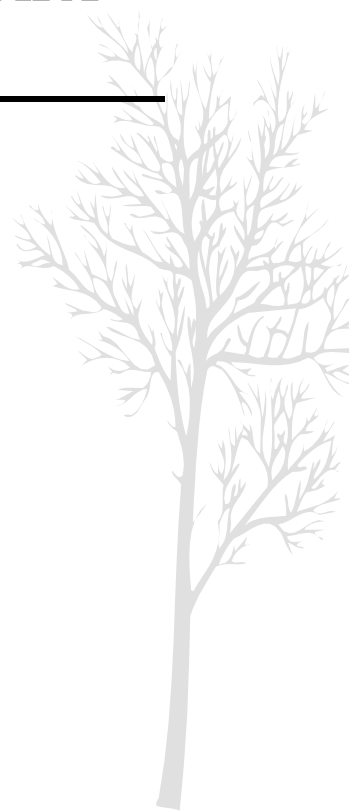
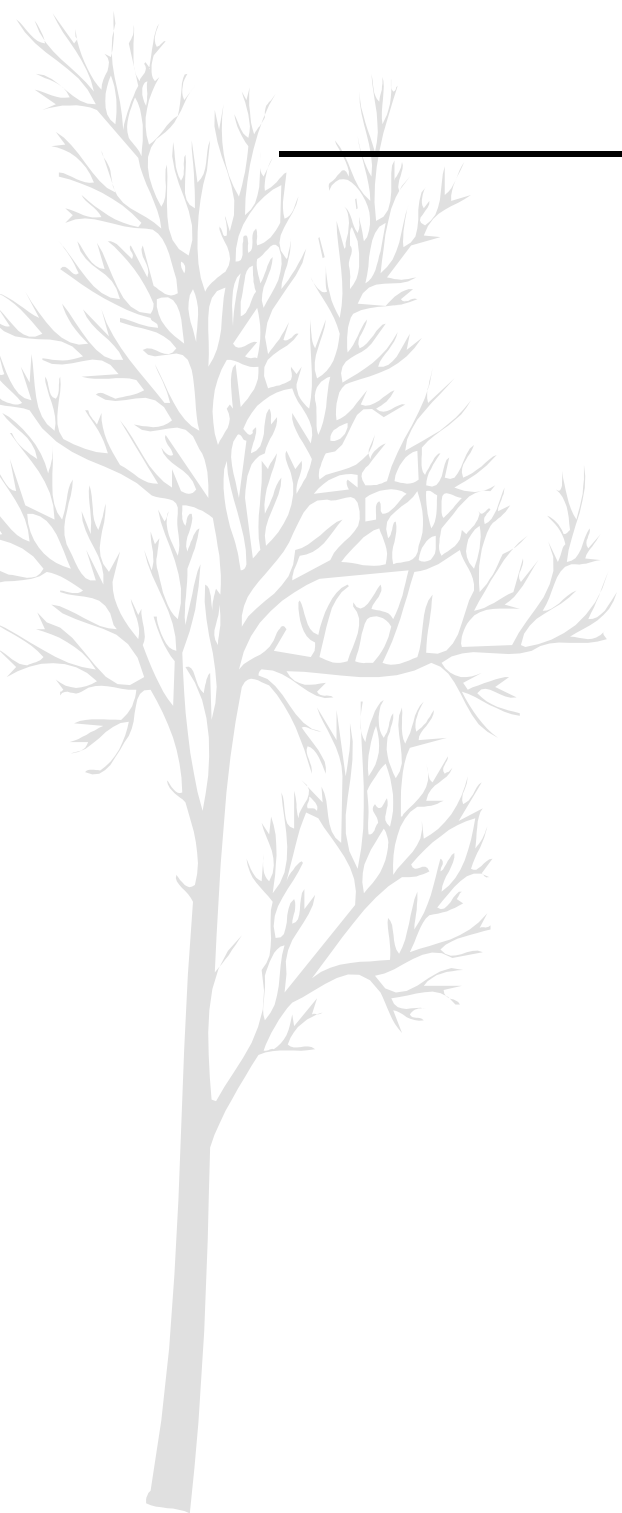
Enfin, la troisième approche consistait à évaluer les capacités adaptatives des espèces et des populations en étudiant leurs traits phénologiques en tests de provenances. Dans ce cadre, deux expérimentations ont été réalisées. La première consistait en la réalisation d'un test de provenances comprenant toutes les populations des six espèces étudiées *in situ*. L'objectif de ce test de provenances était de tester s'il existait, entre les populations d'une espèce donnée, une différenciation génétique concernant leurs traits phénologiques et dendrométriques. Autrement dit, est-ce que malgré la faible distance géographique qui sépare les populations étudiées *in situ* et leur récente apparition dans les Pyrénées (Niort 2008), l'altitude de provenance des plants a permis de différencier les populations suivies au niveau de leur phénologie et de leur croissance ? La seconde expérimentation visait à caractériser et

quantifier la plasticité phénotypique de deux espèces parmi les plus communes en Europe, le hêtre commun et le chêne sessile, grâce à une expérimentation de transplantations réciproques conduite le long du gradient altitudinal. Le principal objectif de cette expérimentation était de quantifier et comparer les normes de réaction de certains traits reliés à la fitness, comme la phénologie foliaire et la croissance, pour différentes populations de ces deux espèces. Ce dispositif a donc permis de tester si des populations issues de climats différents possédaient des différences de plasticité vis-à-vis de la température, concernant leur phénologie et leur croissance. Cette approche a également permis d'identifier l'environnement optimal de chacune des populations testées en terme de durée de saison de végétation et de croissance, et d'appréhender par conséquent l'impact potentiel du changement climatique sur ces populations. Ces deux expérimentations permettent d'appréhender comment agit la sélection naturelle sur la phénologie en fonction des contraintes du milieu, et d'évaluer le potentiel adaptatif d'une espèce selon sa diversité inter-populationnelle. Cette approche fait l'objet du chapitre 5.

Précédemment aux résultats, le chapitre 1 s'attachera à établir un état de l'art sur les connaissances acquises concernant la phénologie des arbres et le chapitre 2 présentera les sites d'observation et d'expérimentation ainsi que les méthodes utilisées.

1^{er} CHAPITRE

LA PHENOLOGIE DES ARBRES – ETAT DE L’ART –



*“Bonjour !
Comme un diable au fond de sa boîte,
Le bourgeon s’est tenu caché...
Mais dans sa prison trop étroite
Il baille et voudrait respirer.
Il entend des chants, des bruits d’ailes,
Il a soif de grand jour et d’air...
Il voudrait savoir les nouvelles,
Il fait craquer son corset vert.
Puis, d’un geste brusque, il déchire
Son habit étroit et trop court
« Enfin, se dit-il, je respire,
Je vis, je suis libre...bonjour !”*

Paul Géraudy (1885-1983)

1. LA PHENOLOGIE ?

Historiquement, la phénologie moderne des plantes est née grâce aux travaux du français René Antoine Ferchault de Réaumur (1683-1757, Figure 1-1) et de Carl von Linné (1707-1778, Figure 1-1). Carl von Linné contribua à élever la botanique au niveau d'une science distincte de la médecine et créa des calendriers de floraison pour différentes régions de Suède en relation avec les conditions climatiques précises de ces zones. Tandis que René Antoine Ferchault de Réaumur publia en 1735 des travaux sur la maturité des céréales qui ont donné naissance à la phénologie moderne des plantes (Réaumur 1735).



*René Antoine Ferchault
de Réaumur*



Carl von Linné

Figure 1-1 : Portraits de René Antoine Ferchault de Réaumur (1683-1757) et de Carl von Linné (1707-1778).

La phénologie peut être définie comme « l'étude de la répartition dans le temps des événements biologiques cycliques de la flore ou de la faune qui sont influencés par l'environnement, en particulier par les variations de température conditionnées par le type de climat » (Schwartz 2003). Par abus de langage, le terme phénologie réfère également directement à l'apparition dans le temps de ces événements biologiques, et non pas à leur étude. Chez les arbres, deux catégories d'événements phénologiques se produisent au cours d'une année. La première catégorie concerne la phénologie des feuilles et affecte la photosynthèse, la productivité et la survie de l'individu ; par exemple les dates de débourrement des bourgeons ou d'apparition des feuilles au printemps, et le jaunissement des feuilles ou l'abscission foliaire à l'automne. La deuxième catégorie concerne la reproduction et affecte la descendance de l'arbre ; par exemple la floraison au printemps et la maturation

des fruits à l'automne. Dans ce travail de recherche, l'accent a été porté sur la phénologie des feuilles, d'une part parce que c'est l'un des phénomènes les plus sensibles aux variations de température et qu'il a une influence directe sur la croissance des arbres (Kramer et al. 2000) ; d'autre part parce que ces caractères phénologiques présentent une forte valeur sélective chez les arbres (Howe et al. 2003a) et qu'ils conditionnent en grande partie leur aires de répartition (Chuine and Beaubien 2001).

2. LE CYCLE ANNUEL DE DEVELOPPEMENT DES ARBRES EN CLIMAT TEMPERE

Les plantes pérennes, comme les arbres, se distinguent des autres plantes par leur capacité à suspendre et reprendre leur croissance saisonnièrement en réponse à l'environnement. A la fin de l'été, l'arbre met en place de nouveaux bourgeons, qui ne s'ouvriront qu'au printemps suivant. Le bourgeon peut être défini comme un axe court portant une série très dense de primordiaux foliaires produits par le méristème apical sous-jacent (Figure 1-2). Le méristème apical est formé durant l'embryogenèse et constitue la partie centrale du bourgeon où l'activité doit être régulée. Les bourgeons permettent à l'arbre de passer la mauvaise saison en évitant les dommages causés par le gel, de par leur morphologie et leur physiologie. En effet, l'anatomie particulière du bourgeon lui permet de protéger le méristème du gel et des éventuelles attaques d'herbivores (écailles, poils etc..., voir Figure 1-2). De plus, durant l'hiver, un stade physiologique particulier lui augmente sa résistance : la dormance (Horvath et al. 2003).

La notion de dormance est primordiale pour comprendre l'influence de l'environnement sur les événements phénologiques foliaires comme la date de débourrement. A l'heure actuelle, cette notion reste encore très discutée (Horvath et al. 2003, Rohde and Bhalerao 2007) et il existe de nombreux termes et définitions pour la décrire. Nous utiliserons ici une définition pragmatique de la dormance que proposa Gregory Lang en 1987 : « La dormance est l'arrêt temporaire de croissance visible de toute structure de la plante contenant un méristème » (Lang et al. 1987). Basé sur cette définition, Lang distingue 3 types de dormance (Figure 1-3):

- La paradormance, qui correspond à une inhibition de croissance provoquée par un autre organe de la plante, distinct et éloigné du tissu dormant. La paradormance la mieux connue est la paradormance apicale, c'est-à-dire que le méristème apical de la plante inhibe la croissance de l'ensemble des bourgeons axillaires (inhibition corrélative). Cette paradormance a couramment lieu à la fin de l'été avec la diminution de la photopériode.
- L'endodormance, encore appelée dormance au sens strict, qui est une inhibition de croissance liée à des facteurs endogènes au tissu dormant. Durant ce stade, la croissance demeure impossible même si les conditions redeviennent favorables. Il semble qu'elle soit initiée en partie par la réduction photopériodique qui a lieu en automne (Lee et al. 2003). La levée de l'endodormance a lieu lorsque une quantité suffisante de températures froides

(appelée « chilling temperatures ») a été atteinte.

- l'écodormance ou quiescence, qui est une inhibition imposée par les contraintes environnementales. A ce stade, la croissance devient possible dès que les conditions environnementales redeviennent favorables. Plus précisément, le développement ontogénique du bourgeon aura lieu lorsqu'une quantité suffisante de chaleur accumulée (appelée « forcing temperatures ») sera atteinte. Il semblerait cependant que chez certaines espèces comme le hêtre, un contrôle photopériodique s'ajoute au contrôle thermique : le développement ontogénique du bourgeon ne peut pas avoir lieu tant que la photopériode n'a pas atteint un seuil critique.

Une fois l'endodormance levée et les conditions climatiques redevenues favorables, le bourgeon entre dans la phase de développement ontogénique (phase de développement morphologique du bourgeon), qui s'achève par l'émergence des feuilles. Une feuille, au cours de sa vie, va passer par au minimum trois stades de développement. (i) Une fois déployée, la feuille croît très rapidement en important du carbone et de l'azote et synthétise rapidement des protéines jusqu'à atteindre sa capacité photosynthétique maximale au début de l'été. (ii) En été, la feuille mature contribue à l'approvisionnement en carbone pour la croissance et le développement de l'arbre. Durant cette phase, le renouvellement des protéines est maintenu à un niveau bas. Cette phase continue jusqu'à ce que les conditions internes ou externes conduisent à déclencher le processus de sénescence chez les arbres caducifoliés. (iii) A l'automne, après une période photosynthétique très active, la contribution des feuilles à produire des sucres diminue : les feuilles entrent dans leur dernier stade de développement, la sénescence. Durant cette phase, les feuilles jaunissent (par destruction des chloroplastes et perte des chlorophylles) et les nutriments sont remobilisés via le phloème (principalement l'azote, le phosphore et certains minéraux) puis transitent vers des feuilles plus jeunes ou vers les graines en croissance, ou encore sont stockées dans des tissus de réserve de la plante pour la prochaine saison de croissance (Quirino et al. 2000). La fin du processus de sénescence se termine par l'abscission foliaire et la chute des feuilles (à l'exception de certaines espèces marcescentes). La sénescence foliaire, aussi bien que la date de débourrement, est donc un événement essentiel pour la fitness de la plante puisque ce processus permet la remobilisation des nutriments contenus dans les feuilles (Lim et al. 2007). L'absence de feuilles en hiver, permet chez les arbres caducifoliés, de limiter l'utilisation des réserves carbonées à un moment où les conditions climatiques ne permettent pas une utilisation de la ressource pour la croissance de la plante.

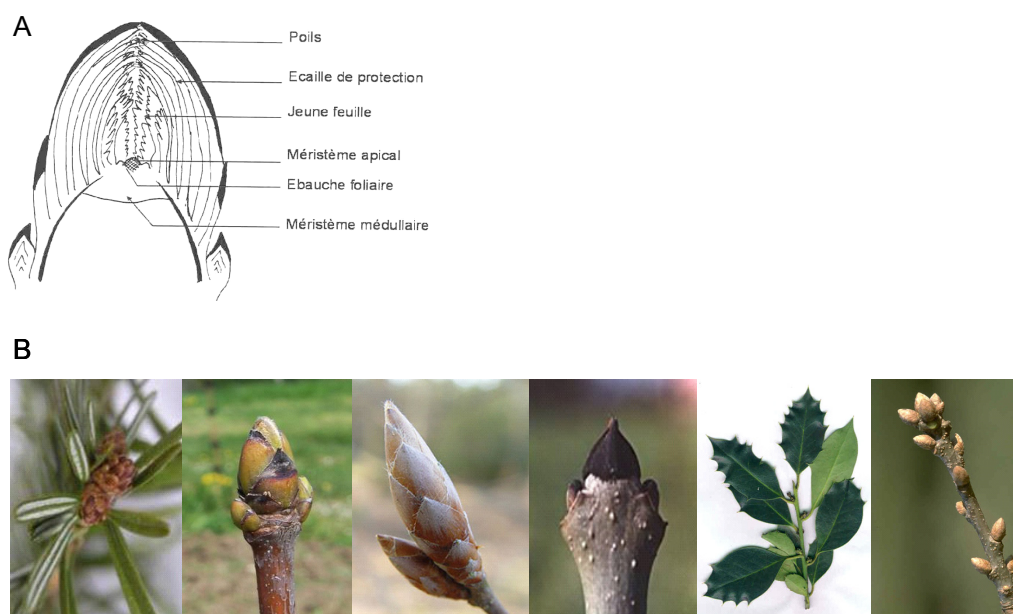


Figure 1-2 : Anatomie générale d'un bourgeon et différences morphologiques des bourgeons des six espèces forestières étudiées.

A. Dessin d'une coupe longitudinale de bourgeon apical d'érable sycomore à la loupe binoculaire (x 60). B. Photos des bourgeons dormants des 6 espèces étudiées dans ce travail de thèse. De gauche à droite : *Abies alba*, *Acer pseudoplatanus*, *Fagus sylvatica*, *Fraxinus excelsior*, *Ilex aquifolium* et *Quercus petraea*.

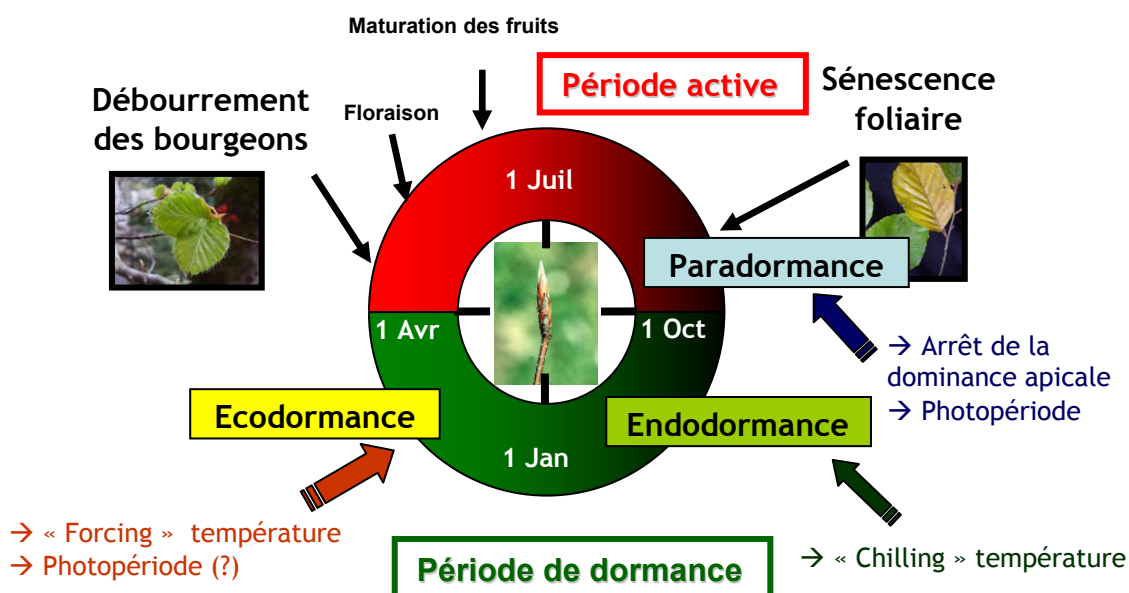


Figure 1-3 : Représentation schématique du cycle saisonnier des arbres caducifoliés en climat tempéré avec les différents signaux environnementaux qui peuvent influencer les trois types de dormance décrits dans le texte.

(D'après Horvath et al., 2003 et Rhode and Bhalerao, 2007). Les photos représentent les stades phénologiques chez le hêtre.

L'occurrence des événements phénologiques au cours du cycle saisonnier des arbres caducifoliés joue un rôle crucial dans le fonctionnement de l'arbre, en particulier, les dates de débourrement et de sénescence foliaire qui contrôlent la durée de saison de végétation et, par conséquent, la croissance des individus (Kramer et al. 2000, Schaber and Badeck 2003, Loustau et al. 2005) ce qui a souvent des conséquences sur la survie et la reproduction (Begon et al. 2005).

3. LA PHENOLOGIE COMME INDICATEUR DU CHANGEMENT CLIMATIQUE

3.1 Une saison de végétation qui s'allonge...

La phénologie est l'un des processus les plus sensibles aux variations thermiques ; et de toutes les réponses de la biosphère au réchauffement climatique, la réponse de la phénologie est la plus facilement perceptible (Sparks and Menzel 2002, Walther 2004). Les observations récentes des événements phénologiques des arbres montrent en effet que le débourrement, la floraison, la maturation et la sénescence ont subi d'importants changements lors des dernières décennies. Ainsi, le réchauffement climatique des dernières décennies est responsable de l'allongement de la saison de croissance des arbres dans la plupart des zones géographiques. Cet allongement de la saison de croissance est la conséquence d'une avance significative des dates de débourrement (Ahas 1999, Menzel and Fabian 1999, Beaubien and Freeland 2000, Schwartz and Reiter 2000, Ahas et al. 2002, Chmielewski and Rotzer 2002, Root et al. 2003, Menzel et al. 2006) et d'un retard de la sénescence (Chmielewski and Rotzer 2001; Defila 2001; Menzel and Fabian 1999; Menzel et al. 2006) particulièrement dans les hautes latitudes de l'hémisphère Nord (voir pour review Sparks and Menzel 2002, Linderholm 2006, Tableau 1-1). Par exemple, en Europe, la saison de végétation s'est allongée d'environ 11 jours au cours de la deuxième moitié du XX^{ème} siècle (Tableau 1-1). Parallèlement à ces études qui utilisent des observations directes *in situ*, des études indirectes utilisant les variations de CO₂ (Keeling et al. 1996) ou des données satellitaires (par exemple le NDVI, « Normalized Difference Vegetation Index ») indiquent également un allongement de la saison de végétation au cours des dernières décennies et corroborent les données observées sur le terrain (Myneni et al. 1997; Tucker et al. 2001; Zhou et al. 2001). Par exemple, Zhou et al. (2001) montre à l'aide du NDVI une avance printanière et un retard automnal de la végétation en Eurasie, conduisant à une augmentation de la saison de végétation de 18 jours sur la période 1981-1999. Les auteurs mettent également en évidence une augmentation de l'amplitude du NDVI sur cette même période d'environ 12% suggérant une activité photosynthétique plus forte (Figure 1-4). Comme le montre le Tableau 1-1, toutes les études rapportent une avance des dates de débourrement des arbres au cours des dernières décennies, à l'exception d'une étude conduite en Europe de l'Est (Ahas et al. 2002). Le retard phénologique observé dans cette dernière étude est expliqué par le fait que l'Europe de l'Est, contrairement aux autres zones géographiques étudiées, n'a pas subi de réchauffement au cours des dernières décennies mais plutôt un refroidissement dans certaines zones localisées.

En Europe, Menzel *et al.* (2006) mettent en évidence grâce à une méta-analyse qui regroupe 542 espèces végétales et 19 espèces animales, une avance globale de la phénologie printanière d'environ 2.5 jours.décade⁻¹ et un retard de la phénologie automnale d'environ 1.3 jours.décade⁻¹ au cours des 30 dernières années du XX^{ème} siècle. Cependant, comme le montre le Tableau 1-1, peu d'études concernent les dates de sénescence et les tendances observées concernant cet événement montrent une grande hétérogénéité (Estrella and Menzel 2006; Menzel et al. 2006).

Les études qui ont pu rassembler à la fois des données phénologiques sur une période de temps longue et des enregistrements de température sont plus rares. Ces études sont précieuses car elles nous permettent de caractériser la sensibilité phénologique des espèces à la température. Le Tableau 1-2 inventorie ces études et montre une tendance moyenne à une avance des dates de débourrement des arbres d'environ 1 à 8 jours par degré supplémentaire. Ces résultats nous montrent également que cette sensibilité semble être très différente selon l'espèce considérée, mais les gradients utilisés sont différents et il est par conséquent difficile d'établir des comparaisons. Par ailleurs, il existe encore trop peu d'études sur les variations des dates de sénescence pour en tirer des tendances générales (Estrella and Menzel 2006).

Tableau 1-1 : Tendances phénologiques observées pour le début, la fin ou la longueur de saison de végétation (LSV) des arbres au cours des dernières décennies.

Ce tableau référence à la fois les données acquises par observation sur le terrain et par télédétection

AUTEURS	ESPECES	ZONE GEOGRAPHIQUE	PERIODE	VARIATIONS DE LA SAISON DE CROISSANCE (JOURS)		
				Début	Fin	LSV
Observation de Terrain						
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
Télédétection (NDVI)						
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

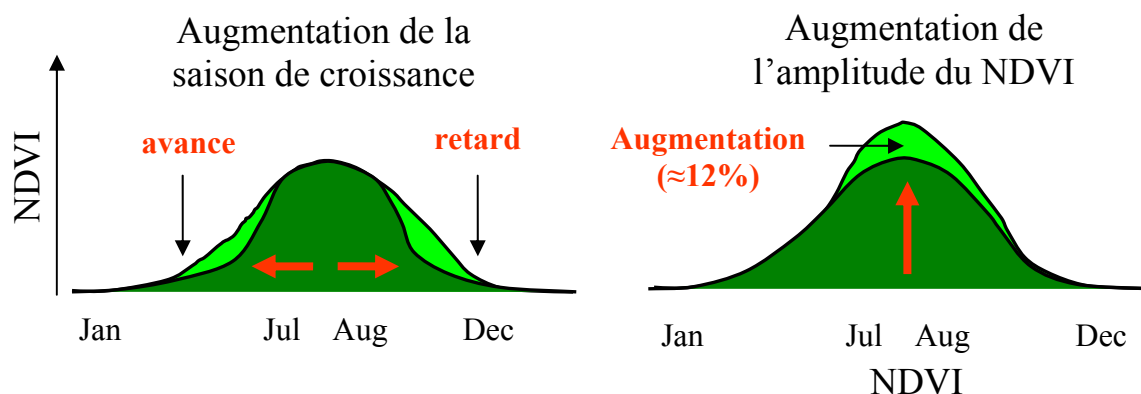


Figure 1-4 : Représentation schématique de l'évolution du NDVI de 1981 à 1999 en Eurasie
Les zones vert clair correspondent à l'enregistrement du NDVI au cours des années 1990 et les zones vert foncé au cours des années 1980 (adapté de Zhou et al. 2001).

Tableau 1-2 : Sensibilité phénologique des arbres à la température.

Les valeurs correspondent au décalage phénologique en nombre de jours par degré d'augmentation de température.

AUTEURS	ESPECES	ZONE GEOGRAPHIQUE	VARIATIONS (j.°C ⁻¹)		
			Début	Fin	LSV
Shutova et al. 2006	<i>Betula pubescens</i>	Europe Nord	-4 à -6		
Karlsson et al. 2003	<i>Betula pubescens</i>	Scandinavie	-3 à -8		
Ahas et al. 2000	<i>Betula pubescens</i>	Estonie	-2.6 à -3.9		
Cannell et al. 1999	<i>Quercus robur</i>	Angleterre	-7		
Donnelly et al. 2004	<i>Tilia cordata</i>	Irlande	-6		
Doi and Katano 2008	<i>Ginkgo biloba,</i>	Japon	-0.14		
	<i>Morus bombycis,</i>				
	<i>Salix babylonica,</i>				
	<i>Camellia sinensis</i>				
Lebourgeois et al. 2008	<i>Picea abies</i>	France	-3.1		
	<i>Abies alba</i>		ns		
	<i>Quercus petraea</i>		-4.6	2.4	+5.4
	<i>Quercus robur</i>		-5.1	3.9	+8.9
	<i>Fagus sylvatica</i>		-2.3	2.2	+3.9
Doi and Takahashi 2008	<i>Ginkgo biloba</i> et <i>Acer palmatum</i>	Japon		+4 à +6	
Matsumoto et al. 2003	<i>Ginkgo biloba</i>	Japon	-2.9	+4.4	+9.6
Chmielewski et Rötzer 2001	4 espèces d'arbre	Europe	-6.7	0	+5
Kramer et al. 1995	6 espèces d'arbre	Europe	-2 à -4	-1 à -9	-6 à +2

3.2 Changements phénologiques et flux de carbone

Le bilan de carbone des écosystèmes terrestres est très sensible aux changements de climat et plusieurs études rapportent une augmentation de la séquestration du carbone dans l'hémisphère Nord en réponse au réchauffement climatique des dernières décennies (Churkina et al. 2005; Goulden et al. 1996; Myneni et al. 1997; White et al. 1999). Cette augmentation du stock de carbone est imputée à la fois à une croissance plus importante des plantes due à l'augmentation de la teneur en CO₂ (Foley et al. 1998, Saxe et al. 2001) mais aussi pour une grande part, à l'augmentation de la longueur de saison de végétation observée au cours des dernières décennies (Goulden et al. 1996, Cleland et al. 2007, Piao et al. 2007). Autrement dit la phénologie du feuillage et ses variations jouent un rôle primordial dans les échanges de carbone entre l'écosystème et l'atmosphère (Kramer et al. 2000, Leinonen and Kramer 2002, Chiang and Brown 2007). En effet, les dates phénologiques foliaires rythment les échanges de carbone et d'eau, et l'allongement de la saison de croissance modifie significativement les flux de CO₂ entre la biosphère et l'atmosphère (Keeling et al. 1996). Cependant, une étude récente basée sur des données de flux de CO₂ montre que les écosystèmes forestiers peuvent perdre du carbone les années où les températures automnales sont anormalement chaudes, probablement à cause d'une forte augmentation de la respiration du sol (Piao et al. 2008). Prédire l'évolution des stocks de carbone s'avère donc complexe, tant les interactions entre les différents compartiments de la biosphère sont fortes. Néanmoins, il est aujourd'hui indéniable que les changements phénologiques qui vont s'opérer en réponse au réchauffement global affecteront le bilan de carbone, et les scientifiques qui modélisent les échanges carbonés et la croissance des arbres sont de plus en plus nombreux à intégrer des modules phénologiques aux modèles préexistants (Kramer et al. 1996, Leinonen and Kramer 2002, Davi et al. 2006).

A l'heure actuelle, les conséquences de l'allongement de la saison de végétation au cours des dernières décennies sur le bilan de carbone sont visibles sous forme d'indices. L'exemple de la courbe d'évolution du taux CO₂ dans l'atmosphère enregistrée depuis 1958 à Mauna Loa, dans le pacifique, illustre bien cela. En effet, la concentration en CO₂ suit des variations saisonnières liées à l'activité des végétaux. En hiver lorsque la végétation est dormante, la répercussion sur la concentration de CO₂ est visible et cette concentration augmente progressivement alors qu'au printemps, lors de la reprise de la végétation la concentration de CO₂ diminue rapidement. Keeling et al (1996, 1995) mesurent une augmentation de l'amplitude saisonnière de 20% à Mauna Loa et de 40% à Point Barrow

(Figure 1-5). Ces auteurs montrent également que la chute de concentration liée à la reprise de végétation a été avancée d'environ 7 jours depuis 1960. Cette précocité printanière de la diminution de CO₂ et de l'augmentation d'amplitude saisonnière suggère une avance dans le début de la saison de croissance et une augmentation de la productivité, respectivement.

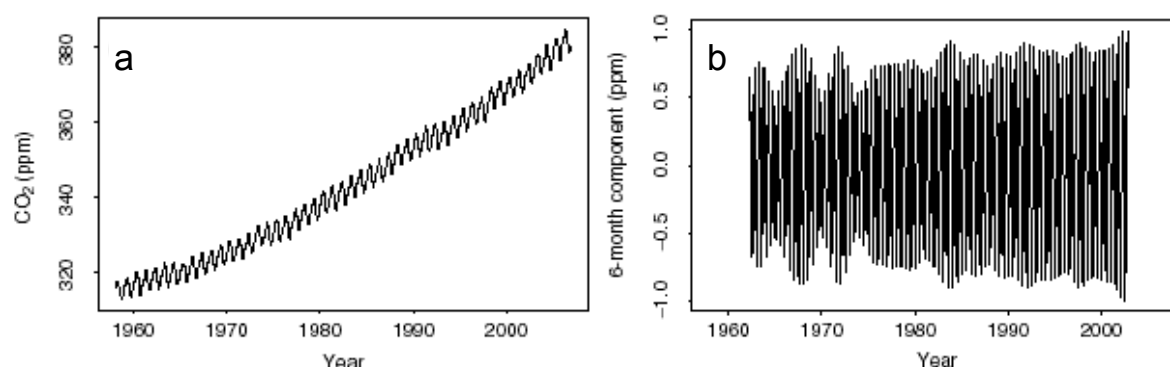


Figure 1-5 : Evolution de la teneur en CO₂ atmosphérique depuis 1960.

Les mesures ont été effectuées à l'observatoire de Mauna Loa à Hawaï (20°N, 156°W). a, évolution de la concentration en CO₂ de l'air ; b, évolution de l'amplitude saisonnière de la concentration en CO₂ (Extrait de Thompson and Clark 2008).

Ainsi la productivité des arbres est contrôlée en grande partie par la longueur de saison de végétation (Aber et al. 1995, Goulden et al. 1996, Keeling et al. 1996, Kramer et al. 2000, Churkina et al. 2005) et cette période exerce une forte influence sur les écosystèmes (White et al. 1999). Les modèles de transfert sol-végétation-atmosphère (modèles SVAT, soil Vegetation Atmosphere Transfer) basés sur des processus écophysiologiques, comme ORCHIDEE ou CASTANEA montrent l'importance des variations phénologiques des arbres feuillus dans le bilan de carbone des forêts européennes (Botta et al. 2000, Davi et al. 2006). Cependant, d'autres types de modèles comme BIOME-BGC montrent que l'influence de la durée de végétation n'est pas suffisante pour expliquer la variabilité interannuelle des flux de carbone (*e.g.* une saison de végétation longue peut être contrebalancée par un stress hydrique pour une année donnée) (White and Nemani 2003). Des études phénologiques à long terme couplées à des études de flux de carbone dans les écosystèmes sont encore insuffisantes pour comprendre l'influence des variations phénologiques sur l'assimilation de carbone à l'échelle de l'arbre et de la parcelle forestière.

La Figure 1-6 résume sous forme de schéma les différents impacts attendus du réchauffement sur les communautés végétales. Nous avons vu que le réchauffement climatique induisait des changements phénologiques et qu'il est susceptible de modifier les

aires de répartition des espèces végétales (migration et extirpation). Nous avons également vu le lien très fort existant entre la phénologie des arbres et le bilan de carbone des écosystèmes terrestres. Les espèces n'ayant pas la même sensibilité phénologique vis-à-vis des variations climatiques, le réchauffement climatique amorcé devrait entraîner des disparités dans la réponse phénologique des espèces au sein des communautés, et par là même altérer profondément leurs interactions biotiques (Kramer 1995b). Les modifications phénologiques en réponse aux changements climatiques pourraient ainsi contribuer à des modifications de distribution et d'abondance des espèces dans les communautés, ce que suggèrent certains modèles d'aires de répartition d'espèces (Chuine and Beaubien 2001, Morin et al. 2007). Sur le long terme, ces modifications phénologiques pourraient entraîner des évolutions génétiques entre les générations induisant des réponses évolutives très rapides au réchauffement global actuel (Bradshaw and Holzapfel 2001). Finalement, la composition et la structure génétique des communautés risquent d'être profondément affectées par ces changements de répartition et par l'altération de l'équilibre compétitif inter-espèces (Harrington et al. 1999).

Nous avons vu qu'au sein des communautés, les modifications phénologiques des arbres ne vont pas seulement augmenter leur saison de croissance mais aussi affecter leur fitness (Penuelas and Filella 2001). Ces réponses auront de multiples conséquences sur les interactions entre espèces (Hughes 2000, Jump and Penuelas 2005). Par exemple, l'avance prédite des événements phénologiques printanier comme la floraison chez les plantes, pourraient entraîner des problèmes de synchronisation avec la période d'activité de leurs pollinisateurs, entraînant une diminution de leur taux de reproduction. A l'inverse cette avance printanière pourrait augmenter la fitness de certaines plantes par désynchronisation du cycle de leurs parasites hôtes (Visser and Holleman 2001, Klein et al. 2008). Ainsi, une des problématiques majeures actuelle est d'évaluer si les capacités adaptatives inhérentes des populations seront suffisantes pour suivre la rapidité à laquelle le climat est en train d'évoluer. Dans ce contexte, il est par conséquent crucial de quantifier précisément le déterminisme environnemental et génétique de certains traits reliés fortement à la fitness, comme la phénologie foliaire, en particulier au niveau des marges chaudes des aires de répartition des espèces. Le déterminisme environnemental et génétique de la phénologie des arbres se retrouve ainsi au cœur de ce travail de recherche.

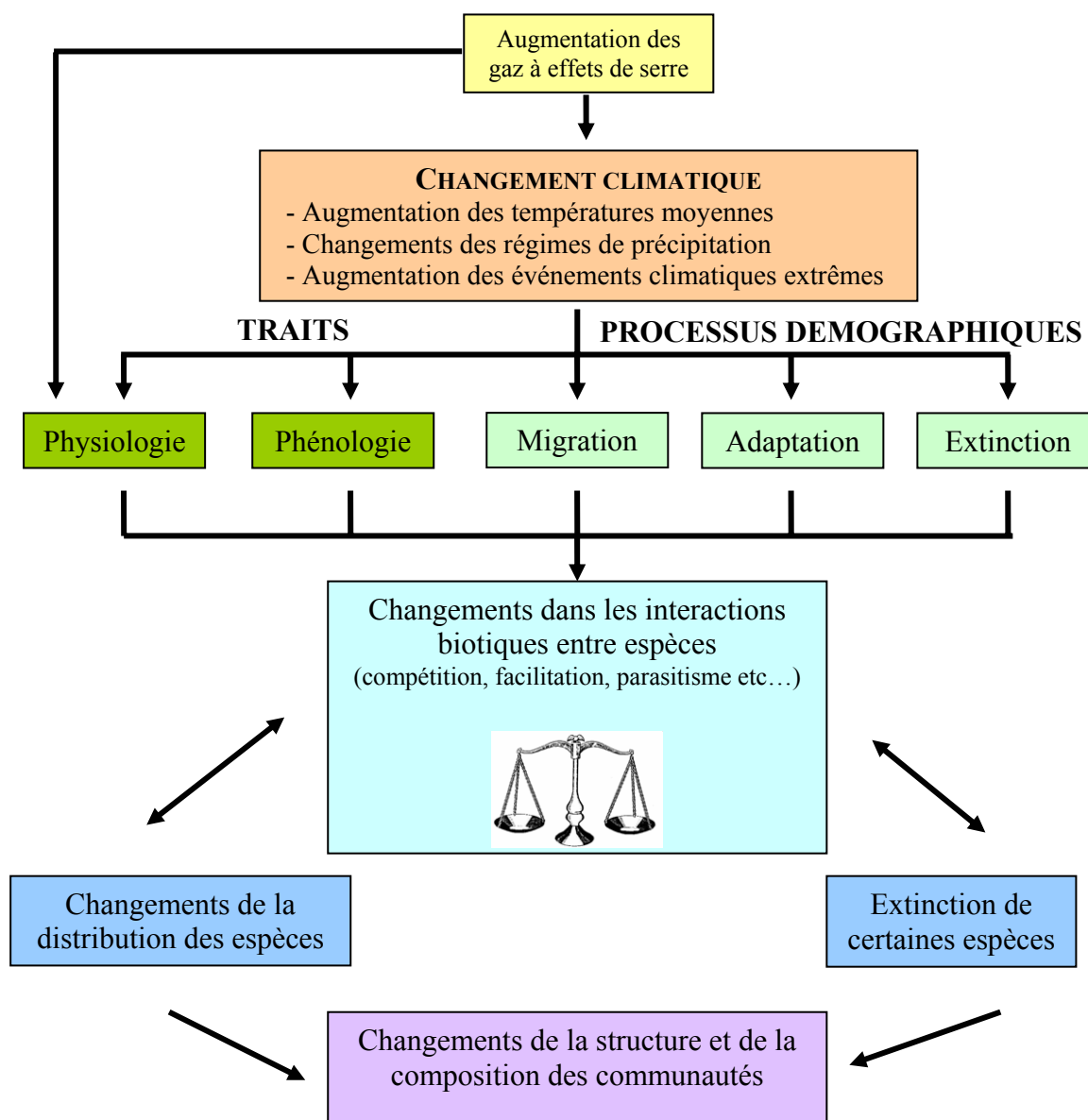


Figure 1-6 : Résumé des principaux effets attendus du changement climatique sur les arbres et les conséquences possibles au sein des communautés.

4. LES FACTEURS ENDOGENES ET EXOGENES QUI REGULENT LA PHENOLOGIE DU FEUILLAGE

Le débourrement des bourgeons au printemps et la sénescence foliaire à l'automne sont induits à la fois par des facteurs endogènes et exogènes à la plante. Bien que les facteurs génétiques et hormonaux interagissent fortement avec les facteurs environnementaux, pour plus de clarté ces mécanismes seront traités séparément.

4.1 Le débourrement des bourgeons

4.1.1 Facteurs génétiques

Les dates de débourrement des bourgeons, sont des événements sous contrôle génétique et un grand nombre d'études menées sur des tests de provenances ont mis en évidence que la date de débourrement est un caractère qualifié de modéré à hautement héritable* (Tableau 12-3). En effet, il a été montré qu'environ 50% de la variation phénologique observée en test de provenances pouvait être attribuée à des facteurs génétiques ce qui est supérieur aux traits de croissance (Howe et al. 2003b).

Tableau 1-3: Héritabilité de la date de débourrement de différentes espèces d'arbres.
L'héritabilité correspond à la définition au sens strict ou large selon les études (extrait de Howe et al. 2003).

ESPECE	HERITABILITE MOYENNE	REFERENCES
<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)	Farmer 1993
<i>Populus trichocarpa</i> X <i>P. deltoides</i>	0.80	Howe et al. 2000
<i>Robinia pseudoacacia</i>	0.62 (0.55-0.83)	Mebrahtu and Hanover 1989

Des études, ayant pour objectif de dessiner la carte génétique des QTL[†] qui participent à la régulation du débourrement, ont été conduites sur différentes espèces d'arbres et

* l'héritabilité est la part de la contribution des facteurs génétiques dans les différences interindividuelles

† QTL : Quantitative Trait Loci, région du chromosome basée sur des associations statistiques significatives entre marqueurs moléculaires et variation de caractères quantitatifs au sein d'une population ou d'une espèce.

indiquent qu'entre 6 à 31 régions du génome, selon les espèces étudiées, seraient impliquées (Frewen et al. 2000, Jermstad et al. 2003, Tsarouhas et al. 2003, Casasoli et al. 2004). Cependant, les gènes impliqués dans cette régulation ne sont pas encore clairement identifiés et sont actuellement en cours d'être localisés (Howe et al. 2003b, Derory et al. 2006).

4.1.2 Facteurs hormonaux

Les hormones influencent indirectement les dates de floraison et d'apparition des feuilles via la régulation de la dormance (Anderson et al. 2001, Araki 2001, Horvath et al. 2003). Les deux principales hormones impliquées dans la dormance sont les gibbérellines et l'acide abscissique (ABA). L'ABA a été isolé pour la première fois en 1963 sous le nom « d'abcissine » en raison de son implication dans l'abscission des feuilles de cotonnier (*Gossypium* sp.). En 1964, cette même substance est désignée sous le nom de « dormine » en raison de son rôle dans la dormance des bourgeons de l'érable sycomore. C'est enfin en 1965 que le double rôle dans l'abscission et la dormance est attribuée à cette substance rebaptisée pour l'occasion « d'acide abscissique ». La concentration en ABA dans le bourgeon suit un cycle saisonnier avec un maximum durant la phase d'endodormance et un déclin progressif jusqu'à la fin de l'écodormance (Ofir and Kigel 1998, Naor et al. 2008). Les gibbérellines semblent quant à elles avoir un rôle opposé (Anderson et al. 2001). Par exemple, chez le hêtre, l'application de gibbérellines durant la phase d'écodormance stimule fortement la croissance de ses bourgeons (Falusi and Calamassi 2003). Une autre étude montre également chez des cultivars de poiriers japonais que la concentration en gibbérellines augmente très rapidement après que les bourgeons aient reçus une certaine durée et quantité de température froide (Tamura et al. 2002). Ces résultats suggèrent que la levée de dormance des bourgeons pourrait être associée à une augmentation de la concentration en gibbérellines (Anderson et al. 2001).

4.1.3 Variables environnementales

En 1735, René Antoine Ferchault de Réaumur fut le premier à établir de manière scientifique un lien causal entre la température et les événements phénologiques des plantes. Partant de l'observation que les champs de blé arrivaient à maturité plus rapidement les années où le printemps était particulièrement doux, il conclut que les blés deviennent matures lorsqu'une certaine somme de température journalière (au dessus d'un seuil), accumulée depuis une date fixe, atteint une valeur critique (Réaumur 1735).

Ce principe constitue la base des modèles phénologiques fondés sur le principe des sommes de températures, encore très utilisés aujourd'hui notamment pour prédire les dates de débourrement chez les arbres. Il existe donc un lien très étroit entre les dates d'apparition des feuilles et la température des premiers mois de l'année. Plus précisément, les températures affectent l'intensité et la durée de la dormance (différemment selon le stade de dormance considéré) ce qui entraîne des décalages de la phénologie printanière. Il est globalement reconnu que les bourgeons des arbres réagissent à deux « types de température » de manière décalée selon leur stade physiologique. D'une part, les températures froides hivernales, appelées « chilling temperatures », qui vont permettre de lever la dormance des bourgeons et les faire évoluer du stade d'endodormance au stade de quiescence (ou d'écodormance). D'autre part, les températures chaudes printanières, appelées « forcing temperatures », qui vont permettre aux bourgeons quiescents d'entamer leur développement ontogénique et entraîner l'émergence foliaire. Dans la deuxième moitié du XX^{ème} siècle, les producteurs d'arbres fruitiers des pays tempérés ont voulu développer leurs activités dans des pays au climat plus chaud voire tropical et se sont ainsi intéressés à la quantité de températures froides nécessaires pour lever la dormance (Garcialuis et al. 1992, Faust et al. 1997, Meagher and Delph 2001, Arora et al. 2003, Ruiz et al. 2007, Guedon and Legave 2008) Ces recherches ont été à l'origine des modèles phénologiques permettant de prédire les dates de débourrement à partir de l'effet conjoint de ces deux types de température (Fuchigami and Nee 1987). Cependant la relation entre les températures de forcing et de chilling qui régulent la dormance et le développement des bourgeons est encore sujet à controverse ce qui donne naissance à différents modèles de prédiction phénologique (Chuine et al. 1998, Chuine 2000 voir section 5.1). Certains auteurs montrent une relation exponentielle négative entre la durée des températures de chilling et la quantité de températures de forcing accumulée jusqu'aux dates de débourrement (Cannell and Smith 1983, Murray et al. 1989) ; autrement dit, la somme de températures nécessaires au débourrement décroît à mesure que la durée des périodes précédentes de températures froides augmente (Figure 1-7). Cette constatation conduit Murray *et al.* (1989) à définir une sorte de somme minimale de températures nécessaires au débourrement, lorsque la dormance d'une essence donnée a été entièrement levée.

Ainsi, dans les climats tempérés, à condition que la dormance soit entièrement levée, c'est-à-dire que les bourgeons ont suffisamment subis de températures froides, les températures chaudes printanières peuvent suffire à expliquer les variations des dates de débourrement. Par exemple, Chmielewski and Rotzer (2001) montrent une très bonne relation

entre la date de débournement de 4 espèces d'arbres en Europe et les moyennes de températures enregistrées de février à avril (Figure 1-8).

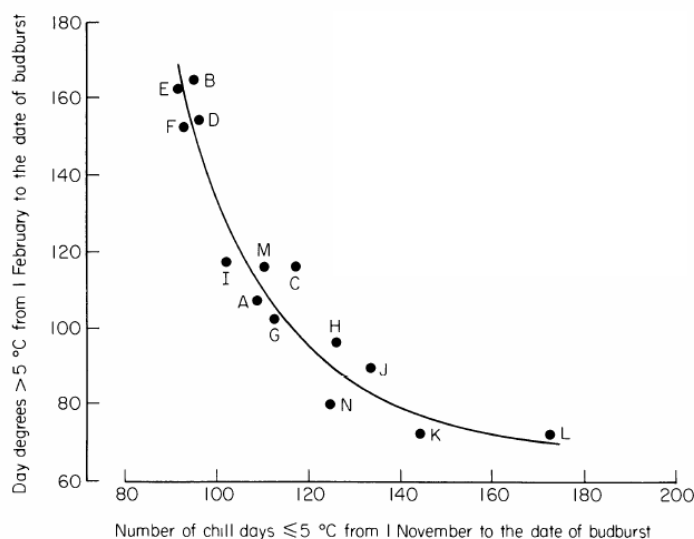


Figure 1-7 : Rôle des températures froides et des températures chaudes dans la régulation des dates de débournement de *Picea sitchensis*.

Relation pour 14 enregistrements des dates de débournement de *Picea sitchensis*, entre le nombre de jours froids ($T < 5^{\circ}\text{C}$, du 1er novembre jusqu'à la date de débournement) et le cumul de degré jours ($T > 5^{\circ}\text{C}$, du 1er février jusqu'aux dates de débournement). (Extrait de Cannel and Smith 1983).

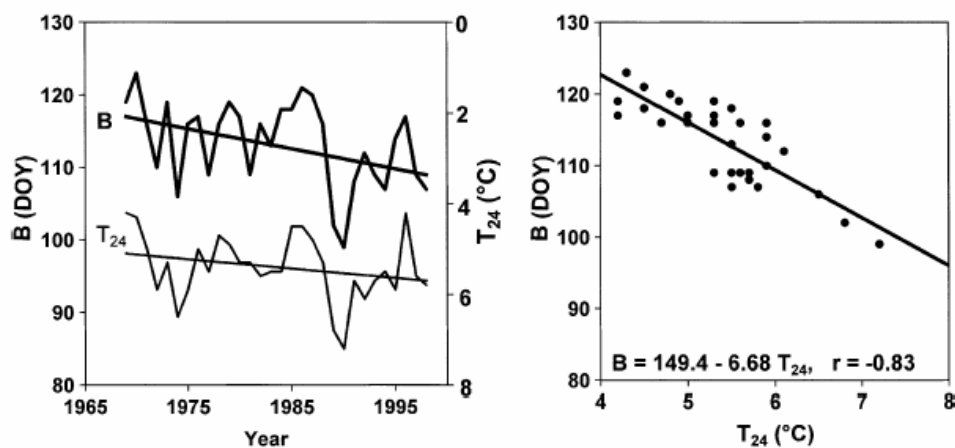


Figure 1-8 : Relation entre les températures printanières et le début de la saison de croissance des arbres en Europe.

Le graphique de gauche montre l'évolution des moyennes de températures des mois de février à avril (T_{24}) et du début de la saison de croissance de 4 espèces d'arbres en Europe (B). Le graphique de droite montre la relation linéaire entre T_{24} et B (Extrait de Chmielewski and Rotzer 2001).

Le rôle de l'augmentation de la durée du jour au printemps dans la régulation des dates de débournement des arbres n'est pas encore clairement établi. Par exemple, une étude expérimentale a montré que le noisetier (*Corylus avellana*) semblait être sensible à la

photopériode puisque des plants soumis à une photopériode longue nécessitaient moins de jours à une température supérieure à 21°C pour pouvoir débourrer (Heide 1993a) (Figure 1-9). De même il a été montré expérimentalement qu'il existait une influence de la photopériode dans la régulation des dates de débourrement chez le hêtre (Falusi and Calamassi 1990, Heide 1993b, Schaber and Badeck 2003). Cependant, *in situ*, la prise en compte de la photopériode comme signal régulateur des dates de débourrement ne semble pas améliorer la précision des modèles pour cette espèce (Kramer 1994). Le rôle de la photopériode dans la régulation des dates de débourrement des arbres semble par conséquent être faible et significatif seulement pour une minorité d'espèces. Ainsi, dans les zones de climats tempérés, la température à elle seule, (températures froides hivernales et/ou températures chaudes printanières) permet de modéliser avec une bonne précision la date de débourrement de la plupart des essences forestières (Chuine and Cour 1999).

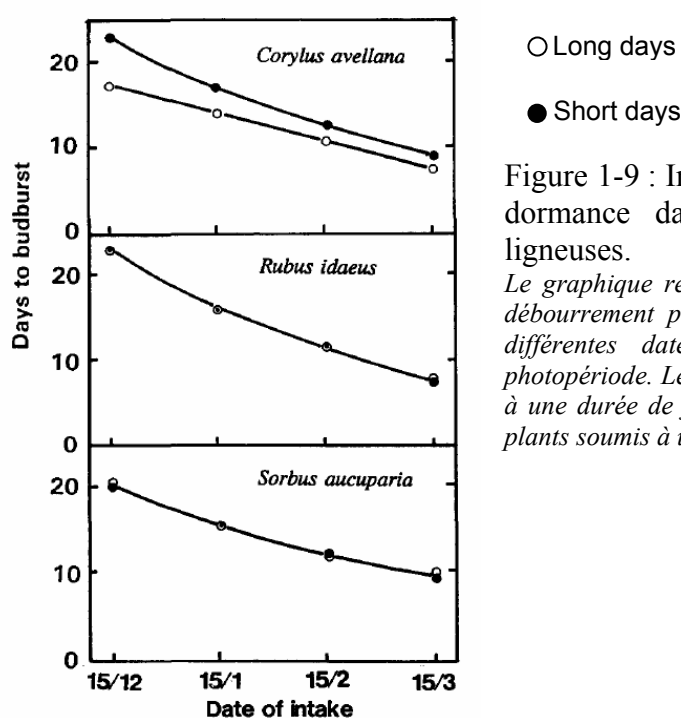


Figure 1-9 : Influence de la photopériode et du stade de dormance dans le débourrement de trois espèces ligneuses.

Le graphique représente le nombre de jours jusqu'à la date de débourrement pour des plants de 3 espèces placées à 21°C à différentes dates de l'hiver et sous deux conditions de photopériode. Les cercles blancs correspondent aux plants soumis à une durée de jour longue, les cercles noirs correspondent aux plants soumis à une durée de jour courte (extrait de Heide, 1993).

En conclusion, les principaux facteurs endogènes qui jouent un rôle dans la date d'apparition des feuilles chez les arbres comportant une phase de dormance, sont d'une part des facteurs génétiques traduit par la forte héritabilité de ce caractère ; d'autre part des facteurs hormonaux avec deux hormones antagonistes : l'ABA qui semble ralentir la levée de dormance et les gibbérellines qui semblent au contraire l'accélérer. La température est le facteur externe quasiment exclusif qui régule les dates de débourrement des arbres de climats

tempérés même si la photopériode pourrait en partie moduler cet événement chez certaines espèces (Figure 1-10). En revanche, ces trois types de facteurs interagissent les uns avec les autres et les mécanismes reliant ces facteurs sont encore peu connus (Howe et al. 2000).

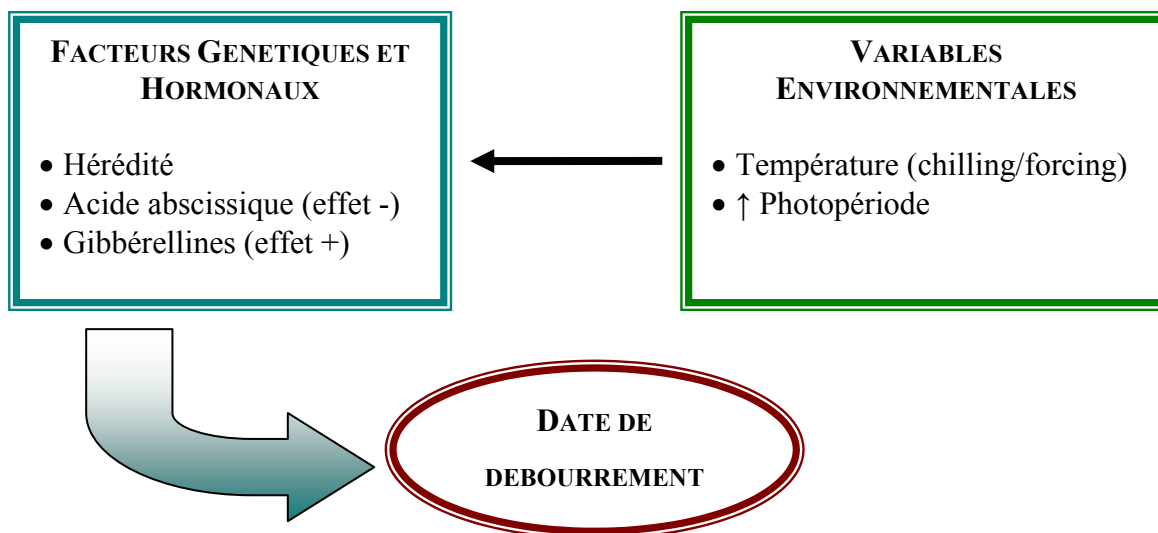


Figure 1-10 : Représentation schématique des facteurs endogènes et exogènes pouvant avoir une influence sur les dates de débourrement.

4.2 La sénescence foliaire

La sénescence foliaire est un processus important qui permet de remobiliser progressivement les nutriments des feuilles au cours de leur dégradation (Keskitalo et al. 2005). Smart (1994) définit ce processus de manière imagée comme étant “ le dernier souhait et testament de la feuille dans lequel elle lègue les derniers nutriments qu’elle a fabriqués au reste de la plante”. Le contrôle de la sénescence est régit par des facteurs environnementaux et endogènes à la plante. Les principaux facteurs endogènes qui pourraient réguler la sénescence foliaire chez les arbres sont de trois ordres : (i) génétiques, (ii) hormonaux (iii) et physiologiques (Lim et al. 2007).

4.2.1 Facteurs génétiques

Les tests de provenances montrent une forte héritabilité des dates qui marquent la fin de saison de croissance des arbres, souvent assimilées au bourgeonnement qui se produit à la fin de l’été. Cette dernière date est également fortement corrélée à la date d’entrée en sénescence (jaunissement et abscission foliaire). Le bourgeonnement présente généralement un contrôle génétique plus fort que le débourrement printanier, probablement à cause des multiples facteurs intervenant dans sa régulation notamment le contrôle photopériodique (Howe et al. 2003b). Un certain nombre de gènes ont été identifiés comme régulateurs de la sénescence de par leur plus forte transcription durant cette phase (Smart 1994, Buchanan-Wollaston 1997, Nooden et al. 1997, Quirino et al. 2000, Yoshida 2003). Ces gènes sont impliqués dans la dégradation de l’ADN, des chlorophylles et des protéines ainsi que dans la remobilisation des lipides et de l’azote. Cependant, des interactions complexes sont impliquées entre la perception des signaux spécifiques externes et internes et l’induction des cascades d’expression de ces gènes permettant la régulation du déclenchement de la sénescence. En effet, l’expression des gènes codant des protéines reliées au processus de sénescence semble être régulée via des protéines activatrices, qui semblent à leur tour activées directement ou indirectement par un signal hormonal (Smart 1994, Biswal and Biswal 1999, Yoshida 2003).

4.2.2 Facteurs hormonaux

La plupart des principales hormones végétales semblent être impliquées dans le processus de sénescence, mais cette régulation hormonale n'a pu être prouvée uniquement pour les cytokines et l'éthylène (Lim et al. 2007). Les cytokines sont principalement synthétisées dans les racines et sont transportées dans le reste de la plante via le xylème. Il a été montré que la concentration de cytokines dans la sève brute diminuait au début de la sénescence (Nooden et al. 1990). Ces auteurs suggèrent que la diminution de la concentration en cytokines dans les feuilles pourrait ainsi déclencher le processus de sénescence. Des études ont montré par ailleurs que l'application externe de cytokines sur les feuilles des plantes entraîne un retard de la sénescence pour la plupart des espèces testées (*e.g.* van Staden et al. 1988). Cependant, le mécanisme par lequel les cytokines entraînent un retard de la sénescence reste encore aujourd'hui à découvrir. La deuxième hormone qui semble jouer un rôle dans la régulation de la sénescence est l'éthylène. L'éthylène intervient également dans la régulation de beaucoup de processus physiologiques comme la germination des graines, la maturation des fruits ou encore la sénescence des fleurs. Malgré la mise en évidence de son rôle positif dans la régulation de la sénescence, le mode d'action moléculaire de l'éthylène reste encore incompris et il semblerait que cette hormone ne soit pas un régulateur essentiel du processus de sénescence (Buchanan-Wollaston 1997).

4.2.3 Facteurs physiologiques

Enfin, le troisième facteur endogène qui semble réguler les dates d'entrée en sénescence foliaire est la teneur en sucre contenu dans les feuilles même si cette hypothèse reste encore très controversée (Yoshida 2003). En effet, tandis que certaines études font l'hypothèse que la décroissance de la concentration en sucre est responsable du déclenchement du programme de sénescence (Quirino et al. 2000), de récentes études arrivent à la conclusion inverse, c'est à dire que l'augmentation de la concentration en sucre à l'automne pourrait déclencher la sénescence (Nooden et al. 1997, Stessman et al. 2002). Une étude montre également que la régulation de la sénescence est sous contrôle d'interactions entre la quantité de sucre dans les feuilles, la concentration en cytokines et la quantité de lumière reçue sur (Wingler et al. 1998). La Figure 1-11 illustre ces interactions : les sucres peuvent bloquer l'action des cytokines et la lumière peut inhiber l'action des sucres.

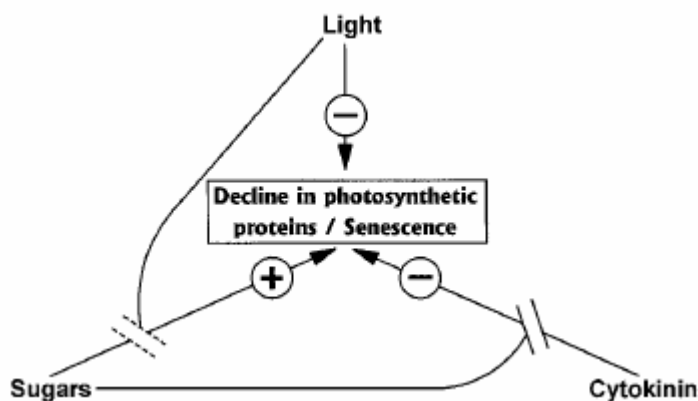


Figure 1-11 : Interactions entre les cytokines, les sucres et la lumière dans la régulation de la sénescence.

(extrait de Wingler et al. 1998).

Un autre facteur endogène, l'âge physiologique des feuilles, peut s'avérer déterminant dans la régulation de la sénescence foliaire (Quirino et al. 2000). Une feuille serait caractérisée par une durée de vie maximale avec une productivité photosynthétique, après quoi le programme de sénescence serait enclenché (Bleecker and Patterson 1997, Lim et al. 2007). Cette hypothèse est renforcée par les résultats de certaines études qui montrent dans un même environnement une corrélation positive entre les dates de débourrement et les dates de sénescence : les individus qui débourrent précocement ont généralement une sénescence plus précoce (Worrall 1993).

4.2.4 Variables environnementales

Contrairement aux dates de débourrement, les signaux environnementaux qui déclenchent potentiellement le processus de sénescence foliaire sont encore mal compris (Estrella and Menzel 2006). En effet, l'entrée des feuilles en phases de sénescence peut être induit par un grand nombre de facteurs environnementaux. Les feuilles peuvent prématurément entrer en sénescence si elles subissent un stress environnemental comme des températures basses ou élevées, une sécheresse, une concentration en ozone trop élevée, un manque de lumière ou de nutriments, ou encore en réponse à une attaque d'insectes ou de champignons pathogènes (Lim et al. 2007). Malgré la multitude de facteurs pouvant entrer en jeu, il est néanmoins généralement admis que sous des conditions favorables, les arbres de climats tempérés entament leur processus de sénescence foliaire en automne en réponse à deux signaux principaux : la réduction de la durée du jour et la diminution des températures

(Koike 1990, Migliavacca et al. 2008). Cependant, il n'existe pas à l'heure actuelle de consensus sur les déterminants environnementaux qui déclenchent et modulent l'entrée en sénescence foliaire (Estrella and Menzel 2006). A notre connaissance, en analysant les données de la littérature, quatre hypothèses peuvent être avancées : (i) premièrement, les températures chaudes automnales pourraient retarder le déclenchement et l'évolution de la sénescence (Heide 2003, Matsumoto et al. 2003, Shutova et al. 2006). (ii) Deuxièmement et en complète opposition avec la première hypothèse, les températures chaudes estivales et automnales pourrait accélérer l'entrée en sénescence (Kramer 1995b). (iii) Troisièmement, en observant que les dates de chute des feuilles restent constantes entre les années, certains auteurs considèrent que la sénescence pourrait être déclenché uniquement par la réduction de photopériode progressive en automne (Lee et al. 2003, Keskitalo et al. 2005). (iv) Enfin, la dernière hypothèse suggère que les températures froides associées à une réduction de la photopériode et du rayonnement solaire pourraient moduler le déclenchement de la sénescence avec un effet seuil ou non (Koike 1990, White et al. 1997, Jolly et al. 2005, Migliavacca et al. 2008, Delpierre et al. 2009). Plus récemment, des résultats montrent que les signaux environnementaux susceptibles d'induire la sénescence chez des arbres Nord Américains dépendent fortement des espèces. Par exemple, les modèles prenant en compte à la fois les températures froides et la photopériode permettent de mieux expliquer la variabilité de la sénescence chez le bouleau alors que l'ajout de la photopériode comme paramètre ne semble pas améliorer le modèle chez l'érable (Richardson et al. 2006). Cependant, si l'on distingue les facteurs qui sont responsables de l'initiation du processus de sénescence des facteurs qui permettent de moduler ce processus, il est globalement reconnu que la réduction photopériodique automnale est le principal facteur environnemental qui déclenche le processus de sénescence alors que la température demeure le principal facteur modulateur. Les autres facteurs qui peuvent moduler la vitesse de sénescence sont des stress abiotiques ou biotiques comme une limitation en lumière ou en nutriments, une sécheresse ou encore une attaque par des pathogènes.

En résumé, le contrôle endogène régulant la sénescence automnale chez les arbres s'avère très complexe et les processus impliqués, même s'ils ont été abondamment étudiés, sont loin d'être entièrement disséqués et compris (Lee et al. 2003). Nous savons aujourd'hui que l'initiation de la sénescence semble être sous fort déterminisme génétique et que la concentration en sucres et en hormones pourrait jouer un rôle important dans le déclenchement de la sénescence et interagissent ensemble. Quand aux facteurs exogènes, ils

sont nombreux et interagissent probablement entre eux, ce qui explique la difficulté de modéliser cet événement phénologique. Cependant les deux facteurs qui semblent les plus prépondérants sont la température et la photopériode (Figure 1-12).

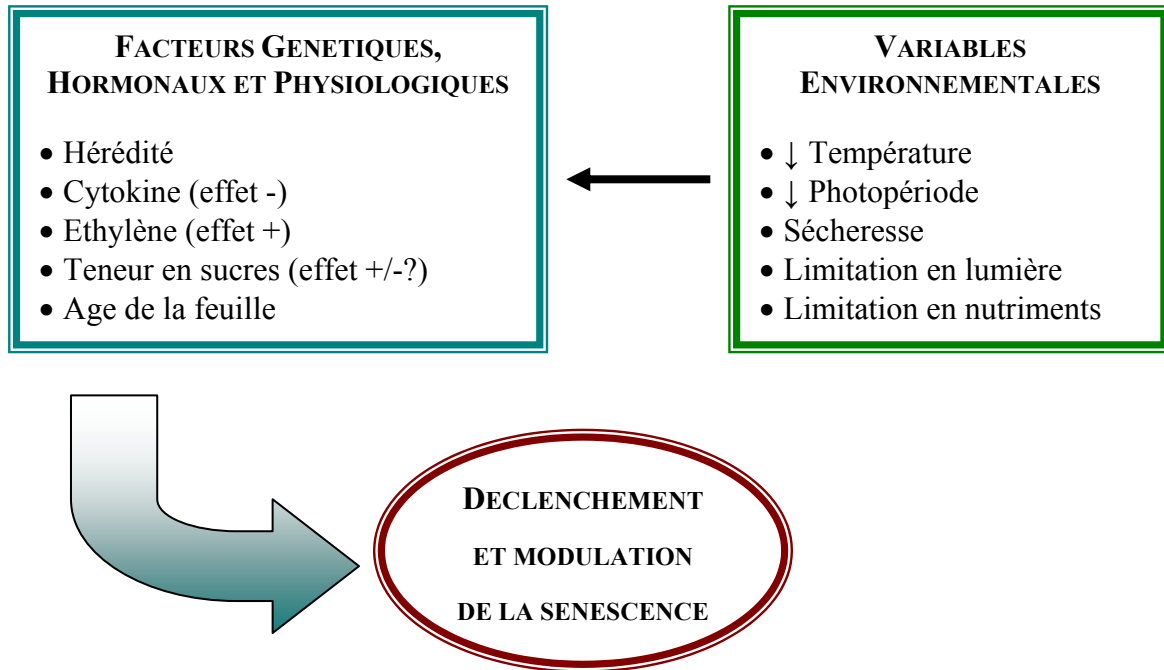


Figure 1-12 : Représentation schématique des facteurs endogènes et exogènes ayant une influence sur le déclenchement et/ou la modulation de la sénescence.
(D'après Lim et al. 2007).

5. MODELISATION DE LA PHENOLOGIE ET PREDICTIONS FUTURES

5.1 Les différents types de modèles

Modéliser la phénologie foliaire chez les plantes est un véritable défi qui s'avère essentiel pour appréhender l'impact du changement climatique sur le fonctionnement des écosystèmes terrestres. En effet, comme nous l'avons vu précédemment, la phénologie conditionne en grande partie les échanges de carbone entre l'atmosphère et la biosphère terrestre et semble jouer un rôle sur les limites de répartition des espèces. C'est pourquoi les modèles de prédictions des flux de carbone ou les modèles biogéographiques s'attachent de plus en plus à modéliser la phénologie du feuillage (Chuine and Beaubien 2001, Davi et al. 2006). Alors qu'il n'existe à l'heure actuelle que très peu de modèles capables de prédire les dates de sénescence foliaires chez les arbres (White et al. 1997, Jolly et al. 2005, Richardson et al. 2006, Delpierre et al. 2009), un grand nombre de modèles permettant de prédire des dates de débourrement ont été publiés (voir review dans Chuine et al. 1998, Chuine et al. 2003). Ces derniers modèles peuvent être regroupés en trois catégories : les modèles théoriques, les modèles statistiques et les modèles mécanistes (Cleland et al. 2007). Les modèles théoriques sont basés sur le compromis entre les coûts et bénéfices liés à la production de feuilles pour optimiser l'acquisition de ressources et ont tout d'abord été développés pour comprendre les différentes stratégies de durée de vie des feuilles (Kikuzawa 1995). Les modèles statistiques mettent en relation des observations phénologiques empiriques en fonction de divers facteurs climatiques en utilisant des équations mathématiques linéaires (Boyer 1973; Schwartz 1998; Spieksma et al. 1995), ou plus complexes (Schwartz 1998, 1999). Ils sont particulièrement efficaces pour renseigner sur des tendances générales d'évolutions phénologiques en réponse au changement climatique (Schwartz 1999). Enfin les modèles mécanistes, les plus nombreux, cherchent à prendre en compte les relations connues ou supposées entre des variables environnementales et des processus biologiques (Sarvas 1974, Kobayashi and Fuchigami 1983, Cannell and Smith 1986, Hanninen 1990, Kramer 1994, 1996, Chuine et al. 1999, Chuine 2000, Schaber and Badeck 2003, Linkosalo et al. 2006, Richardson et al. 2006). La plupart de ces types de modèles n'utilise néanmoins que la température comme variable externe. Les modèles théoriques servent surtout à comprendre l'évolution des stratégies définissant la durée de vie des feuilles des arbres, et ne sont donc pas utilisés pour prédire les dates de débourrement et

de sénescence à l'échelle spécifique. En revanche, les modèles empiriques et mécanistes peuvent être utilisés pour réaliser des prédictions d'événements phénologiques en fonction de facteurs climatiques. Les modèles mécanistes sont les plus répandus dans la littérature et se sont complexifiés au cours du temps, au fur et à mesure que les connaissances sur le déterminisme des événements phénologiques s'affinaient (Encadré 3).

Pour le débourrement des bourgeons, ces modèles mécanistes peuvent être classés en deux catégories selon Hanninen et Kramer (2007) :

- les modèles à 1 phase (« E-models ») où la réponse du bourgeon aux signaux environnementaux est constante au cours du temps ; seule la phase d'écodormance du bourgeon est ainsi considérée.
- les modèles 2 phases (« ES-models ») où la réponse du bourgeon change au cours du temps en fonction de son état physiologique ; à la fois la phase d'écodormance et d'endodormance sont considérées.

Les modèles à 1 phase sont les plus simples et les premiers modèles utilisés puisque c'est Réaumur (1735) qui le premier introduit le concept de la somme de degrés jours qui est la somme des températures moyennes journalières entre une date arbitraire et la date de l'événement phénologique considéré (Réaumur 1735). Ces types de modèles ne prennent pas en compte la phase d'endodormance et se basent uniquement sur l'effet des températures chaudes printanières, appelées températures de « forcing » durant la phase de quiescence (*e.g.* Cannell and Smith 1983, Hunter and Lechowicz 1992). L'effet des températures de forcing sur le développement des bourgeons est fixé arbitrairement à une date hivernale ou au début du printemps quand l'endodormance est supposée être levée. La date de débourrement sera atteinte lorsqu'un certain nombre d'unités de croissance sera atteinte. Les unités de croissance sont calculées soit à partir d'une relation linéaire avec la température au dessus d'un seuil thermique (dans ce cas les unités de croissance sont égales aux unités thermiques, et sont exprimées en unités de chaleur appelées « degrés jours ») (Arnold 1959), soit à partir d'une relation exponentielle (Hari et al. 1970), soit encore à partir d'une relation sigmoïdale (Sarvas 1972, Chuine et al. 1998) (voir Figure 1-13).

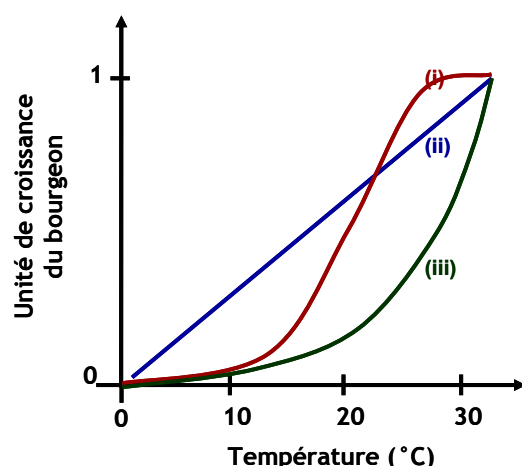


Figure 1-13 : Relation entre la capacité du bourgeon à répondre en terme de croissance ontogénique et la température.

La capacité du bourgeon à répondre en terme de croissance est exprimée en « unité de croissance » et la température comptabilisée correspond aux « forcing temperatures ». (i) Relation de type sigmoïdale, (ii) relation de type linéaire et (iii) relation de type exponentielle.

Les modèles à 2 phases, qui prennent en compte le stade d'endodormance, ont été créés plus tardivement lorsque il a été mis en évidence expérimentalement que la levée de dormance et l'entrée en phase de quiescence étaient modulées par les températures froides hivernales, appelées températures de chilling (Sarvas 1974, Fuchigami and Nee 1987, Murray et al. 1989, Hanninen 1990, Kramer 1994, 1996, Chuine 2000, Hanninen and Kramer 2007). Ces modèles plus complexes incluent ainsi les deux types de température (forcing/chilling) dont leurs actions sont basées sur des hypothèses physiologiques :

- (i) l'effet des températures de chilling sur le taux de levée de l'endodormance,
- (ii) l'effet des températures de forcing sur le développement du bourgeon au cours de l'écodormance,
- (iii) l'effet de l'état actuel de la dormance sur le ralentissement de la réponse du bourgeon aux températures de forcing, *i.e.* la relation entre le (i) et le (ii).

La levée de dormance est supposée atteinte lorsque qu'une certaine quantité d'unités de levée de dormance (exprimé en unité de froid) est atteinte. Ces unités de levée de dormance sont calculées à partir des températures de chilling souvent comprises dans un intervalle de température (avec une relation de type triangulaire ou de type gaussienne) ou simplement à partir des températures situées en deçà d'un certain seuil (pour plus de détails, voir revue dans Hanninen and Kramer, 2007 et Figure 1-14)

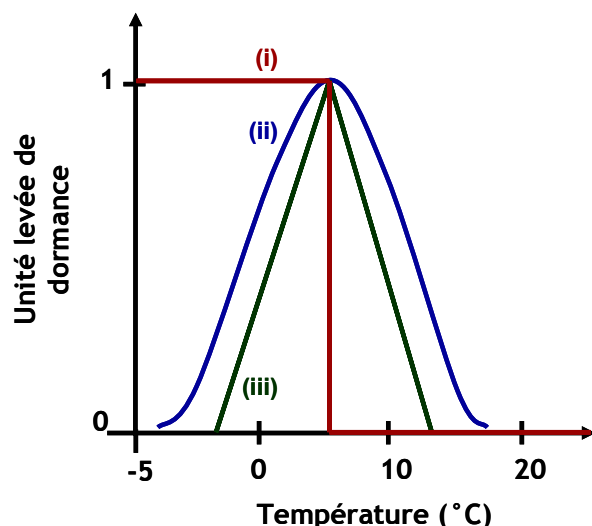


Figure 1-14 : Relation entre la levée de dormance et la température.

La levée de dormance est exprimée en « unité de levée de dormance » et la température correspond aux températures de « chilling ». (i) Relation simple avec une capacité de levée de dormance maximale pour toutes les températures en deçà de -5°C (température de base), (ii) relation triangulaire à la température avec un optimum pour -5°C, (iii) relation de type gaussienne autour de la valeur -5°C.

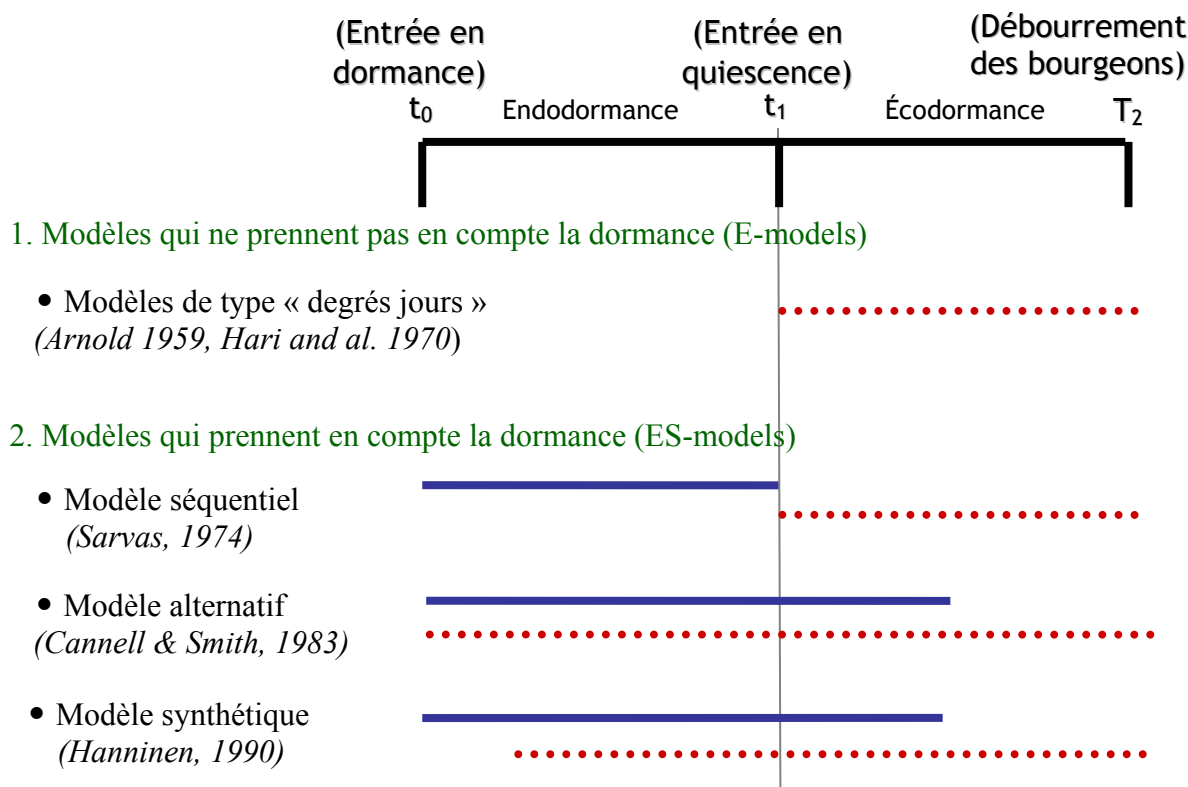
L'effet des températures de forcing sur le développement du bourgeon est calculé de la même manière que les modèles à 1 phase. Enfin, les modèles à 2 phases peuvent différer selon la relation considérée entre la dormance et la capacité de croissance du bourgeon (Saxe et al. 2001). Ainsi, les modèles sont qualifiés de séquentiels lorsque les deux effets sont séparés dans le temps, *i.e.* que les températures de forcing peuvent influencer la croissance du bourgeon uniquement lorsque la dormance est entièrement levée. Alors que les modèles sont dits parallèles lorsque les températures de forcing peuvent agir sur la croissance du bourgeon même durant la période de dormance avec néanmoins une variation de l'intensité de cette relation selon la quantité d'unités de levée de dormance atteinte (voir Encadré 3). En 1990, Hänninen développe un modèle intermédiaire, le modèle synthétique, qui implique deux seuils de levée de dormance. Dans ce modèle, les bourgeons ne peuvent répondre aux températures de forcing tant qu'un premier seuil (faible) d'unités de levée de dormance n'est pas atteint. A partir de là, les compétences du bourgeon à répondre aux températures de forcing augmentent jusqu'à sa capacité maximale lorsque le deuxième seuil d'unité de levée de dormance est atteint (dormance entièrement levée) (Hanninen 1990). (Voir Encadré 3). Enfin, Chuine (2000) a montré que la plupart des modèles étaient en fait des cas particuliers d'un modèle général. Les variations existantes entre les modèles sont pour la plupart en relation avec la fonction mathématique choisie pour représenter la relation entre les températures de chilling et le taux de levée de dormance ainsi qu'entre la capacité du bourgeon au stade quiescent de répondre aux températures de forcing (Saxe et al. 2001).

Cependant, il faut noter que la modélisation de la levée dormance reste un véritable challenge, car aucune mesure directe de l'évolution de l'état de développement des tissus pendant la dormance n'est encore disponible (Morin 2006).

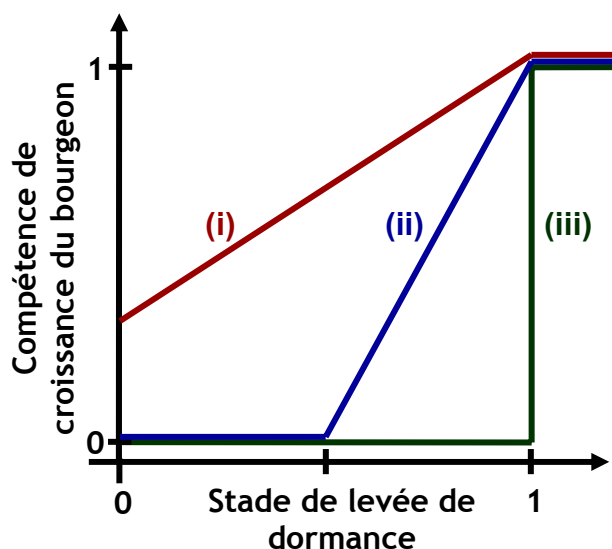
Concernant la sénescence, les modèles sont très peu nombreux. Certaines études montrent néanmoins de fortes relations empiriques entre la température moyenne automnale et les dates de coloration des arbres (Matsumoto et al. 2003, Doi and Takahashi 2008). Les modèles mécanistes capables de modéliser les dates de sénescence des arbres sont à l'heure actuelle basés sur la photopériode et la température avec ou sans effets seuils (White et al. 1997, Jolly et al. 2005, Migliavacca et al. 2008, Delpierre et al. 2009). En raison des nombreux facteurs qui peuvent influencer la sénescence des arbres, les prédictions sont encore loin d'être aussi précises que pour les modèles de débourrement.

Enfin comme il existe peu de données et de modèles concernant la sénescence des arbres, nous ne savons pas précisément comment devrait évoluer la durée de saison de végétation au fur et à mesure que le climat se réchauffe (mais voir White et al. 1997, Jolly et al. 2005, Richardson et al. 2006).

Encadré 3 : Représentation schématique des modèles mécanistes les plus utilisés en relation avec les stades de dormance du bourgeon.



Les traits en continu (bleu) représentent le cumul des températures froides alors que les traits en pointillés (rouge) représentent le cumul des températures chaudes. Dans le cas du modèle séquentiel, le cumul des températures chaudes ne peut commencer que si la dormance est totalement levée, i.e. une fois que le cumul des températures froides aura atteint un seuil critique.



Cette figure représente la relation entre la capacité du bourgeon à répondre aux températures de forcing (1, pleine capacité) et le stade de levée de dormance atteint par le bourgeon (1, la dormance est complètement levée) pour les 3 types de modèles prenant en compte la dormance. (i), le modèle alternatif où le bourgeon a une capacité minimale de croissance même au tout début de la dormance, (ii) le modèle synthétique où la dormance doit être un minimum levée pour que le bourgeon acquiert une capacité de croissance, (iii), le modèle séquentiel où le bourgeon n'est capable de se développer qu'une fois la dormance entièrement levée.

5.2 Quelles prédictions pour le futur ?

D'après les modèles climatiques, le réchauffement devrait s'accélérer au cours des prochaines décennies et son impact sur la phénologie risque par conséquent de s'amplifier. En effet, même si leur amplitude varie selon les scénarios (Figure 6), les prédictions climatiques prévoient une augmentation moyenne de température entre 2° et 6°C pour le siècle à venir. Comme il est généralement admis que pour la plupart des arbres des climats boréaux et tempérés la quantité en froid nécessaire pour lever la dormance est largement dépassée en condition naturelle (Murray et al. 1989), il est attendu que l'impact principal d'une hausse des températures sur la phénologie des arbres soit bien une avance des dates de débourrement et non un retard (Heide 2003). L'avance de la date du débourrement et de la floraison des arbres pourrait ainsi être de 2 à 8 jours par degré d'augmentation de la température dans les prochaines décennies (Menzel 1997, Osborne et al. 2000, Karlsson et al. 2003). Néanmoins, en réponse à la hausse des températures hivernales, les essences qui ont une forte exigence en froid comme cela semble être le cas pour le hêtre (Falusi and Calamassi 1990, Thompson and Clark 2008), pourraient ne pas obtenir la quantité de froid nécessaire pour lever entièrement la dormance et leur date de débourrement pourrait en conséquence être retardée. Cette probabilité pourrait particulièrement toucher les populations situées en limite sud de leur aire de répartition. En effet, bien que les études expérimentales aient révélé l'influence des températures froides hivernales sur la quantité de températures chaudes nécessaires pour le débourrement des bourgeons, les modèles à 1 phase sont actuellement aussi performants que les modèles à 2 phases (Linkosalo et al. 2006). Ce résultat suggère qu'en climat tempéré (zone où ils ont été paramétrés), la quantité de froid permettant de lever entièrement la dormance semble être pour l'instant suffisante. La question est cependant ouverte quant à savoir si cette quantité de froid requise sera satisfaite avec la hausse des températures attendue sous l'influence du changement climatique. L'avance prédite des dates de débourrement des bourgeons en réponse aux températures printanières plus chaudes pourrait ainsi être contrebalancée par une levée de dormance incomplète qui pourrait entraîner une élévation du seuil de quantité de température chaude nécessaire au débourrement. Les prédictions futures obtenues à partir des modèles à 1 phase qui ne tiennent pas compte de l'effet des températures froides sur la levée de la dormance sont donc à prendre avec extrêmement de précaution. Les séries temporelles d'enregistrement des dates de débourrement disponibles actuellement ne possèdent probablement pas encore assez d'années avec un hiver très doux, il est par

conséquent difficile de paramétrer finement des modèles à 2 phases et prédire le décalage futur des dates de débourrement.

En accord avec ces projections, certains auteurs ont également supposé que l'augmentation de température pourrait rendre les arbres plus sensibles au gel (Hanninen 1991, Saxe et al. 2001, Hanninen 2006). Cette hypothèse d'augmentation de dommages par le gel est fondée sur un double processus. Premièrement, le réchauffement pourrait affecter l'endurcissement des bourgeons en les rendant moins résistants au gel. Deuxièmement, bien que les événements de gel soient supposés devenir moins fréquents et moins rudes avec le réchauffement climatique, ils devraient se produire toujours de manière plus ou moins aléatoire. Aussi une avance de la date de débourrement pourrait provoquer l'apparition des feuilles lors de périodes encore sujettes à des événements gélifs, et ainsi augmenter la probabilité de dommages (Figure 1-15). Quelques études ont modélisé les changements futurs de phénologie dans le cadre du réchauffement climatique, souvent à l'échelle des écosystèmes (Arora and Boer 2005; Botta et al. 2000; Cook et al. 2004; Jolly et al. 2005), mais très peu à l'échelle spécifique. De même, quelques études montrent des résultats en accord avec l'hypothèse de dommage par le gel (Hanninen 1995, Kellomaki et al. 1995, Leinonen 1996, Linkosalo et al. 2000), alors que d'autres l'ont réfutée (Hanninen 1996, Ogren 2001). A l'heure actuelle, des prédictions précises de changements de phénologie et de risques de dommages par le gel pour un grand nombre d'espèces avec un couplage de modèles mécanistes commence aujourd'hui à voir le jour (Morin et al. 2009).

Concernant les dates de sénescence, en raison du peu de données disponibles, il n'existe pas encore de prédictions encore fiables de leur évolution au cours des prochaines décennies. Une étude récente suggère cependant que les dates de sénescence du hêtre pourraient être retardées de 1.4 jours par décennie au cours de la période 1951-2099 en France, et celles du chêne pédonculé de 1.7 jours par décennie (Delpierre et al. 2009).

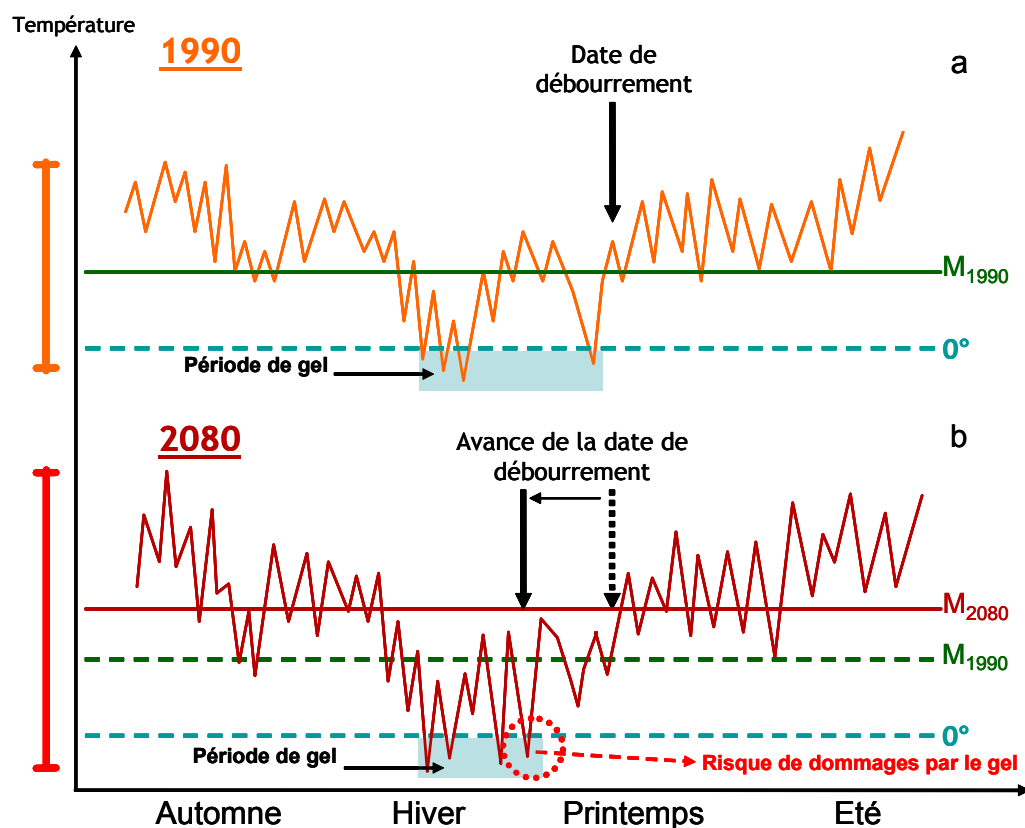


Figure 1-15 : Illustration de l'hypothèse d'augmentation de dommages liés au gel sous l'effet du réchauffement climatique (« the frost damage hypothesis »).

Dans cet exemple, la probabilité qu'un individu subisse des dommages par le gel au moment de son débourrement augmente entre 1990 (a) et 2080 (b) à cause de l'avance des dates de débourrement en réponse à la hausse des températures et malgré la diminution moyenne de la période d'événements gélifs. M_{1990} , température moyenne annuelle en 1990 ; M_{2080} , température moyenne annuelle en 2080. (Extrait de Morin 2006).

6. DIVERSITE INTER-POPULATIONNELLE ET PLASTICITE DE LA PHENOLOGIE

6.1 Concepts théoriques

6.1.1 Variabilité phénotypique

La variabilité phénotypique d'un caractère donné traduit l'ensemble des variations observées de ce caractère. Dans une population et pour un caractère donné, la variabilité phénotypique (V_P) a une double origine. D'une part, la variabilité génétique (V_G), qui correspond aux variations des effets des génotypes gouvernant le caractère d'intérêt. D'autre part, la plasticité phénotypique, elle-même divisée en deux composantes : la variabilité environnementale (V_E) liée aux variations des effets des facteurs non génétiques auxquels sont soumis les individus de la population, et la variance d'interaction des facteurs génétiques et de l'environnement ($V_{G \times E}$). La variabilité phénotypique peut donc s'écrire selon l'équation suivante :

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

6.1.2 Variabilité génétique et adaptation

La variabilité génétique au sein d'une population (variabilité intra-populationnelle) ou entre des populations (variabilité inter-populationnelle) pour un caractère donné résulte de divers mécanismes évolutifs (sélection diversifiante, dérive génétique etc...). Ces mécanismes peuvent conduire à des fixations génétiques (« Genetic assimilation ») des allèles contrôlant le caractère phénotypique à l'échelle de l'individu ou d'une population (Schlichting and Pigliucci 1998). La fixation génétique peut ainsi se définir comme étant le processus par lequel des variations phénotypiques, causées initialement par des variations environnementales, sont devenues constitutives de la population considérée (*i.e.* que le caractère n'a plus besoin du signal environnemental pour être exprimé) (Pigliucci et al. 2006). La fixation génétique d'un caractère n'est cependant pas nécessairement le résultat d'une adaptation à un environnement. En effet, on dit qu'il y a adaptation lorsque la fixation génétique confère un avantage sur la fitness d'un individu au sens évolutif, c'est-à-dire sur sa survie et/ou sa reproduction. Par exemple, la fixation d'un caractère donné au sein d'une population en réponse à une forte pression de sélection sera adaptative si le milieu reste raisonnablement stable. Cependant, la fixation génétique d'un caractère au sein d'une

population peut être une conséquence directe de la dérive génétique* liée à un effectif d'individus faible et/ou une faible connexion entre les autres populations (faible flux de gènes extérieurs). Dans cette configuration, la fixation génétique est la conséquence du hasard et ne sera alors pas nécessairement adaptative. Le caractère peut également être fixé génétiquement dans une population suite à une forte pression de sélection rendant dans un premier temps la population plus performante (adaptation), puis suite à un changement environnemental, ce caractère « fixé » peut s'avérer être dommageable pour la fitness des individus (notion de « maladaptation »). Ainsi, une adaptation peut être définie à la fois comme un caractère phénotypique favorisé par la sélection naturelle, mais également comme le processus évolutif par lequel les caractères phénotypiques au sein d'une population seront favorisés et évolueront par le processus de la sélection naturelle pour mieux répondre aux contraintes imposées par l'environnement local (Mitton 2001). Nous utiliserons ici le terme *adaptation* comme étant une réponse aux pressions de sélection exercées sur un caractère phénotypique à déterminisme génétique par une interaction avec l'environnement (abiotique ou biotique) (Howe et al. 2003b, Howe and Brunner 2005). Trois conditions doivent ainsi être réunies pour définir un caractère adaptatif :

- il existe une variation phénotypique du caractère au sein de la population considérée,
- la variation du caractère est héritable
- la variation du caractère est corrélée à une variation de fitness.

Il convient également de définir ici la notion d'adaptation locale à l'échelle d'une population. En effet, une partie de ce travail de recherche vise à tester si des populations, de différentes espèces forestières étudiées le long d'un gradient d'altitude, sont localement adaptées à leur environnement. Pour une espèce donnée, on parle d'adaptation locale d'une de ses populations lorsque cette population présente dans son milieu d'origine une fitness relativement supérieure à celles d'autres populations issues d'environnements différents plantées dans ce même milieu (Kawecki and Ebert 2004). Le terme d'adaptation locale est réservé uniquement pour des populations d'une même espèce connectées entre elles (au moins potentiellement) par des flux de gènes. Ainsi une population dite localement adaptée est la conséquence des effets potentiels de différenciation génétique causés par la sélection naturelle et des effets homogénéisants causés par les flux de gènes (Kawecki and Ebert 2004). Une

* Dérive génétique : changement aléatoire des fréquences alléliques au cours des générations dans des populations de taille finie.

population qui est localement adaptée révèle ainsi le rôle crucial des contraintes environnementales et/ou biotiques qui caractérisent son milieu dans l'expression de sa fitness. Les adaptations locales sont détectées à l'aide de tests de transplantations réciproques qui consistent à transplanter chaque population testée, à la fois dans son milieu d'origine et dans le milieu de chacune des autres populations testées. Deux approches sont alors utilisées.

La première approche, nommée « local vs. foreign », compare au sein de chaque site de plantation la population « locale » aux populations « étrangères » transplantées dans ce même site. Dans chaque site de plantation, la population locale est dite localement adaptée si elle présente une meilleure fitness que les populations étrangères : on parle alors de fitness relative. La seconde approche, nommée « home vs. away », compare la fitness d'une population au travers d'un ensemble d'environnements dont son environnement local. La population testée est dite localement adaptée si elle présente une meilleure fitness dans son environnement d'origine que dans les autres environnements testés : on parle alors de fitness absolue. Cependant ces deux approches traduisent des processus différents et ne doivent donc pas être confondues. Par exemple, une population ayant une meilleure fitness relative dans son milieu que des provenances externes, peut également avoir une fitness absolue encore supérieure dans un autre milieu (Savolainen et al. 2007). La Figure 1-16 montre un exemple d'adaptation locale en différenciant la fitness absolue de la fitness relative. Dans cet exemple théorique, on peut tout d'abord constater que la fitness de la population de provenance nord et celle de provenance sud présente une interaction de type génotype-environnement ($V_G \times E$) puisque que leur fitness réagit de manière différente à une même variation de l'environnement. De plus dans le premier cas, les deux populations présentent à la fois la meilleure fitness absolue et relative dans leur site d'origine (Figure 1-16a) et dans le deuxième cas, elles présentent toutes les deux la meilleure fitness absolue dans l'environnement Sud mais chacune conserve l'une par rapport à l'autre une fitness relative supérieure dans leur milieu d'origine (Figure 1-16b).

Certains auteurs considèrent qu'il faut s'intéresser à la fitness relative pour mettre en évidence l'adaptation locale d'une population et non à la fitness absolue (Kawecki and Ebert 2004). En effet, l'approche qui consiste à comparer la fitness absolue d'une population dans divers environnements, confond les effets d'une sélection diversifiante avec les différences intrinsèques de qualité de l'habitat. Par exemple il est fréquent que la croissance d'une population adaptée à un sol très pauvre augmente si cette population est transplantée dans un milieu plus fertile (augmentation de la fitness absolue). Néanmoins, cette population sera

favorisée par rapport aux autres populations dans un environnement pauvre en nutriments alors qu'elle sera probablement éliminée par compétition dans un environnement riche en nutriments.

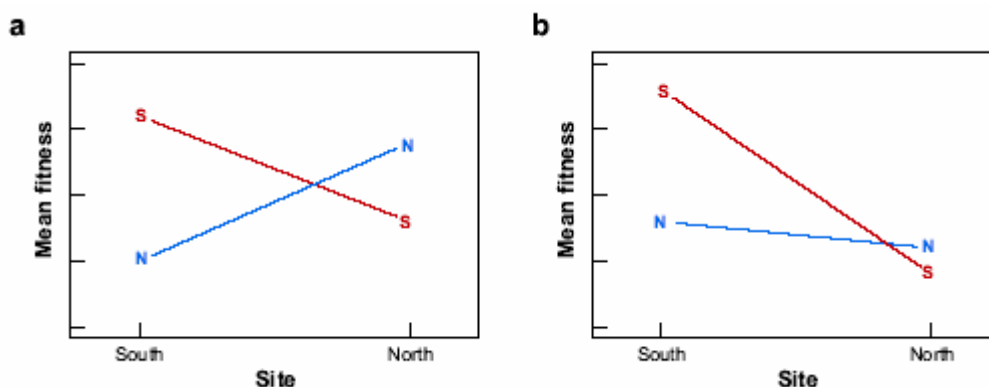


Figure 1-16 : Illustration du concept d'adaptation locale.

Dans la figure a, chaque population présente la meilleure fitness relative et absolue dans leur milieu d'origine ; dans la figure b, les deux populations présentent une meilleure fitness absolue dans l'environnement Sud mais chacune possède une meilleure fitness relative dans son environnement d'origine. S, South ; N, North. Extrait de Savolainen et al. (2007).

6.1.3 Plasticité phénotypique

L'une des théories centrales de la biologie évolutive est qu'à partir d'un patrimoine génétique donné, les organismes ont différentes options de développement révélant leur plasticité phénotypique. Cependant, il existe un grand nombre de définitions de la plasticité phénotypique, qui ont évolué tout au long du XX^{ème} siècle, au fur et à mesure que les connaissances théoriques et expérimentales progressaient. Ceci a entraîné une certaine confusion dans la littérature (voir Encadré 4). En effet, même si ce concept est très couramment utilisé, les premières définitions ne prennent pas toujours en compte les avancées récentes en terme de compréhension des processus sous jacents (Debat and David 2001). Nous retiendrons la définition proposée par Callahan et al. (1997) : « La plasticité phénotypique est la capacité d'un organisme à modifier sa physiologie, sa morphologie ou son développement en réponse à des changements de son environnement ». Plus spécifiquement, si on s'intéresse aux variations possibles d'un trait donné à partir d'un génome donné en réponse à des changements environnementaux, on parlera de la norme de réaction du caractère. Une norme de réaction d'un caractère phénotypique peut ainsi être plastique et linéaire, plastique et non linéaire ou non plastique si le caractère reste figé malgré

les changements environnementaux (voir Figure 1-17). Une norme de réaction peut également être décrite selon quatre attributs qui la qualifient (Schlichting and Pigliucci 1998):

- L'intensité qui traduit l'amplitude de la norme de réaction ou la pente de la droite dans le cas d'une norme de réaction linéaire (Pigliucci et al. 2006),
- Le patron, c'est-à-dire la forme de la norme de réaction (linéaire, convexe, diminution, augmentation etc...) (Bradshaw and Hardwick 1965, Schlichting and Levin 1984)
- La vitesse qui traduit la rapidité de réponse à une variation environnementale (Kuiper and Kuiper 1988),
- Et la réversibilité qui est la capacité d'un trait, ayant subi une variation suite à un changement environnemental, à retrouver sa valeur initiale quand l'environnement redevient le même qu'antérieurement (typiquement les réponses biochimiques ou physiologiques, comme le taux de photosynthèse d'une feuille par exemple, sont souvent rapidement réversibles alors que les réponses de développement, comme la forme ou la taille d'une feuille par exemple, le sont peu ou mettront plus de temps) (Piersma and Lindstrom 1997).

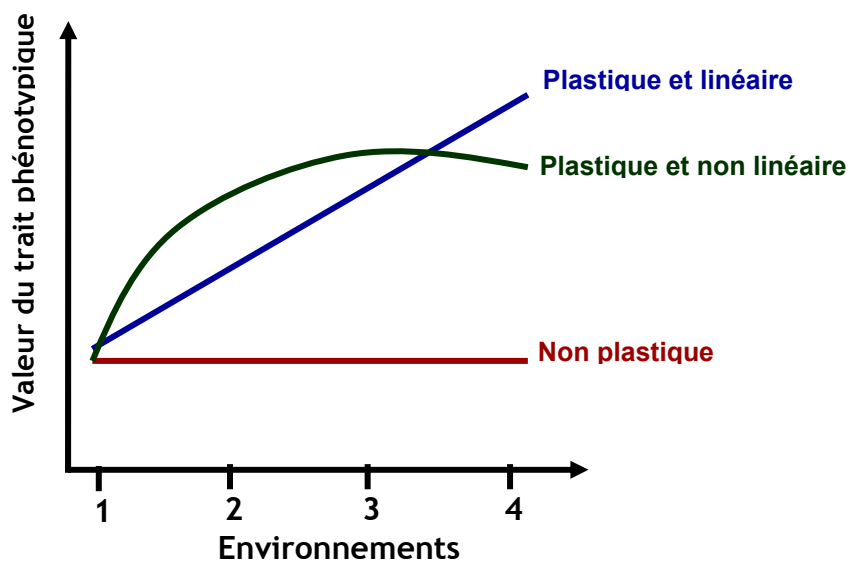


Figure 1-17 : Représentation schématique des normes de réactions potentielles pour un caractère phénotypique donné.

Encadré 4 : La plasticité phénotypique : évolution du concept au cours du XXème siècle et définitions actuellement utilisées (adapté de Debat & David, 2001).

1. Evolution principale du concept

→ En 1909, Woltereck introduit le concept de « norme de réaction » pour un caractère donné comme étant l'ensemble des valeurs du caractère exprimé par un organisme en réponse à différents environnements.

→ En 1949, Schmalhausen utilise deux différents termes pour décrire leur influence selon leur nature adaptative ou non. Il propose la plasticité phénotypique comme étant soit des changements continus du développement de l'organisme corrélés aux variations environnementales mais qui n'auront pas d'impacts sur sa valeur adaptative, soit des changements morphogénétiques induits par une certaine valeur adaptative préalablement sélectionnée.

→ En 1965, Bradshaw définit la plasticité comme étant la capacité d'un génotype à modifier son expression en réponse à des changements environnementaux. Il ajoute que la plasticité n'a pas forcément une implication concernant la valeur adaptative liée à ce changement.

→ En 1983, Smith-Gill divise la plasticité d'un trait en deux composantes distinctes selon sa nature discrète ou continue et sa valeur adaptative : la «development conversion» et la «phenotypic modulation». La première composante est un changement adaptatif qui s'est fait de manière discontinue (discret) tandis que la deuxième composante traduit une variation neutre (non adaptative) et continue. Dans cette définition, uniquement la première composante est supposée être sous contrôle génétique et par conséquent modifiable par la sélection.

2. Définitions actuelles couramment utilisées

→ Via et al. reprend la définition originale de Bradshaw en ajoutant les composantes de Smith-Gill. Ils définissent ainsi en 1995 la plasticité phénotypique comme étant un changement du phénotype dépendant de l'environnement avec deux types de plasticité phénotypique : les réponses graduelles et les réponses discrètes.

→ Callahan et al., en 1997 définissent la plasticité comme étant la capacité d'un organisme à modifier sa physiologie, sa morphologie ou son développement en réponse à des changements de son environnement.

→ Stearn et al. (1995) propose une définition plus générale : la plasticité phénotypique d'un trait traduit sa sensibilité à changer vis-à-vis d'un facteur environnemental.

→ De Jong (2005) distingue deux façons de voir la plasticité phénotypique ; la première considère la plasticité comme un trait quantitatif sujet à la sélection et l'évolution, indépendant de la valeur du trait considéré. Tandis que la deuxième considère la plasticité comme un processus intrinsèque de l'évolution qui serait intimement corrélé à la valeur du trait considéré.

Dans la littérature, il existe deux façons de conceptualiser la plasticité phénotypique selon les objectifs sous-tendus.

Le premier point de vue est de considérer la plasticité phénotypique comme un trait quantitatif sujet à la sélection naturelle et par conséquent à l'évolution (Stearns et al. 1995). La plasticité phénotypique est alors considérée comme une propriété d'un génotype donné avec un contrôle génétique qui lui est propre. Elle peut être déclinée en plasticité pour un caractère donné dont la valeur moyenne du caractère sera indépendante de sa plasticité. Ce concept basé sur le fait que la moyenne et la plasticité d'un trait sont indépendants, ont conduit à des discussions sur les rôles possibles des « gènes de la plasticité » (Callahan et al. 1997). Il suggère que la sélection pourrait agir directement sur la plasticité en conférant un avantage sélectif aux plantes les plus plastiques, en particulier dans un environnement changeant (Schlichting and Pigliucci 1993). Cette vision donne une importance considérable à la plasticité phénotypique d'un point de vue écologique notamment dans le contexte actuel du changement global. Néanmoins certains auteurs considèrent que la « réponse plastique » de certains traits suite à une variation environnementale peut être passive (et donc inévitablement plastique) en raison de contraintes biochimiques ou physiologiques (Sultan 2000, Pigliucci et al. 2006) sans nécessairement être adaptative (dans le sens évolutif darwinien, *i.e.* qu'elle n'améliore pas la survie ou la reproduction de l'organisme) (Sultan 1995, Lortie and Aarssen 1996, Sultan 2000, Price et al. 2003, van Kleunen and Fischer 2005, Pigliucci et al. 2006, Valladares et al. 2006). Il faut aussi souligner que la plasticité d'un trait donné peut être indirectement sélectionnée de par sa liaison génétique avec un autre trait (effet d'entraînement, Pigliucci et al. 2006).

Un second point de vue considère la plasticité phénotypique comme un processus intrinsèque de l'évolution susceptible d'accélérer les changements phénotypiques. Dans cette théorie, la plasticité phénotypique est un mécanisme moteur de l'évolution au même titre que d'autres processus comme la dérive génétique ou le taux de mutation de l'ADN. D'un point de vue génétique, cette définition suggère qu'un gène qui affecte la moyenne d'un caractère donné va également déterminer la plasticité de ce caractère (de Jong 1995, 2005). La question la plus importante n'est alors pas de savoir comment la plasticité phénotypique évolue elle-même mais plutôt comment la plasticité phénotypique peut amener à des changements de développement du phénotype, et par conséquent entraîner des évolutions. Cette dernière hypothèse est cependant loin de faire l'unanimité parmi les évolutionnistes (Pigliucci et al. 2006).

En résumé, la plasticité phénotypique peut être considérée soit comme un trait sujet à

sélection, soit comme un mécanisme de développement du phénotype qui joue un rôle sélectif important dans l'évolution (Via et al. 1995, de Jong 2005). Dans ce mémoire, nous avons adopté la première vision afin de quantifier la plasticité d'un trait donné vis-à-vis d'une variable environnementale. D'autre part, pour quantifier cette plasticité, nous nous placerons à l'échelle d'intégration de la population et non pas du génotype afin d'appréhender l'impact du changement climatique sur ces populations (Rehfeldt et al. 2002, Valladares et al. 2006, Williams et al. 2008). Nous évaluerons par exemple, chez plusieurs populations de chêne et de hêtre, la plasticité phénologique au travers des normes de réaction des dates de débourrement et de sénescence en relation avec la température.

6.2 Différenciation génétique des traits phénologiques à l'échelle de la population

Un grand nombre de gènes serait impliqué dans le contrôle et la régulation des événements phénologiques mais le déterminisme précis est encore mal connu (Morgenstern 1996, Derory 2005). Le contrôle génétique des traits phénologiques semble relativement fort, avec des taux d'héritabilité variant selon le stade phénologique considéré mais souvent au-delà de 50 % (voir revue de Howe *et al.* 2003). La meilleure façon de tester s'il existe des différences génétiques entre différentes populations au sein d'une espèce est de réaliser un test de provenances. Un test de provenances est un environnement commun, le plus homogène possible, qui rassemble des individus de populations différentes. Les tests de provenances permettent donc de fournir des données pour l'étude de la variabilité de traits adaptatifs à l'intérieur et entre les populations d'arbres (Campbell and Sugano 1987, Rehfeldt 1988). Ces études ont montré que l'adaptation des arbres au climat semble être la composante la plus importante dans les processus d'évolution des forêts boréales et tempérées. Chez les essences forestières, un grand nombre de tests de provenances a déjà été réalisé pour sélectionner la meilleure provenance qui pourrait être utilisée à un endroit donné à des fins économiques. Le contexte actuel du changement climatique remet en question les provenances sélectionnées et redonne une autre dimension à ces expérimentations. Etant donné l'importante longévité des arbres, il est indispensable aujourd'hui de rechercher les provenances les mieux adaptées au climat de demain. Plus fondamentalement, il existe actuellement un regain d'intérêt pour les tests de provenances afin de mieux comprendre les processus d'adaptation des arbres au climat (temps d'évolution des populations, recherche des gènes intervenants dans un caractère phénotypique donné etc...) et évaluer la diversité génétique actuelle des populations pour

connaître leurs capacités adaptatives. En effet une forte diversité génétique au sein d'une population est un atout dans un contexte d'environnement changeant ; il est probable que pour une population donnée, certains individus soient déjà adaptés à un climat plus chaud et pourraient ainsi, en réponse à un réchauffement, être favorisés.

Pour toutes ces raisons, des efforts considérables ont été faits depuis les 20 dernières années pour déterminer les patrons de variabilités génétiques. Les généticiens utilisent des allozymes (allèles à des loci d'enzymes) et des marqueurs neutres (*a priori* non sujets à la sélection naturelle) comme indicateurs de transferts de gènes à l'intérieur et entre les populations. Les résultats indiquent généralement chez les arbres peu de différenciation entre les populations ce qui suggèrent un fort degré d'échange génétique entre ces populations (flux de gènes) probablement grâce à la capacité des arbres à disperser le pollen sur de très longues distances (Schueler et al. 2005). A l'inverse, les études menées sur l'ADN mitochondrial, qui est uniquement hérité de la mère via les graines, montrent une différenciation génétique plus forte entre les populations (Howe et al. 2003b). Malgré ces résultats, les traits phénotypiques sujets à la sélection naturelle (traits adaptatifs) diffèrent généralement entre les populations de climats contrastés. Parmi les facteurs climatiques, les variations de température et de précipitations sont considérées comme une des principales sources de pression de sélection pouvant conduire à des adaptations locales de caractères reliés à la fitness (caractères adaptatifs) (Joshi et al. 2001), et pouvant générer en conséquence des variations clinales* de ces caractères le long de gradients climatiques (Huey et al. 2000, Garcia-Gil et al. 2003, Premoli 2003, Raven et al. 2003, Jump et al. 2006). Ainsi, les études utilisant des tests de provenances ont montré que les populations tendaient à se différencier le long de gradients climatiques, comme des gradients latitudinaux ou altitudinaux, en réponse à la sélection naturelle (Fryer and Ledig 1972, Worrall 1983). Plus les provenances sont issues de climats contrastés et plus la probabilité d'une divergence génétique pour un trait fonctionnel donné est forte. Pour les traits phénologiques, de nombreuses études ont montré une forte héritabilité des dates de débourrement et des dates de fin de saison de croissance (Chmura and Rozkowski 2002; Hannerz et al. 2003; Kuser et al. 1989; Linkosalo et al. 2000; vonWuehlisch et al. 1995). En général, les populations issues de basse altitude et de climat relativement clément plantées en milieu favorable, ont un potentiel de croissance plus élevé, une plus longue saison de croissance (elles démarrent la saison de croissance plus tôt et la finissent

*On parle de clines ou de variations clinales d'un caractère phénotypique entre les différentes populations d'une espèce, lorsque ces variations sont graduelles et corrélées aux variations climatiques existantes entre les populations (Raven *et al.* 2003).

plus tard) et une moins bonne résistance au froid que les populations issues d'environnement plus froid ou de hautes altitudes (Campbell and Sugano 1979, Morgenstern 1996, Rehfeldt et al. 2002). En effet, le long de gradients altitudinaux, les populations de haute altitude tendent à se différencier de celles de basses altitudes en ayant un débourrement et une sénescence plus précoce en test de provenances (une seule étude rapporte une relation positive entre la date de débourrement et l'altitude chez *Prunus serotina*). Concernant la latitude d'origine des populations, des clines opposés ont été documentés, selon les espèces, ce qui ne permet donc pas d'établir des règles générales sur la direction d'une potentielle différenciation génétique attendue entre les populations d'une espèce en relation avec leur climat (voir revue Tableau 1-4). Néanmoins, il existe une certaine convergence entre les observations effectuées dans divers tests de provenances et il semblerait que les mêmes tendances soient conservées au sein d'une espèce. Par exemple, Ducousso *et al.* montrent, en 1996, que les populations de *Quercus petraea* en provenance de hautes altitudes sont plus précoces alors que celles de hautes latitudes sont plus tardives (voir Figure 1-18), ce qui est conforme aux résultats trouvés auparavant par Dean & Harvey (1995) ou encore par Liepe (1993) (voir cependant article 4).

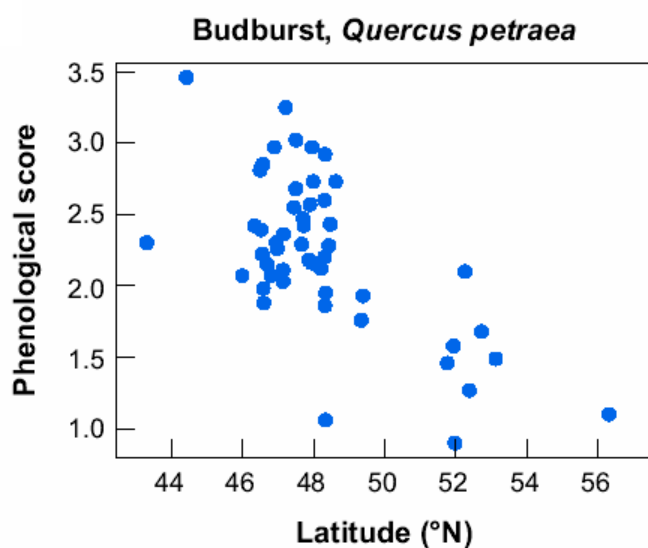


Figure 1-18 : Variation clinale de la date de débourrement de *Quercus petraea* en fonction de la latitude de provenance des populations.

Plus le score phénologique est élevé plus le débourrement est précoce (Extrait de Ducousso *et al.* 1996).

Tableau 1-4 : Synthèse bibliographique des tests de provenances étudiant les variations clinales de la phénologie en fonction de la latitude ou l'altitude d'origine des populations.

« - » signifie une relation négative entre la latitude ou l'altitude et la date de débourrement ou la date de fin de croissance, autrement dit les populations de haute latitude ou altitude (climats les plus froids) débourrent plus précocement ou finissent leur saison de croissance plus tôt que les populations de basse latitude ou altitude (climats plus chauds). Le signe « + » signifie la tendance inverse. « 0 » signifie qu'aucune tendance n'a été observée.

ESPECES	TENDANCES ALTITUDINALES	TENDANCES LATITUDINALES	AUTEURS
Dates de débourrement des bourgeons ou sortie des feuilles			
<i>Picea mariana</i>		-	Morgenstern 1976
<i>Pseudotsuga sp</i>	-		Acevedo Rodriguez <i>et al.</i> 2005
<i>Picea abies</i>	0	-	Skroppa and Magnussen 1993
<i>Abies lasiocarpa</i> et <i>A. amabilis</i>	-		Worral 1983
<i>Quercus rubra</i>		-	Kriebel <i>et al.</i> 1976 et Timbal <i>et al.</i> 1994
<i>Quercus robur</i>		-	Jensen et Hansen 2008
<i>Quercus petraea</i>	-	+	Ducousso <i>et al.</i> 1996 Deans and Harvey 1995; Liepe 1993
<i>Quercus robur</i> et <i>Q. petraea</i>	0		Kleinschmit and Svolba 1993
<i>Fagus sylvatica</i>	-	+	Chmura and Rozkowski 2002, Won Wuehlisch <i>et al.</i> 1995
<i>Prunus serotina</i>	+		Barnett and Farmer 1980
<i>Betula pendula</i>		+	Worrel <i>et al.</i> 2000
<i>Betula alleghaniensis</i> et <i>B. lenta</i>	0	-	Sharik and Barnes 1976
<i>Juglans regia</i>		+	Germain 1992
<i>Castanea sativa</i>		+	Fernandez-Lopez <i>et al.</i> 2005
Dates de fin de croissance ou de coloration/chute des feuilles			
<i>Betula alleghaniensis</i> et <i>B. lenta</i>	-	-	Sharik and Barnes 1976
<i>Picea sitchensis</i>		-	Kleinschmit 1976
<i>Picea mariana</i>		-	Morgenstern 1976
<i>Picea abies</i>	-	-	Skroppa and Magnussen 1993 et Chmura 2006
<i>Quercus rubra</i>	-		Kriebel <i>et al.</i> 1976
<i>Fagus sylvatica</i>	-	+	Chmura and Rozkowski 2002

6.3 Plasticité phénologique des arbres

Chez les arbres, même s'il existe un déterminisme génétique important mis en évidence dans les nombreux tests de provenances, la part de l'environnement dans le déterminisme de la phénologie ne fait aujourd'hui plus aucun doute (voir paragraphe précédent sur les facteurs environnementaux qui déterminent et régulent la phénologie). Une étude, réalisée par Kramer en 1995, qui reprend les données phénologiques des IPG (International Phenological Garden) le long d'un gradient latitudinal, montre que les réponses phénologiques sont très variables selon les espèces, traduisant des différences de sensibilité aux facteurs du milieu. Ce travail basé sur l'étude de clones met en évidence une grande plasticité phénologique des arbres concernant les dates de débourrement des feuilles. De même Chmielewski *et al.* (2004) affirment que le débourrement des bourgeons est l'évènement phénologique qui semble être le plus plastique à la température. L'avance relativement importante des dates de débourrement des arbres en réponse au réchauffement climatique est une illustration pertinente de cette plasticité phénologique (Walther 2004, Linderholm 2006). Par ailleurs, des études de modélisation ont confirmé l'existence d'une variabilité interspécifique importante de la réponse de cet évènement phénologique à des changements de température, suggérant que la plasticité phénologique semble être une propriété intrinsèque de l'espèce (Kramer 1995a, Chuine et al. 1999, Chuine et al. 2000, Chuine and Beaubien 2001, Linkosalo et al. 2006).

Néanmoins, encore très peu d'études se sont intéressées à comparer et quantifier la plasticité phénologique de différentes populations d'arbres en réponse à un changement environnemental, probablement à cause des moyens matériels considérables qu'il faut mettre en oeuvre. En effet quantifier la plasticité d'un trait via une norme de réaction consiste à transplanter un même génotype ou une même provenance (échelle de la population) dans différents milieux (plusieurs tests de provenances) (Via et al. 1995, Baliuckas and Pliura 2003). Une seule étude, réalisée par John Worrall en 1983, permet de quantifier la plasticité phénologique d'une espèce le long d'un gradient altitudinal. Cinq provenances d'*Abies amabilis* ont été transplantées à 4 altitudes différentes de 400 m à 1400 m. Les résultats montrent une forte plasticité de la date de débourrement des populations testées vis-à-vis de l'altitude avec une norme de réaction de forme linéaire indiquant un décalage d'environ 5 jours tous les 100 m de dénivelé (Figure 1-19). De la même façon, dans cette thèse, nous

quantifierons la plasticité phénologique à l'échelle de la population (Richards et al. 2006, Williams et al. 2008), et non à celle du génotype (plasticité *sensus stricto*), via l'installation de plusieurs tests de provenances disposés le long d'un gradient altitudinal.

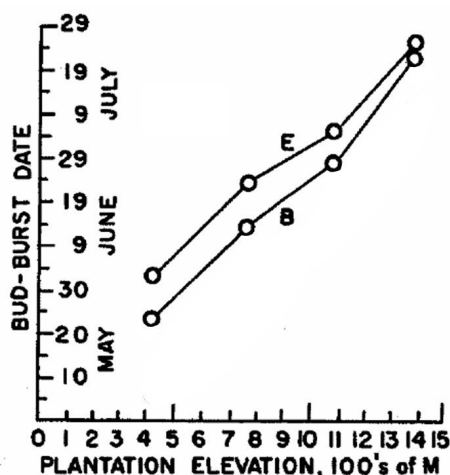
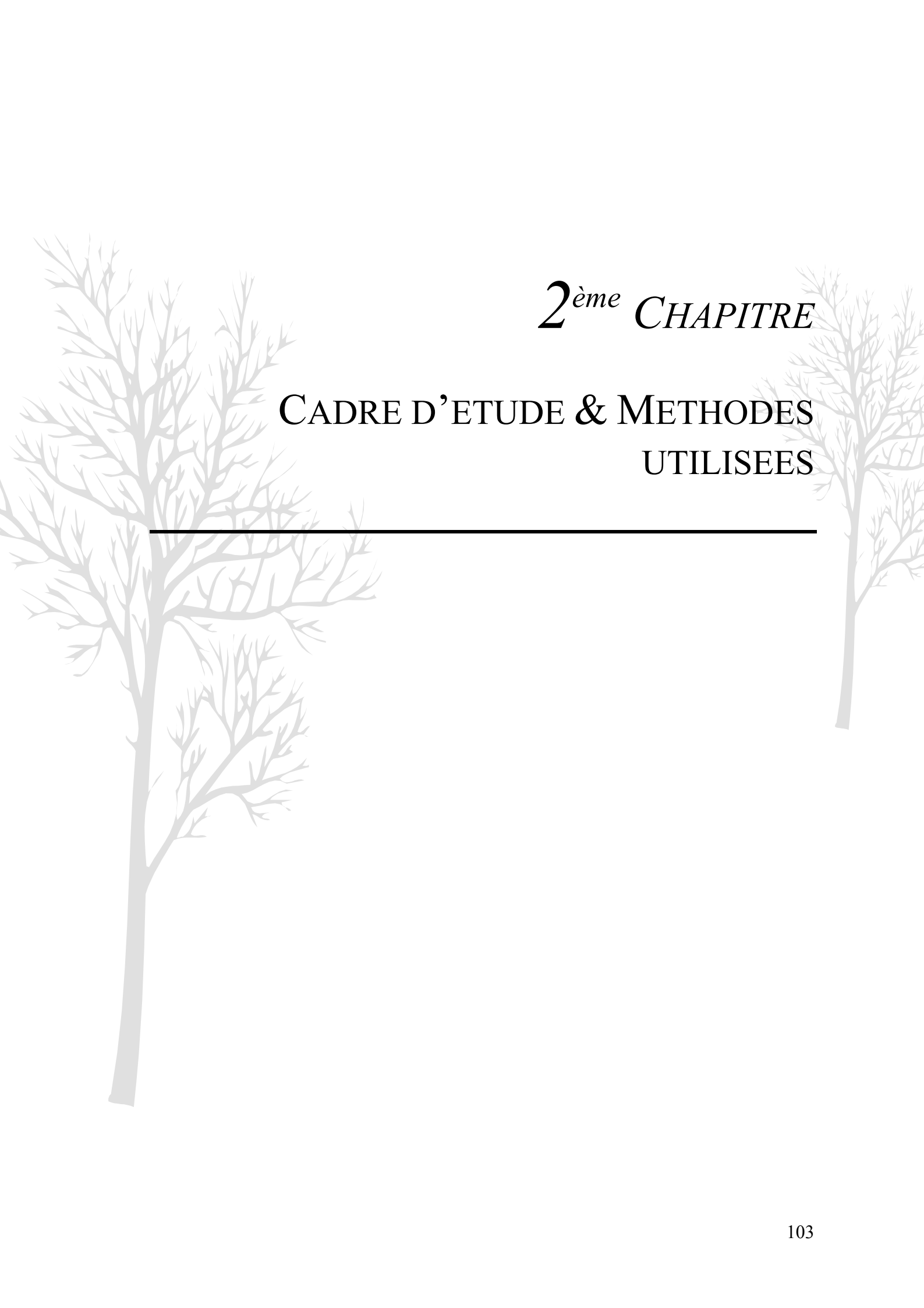


Figure 1-19 : Dates de débourrement de 2 populations d'*Abies amabilis* plantées dans 4 tests de provenances situés à différentes altitudes.

E, population issue de 205 m d'altitude ; B, population issue de 1240 m d'altitude (extrait de Worrall, 1983).

A l'heure actuelle, il apparaît essentiel d'étudier la réponse physiologique et phénologique des arbres à une augmentation des températures pour évaluer les futurs changements de fonctionnement des écosystèmes forestiers dans le contexte de réchauffement climatique actuel. L'objectif principal de ce travail de recherche est d'apporter une contribution à l'appréhension des changements potentiels des écosystèmes forestiers au cours des prochaines décennies. Plus précisément, nous voulons étudier les processus qui pourraient permettre de maintenir les populations dans leur milieu, c'est-à-dire les capacités adaptatives inhérentes des populations via l'étude de la diversité génétique et de la plasticité phénotypique. La partie suivante s'efforcera de présenter les principaux objectifs de ce travail de recherche.



2^{ème} CHAPITRE

CADRE D'ETUDE & METHODES UTILISEES

“Le crépuscule tombe lentement sur la hêtraie. Les racines du hêtre géant, terrassé, se hissent au-dessus des arbustes et la nuit s’effiloche parmi les lichens chevelus (...). On voit que tu ne vis pas en forêt...

Reste avec moi et tu sauras que l’arbre pleure, tu apprendras que l’alisier et le hêtre ont un langage de feu différent, qu’au même endroit la rivière peut chanter ou gémir. Mais pour apprendre tout cela, il faut savoir se taire et écouter.”

Claude Dentaletche,
Olhagaïnekoa, Noël 1995.

1. CADRE D'ETUDE

1.1 Zone d'étude

La zone d'étude considérée fait partie du massif montagneux des Pyrénées, qui s'étend dans le sud ouest de l'Europe sur 430 km, de la mer Méditerranée à l'est, au golfe de Gascogne à l'ouest. Les Pyrénées forment ainsi une barrière géographique importante entre la péninsule ibérique au sud et le reste de l'Europe continentale au Nord.

Nous avons choisi de répéter deux fois le gradient altitudinal en utilisant deux transects altitudinaux allant de 100 m à environ 1700 m d'altitude. Ces deux transects permettent donc d'augmenter la robustesse statistique des résultats en les considérant comme deux répétitions de mesures. En outre, ce design permet également de minimiser les effets stationnels éventuels qui pourraient être à l'origine « d'anomalie phénologique » locale, par exemple. Les deux transects sélectionnés voient leur altitude augmenter du nord au sud et correspondent à deux vallées : la vallée d'Ossau dans le département des Pyrénées Atlantiques et la vallée des Gaves dans le département des Hautes Pyrénées (Figure 24-1). Le premier transect, en vallée d'Ossau, s'étend sur une latitude très faible, avec une distance maximale de 48 km entre les populations sélectionnées (voir les coordonnées exactes des populations choisies dans le Tableau 2-1). Le deuxième transect, dont la majeure partie se situe dans la vallée des Gaves, est plus étendu, avec une distance maximale de 108 km entre les populations sélectionnées.



Figure 2-1 : Localisation de la zone d'étude dans les Pyrénées françaises.

T1, transect 1 correspondant à la vallée d'Ossau ; T2, transect 2 correspondant à la vallée des Gaves

La proximité géographique de ces deux vallées leur fait bénéficier d'un climat montagnard océanique comparable. La vallée d'Ossau, plus près de l'océan Atlantique possède néanmoins un régime pluviométrique un peu plus soutenu que la vallée des Gaves. La température moyenne annuelle enregistrée à Larruns-Artouste (1142 m d'altitude), en vallée d'Ossau, est de 9.1°C et la pluviométrie annuelle est de 1480 mm (moyenne de 2004 à 2007). Sur la même période, la température annuelle enregistrée à Cauterets (917 m d'altitude), en vallée des Gaves, est de 10.0°C et la pluviométrie annuelle est de 1135 mm.

Enfin, la zone d'étude considérée est particulièrement affectée par le réchauffement climatique : la température moyenne annuelle enregistrée de 1956 à 2007 à Tarbes (360 m d'altitude, ville située au milieu du transect 2) est de 12.1°C et a augmenté de plus de 1.6°C au cours des cinq dernières décennies (Figure 2-2).

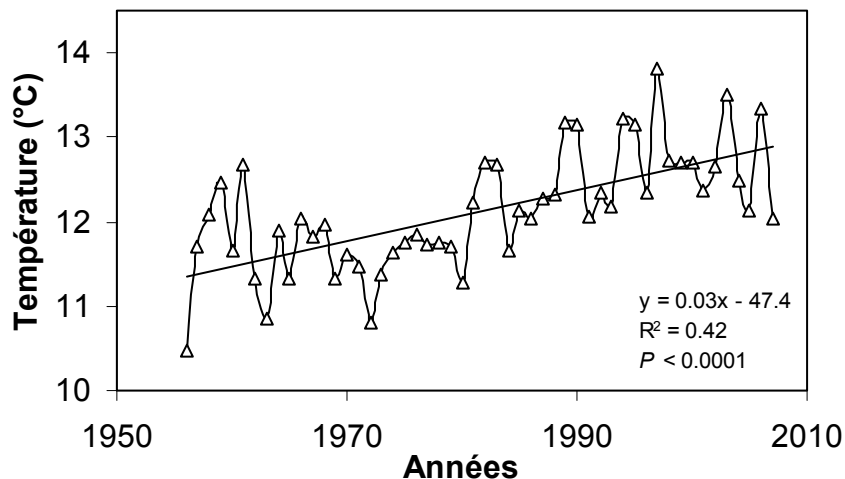


Figure 2-2 : Evolution des températures annuelles enregistrées à la station Météo-France de Tarbes.

1.2 Espèces étudiées

Nous avons sélectionné six espèces qui se développent sur une large aire de répartition en Europe et qui possèdent des stratégies fonctionnelles très différentes (pour plus de détails, voir Annexe A2). Parmi ces six espèces, quatre sont caducifoliées : l'érable sycomore, *Acer pseudoplatanus* L. ; le frêne élevé, *Fraxinus excelsior* L. ; le hêtre Européen, *Fagus sylvatica* L. ; et le chêne sessile, *Quercus petraea* Lieb. Ces quatre essences ont été choisies pour leur large répartition en Europe et leur valeur économique importante. En effet, les chênaies et hêtraies sont parmi les essences qui couvrent la plus

grande surface forestière en Europe et sont une composante essentielle de la filière bois. Le hêtre Européen est une espèce très vulnérable à la sécheresse de l'air (Lendzion and Leuschner 2008) qui pousse, en Europe du sud, uniquement dans les zones montagneuses, en particulier à l'étage montagnard. Le chêne sessile possède une large amplitude thermique qui lui permet de s'élever en altitude jusqu'à environ 1700 m dans les Pyrénées sur les versants Sud. Le chêne et le hêtre sont deux espèces qui coexistent fréquemment dans le même peuplement, ce qui renforce l'intérêt d'étudier leur sensibilité à la température pour appréhender comment leur balance compétitive évoluera en réponse au changement climatique. L'érable et le frêne sont également des espèces utilisées dans l'industrie du bois. Elles poussent sur des sols fertiles et profonds, coexistent souvent dans les zones de ripisylves, et sont qualifiées de dispendieuses en nutriments (Michalet et al. 2008). Les deux autres espèces choisies sont sempervirentes : le houx commun, *Ilex aquifolium* L. et le sapin pectiné *Abies alba* Mill. Ce sont deux espèces conservatrices en nutriments. Le houx est une espèce à large amplitude écologique mais d'affinité océanique, qui tolère l'ombre et qui est souvent représenté sous couvert de la canopée dans la strate arbustive. Le sapin est une espèce typiquement montagnarde qui forme des forêts dans les montagnes d'Europe centrale et méridionale. A l'instar du hêtre, c'est une espèce qui exige une humidité atmosphérique élevée et constante tout au long de l'année (intolérante à la sécheresse estivale).

Pour les six espèces étudiées, la zone d'étude choisie dans les Pyrénées se situe globalement dans la limite sud-ouest de leur aire de répartition. Cette zone est par conséquent particulièrement intéressante pour étudier les impacts possibles du changement climatique, puisque c'est au niveau de ces marges que les populations sont les plus susceptibles d'être affectées par un réchauffement climatique (Aitken et al. 2008).

2. MISE EN PLACE DU SUIVI *IN SITU* ET DES DISPOSITIFS EXPERIMENTAUX

2.1 Dispositif de suivi des populations in situ

2.1.1 Choix des populations

Les populations étudiées in situ ont été choisies dans des peuplements naturels. Nous avons sélectionné pour chaque espèce des populations situées à 5 niveaux altitudinaux : 100, 400, 800, 1200 et 1600 m d'altitude ± 50 m dans chacune des deux vallées étudiées. Les populations n'ont pu être trouvées en dessous de 400 m pour deux espèces, le sapin pectiné et l'érable sycomore. Nous avons utilisés un GPS (GPS Pathfinder ProXR, Trimble) et un altimètre pour déterminer l'altitude exacte de chaque station. Dans un souci d'homogénéité et pour rendre plus robuste la comparaison des résultats phénologiques obtenus, toutes les populations ont été choisies en versant nord à l'exception des populations de chêne sessile sélectionnées en versant sud en raison de ses exigences écologiques. Pour les mêmes raisons, nous avons toujours sélectionné des peuplements situés en ripisylves pour le frêne élevé et l'érable sycomore. Enfin, nous avons choisi d'étudier des populations supplémentaires de chêne sessile situées à des altitudes intermédiaires dans la vallée des Gaves afin d'augmenter notre échantillonnage chez cette espèce modèle dans de nombreuses études génétiques au sein de notre UMR. Le Tableau 2-1 fournit une description des stations choisies avec des informations sur les coordonnées géographiques, l'exposition et la température annuelle des stations.

2.1.2 Choix des individus

Dans chacune des populations échantillonnées, nous avons sélectionné de façon aléatoire 10 arbres adultes dominants, ayant une hauteur comparable avec un houppier atteignant le sommet de la canopée (à l'exception du houx toujours choisi dans la strate arbustive à l'ombre de la canopée des arbres). Toujours dans le but d'affiner notre échantillonnage pour le chêne, environ 25 arbres adultes ont été sélectionnés par population chez cette espèce.

Tableau 2-1 : Description des stations choisies pour étudier les populations de chaque espèce.
Exp, exposition ; *DBH*, Diameter at breast height, correspondant à la moyenne des diamètres à hauteur de poitrine en m des individus sélectionnés dans chaque population ; Δ_{max} , amplitude thermique maximale entre la station la plus chaude et la plus froide au cours d'une année.

Espèces	Station	Vallée	Altitude	Latitude	Longitude	Exp.	DBH	Température (°C)			
								2005	2006	2007	Δ_{max}
<i>Abies alba</i>	Bager	Ossau	422	43°07' N	00°32' O	NO	0.36	11.9	13.0	-	6.6
	Pierrefitte ht	Gave	840	42°56' N	00°03' O	NE	0.33	9.6	11.1	-	
	Le Hourcq	Ossau	841	42°54' N	00°26' O	SO	0.41	8.2	10.0	-	
	Haugarou	Gave	1190	43°00' N	00°12' O	ENE	0.44	5.9	7.5	-	
	Fabrèges	Ossau	1260	42°52' N	00°24' O	NNE	0.48	6.3	7.8	-	
	Bious	Ossau	1551	42°51' N	00°27' O	SE	0.65	5.3	7.0	-	
	Barèges	Gave	1604	42°53' N	00°06' E	NE	0.51	5.7	7.4	-	
<i>Acer pseudoplatanus</i>	Béon	Ossau	450	43°02' N	00°25' O	plaine	0.30	10.8	12.1	-	4.9
	Pierrefitte	Gave	481	42°57' N	00°04' O	plaine	0.21	10.1	11.4	-	
	Eaux-Bonnes	Ossau	824	42°58' N	00°22' O	NE	0.37	9.5	11.2	-	
	Viella	Gave	885	42°52' N	00°01' E	NO	0.19	9.0	10.7	-	
	Gourette	Ossau	1186	42°57' N	00°20' O	SO	0.12	6.7	8.1	-	
	Barèges ville	Gave	1250	42°53' N	00°04' E	S	0.31	7.2	9.0	-	
	Lienz	Gave	1533	42°53' N	00°04' E	N	0.17	5.9	7.5	-	
<i>Fagus sylvatica</i>	Artouste	Ossau	1614	42°53' N	00°24' O	SSE	0.10	6.6	8.1	-	7.3
	Laveyron	Gave	131	43°45' N	00°13' O	plaine	0.35	12.6	13.5	12.6	
	Josbaig bas	Ossau	148	43°15' N	00°44' O	plaine	0.37	11.0	12.2	11.4	
	Bager	Ossau	422	43°07' N	00°32' O	NO	0.63	11.9	13.0	11.9	
	Lourdes	Gave	488	43°05' N	00°05' O	N	0.60	11.1	12.1	11.0	
	Chèze grange	Gave	773	42°55' N	00°02' O	NNO	0.38	9.7	11.1	10.0	
	Eaux-Bonnes	Ossau	824	42°56' N	00°22' O	N	0.35	9.5	11.2	10.0	
	Haugarou	Gave	1190	43°00' N	00°12' O	ENE	0.54	5.9	7.5	6.4	
	Fabrèges	Ossau	1260	42°52' N	00°24' O	NNE	0.48	6.3	7.8	5.9	
	Bious	Ossau	1551	42°51' N	00°27' O	SE	0.41	5.3	7.0	5.8	
<i>Fraxinus excelsior</i>	Barèges	Gave	1604	42°53' N	00°06' E	NE	0.34	5.7	7.4	6.3	6.3
	Madiran	Gave	130	43°37' N	00°03' O	plaine	0.32	12.2	13.4	-	
	Josbaig bas	Ossau	148	43°15' N	00°44' O	plaine	0.24	11.0	12.2	-	
	Béon	Ossau	450	43°02' N	00°25' O	plaine	0.36	10.8	12.1	-	
	Pierrefitte	Gave	481	42°57' N	00°04' O	plaine	0.26	10.1	11.4	-	
	Eaux bonnes	Ossau	824	42°58' N	00°22' O	NE	0.38	9.5	11.2	-	
	Viella	Gave	885	42°52' N	00°01' E	NO	0.24	9.0	10.7	-	
	Gourette	Ossau	1186	42°57' N	00°20' O	SO	0.34	6.7	8.1	-	
	Barèges ville	Gave	1250	42°53' N	00°04' E	SE	0.37	7.2	9.0	-	
<i>Ilex aquifolium</i>	Lienz	Gave	1533	42°53' N	00°04' E	NE	0.18	5.9	7.5	-	6.7
	Laveyron	Gave	131	43°45' N	00°13' O	plaine	0.05	12.6	13.5	-	
	Josbaig bas	Ossau	148	43°15' N	00°44' O	plaine	0.04	11.0	12.2	-	
	Bager	Ossau	422	43°07' N	00°32' O	NO	0.06	11.9	13.0	-	
	Adé	Gave	427	43°08' N	00°00' O	S	0.02	11.9	13.1	-	
	Gez	Gave	815	43°01' N	00°08' O	N	0.08	8.9	10.6	-	
	Eaux-Bonnes	Ossau	824	42°58' N	00°22' O	N	0.06	9.5	11.2	-	
	Gourette	Ossau	1186	42°57' N	00°20' O	SO	0.18	6.7	8.1	-	
	Haugarou	Gave	1190	43°00' N	00°12' O	ENE	0.06	5.9	7.5	-	
<i>Quercus petraea</i>	Artouste	Ossau	1614	42°53' N	00°24' O	SSE	0.03	6.6	8.1	-	6.1
	Laveyron	Gave	131	43°45' N	00°13' O	plaine	0.52	12.6	13.5	12.6	
	Josbaig	Ossau	259	43°13' N	00°44' O	E	0.64	12.7	14.0	12.8	
	Ibos	Gave	387	43°15' N	00°00' O	S	0.32	12.0	13.1	12.2	
	Bager	Ossau	422	43°07' N	00°32' O	NO	0.41	11.9	13.0	11.9	
	Adé	Gave	427	43°08' N	00°00' O	S	0.45	11.9	13.1	12.0	
	Pierrefitte	Gave	627	42°56' N	00°03' O	S	0.30	11.2	12.7	11.6	
	Chèze	Gave	803	42°55' N	00°02' O	S	0.20	10.3	11.9	10.7	
	Le Hourcq	Ossau	841	42°54' N	00°26' O	SO	0.36	8.2	10.0	8.9	
	Bourdalats	Gave	1082	42°54' N	00°06' O	S	0.57	9.1	10.7	9.6	
	Gabas	Ossau	1194	42°53' N	00°25' O	S	0.41	8.6	9.9	8.7	
	Gèdre	Gave	1235	42°47' N	00°01' E	S	0.44	9.0	10.7	9.5	
	Gèdre haut	Gave	1349	42°47' N	00°02' E	S	0.50	8.0	9.4	8.3	
	Artouste	Ossau	1614	42°53' N	00°24' O	SSE	0.11	6.6	8.1	6.9	
	Péguère	Gave	1630	42°52' N	00°07' O	S	0.21	7.0	8.6	7.4	

2.1.3 Mesures micrométéorologiques

Des mesures de températures et d'humidité relative de l'air ont été effectuées toutes les heures dans l'ensemble des stations sélectionnées du 1^{er} janvier 2005 au 31 décembre 2007 à l'aide de capteurs météorologiques (HOBO RH/TEMP PRO 64K réf. : H08-032-02). Les capteurs ont été implantés en milieu ouvert (non forestier) à proximité de chaque station et ont été fixés à des tuteurs en bois à une hauteur de 1.50 m au dessus du sol. Les capteurs ont été placés sous un abri de plastique blanc afin de les protéger du rayonnement solaire direct et de la pluie. L'intervalle de confiance des mesures des températures est de $\pm 0.28^{\circ}\text{C}$ de 0 à 70°C . Avant l'installation des capteurs, un étalonnage en laboratoire a été effectué sur l'ensemble des capteurs durant deux journées de mesures et une variation maximale de 0.2°C entre les différents capteurs a été enregistrée (données non montrées).

Le gradient altitudinal utilisé nous permet ainsi de travailler sur un gradient thermique annuel d'environ 6.3°C entre les populations des stations les plus chaudes et celles des stations les plus froides. Le gradient thermique obtenu diffère cependant selon les espèces en raison du différentiel de dénivelé échantillonné : l'érable a le plus faible, 4.9°C pour 1160 m de dénivelé tandis que le hêtre a le plus fort, 7.3°C pour 1470 m de dénivelé (Tableau 4-1).

2.2 Test de provenances de l'INRA de Toulouse

Pour tester s'il y a une différenciation génétique entre les populations d'une même espèce nous avons mis en place un test de provenances, également appelé « common garden ». Un test de provenances rassemble plusieurs populations de provenances différentes dans un même environnement ce qui permet d'observer si ces populations expriment des phénotypes différents sous des conditions environnementales identiques. Autrement dit, ce type de dispositif permet de mettre en évidence s'il existe des variations génétiques pour un caractère donné probablement liées à des adaptations au climat.

2.2.1 Localisation et climat du test de provenance

Le test de provenances est situé au sein de l'unité expérimentale de l'INRA de Toulouse ($44^{\circ}34'\text{N}$, $00^{\circ}16'\text{O}$, Domaine des Jarres, Gironde, Figure 2-3). La station se situe en plaine, au bord de la Garonne. La température moyenne annuelle est de $13,6^{\circ}\text{C}$, la pluviométrie annuelle de 836 mm et le sol est de type limono-argileux (Tableau 2-2).

Tableau 2-2 : Données climatiques enregistrées dans le test de provenances de Toulence.
T_x, moyenne des températures du mois correspondant (T₁, janvier, T₂, février, etc...), Pluviométrie annuelle.

Années	T ₁	T ₂	T ₃	T ₄	T ₉	T ₁₀	T ₁₁	T ₁₂	T _{an}	Pluviométrie (mm)
1984-2006	5.8	7.0	9.8	11.8	17.7	14.2	9.3	6.8	13.2	836
2005	6.3	4.4	9.4	13.0	17.8	16.7	8.3	3.7	13.2	596
2006	5.1	5.0	10.6	12.3	20.4	17.7	11.8	5.0	14.0	742
2007	7.6	9.5	9.7	15.6	15.8	13.0	6.8	5.6	13.2	819
2008	7.8	9.2	9.3	11.9	15.8	13.2	8.8	5.2	13.0	847



Figure 2-3 : Photographies du test de provenances installé à l'INRA de Toulence (Gironde) au moment de l'installation à l'automne 2006, au cours de l'été 2007 et au cours de l'été 2008.

2.2.2 Récolte et prétraitement

Pour chacune des six espèces étudiées, nous avons récolté des graines à l'automne 2004, du 23 septembre au 29 octobre (2005 pour le chêne où la fructification était plus abondante) dans toutes les populations étudiées *in situ*, hormis 5 populations qui n'ont pas produit de graines (soit un total de 52 populations échantillonnées). Pour chaque espèce, nous avons sélectionné sept arbres adultes de façon aléatoire au sein de la population (pour le chêne, en raison du grand nombre d'arbres suivis, nous avons pu sélectionner une dizaine d'arbres mère correspondant à ceux suivis pour la phénologie). Une centaine de graines ont été récoltées sur chacun des sept individus sélectionnés.

Les graines ont subi un prétraitement en chambre froide variable selon les besoins spécifiques de chaque espèce (de -5°C à +1°C et jusqu'à 12 semaines pour le frêne). Ensuite, environ 60 graines de chaque arbre mère ont été semées en pépinière à l'INRA de Cestas Pierroton (Gironde) en prenant soin de garder l'identification de l'arbre mère pour chaque lot de graines semées, ce qui représente en moyenne plus de 3500 graines semées par espèce.

2.2.3 Plantation

En janvier 2006, les jeunes plants d'un an de hêtre, d'érable et de frêne ont été transplantés dans le test de provenances de Toulonne (Figure 4-3). Pour le chêne, dont les graines avaient été récoltées l'année suivante, les plants d'un an ont été transplantés en février 2007. Pour le houx, en raison d'une faible germination en pépinière au printemps 2005 et forte l'année suivante, nous avons choisi pour cette espèce d'utiliser uniquement les plants issus de cette deuxième germination. Les plants de houx alors âgés d'un an ont été transplantés en février 2007. Enfin, en raison de la très faible croissance du sapin et pour minimiser le choc de transplantation nous avons choisi de transplanter cette espèce à l'âge de deux ans en février 2007, en même temps que les plants de chênes et de houx. Nous avons, dans la mesure du possible, transplanté au minimum 25 plants par population en choisissant les plants issus d'un maximum d'arbres mère disponibles. L'identification des plants sur la parcelle est conservée jusqu'au niveau de l'arbre mère.

La plantation a été divisée en trois blocs comprenant chacun au moins un individu de chaque espèce et provenance. La position (X, Y) de chaque plant a été déterminée par tirage aléatoire dans chaque bloc (Figure 2-4). La plantation a été effectuée sur une surface totale d'un hectare. Les plants ont été disposés sur 16 rangées de 200 m de longueur avec un espacement de 3 m entre les rangs et de 2 m dans le rang, soit 98 plants par rangée pour un total de 1529 plants (la dernière rangée ne contient que 59 plants). Un paillage en fibres de bois de 45x45 cm a été disposé, en 2006, autour de chaque plant afin d'empêcher la compétition par les herbacées et de conserver l'humidité du sol. En 2007, un paillage perméable a été disposé sur chaque rangée toujours dans le but de limiter la compétition herbacée. Un enherbement a été effectué entre les rangées. Un grillage électrique a été mis en place au cours de l'année 2006 afin d'empêcher les attaques par les grands herbivores et un herbicide a été appliqué par pulvérisation au printemps 2006 et 2007 en bordure des plants.

2.2.4 Mesures micrométéorologiques

Depuis l'installation du test de provenances (janvier 2006), des relevés de température et d'humidité relative de l'air sont effectués dans la parcelle d'expérimentation, toutes les heures, grâce à 3 capteurs météorologiques (un au centre de la parcelle et les deux autres aux deux extrémités de la parcelle), identiques à ceux installés *in situ* (HOBO RH/TEMP PRO 64K réf.: H08-032-02). En outre, la température et la pluviométrie journalière sont également mesurées à 300 m du dispositif par l'unité expérimentale de l'INRA de Toulonne.

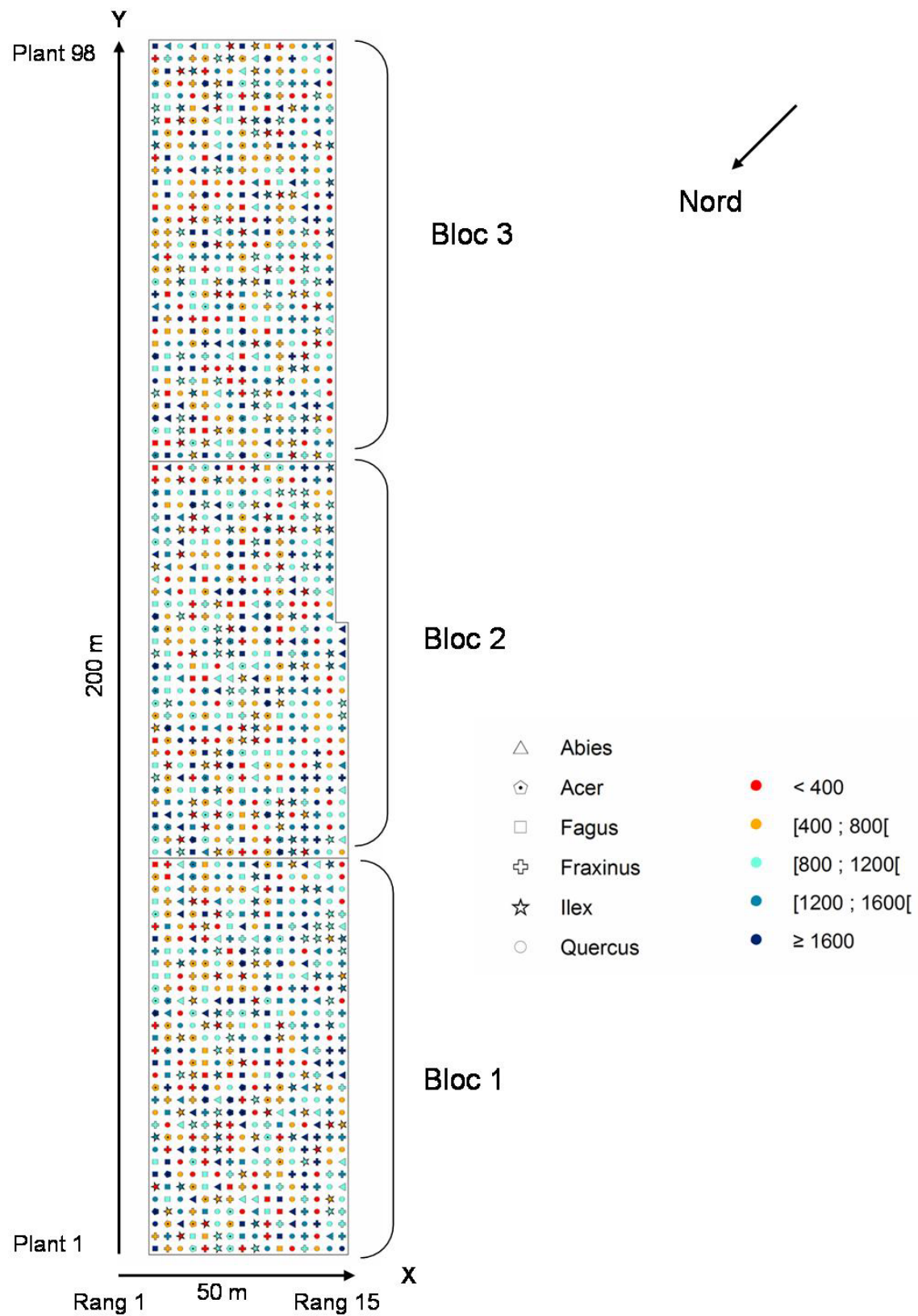


Figure 2-4 : Plan du test de provenances disposé en blocs aléatoires (Figure réalisée à partir du logiciel Arc view).

2.3 Test de transplantations réciproques réalisées in situ

Pour quantifier la plasticité phénotypique d'un génotype, d'une population voire d'une espèce, il est nécessaire d'obtenir des normes de réaction via l'utilisation de tests de provenances répétés dans divers environnements. Nous avons donc utilisé une expérimentation de type transplantations réciproques (RTE, Reciprocal Transplant Experiment) qui consiste à transplanter chaque population à tester dans tous les environnements dont sont issues ces populations. Ces expérimentations constituent également un outil approprié pour tester l'adaptation locale d'une population, en comparant sa performance dans son environnement d'origine par rapport à la performance des populations issues d'environnements différents. Elles permettent en outre de savoir si une population est actuellement à son optimum climatique (voir chapitre 1 section 6.1 et article 5).

2.3.1 Localisation et climat des sites de transplantation

L'expérimentation de transplantations réciproques (RTE) a été installée dans la vallée des Gaves (Hautes Pyrénées). Les sites de transplantations ont été choisis à 5 altitudes différentes, de 100 m à 1600 m. Tous les sites de plantation ont été sélectionnés en versant Nord pour minimiser les effets microclimatiques lors de la comparaison inter-altitude (Tableau 2-3). Ces sites correspondent à des hêtraies (à l'exception du site de Laveyron situé à 131 m d'altitude où le chêne est dominant), la canopée est très largement fermée mais chacun de ces sites comportent des trouées permettant deux modalités d'intensité lumineuse.

Tableau 2-3: Coordonnées géographiques, exposition et température annuelle des sites de transplantation.

La température correspond aux moyennes annuelles de 2007-2008

Site	Altitude (m)	Latitude	Longitude	Exposition	Température (°C)
Laveyron	131	N 43°45'55''	W 00°13'26''	Plaine	12.6
Lourdes	488	N 43°05'45''	W 00°05'07''	Nord	11.0
Arras-Sireix	833	N 42°58'37''	W 00°08'33''	Nord	9.5
Haugarou	1190	N 43°00'06''	W 00°12'50''	Est-Nord-Est	7.5
Lienz	1533	N 42°53'38''	E 00°04'59''	Nord-Est	6.0

2.3.2 Choix des espèces et populations

Nous avons choisi comme modèles d'étude le hêtre européen (*Fagus sylvatica*) et le chêne sessile (*Quercus petraea*) en raison de leur sensibilité phénologique printanière très contrastée (voir article 1). Pour chacune de ces deux espèces, trois provenances ont été

sélectionnées à trois altitudes différentes 400 m, 800 m et 1200 m, plus ou moins 50 m. Les trois provenances étaient par conséquent issues de climats contrastés avec une différence de température annuelle moyenne entre les provenances de 400 m et de 1200 m d'environ 4°C et 3°C pour le hêtre et le chêne, respectivement (Tableau 2-4). Les plants de chêne et de hêtre transplantés avaient entre 1 à 3 ans et ont été prélevés dans les sous bois de chaque site. La hauteur initiale des plants prélevés était en moyenne de 17.5 cm ($\pm$ 6 cm) pour le hêtre et 11.3 cm ($\pm$ 3 cm) pour le chêne (Tableau 2-4).

Tableau 2-4 : Localisation et climat des trois provenances de hêtre et de chêne sélectionnées pour l'expérimentation.

T_a est la moyenne des températures annuelles calculées entre 2005 et 2007

<i>Fagus sylvatica</i>					<i>Quercus petraea</i>				
Altitude (m)	Latitude	Longitude	Versant	T _a (°C)	Altitude (m)	Latitude	Longitude	Versant	T _a (°C)
488	N 43°05'	W 00°05'	nord	11.4	427	N 43°08'	W 00°00'	sud	12.3
773	N 42°55'	W 00°02'	nord	10.3	803	N 42°55'	W 00°02'	sud	11.0
1190	N 43°00'	W 00°12'	nord	7.8	1235	N 42°47'	E 00°02'	sud	9.7

2.3.3 Dispositif et méthode de plantation

La transplantation a eu lieu du 23 octobre au 27 octobre 2006. Les racines des jeunes plants ont été recouvertes de pralin avant la plantation afin de minimiser le choc de transplantation. La Figure 2-5 et 2-6 illustre schématiquement la mise en place du dispositif. Dans chaque site de transplantation et pour chaque espèce, deux modalités de traitement ont été choisies : transplantations en milieu ouvert (trouée) et en milieu fermé (sous la canopée de la hêtraie) et 4 répétitions (blocs) ont été installés par modalité. Pour chaque population (3 par espèce), 32 plants ont été transplantés dans chaque site (16 par modalité ; milieu ouvert / milieu fermé), soit 192 par site et 960 plants au total le long du gradient. Par bloc, les plants ont été plantés selon une disposition de type systématique présentée dans la Figure 2-6. Le nombre total de plants transplantés par bloc est donc de 24, soit 192 par altitude et 960 toutes altitudes confondues. Chaque bloc est protégé des grands herbivores par un grillage (voir Figure 2-7). Un mois avant la plantation, un désherbage chimique a été effectué, puis après la plantation, des désherbages manuels réguliers ont été réalisés afin de proscrire la compétition herbacée.

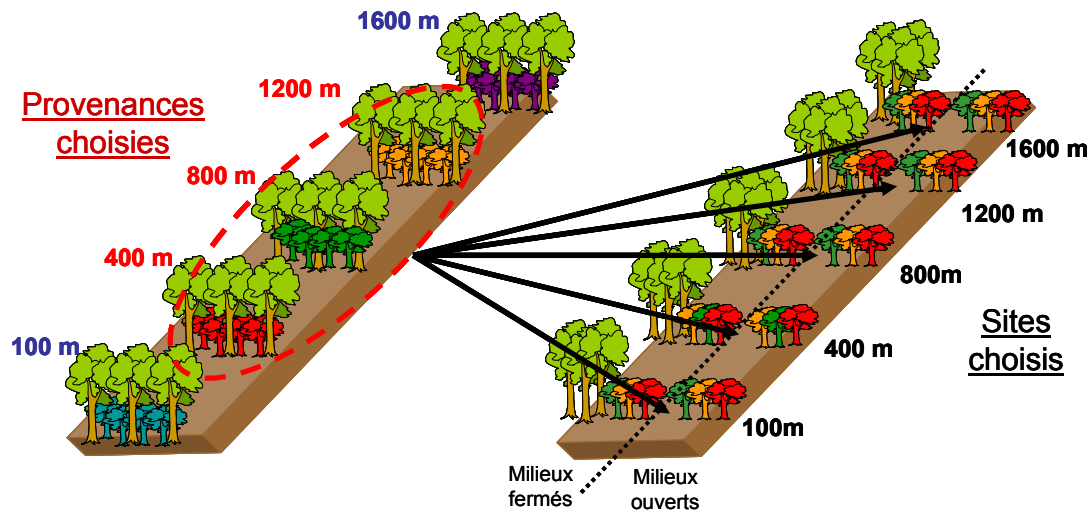


Figure 2-5 : Représentation schématique de la mise en place du dispositif.

Des plants de chêne et de hêtre ont été prélevés à trois altitudes (provenances de 400, 800 et 1200 m d'altitude) et ont été plantés à cinq altitudes (100, 400, 800, 1200 et 1600 m d'altitude) dans deux conditions de lumière : en milieu fermé sous une canopée de hêtre et en milieu ouvert à proximité de la forêt.

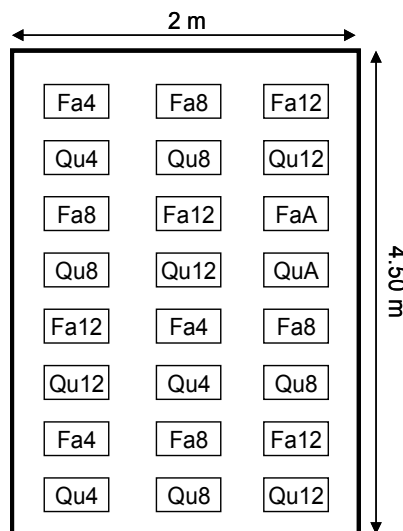


Figure 2-6 : Disposition des plants à l'intérieur d'un bloc.

Fa=Fagus, Qu=Quercus, 4 = provenance de 400 m, 8 = 800m et 12 = 1200m.



Figure 2-7 : Illustration du dispositif de transplantations réciproques in situ.

À gauche, enclos en milieu ouvert dans le site de Laveyron à 131 m d'altitude (photo prise pendant une maintenance de désherbage chimique) ; à droite enclos en milieu fermé dans le site de Lourdes à 488 m d'altitude.

2.3.4 Mesures micrométéorologiques

Des mesures de températures et d'humidité relative de l'air ont été effectuées à l'aide des mêmes capteurs météorologiques que ceux utilisés dans les deux expérimentations précédentes (HOBO RH/TEMP PRO 64K réf.: H08-032-02). Quatre capteurs ont été implantés à 1,50 m au dessus du sol au sein de chaque site de plantation sélectionné ; deux capteurs dans chaque modalité (milieu ouvert / milieu fermé). Les données sont enregistrées avec un pas de temps horaire depuis le 1^{er} janvier 2007. Les 5 sites de transplantation situés à différentes altitudes ont permis d'obtenir un gradient thermique d'environ 6.5°C. Le déficit de vapeur d'eau dans l'air (VPD, Vapour Pressure Deficit) a été calculé à partir des données de température et d'humidité, au pas de temps horaire. Les 5 sites de plantation ne présentaient pas de stress hydrique de l'air important durant l'été 2008, à l'exception du site de Laveyron à 100 m d'altitude qui présente un VPD significativement plus fort que dans tous les autres sites (Figure 2-8 et tableau 1 de l'article 5).

Des mesures d'humidité superficielle du sol (teneur volumique en eau du sol sur 7 cm de profondeur) ont également été effectuées en juillet 2007 à l'aide d'une sonde de type FDR (Frequency Domain Relectometry, sonde ThetaProbe ML2x, Delta T, Cambridge, UK) au sein de chaque site avec une moyenne de 10 répétitions par bloc. L'humidité superficielle du sol des sites de transplantation était en moyenne relativement élevée, en particulier dans les sites de plantation de haute altitude et en milieux ouverts. Les valeurs effectuées en milieux ouverts sont par ailleurs toujours significativement supérieures à celles des milieux fermés : en moyenne 36 % contre 17 %, respectivement (Figure 2-9).

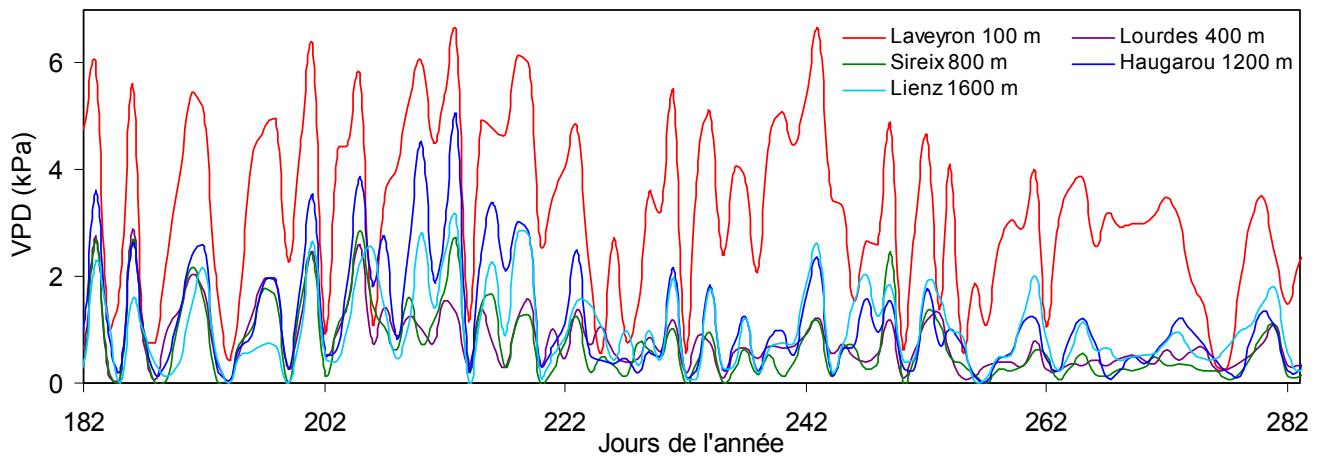


Figure 2-8 : Evolution du VPD au cours de l'été 2008 dans les 5 sites de plantation.
 Les valeurs correspondent aux maxima de VPD journaliers enregistrés du 1er juillet (jour 182) au 10 octobre 2008 (jour 283) à partir des enclos situés en milieux ouverts.

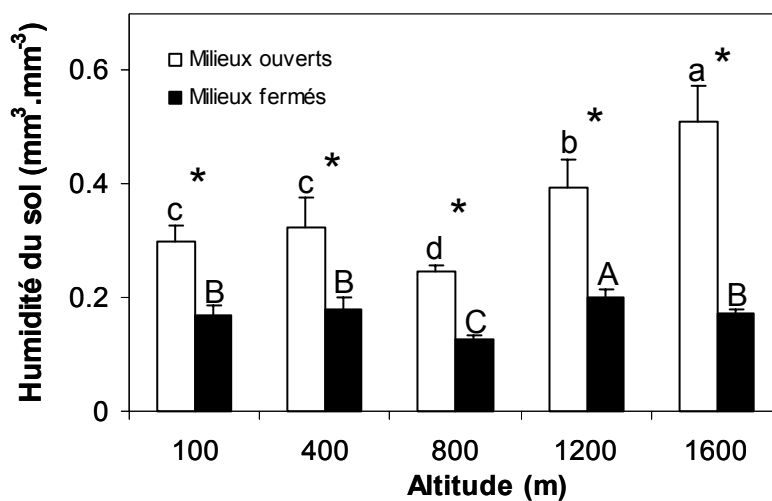


Figure 2-9 : Humidité superficielle du sol dans les 5 sites de plantation en milieux ouverts et fermés.

Des lettres différentes entre les altitudes signifient qu'il y a une différence significative entre les différents sites de plantation (au seuil $\alpha = 0.05$). Des lettres minuscules sont employées pour mettre en évidence ces différences en milieux ouverts et des lettres majuscules sont employées à cet effet pour les milieux fermés. Les étoiles au dessus des histogrammes traduisent une différence significative entre les deux modalités (milieu ouvert / milieu fermé) au sein d'un site de plantation.

3. SUIVIS PHENOLOGIQUES

3.1 Suivi du débourrement des bourgeons

Pour chacune des expérimentations décrites précédemment, un suivi phénologique a été effectué.

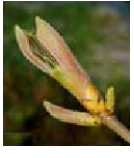
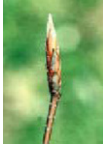
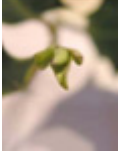
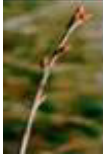
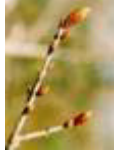
Dans les populations naturelles *in situ*, le suivi des dates de débourrement des bourgeons a été réalisé avec un pas de temps de 10 jours maximum, du mois de Mars au mois de Juin en 2005 et 2006 pour les six espèces étudiées, et en 2007 uniquement pour le chêne et le hêtre. Les observations phénologiques ont été effectuées, à l'aide de jumelles, pour chacun des 10 individus sélectionnés par population sur l'ensemble des bourgeons du houppier. A chaque passage, une estimation du pourcentage des bourgeons ayant atteint le stade le plus avancé est notée à l'aide d'une grille de stades phénologiques spécifiques mis au point pour chaque espèce (pour plus de détails voir le Tableau 2-5). La date de débourrement de l'individu est considérée atteinte lorsque 50% des bourgeons du houppier sont au stade où au moins une feuille est sortie et individualisée. Ensuite, pour chaque arbre sélectionné, la date de débourrement a été estimée par régression linéaire entre deux campagnes d'observations consécutives. La date de débourrement moyenne de la population est calculée comme la moyenne des dates estimées des 10 individus sélectionnés.

Dans le test de provenances de l'INRA de Toulence, le suivi des dates de débourrement des bourgeons a été réalisé avec un rythme hebdomadaire, du mois de Mars au milieu du mois de Mai en 2006, 2007 et 2008. La méthode utilisée est identique à celle utilisée *in situ*, hormis le fait que la première année, seulement le bourgeon apical a été considéré pour l'observation des stades phénologiques (en raison de la faible taille des plants). Au stade individuel, le critère de débourrement est alors atteint lorsque le bourgeon apical est au stade où au moins une feuille est sortie et individualisée.

Enfin, dans l'expérimentation de transplantations réciproques, le suivi des dates de débourrement des bourgeons a été réalisé avec une fréquence d'intervalle de 10 jours minimum, du mois de Mars au mois de Juin en 2007 et 2008. Les observations ont été effectuées uniquement sur le bourgeon apical avec la même méthode que précédemment.

Tableau 2-5 : Les différents stades de développement des bourgeons utilisés pour les notations phénologiques.

Le stade utilisé comme critère de débourrement est décrit en caractère gras.

	0	1	2	3	4
<i>Abies alba</i>	 Dormant winterbud	 Buds expanding and are new green behind a transparent cupule	 Needles unfolding, cupule coming off		
<i>Acer pseudoplatanus</i>	 Dormant winterbud	 Bud-swollen (a whitish down is visible)	 Buds expanding and green	 Bud-burst	 At least one leaf unfolding
<i>Fagus sylvatica</i>	 Dormant winterbud	 Bud-swollen	 Bud-burst	 At least one leaf unfolding	
<i>Fraxinus excelsior</i>	 Dormant winterbud	 Bud-swollen and green	 Bud-burst	 At least one leaf unfolding	
<i>Ilex aquifolium</i>	 Dormant winterbud	 Bud-opening	 At least one leaf unfolding		
<i>Quercus petraea</i>	 Dormant winterbud	 Bud-swollen	 Buds expanding and are new green	 Bud-burst	 At least one leaf unfolding

3.2 Suivi de la sénescence foliaire

Le suivi des dates de sénescence des feuilles à l'automne a été réalisé dans chacune des expérimentations :

- dans les populations naturelles *in situ*, avec un pas de temps de 14 jours maximum, du mois de Septembre au milieu du mois de Décembre en 2005 et 2006 pour les six espèces étudiées et en 2007 uniquement pour le chêne et le hêtre,
- dans le test de provenances de Toulonne, avec un rythme hebdomadaire, du mois de Septembre à la fin du mois de Décembre en 2006, 2007 et 2008,
- dans l'expérimentation de transplantations réciproques, avec un pas de temps de 10 jours maximum, du mois de Septembre au début du mois de Décembre en 2007 et 2008.

A chaque passage ont été notés visuellement le pourcentage de feuilles manquantes et le pourcentage de feuilles colorées (*i.e.* non vertes) sur la totalité des feuilles restantes du houppier. La date de sénescence est considérée atteinte pour un arbre lorsque 50% de ses feuilles ne sont plus fonctionnelles, *i.e.* soit colorées, soit tombées, comme indiqué dans l'équation suivante (pour plus de détails voir Encadré 5).

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

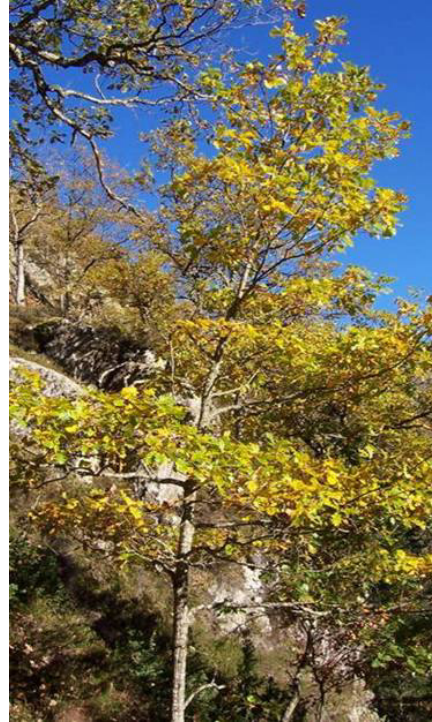
avec x_t , le pourcentage de feuilles non fonctionnelles dans l'arbre sélectionné à la date t , α_t est le pourcentage de feuilles colorées à la date t sur le nombre de feuilles restantes sur le houppier et β_t est le pourcentage de feuilles manquantes à la date t .

Ensuite pour chaque arbre sélectionné *in situ* et dans les deux expérimentations, la date de sénescence a été estimée par régression linéaire entre deux campagnes d'observations consécutives.

Encadré 5 : Exemple de la méthode de mesure de la sénescence foliaire utilisée sur deux chênes sessiles à des stades différents



Arbre 1



Arbre 2

Equation utilisée (voir détail dans le texte) :

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

Arbre 1

$\alpha_t \approx 40\%$ and $\beta \approx 10\%$

$\rightarrow x_t = 46\%$

Arbre 2

$\alpha_t \approx 80\%$ and $\beta \approx 20\%$

$\rightarrow x_t = 84\%$

Dans cet exemple, l'arbre 1 est au stade 46% de feuilles non fonctionnelles (40% colorées et 10% manquantes) et n'a donc pas tout à fait passé le critère retenu (50% de feuilles non fonctionnelles) ; tandis que l'arbre 2 est au stade 84% de feuilles non fonctionnelles, il a dépassé le critère retenu et sa date de sénescence se situe entre cette observation et l'observation précédente ; elle sera estimée par régression linéaire.

3.3 Estimation de la longueur de la saison de végétation

La longueur de la saison de végétation (GSL, Growing Season Length) correspond à la période d'activité photosynthétique potentielle, elle s'obtient en faisant la différence entre la date de sénescence d'un individu et sa date de débourrement. Nos campagnes de terrain nous ont permis d'obtenir la GSL :

- *in situ*, en 2005 et 2006 pour les quatre espèces décidues étudiées et en 2007 pour le chêne et le hêtre,
- dans le test de provenances, en 2006, 2007 et 2008 pour les quatre espèces décidues étudiées,
- dans l'expérimentation de transplantations réciproques, en 2007 et 2008.

3.4 Suivi de la survie et de la croissance des plants

Des relevés de survie ont été effectués dans les deux types d'expérimentation (test de provenances de Toulonne et RTE) à intervalle régulier depuis la plantation avec environ 4 passages par an. Afin de caractériser la croissance des jeunes plants dans les deux expérimentations, des mesures de diamètre et de hauteur ont été effectuées en janvier-février 2006, 2007, 2008 et 2009 dans le test de provenances de Toulonne et en mars 2007 et 2008 dans l'expérimentation de transplantations réciproques. Le diamètre des plants a été mesuré à l'aide d'un pied à coulisse au dixième de millimètre et la hauteur avec un réglet gradué au millimètre.

4. MODELISATION DE LA PHENOLOGIE

Afin d'une part interpréter plus finement les variables environnementales influençant la phénologie et d'autre part prédire les changements phénologiques attendus sous l'influence du changement climatique, nous avons utilisé des modèles phénologiques pour le débourrement et la coloration. Ce travail a été réalisé en collaboration avec l'UMR ESE (Ecologie, Systématique et Evolution, Université Paris XI, Orsay) et le CEFE (Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, Montpellier).

4.1 Modèles de débourrement

Concernant les dates de débourrement des arbres, deux catégories de modèles mécanistes ont été utilisés : des modèles à 1 phase qui considèrent que la réponse du bourgeon est constante vis-à-vis de la température et des modèles à 2 phases qui considèrent que la réponse du bourgeon vis à vis de la température évolue selon l'état de levée de la dormance (Hanninen and Kramer 2007).

Les modèles à 1 phase utilisés possèdent au minimum deux paramètres en commun: la date de début de cumul des températures de forcing (t_0), et le seuil critique de cumul de ces températures entraînant le débourrement (F^*). Tous ces modèles somment des unités de « forcing » (R_f) (Equation 1).

$$t_d \text{ tel que } S_{f(x_{t_d})} = \sum_{t_0}^{t_d} R_{f(x_t)} = F^* \quad \text{Equation 1}$$

Avec F^* = quantité d'unités de forcing nécessaire au débourrement, x_t = température moyenne journalière ($^{\circ}\text{C}$), $S_{f(x_t)}$ = état de quiescence, t_d = date de débourrement

- Le modèle « SW » (Réaumur 1735, Cannell and Smith 1983), à trois paramètres, cumule de façon linéaire les températures de forcing qui se trouvent au dessus d'une température de base (t_b) (Equation 2).

$$R_{f(x_t)} = \begin{cases} 0 & \text{si } x_t < t_b \\ x_t - t_b & \text{si } x_t \geq t_b \end{cases} \quad \text{Equation 2}$$

- Le modèle « SW4 », à quatre paramètres, cumule chaque jour un nombre entre 0 et 1 de manière linéaire lorsque les températures de forcing sont comprises entre une température

minimale ($t_{\min}$) et la température de base (t_b) (Equation 3).

$$R_{f(x_t)} = \begin{cases} 0 & \text{si } x_t < t_{\min} \\ (x_t - t_{\min}) / (t_b - t_{\min}) & \text{si } t_{\min} \leq x_t < t_b \\ 1 & \text{si } x_t \geq t_b \end{cases} \quad \text{Equation 3}$$

- Le modèle « Sigmoid » (Chuine et al. 1999), à quatre paramètres, cumule des unités de Forcing (entre 0 et 1) en utilisant une relation sigmoïdale vis-à-vis des températures de forcing (avec « e », la valeur du point d'inflexion de la sigmoïde, et « d », la valeur de la pente de la sigmoïde, Equation 4).

$$R_{f(x_t)} = \frac{1}{1 + e^{d(x_t - e)}} \quad \text{Equation 4}$$

- Le modèle « Unimodal », à trois paramètres, est un modèle adapté de Wang and Engel (1998) qui cumule des unités de forcing à partir d'une courbe en cloche caractérisée par le paramètre « Topt » qui correspond à la température optimale de réaction du bourgeon (Equation 5). Nous avons fixé les températures de forcing effectives entre -5 et 40°C, autrement dit le modèle ne cumule pas d'unité de forcing si la température est inférieure à -5°C ou supérieure à +40°C (Equations 5a et 5b).

$$R_{f(x_t)} = \frac{2 \times (x_{(t)} - (-5))^\alpha \times (T_{opt} - (-5))^\alpha - (x_{(t)} - (-5))^{2\alpha}}{(T_{opt} - (-5))^{2\alpha}} \quad \text{Equation 5a}$$

$$\text{Avec } \alpha = \frac{\ln(2)}{\ln\left[\frac{(40 - (-5))}{(T_{opt} - (-5))}\right]} \quad \text{Equation 5b}$$

- Enfin le modèle « Normal » (Chuine 2000), à cinq paramètres, cumule les températures de forcing à partir d'une réponse unimodale symétrique de part et d'autre de l'optimum caractérisée par trois paramètres (« a », « b » et « c », Equation 6).

$$R_{f(x_t)} = \frac{1}{1 + e^{[a(x_t - c)^2 + b(x_t - c)]}} \quad \text{Equation 6}$$

Concernant les modèles à 2 phases, nous avons utilisé 2 types de modèles :

- Un modèle de débourrement originellement développé par Cannell & Smith (1983) et repris par Murray *et al.* (1989). Ce modèle fait partie des modèles à 2 phases : il est basé sur le fait que plus les bourgeons sont exposés longtemps aux températures de chilling, plus la somme des températures de forcing accumulées sera faible pour permettre le débourrement. Deux variantes de ce modèle ont été utilisées selon la relation utilisée pour sommer les températures une fois que le seuil critique a été calculé. Nous avons appelé le modèle « CS-SW » et « CS-SW4 », respectivement dans le cas d'une relation de type SW ou SW4. Le modèle CS-SW contient cinq paramètres et le modèle CS-SW4 en contient six.

La somme des jours de “chilling” (jour dont la température moyenne est inférieure à une température critique noté T_c) est calculée comme suivant :

$$S_{chill} = \sum_{t_c}^{t_{end}} R_{chill}(x_t) \quad \text{Equation 7a}$$

$$\text{Avec } R_{chill}(x_t) = \begin{cases} 1 & \text{if } x_t < T_c \\ 0 & \text{if } x_t \geq T_c \end{cases} \quad \text{Equation 7b}$$

F^* est ensuite calculé comme une fonction linéaire décroissante de S_{chill} , avec F^* étant toujours supérieur à une certaine valeur (F_{min}) comme suivant :

$$F^* = \max(aS_{chill} + b, F_{min}) \quad \text{Equation 7c}$$

Et finalement :

$$Sf(t) = \sum_{t_0}^{Sf(t)=F^*} R_f(x(t)) \quad \text{Equation 7d}$$

avec R_f fournit par l'équation 2 pour CS-SW et l'équation 3 pour CS-SW4.

- Le modèle « UniChill » à sept paramètres (Chuine 2000). Ce modèle est construit sur la base du modèle « Sigmoid » pour le cumul des températures de forcing pendant la phase de quiescence (La relation à la température est de type sigmoïde avec les paramètres « d » et « e », Equation 4) et sur la base du modèle « normal » (avec les paramètres « a », « b » et « c », Equation 6) pour le cumul des unités de chilling pendant la phase de dormance.

$$t_e \text{ tel que } S_{c(x_{t_e})} = \sum_{t_1}^{t_e} R_{c(x_t)} = C^* \quad \text{Equation 8a}$$

Avec $S_{f(x_e)}$ = état de levée de dormance, C^* = quantité d'unités de chilling nécessaire à la levée de dormance, t_e = date de levée de dormance, t_1 = 1^{er} septembre.

$$R_{c(x_t)} = \frac{1}{1 + e^{[a(x_t - c)^2 + b(x_t - c)]}} \quad \text{Equation 8b}$$

Pour ce modèle, le paramètre C^* représente le seuil critique d'unités de froid à cumuler pour lever la dormance ; la date de début de cumul des températures de forcing (t_0) est égale à la date de levée de dormance et est donc variable entre les différentes populations selon la quantité de froid cumulée ; tandis que le seuil de températures de forcing (F^*) est estimé par le modèle et est donc identique pour l'ensemble des populations (Equation 8a et 8b).

Pour plus de détails sur les équations des modèles, le lecteur peut se référer aux publications originales (Cannel and Smith 1983, Chuine 2000, Chuine and Beaubien 2001, Chuine et al. 2003).

L'estimation des paramètres a été réalisée par ajustement à partir des données micrométéorologiques et phénologiques mesurées dans les Pyrénées pour la période 2005-2007. Les paramètres ont été ajustés à partir du logiciel appelé « Phenology Modelling Platform » (PMP, version 3.1.1) développé par Isabelle Chuine pour l'ensemble des modèles à l'exception des modèles « CS-SW » et « CS-SW4 ». Ces ajustements sont réalisés en minimisant la somme des carrés des écarts des résidus du modèle par la méthode d'optimisation dite de recuit simulé (simulated annealing) qui a été développée initialement en 1953 par Metropolis *et al.* (voir Gilks et al. 1996). Le principe de cette méthode est une recherche aléatoire dans l'espace des paramètres pas à pas à partir de valeurs de paramètres tirées au hasard. Lorsque la valeur prise par la fonction à minimiser (par exemple) diminue suite au changement de paramètres, le choix des nouveaux paramètres est accepté. Lorsque la valeur augmente, le choix est accepté avec une certaine probabilité dont la loi suit les principes de thermodynamique basés sur le principe que les systèmes convergent vers un état utilisant le moins d'énergie (pour plus de détails, voir Chuine 2000). Les modèles « CS-SW2 » et « CS-SW4 » ont été ajustés par la méthode d'optimisation « Powell » (Press et al. 1992).

4.2 Modèles de sénescence

Concernant les dates de sénescence, trois modèles ont été utilisés. Les trois modèles considèrent la température automnale et la photopériode comme variables environnementales susceptibles d'agir sur le processus de sénescence.

- Le modèle de « White », à trois paramètres, considère que la date de sénescence (t_s) a lieu passé un seuil combiné de photopériode ($P_{\max}$) et de températures journalières moyennes ($T_{\max1}$) ou un seuil absolu de température ($T_{\max2}$) selon l'équation 9 (White et al. 1997).

$$t_s \text{ tel que } [P_t \leq P_{\max} \text{ et } x_t(d) \leq T_{\max1}] \text{ ou } x_t \leq T_{\max2} \quad \text{Equation 9}$$

Avec P_t = photopériode journalière (h), x_t = température journalière du sol (°C) (dans notre étude, n'ayant pas accès à cette donnée, nous avons utilisé la température de l'air), $T_{\max1}$ = températures journalières moyennes, $T_{\max2}$ = seuil absolu de température.

- Le modèle de « Jolly » adapté de Jolly et al. 2005, à quatre paramètres, est également un modèle de type seuil. Dans ce modèle, les effets de température et photopériode sont multiplicatifs, et définissent un indice de sénescence (GSI, « Growing Season Index »), compris entre 0 et 1, au sein d'une fenêtre mobile de 21 jours. La sénescence (t_s) survient lorsque cet indice atteint la valeur seuil de 0.5 (Jolly et al. 2005) suivant les équations 10_a, 10_b et 10_c.

$$t_s \text{ tel que } iGSI(t_s) = iPhoto(t_s) \times iTmn(t_s) \geq 0.5 \quad \text{Equation 10}_a$$

$$\text{avec } iPhoto(t) = \begin{cases} 0, & \text{if } P_t \leq P_{\min} \\ \frac{P_t - P_{\min}}{P_{\max} - P_{\min}}, & \text{if } P_t < P_{\max} \text{ and } P_t > P_{\min} \\ 1, & \text{if } P_t \geq P_{\max} \end{cases} \quad \text{Equation 10}_b$$

$$\text{et } iTmin_{(t)} = \begin{cases} 0, & \text{if } Tmin_{(d)} \leq T_{\min} \\ \frac{x_{\min} - T_{\min}}{T_{\max} - T_{\min}}, & \text{if } Tmin_{(t)} < T_{\max} \text{ and } Tmin_{(t)} > T_{\min} \\ 1, & \text{if } Tmin_{(d)} \geq T_{\max} \end{cases} \quad \text{Equation 10}_c$$

Avec P_t = photopériode journalière (h), x_t = température journalière minimum (°C) ; $P_{\min}$, $T_{\min}$, $P_{\max}$ et $T_{\max}$ sont des seuils critiques de température ou de photopériode.

Enfin, le modèle « Delpierre » (Delpierre et al. 2009), à trois paramètres, est basé sur une somme de températures froides pouvant être modulée par la photopériode. La sénescence survient une fois que $Ssen(t)$ franchit un seuil critique $Scrit$ suivant les équations suivantes.

$$t_s \text{ tel que } S_{sen(t_s)} \geq S_{crit} \quad iGSI(t_s) = iPhoto(t_s) \times iTmn(t_s) \geq 0.5 \quad \text{Equation 11}_a$$

$$\text{avec } \begin{cases} si P_t \geq P_0 & S_{sen}(t) = 0 \\ si P_t < P_0 & \begin{cases} x_t < t_b & S_{sen}(t) = S_{sen}(t-1) + (t_b - x_t)^x \times f(x_t)^y \\ x_t \geq t_b & S_{sen}(t) = S_{sen}(t-1) + 0 \end{cases} \end{cases} \quad \text{Equation 11}_b$$

Avec P_t = photopériode journalière (h), x_t = température journalière minimum (°C), P_0 = photopériode qui correspond à la date de commencement du cumul de température froide, t_b = température maximale limitant le processus de sénescence, S_{sen} = stade d'avancement de la sénescence, $f(x_t)$ = fonction de la photopériode correspondant à P_t/P_0 . Les paramètres x et y peuvent prendre les valeurs discrètes 0, 1 ou 2 pour permettre un effet absent/proportionnel/ou plus que proportionnel de la température et de la photopériode. Cette approche permet de tester quatre structures de modèles : la progression de la sénescence étant dépendant ($x > 0$) ou pas ($x = 0$) de la température et modulée ($y > 0$) ou pas ($y = 0$) par la photopériode

4.3 Validation externe et comparaison des modèles

Pour tous les modèles, nous avons ajusté les paramètres sur l'ensemble des données. Nous avons également ajusté les paramètres des modèles phénologiques pour chaque espèce en utilisant les données d'une seule vallée (paramétrisation) et nous avons simulé les dates de débourrement ou de sénescence à partir de ces paramètres dans la deuxième vallée (validation externe).

Pour juger de la qualité des modèles utilisés, nous avons utilisés plusieurs critères :

- L'efficacité du modèle (Model efficiency, ME) a été calculé selon la formule suivante :

$$ME = 1 - \frac{\sum_{i=1}^n (O_i - P_i)^2}{\sum_{i=1}^n (O_i - \bar{O}_i)^2} \quad \text{Equation 12}$$

Une efficacité de 1 ($ME = 1$) correspond à un ajustement parfait du modèle par rapport aux données observées. Une efficacité de 0 ($ME = 0$) indique que les prédictions du modèle sont aussi précises que la moyenne des données observées (i.e. le modèle nul). Une efficacité en dessous de 0 ($-\infty < ME < 0$) indique que la moyenne des données observées permet une meilleure prédiction que le modèle utilisé.

- L'erreur de prédiction (Root Mean Square Error, RMSE), a été calculée selon l'équation suivante :

$$RMSE = \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^n (O_i - P_i)^2}{n}} \quad \text{Equation 13}$$

Avec O_i qui représente la date observée parmi les n observations et P_i qui représente la date prédite.

- le critère d'information d'Akaike corrigé (Akaike Information Criterion corrected, AIC_c , Equation 14). En raison du nombre de données relativement faible et du nombre de paramètres importants des modèles, cet index est particulièrement préconisé : il prend en compte la performance des modèles mais aussi sa complexité (nombre de paramètres). Le modèle ayant le plus petit AIC_c est le modèle le plus « parcimonieux » qui allie la meilleure performance tout en ayant une structure la plus simple possible (Burham and Anderson 2002).

$$AIC_c = N \times \ln\left(\frac{SS_{res}}{N}\right) + 2k + \left(\frac{2k(k+1)}{N-k-1}\right) \quad \text{Equation 14}$$

Avec k = nombres de descripteurs du modèle (nombre de paramètres du modèle), N = nombre de d'observations effectuées ayant servies à l'ajustement du modèle, SS_{res} = somme des carrés des écarts entre les prédictions du modèle et les observations (somme des carrés résiduels).

3^{ème} CHAPITRE

PATRONS PHENOLOGIQUES *IN SITU*

- Article 1 **Responses of canopy duration to temperature changes in four temperate tree species: relative contributions of spring and autumn leaf phenology.**

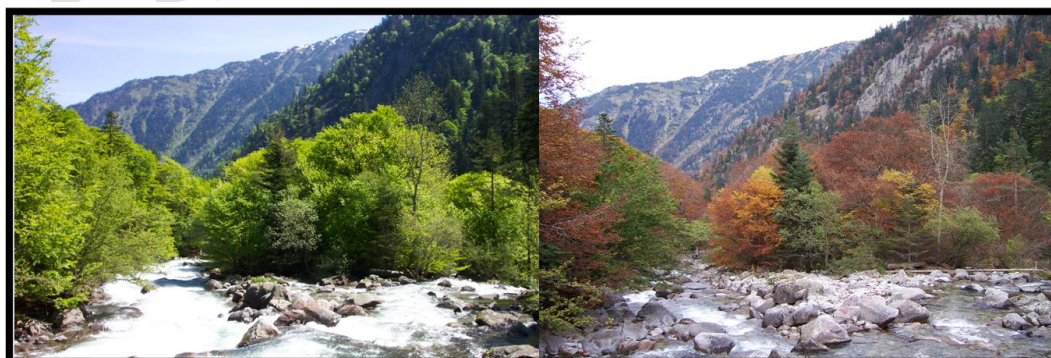
Yann Vitasse, Annabel J. Porté, Antoine Kremer, Richard Michalet and Sylvain Delzon

Oecologia (2009), 161: 187-198

- Article 2 **Leaf phenology sensitivity to temperature in European trees: do within-species populations exhibit similar responses?**

Yann Vitasse, Sylvain Delzon, Eric Dufrêne, Jean-Yves Pontailier, Jean-Marc Louvet, Antoine Kremer and Richard Michalet

Agricultural and Forest Meteorology (2009), 149: 735–744



26.05.07

23.10.07

*"If the oak before the ash, then we'll only have a splash.
If the ash before the oak, then we'll surely have a soak!"*

Proverbe populaire en Grande-Bretagne

Responses of canopy duration to temperature changes in four temperate tree species: relative contributions of spring and autumn leaf phenology

Yann Vitasse¹, Annabel J. Porté¹, Antoine Kremer², Richard Michalet¹ and Sylvain Delzon¹

¹Université de Bordeaux, UMR BIOGECO, Av. des Facultés, 33405 Talence, France.

²INRA, UMR BIOGECO, F-33610 Cestas, France

Abstract

While changes in spring phenological events due to global warming have been widely documented, changes in autumn phenology, and therefore in growing season length, are less studied and poorly understood. However, it may be helpful to assess the potential lengthening of the growing season under climate warming in order to determine its further impact on forest productivity and carbon balance. The present study aimed to (i) characterize the sensitivity of leaf phenological events to temperature, and (ii) quantify the relative contributions of leaf unfolding and senescence to the extension of canopy duration with increasing temperature, in four deciduous tree species (*Acer pseudoplatanus*, *Fagus sylvatica*, *Fraxinus excelsior* and *Quercus petraea*). For three consecutive years, we monitored the spring and autumn phenology of 41 populations ranging from 100 to 1600 m of elevation. Overall, we found significant altitudinal trends in leaf phenology and species-specific differences in temperature sensitivity. With increasing temperature, we recorded a $1.9 (\pm 0.3)$ to $6.6 (\pm 0.4)$ days $^{\circ}\text{C}^{-1}$ advance in flushing and a 0 to $5.6 (\pm 0.6)$ days $^{\circ}\text{C}^{-1}$ delay in leaf senescence. It resulted in a $6.9 (\pm 1.0)$ to $13.0 (\pm 0.7)$ days $^{\circ}\text{C}^{-1}$ lengthening of canopy duration depending on species. For three of the four studied species, advances in flushing were the main factor responsible for lengthening canopy duration with increasing temperature, leading to a potentially larger gain in solar radiation than delays in leaf senescence. In contrast, for beech, we found a higher sensitivity to temperature in leaf senescence than in flushing, resulting in an equivalent contribution in solar radiation gain. These results suggest that climate warming will alter the carbon uptake period and forest productivity by lengthening canopy duration. Moreover, the between-species differences in phenological responses to temperature evidenced here could affect biotic interactions under climate warming.

Keywords: Growing season length, Leaf unfolding, Leaf senescence, Altitudinal gradient, Climate change

Introduction

The impact of climate warming on plant phenology has been considered to be particularly important in the high latitudes of northern hemisphere as well as in high altitudes because of the short growing period (Walther et al. 2002) and it is expected to change distribution ranges of terrestrial vegetation (Bertin 2008). The carbon balance of terrestrial ecosystems is highly sensitive to changes in climate and some studies reported or suggested that the photosynthetic activity of terrestrial vegetation increased in response to climate warming in the last decades (Keeling et al. 1996; Myneni et al. 1997). In parallel, recent studies showed that climate warming has been responsible for lengthening the growing period of trees (Linderholm 2006; Menzel and Fabian 1999) by advancing the timing of flushing (Ahas et al. 2002; Chmielewski and Rotzer 2002; Menzel et al. 2006), especially at high latitudes (Delbart et al. 2008; Linderholm 2006). Moreover, climate warming has usually been reported to cause a delay in leaf senescence (Menzel et al. 2006) but this phenomenon is still poorly documented. In addition to these investigations based on direct phenological monitoring, indirect measurements based on seasonal variations of atmospheric CO₂ concentrations (Keeling et al. 1996; Myneni et al. 1997; Picard et al. 2005), or on red and

near-infrared reflectances of vegetation canopy (Chen et al. 2005; Tucker et al. 2001; Zhang et al. 2004) also indicated an extension of the growing season over the last decades.

Growing season length has a strong effect on ecosystem functioning and tree productivity (Kramer et al. 2000; White et al. 1999). For deciduous trees, the timings of flushing in spring and senescence in autumn determine canopy duration and therefore vegetative growth and reproductive success (Rathcke and Lacey 1985). Although photosynthetic rate generally increases with temperature and CO₂ concentration (Foley et al. 1998; Saxe et al. 2001), the increase in terrestrial carbon sinks over the last decades has been, to a large extent, attributed to an increase in growing season under temperate climates (Churkina et al. 2005; Keeling et al. 1996; Myneni et al. 1997; Piao et al. 2007). However, a recent study showed that warmer autumn temperatures could result in decreasing the net carbon ecosystem exchange, due to a higher increase in ecosystem respiration relatively to the corresponding increase in gross primary production (Piao et al. 2008).

In mid-latitude areas, plant development is essentially affected by air temperature and photoperiod (Menzel 2002). For temperate trees, the timings of flushing and senescence are controlled by a trade-off between survival and productivity. Indeed,

late flushing in spring allows avoidance of frost damage but reduces canopy duration and may consequently reduce productivity (Lechowicz 1984; Leinonen and Hanninen 2002; Lockhart 1983). In autumn, trees shed their leaves in order to protect themselves from frost damage, which is considered to constitute an adaptative response to unfavourable conditions for photosynthesis (Estrella and Menzel 2006). On the other hand, the timing of senescence also has an impact on growth of the following year because it is associated with nutrient remobilization, especially nitrogen, and photosynthates storage (Lim et al. 2007). Indeed, late senescence can result in a larger photosynthates storage but can also increase the risks of incomplete nutrients remobilizations due to autumn frost on functional leaves (Keskitalo et al. 2005). The timing of spring events, such as flushing or flowering, is mainly regulated by temperature once dormancy is released, *i.e.* by temperatures in late winter and early spring (Chmielewski and Rotzer 2001; Menzel and Fabian 1999; Wielgolaski 1999). In perennial species, it is generally observed that in addition to temperature, day length plays a crucial role in the regulation of senescence for deciduous trees (Keskitalo et al. 2005; Larcher 2003; Lee et al. 2003). Nevertheless, contrary to spring phenological events, the climate signal that controls autumn phenology is less clearly

identified (Estrella and Menzel 2006) and further studies are needed to characterize leaf senescence processes.

As a small number of studies measured the timing of senescence along climatic or temporal gradients, only few were able to quantify canopy duration defined as the difference between the timing of flushing and the leaf yellowing or leaf fall (Chmielewski and Rotzer 2001; Kramer 1995b; Matsumoto et al. 2003; Menzel and Fabian 1999; Richardson et al. 2006). At a large scale, some studies reported a global increase of canopy duration for trees with increasing temperature (Linderholm 2006; Menzel and Fabian 1999; Penuelas et al. 2002). However, these studies did not separate species responses, even though it was demonstrated that different species display different phenological sensitivity to temperature changes (Chuine et al. 2000; Kramer 1995a; Murray et al. 1989). Thus, at the species level, little is known about how variations in flushing and senescence timings contribute to variations of canopy duration and carbon balance. To assess the impact of climate warming on forest ecosystems, we need to quantify the differences in phenological response to temperature across tree species in order to bring out potential shifts in species competitive balance. Indeed, some species could enhance their competitive performances if they are able to rapidly

improve their fitness under a warmer climate.

In order to assess phenology and canopy duration variations according to temperature and to characterize between-species differences, we studied leaf unfolding and senescence in four temperate deciduous tree species, all very common and well used for timber industry in Europe (*Acer pseudoplatanus*, *Fagus sylvatica*, *Fraxinus excelsior* and *Quercus petraea*). We monitored phenology on 41 populations along altitudinal gradients in the Pyrenees mountains, covering a large temperature range. The aims of the present study were (i) to quantify temperature sensitivity of phenological events and canopy duration for these species, and (ii) to assess the relative contributions of flushing and senescence in canopy duration variations according to temperature.

Materials and methods

1 Study areas and species description

The study was conducted in two valleys of the Pyrenees mountains in south west France (42°47'N latitude; 43°45'N; 00°44'W to 00°06'E longitude). A first transect was set up in the Ossau valley (Pyrénées Atlantiques) and a second one in the Gave valley (Hautes Pyrénées). These valleys run parallel to each other, 30 km apart; their elevation increases from North to South. This region is characterized by a

temperate oceanic climate, with a mean annual temperature of 12°C and mean annual precipitation of 1079 mm (1946-2001) at low elevation (Tarbes, 43°11'N, 00°00'W, 360 m ASL, Météo France). Analysis of monthly precipitation data in 2005-2007 showed no water stress along the whole altitudinal gradient: whatever the year and elevation, precipitations values were higher than 235 and 200 mm before the leaf flushing period (from March to May) and before the leaf senescence period (from August to October), respectively.

We selected four deciduous tree species having a wide range of natural distribution over Europe but being contrasted in their ecological requirements. Sycamore maple (*Acer pseudoplatanus* L.) and common ash (*Fraxinus excelsior* L.) are rapid growth species which occur more frequently in riparian ecosystems or in fertile soils. In contrast, European beech (*Fagus sylvatica* L.) and sessile oak (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) are slow-growth species, and are crucial ecological determinants of biodiversity in many ecosystems (especially for insects and birds) and are widely used for timber industry. Moreover, these four species are located in the southern limits of their distribution range which makes it particularly interesting to study their response to climate change. For each species and in each transect, naturally established populations were sampled at five

altitudinal levels: 100 m, 400 m, 800 m, 1200 m and 1600 m (± 50 m) (Table 1). We sampled four additional populations for oak at intermediate elevations in the Gave valley. The altitudinal gradient exceeded 1400 m for all species except for sycamore ($\Delta = 1164$ m), whose populations could only be found above 400 m. In each population, ten mature individuals of comparable height were sampled and monitored. The average diameter at breast height (DBH) was respectively 0.23 m (± 0.01), 0.45 m (± 0.02), 0.30 m (± 0.01) and 0.39 m (± 0.01) for sycamore, beech, ash and oak (Table 1). The populations were sampled on North-facing slopes, except for sessile oak that only grew on South-facing slopes.

2 Phenology monitoring

Leaf unfolding and senescence were monitored every ten days from March to June and September to December, respectively, on all the sampled trees during two or three years in a row (2005-2006 for ash and sycamore; 2005-2007 for oak and beech). Observations were made using binoculars (magnifying power: 10 x) at a distance of approximately 15 m from each tree, by the same observer. In spring, we noted the development stages from bud dormancy to leaf unfolding, using a 3 to 5 intermediate stage scale according to the species (Vitasse et al. submitted). The date of flushing was reached in one tree when 50

% of the buds had fulfilled the criterion “at least one leaf unfolding”. In autumn, percentages of missing leaves, as well as percentages of coloured leaves on the totality of the remaining leaves in the canopy were assessed visually. We considered that senescence date was reached in one tree when 50 % of its leaves were not functional, *i.e.* either coloured or fallen according to the following equation 1:

$$x_t = \frac{\alpha_t \times (100 - \beta_t)}{100} + \beta_t \quad \text{Equation 1}$$

where x_t is the percentage of non-functional leaves in the selected tree at date t , α_t is the percentage of coloured leaves at date t and β_t is the percentage of missing leaves at date t . Then, for each sample tree, the exact dates of flushing and senescence were estimated by linear interpolation between two consecutive field observations.

In phenological studies, several definitions of growing season length (GSL) have been used with the same terminology, introducing considerable confusions (White and Nemani 2003). Indeed, for deciduous species, the timings of leaf unfolding and leaf fall determine canopy duration that is the number of days with a vegetative or green canopy, corresponding to the physical definition of GSL. Thus, in this study, we chose the term of canopy duration to characterize the period between flushing and

Table 1. Sites description.

DBH is the diameter at breast height (m), Ta (°C) corresponds to the mean annual temperature in 2005, 2006 and 2007, respectively. Altitude correspond to the exact elevation above sea level (m).

	Site	Valley	Altitude	Aspect	DBH	Ta		
						2005	2006	2007
<i>Acer pseudo-platanus</i>	Béon	Ossau	450	flat	0.30	10.8	12.1	
	Pierrefitte	Gave	481	north	0.21	10.1	11.4	
	Eaux-Bonnes	Ossau	824	north	0.37	9.5	11.2	
	Viella	Gave	885	north	0.19	9.0	10.7	
	Gourette	Ossau	1186	north	0.12	6.7	8.1	
	Barèges	Gave	1250	north	0.31	7.2	9.0	
	Lienz	Gave	1533	north	0.17	5.9	7.5	
	Artouste	Ossau	1614	south	0.10	6.6	8.1	
<i>Fagus sylvatica</i>	Laveyron	Gave	131	north	0.35	12.6	13.5	12.6
	Josbaig	Ossau	148	flat	0.37	11.0	12.2	11.4
	Bager	Ossau	422	north	0.63	11.9	13.0	11.9
	Lourdes	Gave	488	north	0.60	11.1	12.1	11.0
	Chèze	Gave	773	north	0.38	9.7	11.1	10.0
	Eaux-Bonnes	Ossau	824	north	0.35	9.5	11.2	10.0
	Haugarou	Gave	1190	north	0.54	5.9	7.5	6.4
	Fabrèges	Ossau	1260	north	0.48	6.3	7.8	5.9
	Bious	Ossau	1551	north	0.41	5.3	7.0	5.8
	Barèges	Gave	1604	north	0.34	5.7	7.4	6.3
<i>Fraxinus excelsior</i>	Madiran	Gave	130	flat	0.32	12.2	13.4	
	Josbaig	Ossau	148	flat	0.24	11.0	12.2	
	Béon	Ossau	450	flat	0.36	10.8	12.1	
	Pierrefitte	Gave	481	north	0.26	10.1	11.4	
	Eaux bonnes	Ossau	824	north	0.38	9.5	11.2	
	Viella	Gave	885	north	0.24	9.0	10.7	
	Gourette	Ossau	1186	north	0.34	6.7	8.1	
	Barèges	Gave	1250	north	0.37	7.2	9.0	
	Lienz	Gave	1533	north	0.18	5.9	7.5	
<i>Quercus petraea</i>	Laveyron	Gave	131	flat	0.52	12.6	13.5	12.6
	Josbaig	Ossau	259	south	0.64	12.7	14.0	12.8
	Ibos	Gave	387	south	0.32	12.0	13.1	12.2
	Bager	Ossau	422	south	0.41	11.9	13.0	11.9
	Adé	Gave	427	south	0.45	11.9	13.1	12.0
	Pierrefitte	Gave	627	south	0.30	11.2	12.7	11.6
	Chèze	Gave	803	south	0.20	10.3	11.9	10.7
	Le Hourcq	Ossau	841	north	0.36	8.2	10.0	8.9
	Bourdalats	Gave	1082	south	0.57	9.1	10.7	9.6
	Gabas	Ossau	1194	south	0.41	8.6	9.9	8.7
	Gèdre	Gave	1235	south	0.44	9.0	10.7	9.5
	Gèdre haut	Gave	1349	south	0.50	8.0	9.4	8.3
	Artouste	Ossau	1614	south	0.11	6.6	8.1	6.9
	Péguère	Gave	1630	south	0.21	7.0	8.6	7.4

senescence dates for each sampled tree. At the population scale, flushing, senescence and canopy duration values correspond to the mean of the 10 sampled individuals.

3 Meteorological measurements

Air temperature was measured using data loggers (HOBO Pro RH/Temp, Onset Computer Corporation, Bourne, MA 02532) located in each population (27 sites). In each site, sensors were settled at 1.5 m above the ground on a pole located in an open area nearby the studied population (distant from 10 to 100 m, at the same elevation). Sensors were protected by a white plastic shelter to prevent any exposure to rain or direct sunlight. Data were recorded every hour from 1 January 2005 to 31 December 2007. Missing data were gap-filled by linear interpolation using data from the most correlated functional weather stations ($r^2 > 0.91$). All sensors were inter-calibrated in the laboratory before installation. The altitudinal gradient used here provided maximal amplitudes of mean annual temperature of 4.9°C, 6.1°C, 6.3°C and 7.3°C for sycamore, oak, ash and beech, respectively (Table 1, in 2005). Average annual temperatures decreased linearly with elevation, of about 0.43°C for every 100 m increase in elevation (average from 2005 to 2007).

4 Data analysis

The objectives were to quantify (i) the relative gain in canopy duration per one degree increase and (ii) the relative contribution of spring and autumn phenology to this relative gain in canopy duration, in days. Furthermore, since day length and solar elevation vary according to the season (Fig. 3), we also assessed these variables in term of intercepted solar radiation, using the same incoming extraterrestrial solar radiation over each population (from a geographical location established in the middle of the studied area, Argelès-Gazost, 43°14'N, 00°05'W, 453 m).

Extraterrestrial solar radiation (R_0) was calculated on a daily basis according to the following equation (Brock 1981):

$$R_0 \approx \frac{3600 \times 24}{10^6} \times \frac{1}{\pi} \times G_{sc} \times k \times \sin \gamma_s$$

where G_{sc} is the solar constant ($\approx 1367 \text{ W m}^{-2}$), k is the eccentricity correction factor (in radian), and γ_s is the solar elevation. Values of k and γ_s have been calculated using equations provided in Yorukoglu and Celik (2006). R_0 was cumulated over the canopy duration period for each population (MJ m^{-2}).

For each species, the relative gain in canopy duration (G), averaged over the three years of the study, was calculated according to the following equation:

$$G = \frac{\left(\frac{X_L - X_S}{X_S} \right)}{\Delta T}$$

with X_L and X_S , the longest and the shortest canopy duration observed along the altitudinal gradient and ΔT , the corresponding temperature lapse rate. The relative gain is expressed in days (G_d) or in solar radiation (G_{SR}).

Then, when significant shifts in flushing and senescence dates with temperature were found, we estimated the relative contributions of each phenological event (C) to the extension of canopy duration (in days (C_d) or in solar radiation (C_{SR})), using the following equation:

$$C = \left(\frac{|Y_L - Y_S|}{X_L - X_S} \right)$$

with Y_L and Y_S , the dates of the phenological events (flushing or senescence) of the population exhibiting the longest and shortest canopy duration, for each year. For radiation, Y refers to the solar radiation cumulated from 1 January to the date of the phenological event.

Mean temperature values of spring (from 1 March to 31 May), autumn (from 1 September to 30 November) and the whole year were used to establish linear regressions between temperature and flushing, senescence and canopy duration, respectively. These periods were selected according to their efficiency to correlate with phenological events. We also fitted

linear relationship between flushing, senescence, canopy duration and altitude for each species. The shifts in leaf phenology per 100 m increase in elevation (day 100 m^{-1}) and per degree increase in temperature (day $^{\circ}\text{C}^{-1}$) were calculated using the slopes of the corresponding linear regressions to compare phenology sensitivities between species. All the analyses were performed using SAS 9.1 software (SAS procedure GLM, version 9.1, SAS Institute, Cary, NC, USA).

Results

Altitudinal trends

In general, similar altitudinal trends were observed in leaf phenology from year to year: populations at high altitudes exhibited a delayed flushing whatever the species, whereas an advance in senescence was observed for oak and beech only (Fig. 1). Consequently, a shortening of canopy duration was found with increasing elevation for each species and year. However, some between-year differences were found due to year to year variations in temperature. For example, we observed stronger phenological variations along the altitudinal transect in 2005, this year presenting the widest temperature range according to elevation (Table 1). In spring, altitudinal trends (slopes of flushing dates vs. elevation) were highly different among species. Indeed,

flushing was gradually delayed with increasing elevation (Fig. 1) from 1.1 days 100 m^{-1} (± 0.2) to 3.3 days 100 m^{-1} (± 0.2) in average (2005-2007) for beech and oak, respectively. Thus, oak showed the largest amplitude in flushing between the lowest and the highest populations, about 59 days in 2005. Ash and sycamore presented intermediate variations of 2.9 days 100 m^{-1} (± 0.4) and 2.4 days 100 m^{-1} (± 0.4), respectively (Fig. 1). It is worthwhile noticing that below 400 m, flushing occurred 20 days earlier for oak populations than for beech ones, whereas flushing approximately occurred 9 days later for oak than for beech above 1500 m (average 2005-2007). In autumn, senescence was advanced with increasing elevation for oak and beech by 1.9 days 100 m^{-1} (± 0.3) and 3.0 days 100 m^{-1} (± 0.3), respectively (Fig. 1). Beech had the largest amplitude in senescence between the earliest and latest populations, around 61 days in 2005. Sycamore revealed a 40 day delay at most between the earliest and latest populations but this large difference could not be related to altitude considering that only the two populations growing at 400 m showed significant differences in senescence (Fig. 1). Finally, no significant altitudinal trend in senescence was found for ash. Senescence for ash occurred earlier than for all other species, especially at low altitudes. It occurred, in average, on day 282 (9 October) and never exceeded day 300 (27

October) whatever the elevation. Although canopy duration decreased according to elevation for all species and this trend was highly contrasted between species, canopy duration linearly decreased with increasing elevation by 3.1 days 100 m^{-1} (± 0.4) and 5.3 days 100 m^{-1} (± 0.4) for ash and oak, respectively. Beech and sycamore followed intermediate trends with -4.0 days 100 m^{-1} (± 0.3) and -4.5 days 100 m^{-1} (± 0.6), respectively. Ash had the shortest canopy duration both at low and high altitudes (around 174 days below 500 m and 141 days above 1200 m). In opposition, oak populations presented the largest canopy duration at low altitudes (more than 218 days below 500 m) and the greatest variations in canopy duration according to elevation, with a 100 day reduction from the lowest to the highest populations in 2005.

Sensitivity to temperature

Overall, temperature better explained phenological variations than altitude whatever the variable (flushing, senescence and canopy duration) and the species. Indeed, highly significant linear relationship was found between flushing dates and spring temperatures for all species ($r^2 > 0.57$, $P < 0.0001$, Table 2). However, the slopes of the curves were strongly species-dependent (Table 2, Fig. 2). Oak and ash presented the highest sensitivity to temperature, as flushing was advanced by $6.5 (\pm 0.4)$ and 6.6

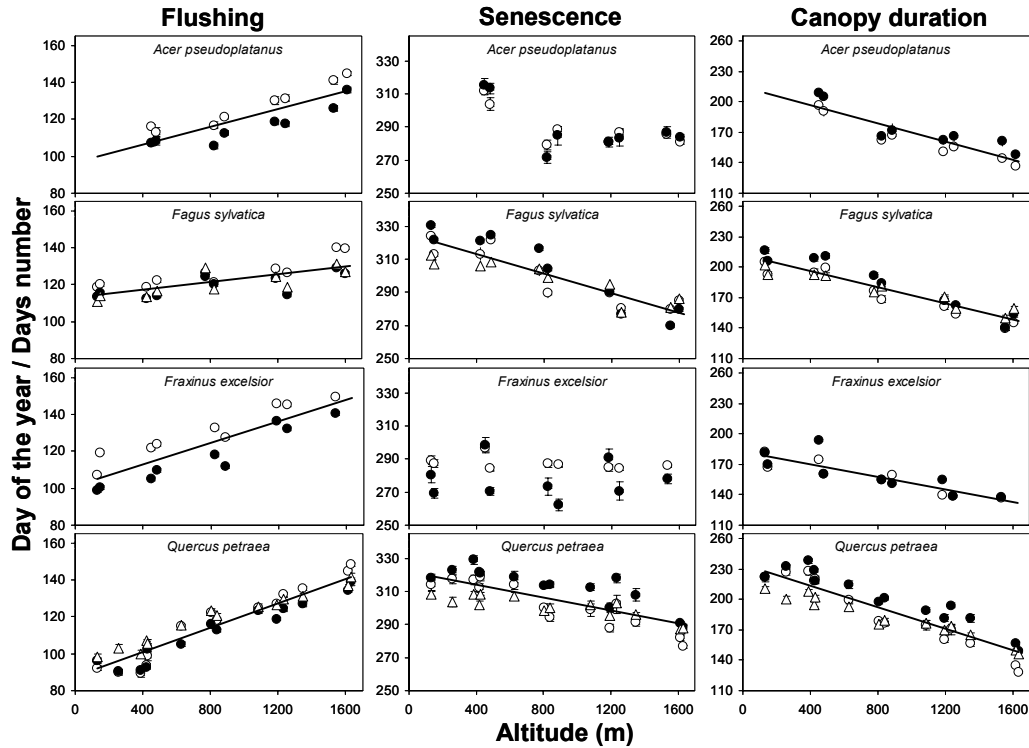


Figure 1. Dates of flushing, leaf senescence and canopy duration *versus* elevation for four species in 2005 (white circle), 2006 (black circle), and 2007 (white triangle). Each point represents mean value of ten trees per population and bars are standard errors.

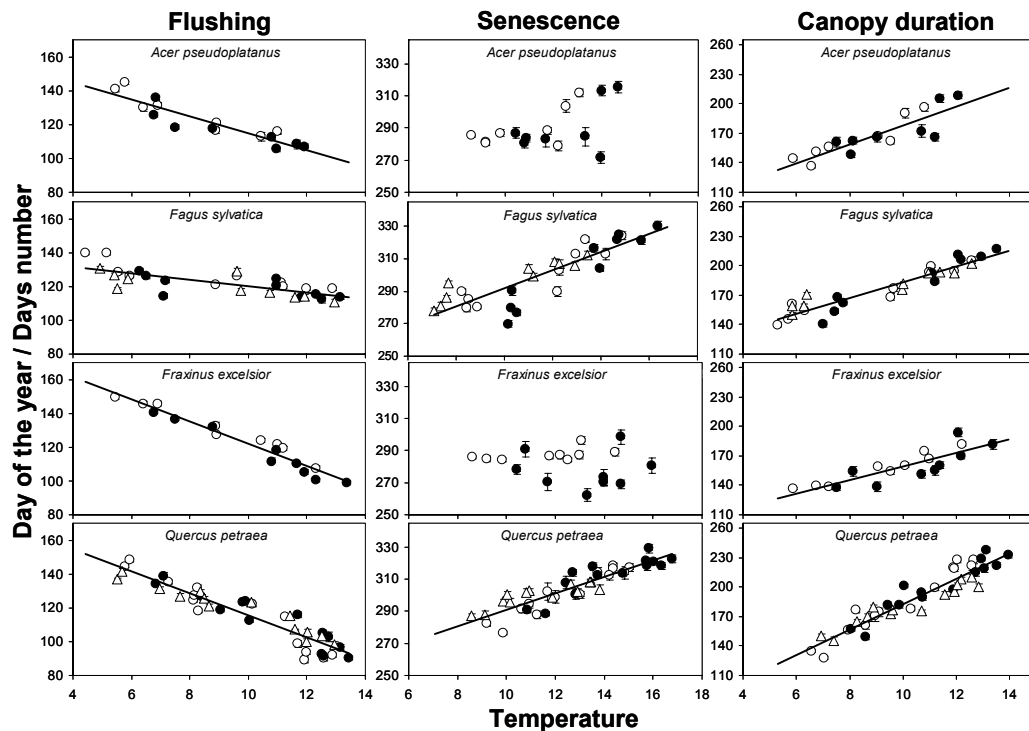


Figure 2. Relationship between dates of flushing, leaf senescence and canopy duration and air temperature for four species in 2005 (white circle) and 2006 (black circle) and in 2007 (white triangle). Each point represents mean value of ten trees per population and bars are standard errors. We used temperatures mean values from March, 1st to May, 31st to correlate with flushing, from September, 1st to November, 30th for senescence and annual temperature for canopy duration.

Table 2. Slope of the regression (days °C⁻¹) between the timing of flushing, senescence and canopy duration and air temperature in 2005-2006 for ash and sycamore and in 2005 to 2007 for oak and beech.

T₃₋₅, T₈₋₁₁, T₁₋₁₂, mean temperature from March 1st to May 31st, from August 1st to November 30th and annual mean temperature, respectively; n, populations number. NS, not significant ($P > 0.05$); *, significant at $P < 0.05$; **, significant at $P < 0.01$; ***, significant at $P < 0.001$. Stder, standard error of linear regression slopes.

	Flushing/T ₃₋₅ (d.°C ⁻¹)			Senescence/T ₈₋₁₁ (d.°C ⁻¹)			Canopy duration/T ₁₋₁₂ (d.°C ⁻¹)			n
	Slope	Stder	r ²	Slope	Stder	r ²	Slope	Stder	r ²	
<i>Acer pseudo.</i>	-5.0***	0.56	0.85	NS	-	-	+9.7***	1.50	0.75	16
<i>Fagus sylvatica</i>	-1.9***	0.31	0.57	+5.6***	0.60	0.75	+8.0***	0.53	0.89	30
<i>Fraxinus excelsior</i>	-6.6***	0.39	0.95	NS	-	-	+6.9***	1.04	0.73	18
<i>Quercus petraea</i>	-6.5***	0.39	0.88	+5.1***	0.39	0.81	+13.0***	0.73	0.88	42

days (± 0.4) per degree increase, respectively. In opposition, beech had the lowest sensitivity to temperature (-1.9 days °C⁻¹ ± 0.3) and sycamore showed an intermediate one (-5.4 days °C⁻¹ ± 0.6). In autumn, we found significant and strong relationship between senescence and temperature for oak and beech only, with a delay of 5.1 days °C⁻¹ (± 0.4) and 5.6 days °C⁻¹ (± 0.6), respectively ($r^2 > 0.75$, $P < 0.0001$, Table 2 and Fig. 2). Thus, for beech, senescence sensitivity to temperature was more than twice higher than that of flushing. For sycamore, there was no linear relationship between senescence and temperature, as all populations had the same dates of senescence over the gradient, except those growing at 400 m. For ash, no significant trend in senescence was found with temperature, whatever the year of monitoring. We observed a significant

increase in canopy duration with increasing temperature for all species ($r^2 > 0.73$, $P < 0.0001$), ranging from 6.9 days °C⁻¹ (± 1.0) to 13.0 days °C⁻¹ (± 0.7), for ash and oak, respectively (Table 2). Beech and sycamore presented intermediate values with 8.0 days °C⁻¹ (± 0.5) and 9.7 days °C⁻¹ (± 1.5), respectively.

Relative contributions of senescence and flushing

Day length and extraterrestrial solar radiation considerably varied from the beginning of spring to autumn (Fig. 3). Over the range of observed flushing dates, day length varied from 731 to 879 min and solar radiation varied from 29.8 to 41.1 MJ.m⁻².d⁻¹. In autumn, day length was shorter and varied from 539 to 711 min and solar radiation varied from 13.0 to 27.7 MJ.m⁻².d⁻¹ (Fig. 3).

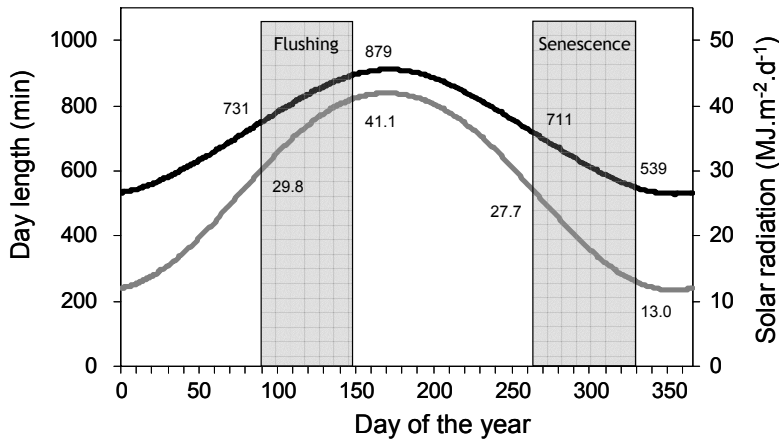


Figure 3. Variations in day length (black line, min) and extraterrestrial solar radiation (grey line, MJ.m⁻².d⁻¹) throughout a year in Argelez Gazost (43°14'N, 00°05'W, 453 m ASL). Periods of flushing and leaf senescence observed along the altitudinal gradients have been represented in grey bands in order to visualize the potential radiation intercepted at each period. The numbers above and under the curves represent the values of day length and solar radiation, respectively at the beginning and the end of flushing and senescence periods.

For one degree increase in temperature, the relative gain in canopy duration ranged between 6 and 13 % on a day basis, or 4 and 10 % on a solar radiation basis according to the species (Fig. 4). The extension of canopy duration in days was only or mainly due to an advance in flushing for oak, ash and sycamore (Fig. 4). For the last two species, there was even no contribution of senescence to the extension of canopy duration with increasing temperature. On the contrary, for beech,

advance in flushing only contributed for 31 % to the extension of canopy duration. Regarding solar radiation, for oak, the gain caused by a delay in senescence was lower than the gain caused by an advance in flushing, (less than 25 %, Fig. 4). In contrast, for beech, flushing and senescence variations led to similar gains in solar radiation over the canopy duration (47 % and 53 %, respectively).

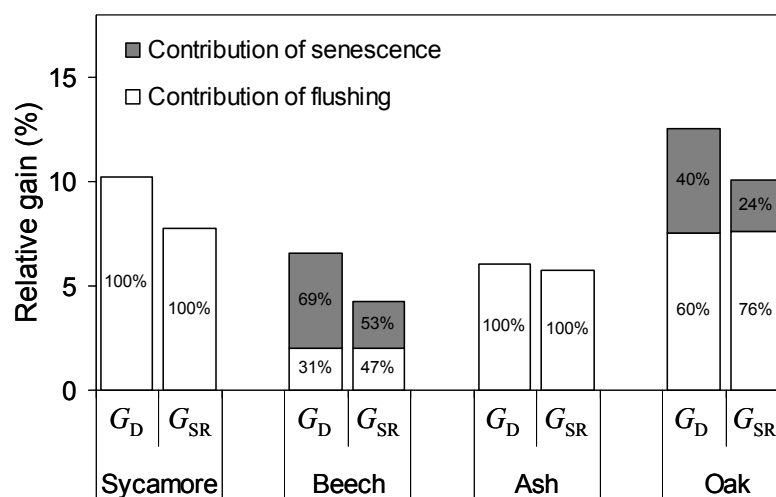


Figure 4. Relative gain in canopy duration (%), on a day basis (G_D) and a solar radiation basis (G_{SR}) for one degree increase in temperature.

Each value is the mean of the three monitored years and was calculated using the timing of the phenological events of the populations which exhibited the shortest and the longest canopy duration and standardised per one degree increase, using the lapse rate between these two populations. White and grey bars represent the contribution of flushing and leaf senescence to the relative gain of canopy duration.

Discussion

We found strong clines in leaf phenology with increasing temperature and therefore an increase in canopy duration for all the studied species (from 6.9 to 13 days °C⁻¹). Both flushing and senescence responses to temperature were highly species-dependent. Although most of the previous studies only found weak relationship between senescence and temperature, we evidenced here a high sensitivity to temperature for autumn phenology for two of the studied species. However, for most of the species, the advance in flushing contributed more to the extension of canopy duration. Consequently, an advance in flushing could lead to a more significant gain in solar radiation than a delay in senescence, for all species except beech.

Altitudinal trends

Leaf phenology dramatically changed according to elevation, whatever the species and phenological events (except in senescence for ash and sycamore). Similar results were found for flushing along altitudinal gradients, with a delay from 2 to 4 days 100 m⁻¹ and also highlighting between-species differences (Dittmar and Elling 2006; Menzel 1997; Richardson et al. 2006; Rotzer and Chmielewski 2001). On the other hand, leaf senescence was poorly

documented, especially along elevational gradients even though these gradients are particularly relevant to dissociate day length and temperature effects. For sugar maple, Richardson et al. (2006) found a significant correlation between timing of senescence and altitude with an advance of 2.5 days 100 m⁻¹ (increase in elevation). Our study revealed contrasted results as we demonstrated that, for some species such as ash and sycamore, senescence showed no trend with altitude suggesting that daylength could play a role in senescence onset for these species. Finally, we found different altitudinal trends in canopy duration according to species, ranging from -3 days 100 m⁻¹ to -5.3 days 100 m⁻¹). These results are consistent with the few existing studies (-2.6 to -5.2 days 100 m⁻¹, Dittmar and Elling 2006, Richardson et al. 2006, Rotzer and Chmielewski 2001). More investigations along altitudinal gradients including more species would be necessary to strengthen our knowledge about these patterns, especially for autumn phenology.

Environmental determinism of leaf phenology

Flushing sensitivity to temperature was higher than senescence sensitivity, except for beech, for which a temperature increase affected far more senescence than flushing. We showed that an increase of 1°C in air temperature in spring advanced

flushing of 1.9 to 6.6 days, depending on the species. These results are close to those of previous studies that reported a 3 to 10 day shift per degree increase (Chmielewski and Rotzer 2001; Penuelas et al. 2002; Karlson et al. 2003). In mid-latitude Europe, winter-spring temperatures (from February to April) accounted for most of the variance observed in the timing of flushing (e.g. Chuine and Cour 1999; Chuine et al. 1998; Hunter and Lechowicz 1992). Our results also stressed that air temperature in early spring is the main factor controlling flushing for temperate trees.

Although most of the studies have shown that autumn phenological events are poorly affected by air temperature (Chmielewski and Rotzer 2001; Menzel 2002; Sparks and Menzel 2002), we demonstrated that senescence was mainly driven by temperature, at least for two of the four studied species ($r^2 > 0.75$). In contrast, we found no significant relationship for ash and sycamore, which suggests that other environmental factors might play a role in the onset of senescence. Yet, there is no agreement about the determinants of autumn leaf senescence in the literature (Estrella and Menzel 2006). Though some of the endogenous factors which promote leaf fall are well identified (for example, sugar concentrations or phytohormones concentrations; Koike 1990; Lim et al. 2007), environmental signals involved in

triggering senescence are poorly understood. To our knowledge, four different explanations have yet been formulated. First, warmer autumnal temperatures would trigger a delay in senescence (Estrella and Menzel 2006; Matsumoto et al. 2003; Shutova et al. 2006). Secondly, in complete opposition, warmer summer/autumnal temperatures would accelerate senescence for several European deciduous species (Kramer 1995b), probably linked to summer drought. Thirdly, observing that dates of leaf fall remained constant from year to year although temperatures varied, some authors suggested that senescence could be solely induced by a day length decrease in autumn (Keskitalo et al. 2005; Lee et al. 2003). Finally, the last hypothesis states that low autumnal temperatures coupled to a reduction in day length and solar radiation could modulate the onset of senescence (Koike 1990). In our study, the sampled populations were very close to each other and consequently daylength hardly varied. Therefore, the large observed variability in leaf senescence dates for beech and oak cannot be determined by the decreasing daylength in autumn but was rather due to temperature lapse rate. Our results supported the first hypothesis for beech and oak but the third one for ash and sycamore, thus demonstrating that it was not possible to explain variations of senescence timing by temperature only. In accordance with our

study, recent results showed that the environmental signals which induce the onset of senescence for temperate trees in North America were species dependent (Richardson et al. 2006): senescence for yellow birches was better described by a model that took both autumn chilling and DOY (Day Of the Year) into account, whereas for sugar maple and American beech, adding DOY did not improve the model.

Focusing on a linear response function (averaging temperatures over spring time period for leaf unfolding and over autumn time period for leaf senescence) is very useful in order to compare between-species differences and to quantify the relative contribution of each phenological event shift on the duration of the growing season. However, these functions do not allow the dual role of temperature (chilling versus forcing temperatures) to be taken into account for leaf unfolding. Indeed, according to the prevailing theory, prolonged exposure to chilling during bud dormancy accelerates rest completion whereas afterwards, prolonged exposure to warm conditions causes ontogenetic development leading to budburst (Saxe et al., 2001). In further studies, our data set could and will be used to fit spring and autumn phenological models to investigate the species sensitivity to chilling and forcing temperatures as well as daylength (e.g. Chuine, 2000; Schaber

and Badeck, 2003; Hanninen and Kramer, 2007).

Relative contributions of flushing and senescence

Previous studies generally concluded that leaf spring phenology mainly determines the lengthening of canopy duration under climate warming (Aerts et al. 2006; Chmielewski and Rotzer 2001; Saxe et al. 2001). In contrast, for two species, our results demonstrated that the increase in canopy duration with temperature can also be attributed to a delay in autumn phenological events. Overall, we found that advances in flushing could result in a larger gain in solar radiation than delays in senescence (except for beech). These results suggest that climate change will increase the tree carbon uptake period (number of days with net CO₂ uptake from the atmosphere, White and Nemani 2003) and therefore could enhance tree growth and productivity, as proposed by previous studies (Keeling et al. 1996; Myneni et al. 1997; Piao et al. 2007). However, spring development from bud burst to mature leaves (full photosynthetic capacity) of deciduous species can be long, about 2 months for *Quercus robur* for example (Morecroft et al. 2003). This implies that little carbon could be assimilated in the first weeks after leaf unfolding. Hence, the impact of advanced flushing on annual carbon uptake might have been

overestimated. On the other hand, for species such as beech, delays in senescence with increasing temperature can contribute to increase the gain in intercepted solar radiation to the same extent than advances in flushing. Consequently, a delayed senescence could increase autumn assimilation and carbon stocks in lower stems and roots, thereby conferring a growth advantage for the next season (Dunlap & Steller 1998; Norby et al. 2003; Skomarkova et al. 2006). This advantage has been observed in spite of low solar radiation and lesser leaf photosynthetic efficiency in autumn. However, the extension of canopy duration in response to an increase of temperature does not necessarily result in a higher fitness. Both an earlier flushing and a later senescence can increase the risks related to frost damage: in spring, late frosts can induce a reduction in tree growth (Hanninen 1991), and in autumn, frosts on still functional leaves can entail partial nutrients remobilization (Norby et al. 2003).

Spring warming in recent decades has been credited to increase high northern latitude CO₂ uptake (Welp et al. 2007) and it has been shown that canopy duration is a crucial factor in the modulation of terrestrial carbon balance in temperate latitudes (Barr et al. 2007; Churkina et al. 2005). Nevertheless, the links between the phenological changes and the terrestrial carbon cycle are far from being clear (Piao

et al. 2007) and the species' relative contribution remains unclear. Indeed, warmer spring temperatures generally enhance the net ecosystem carbon uptake whereas warmer autumn temperatures seem to decrease it due to a larger increase in respiration rates (Piao et al. 2008). Our study added to this questioning by demonstrating that climate warming could hardly result in a canopy duration reduction, but rather entails an increase in primary production by lengthening the carbon uptake period. Our data stressed that the net ecosystem carbon losses in response to autumn warming were not – or hardly – due to a decrease in tree carbon balance and that they should mainly result from changes in the carbon budgets of other ecosystem compartments (increased soil respiration for example). Consequently, our results suggested that climate warming could (i) alter forest productivity by increasing the period of canopy duration and (ii) change the competitive balance between species by modifying their respective fitness due to differences in phenological sensitivity to temperature. This latter impact should participate in the shift in tree distribution range and forest composition predicted for the next decades (Chuine and Beaubien 2001).

Acknowledgments

We thank Jean-Marc Louvet and the INRA experimental unit of Cestas-Pierroton for their assistance in the field. We also are grateful to Christine Schaad for revising the English language of this paper. This study was supported by a grant of Région Aquitaine and Région Midi-Pyrénées entitled “Evolution de la Biodiversité des forêts sous l’effet des changements globaux”. Yann Vitasse was supported by a Doctoral fellowship from the French Ministry of Research.

References

- Aerts R, Cornelissen JHC, Dorrepaal E (2006) Plant performance in a warmer world: General responses of plants from cold, northern biomes and the importance of winter and spring events. *Plant Ecology* 182:65-77
- Ahas R, Aasa A, Menzel A, Fedotova VG, Scheifinger H (2002) Changes in European spring phenology. *International Journal of Climatology* 22:1727-1738
- Barr AG et al. (2007) Climatic controls on the carbon and water balances of a boreal aspen forest, 1994-2003. *Global Change Biology* 13:561-576
- Bertin RI (2008) Plant phenology and distribution in relation to recent climate change. *Journal of the Torrey Botanical Society* 135:126-146
- Brock TD (1981) Calculating solar radiation for ecological studies. *Ecological Modelling* 14:1-19
- Chen XQ, Hu B, Yu R (2005) Spatial and temporal variation of phenological growing season and climate change impacts in temperate eastern China. *Global Change Biology* 11:1118-1130
- Chmielewski FM, Rotzer T (2001) Response of tree phenology to climate change across Europe. *Agricultural and Forest Meteorology* 108:101-112
- Chmielewski FM, Rotzer T (2002) Annual and spatial variability of the beginning of growing season in Europe in relation to air temperature changes. *Climate Research* 19:257-264
- Chuine I, Beaubien EG (2001) Phenology is a major determinant of tree species range. *Ecology Letters* 4:500-510
- Chuine I, Cambon G, Comtois P (2000) Scaling phenology from the local to the regional level: advances from species-specific phenological models. *Global Change Biology* 6:943-952
- Chuine I, Cour P (1999) Climatic determinants of budburst seasonality in four temperate-zone tree species. *New Phytologist* 143:339-349
- Chuine I, Cour P, Rousseau DD (1998) Fitting models predicting dates of

- flowering of temperate-zone trees using simulated annealing. *Plant, Cell and Environment* 21:455-466
- Churkina G, Schimel D, Braswell BH, Xiao XM (2005) Spatial analysis of growing season length control over net ecosystem exchange. *Global Change Biology* 11:1777-1787
- Delbart N, Picard G, Le Toan T, Kergoat L, Quegan S, Woodward I, Dye D, Fedotova V (2008) Spring phenology in boreal Eurasia in a nearly century time-scale. *Global Change Biology* 14:603-614
- Dittmar C, Elling W (2006) Phenological phases of common beech (*Fagus sylvatica* L.) and their dependence on region and altitude in Southern Germany. *European Journal of Forest Research* 125:181-188
- Dunlap JM, Stettler RF (1998) Genetic variation and productivity of *Populus trichocarpa* and its hybrids. X. Trait correlations in young black cottonwood from four river valleys in Washington. *Trees-Structure and Function* 13:28-39
- Estrella N, Menzel A (2006) Responses of leaf colouring in four deciduous tree species to climate and weather in Germany. *Climate Research* 32:253-267
- Foley JA, Levis S, Prentice IC, Pollard D, Thompson SL (1998) Coupling dynamic models of climate and vegetation. *Global Change Biology* 4:561-579
- Goulden ML, Munger JW, Fan SM, Daube BC, Wofsy SC (1996) Exchange of carbon dioxide by a deciduous forest: Response to interannual climate variability. *Science* 271:1576-1578
- Hanninen H (1991) Does climatic warming increase the risk of frost damage in northern trees? *Plant, Cell and Environment* 14:449-454
- Hunter AF, Lechowicz MJ (1992) Predicting the time of budburst in temperate trees. *Journal of Applied Ecology* 29:597-604
- Karlsson PS, Bylund H, Neuvonen S, Heino S, Tjus M (2003) Climatic response of budburst in the mountain birch at two areas in northern Fennoscandia and possible responses to global change. *Ecography* 26:617-625
- Keeling CD, Chin JFS, Whorf TP (1996) Increased activity of northern vegetation inferred from atmospheric CO₂ measurements. *Nature* 382:146-149
- Keskitalo J, Bergquist G, Gardestrom P, Jansson S (2005) A cellular timetable of autumn senescence. *Plant Physiology* 139:1635-1648
- Koike T (1990) Autumn coloring, photosynthetic performance and leaf development of deciduous broad-leaved trees in relation to forest succession. *Tree Physiology* 7:21-32
- Kramer K (1995a) Modelling comparison to evaluate the importance of phenology for the effects of climate change on growth

- of temperate-zone deciduous trees. *Climate Research* 5:119-130
- Kramer K (1995b) Phenotypic plasticity of the phenology of seven European tree species in relation to climatic warming. *Plant, Cell and Environment* 18:93-104
- Kramer K, Leinonen I, Loustau D (2000) The importance of phenology for the evaluation of impact of climate change on growth of boreal, temperate and Mediterranean forests ecosystems: an overview. *International Journal of Biometeorology* 44:67-75
- Larcher W (2003) *Physiological Plant Ecology - Ecophysiology and Stress Physiology of Functional Groups*, 4th edn. Springer, Germany
- Lechowicz M (1984) Why do temperature deciduous trees leaf out at different times? Adaptation and ecology of forest communities. *American Naturalist* 124:821-842
- Lee DW, O'Keefe J, Holbrook NM, Feild TS (2003) Pigment dynamics and autumn leaf senescence in a New England deciduous forest, eastern USA. *Ecological Research* 18:677-694
- Leinonen I, Hanninen H (2002) Adaptation of the timing of bud burst of Norway spruce to temperate and boreal climates. *Silva Fennica* 36:695-701
- Lim PO, Kim HJ, Nam HG (2007) Leaf senescence. *Annual Review of Plant Biology* 58:115-136
- Linderholm HW (2006) Growing season changes in the last century. *Agricultural and Forest Meteorology* 137:1-14
- Lockhart JA (1983) Optimum growth initiation time for shoot buds of deciduous plants in a temperate climate. *Oecologia* 60:34-37
- Matsumoto K, Ohta T, Iwasawa M, Nakamura T (2003) Climate change and extension of the Ginkgo biloba L. growing season in Japan. *Global Change Biology* 9:1634-1642
- Menzel A (1997) Results of the observations in the International Phenological Gardens in Europe and possibilities of modelling phenological data. *Proc. 14th International Congress of Biometeorology, Ljubljana, Slovenia, International Society Biometeorology, Ljubljana*, pp 214-219.
- Menzel A (2002) Phenology: Its importance to the global change community - An editorial comment. *Climatic Change* 54:379-385
- Menzel A, Fabian P (1999) Growing season extended in Europe. *Nature* 397:659
- Menzel A, Sparks TH, Estrella N, Koch E, Aasa A, Ahas R, Alm-Kubler K, Bissolli P, Braslavski O, Briede A, Chmielewski FM, Crepinsek Z, Curnel Y, Dahl A, Defila C, Donnelly A, Filella Y, Jatczak K, Mage F, Mestre A, Nordli O, Penuelas J, Pirinen P, Remisova V, Scheffinger H, Striz M, Susnik A, Van Vliet AJH,

- Wielgolaski FE, Zach S, Zust A (2006) European phenological response to climate change matches the warming pattern. *Global Change Biology* 12:1969-1976
- Morecroft MD, Stokes VJ, Morison JIL (2003) Seasonal changes in the photosynthetic capacity of canopy oak (*Quercus robur*) leaves: the impact of slow development on annual carbon uptake. *International Journal of Biometeorology* 47:221-226
- Murray MB, Cannell MGR, Smith RI (1989) Date of budburst of fifteen tree species in Britain following climatic warming. *Journal of Applied Ecology* 26:693-700
- Myneni RB, Keeling CD, Tucker CJ, Asrar G, Nemani RR (1997) Increased plant growth in the northern high latitudes from 1981 to 1991. *Nature (London)* 386:698-702
- Norby RJ, Hartz-Rubin JS, Verbrugge MJ (2003) Phenological responses in maple to experimental atmospheric warming and CO₂ enrichment. *Global Change Biology* 9:1792-1801
- Penuelas J, Filella I, Comas P (2002) Changed plant and animal life cycles from 1952 to 2000 in the Mediterranean region. *Global Change Biology* 8:531-544
- Piao SL, Ciais P, Friedlingstein P, Peylin P, Reichstein M, Luyssaert S, Margolis H, Fang JY, Barr A, Chen AP, Grelle A, Hollinger DY, Laurila T, Lindroth A, Richardson AD, Vesala T (2008) Net carbon dioxide losses of northern ecosystems in response to autumn warming. *Nature* 451:49-U43
- Piao SL, Friedlingstein P, Ciais P, Viovy N, Demarty J (2007) Growing season extension and its impact on terrestrial carbon cycle in the Northern Hemisphere over the past 2 decades. *Global Biogeochemical Cycles* 21:GB3018
- Picard G, Quegan S, Delbart N, Lomas MR, Le Toan T, Woodward FI (2005) Phenology modelling in Siberia and its impact on the carbon budget. *Global Change Biology* 11:2164-2176
- Rathcke B, Lacey EP (1985) Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16:179-214
- Richardson AD, Bailey AS, Denny EG, Martin CW, O'Keefe J (2006) Phenology of a northern hardwood forest canopy. *Global Change Biology* 12:1174-1188
- Rotzer T, Chmielewski FM (2001) Phenological maps of Europe. *Climate Research* 18:249-257
- Saxe H, Cannell MGR, Johnsen O, Ryan MG, Vourlitis G (2001) Tree and forest functioning in response to global warming. *New Phytologist* 149:369-400
- Shutova E, Wielgolaski FE, Karlsen SR, Makarova O, Berlina N, Filimonova T, Haraldsson E, Aspholm PE, Flo L,

- Hogda KA (2006) Growing seasons of Nordic mountain birch in northernmost Europe as indicated by long-term field studies and analyses of satellite images. *International Journal of Biometeorology* 51: 155-166
- Skomarkova MV, Vaganov EA, Mund M, Knohl A, Linke P, Boerner A, Schulze ED (2006) Inter-annual and seasonal variability of radial growth, wood density and carbon isotope ratios in tree rings of beech (*Fagus sylvatica*) growing in Germany and Italy. *Trees-Structure and Function* 20:571-586
- Sparks TH, Menzel A (2002) Observed changes in seasons: an overview. *International Journal of Climatology* 22:1715-1725
- Tucker CJ, Slayback DA, Pinzon JE, Los SO, Myneni RB, Taylor MG (2001) Higher northern latitude normalized difference vegetation index and growing season trends from 1982 to 1999. *International Journal of Biometeorology* 45:184-190
- Vitasse Y et al. Leaf phenology sensitivity to temperature in European trees: do within-species populations exhibit similar responses? Submitted in *Global Ecology and Biogeography*
- Walther GR, Post E, Convey P, Menzel A, Parmesan C, Beebee TJC, Fromentin JM, Hoegh-Guldberg O, Bairlein F (2002) Ecological responses to recent climate change. *Nature* (London) 416:389-395
- Welp LR, Randerson JT, Liu HP (2007) The sensitivity of carbon fluxes to spring warming and summer drought depends on plant functional type in boreal forest ecosystems. *Agricultural and Forest Meteorology* 147:172-185
- Welp LR, Randerson JT, Liu HP (2007) The sensitivity of carbon fluxes to spring warming and summer drought depends on plant functional type in boreal forest ecosystems. *Agricultural and Forest Meteorology* 147:172-185
- White MA, Nemani AR (2003) Canopy duration has little influence on annual carbon storage in the deciduous broad leaf forest. *Global Change Biology* 9:967-972
- White MA, Running SW, Thornton PE (1999) The impact of growing-season length variability on carbon assimilation and evapotranspiration over 88 years in the eastern US deciduous forest. *International Journal of Biometeorology* 42:139-145
- Wielgolaski FE (1999) Starting dates and basic temperatures in phenological observations of plants. *International Journal of Biometeorology* 42:158-168
- Yorukoglu M, Celik AN (2006) A critical review on the estimation of daily global solar radiation from sunshine duration. *Energy Conversion and Management* 47:2441-2450

Zhang XY, Friedl MA, Schaaf CB, Strahler AH (2004) Climate controls on vegetation phenological patterns in northern mid- and high latitudes inferred from MODIS data. *Global Change Biology* 10:1133-1145

Leaf phenology sensitivity to temperature in European trees: Do within-species populations exhibit similar responses?

Yann Vitasse^a, Sylvain Delzon^a, Eric Dufrêne^b, Jean-Yves Pontailier^b, Jean-Marc Louvet^a, Antoine Kremer^a and Richard Michalet^a

^a Université de Bordeaux, UMR 1202 BIOGECO, Av. des Facultés, 33405 Talence, France

^b CNRS, Laboratoire Ecologie Systématique et Evolution, Orsay, F-91405; Univ Paris-Sud, UMR 8079, Orsay, F-91405; AgroParisTech, Paris, F-75231

Abstract

Consequences of climate warming on tree phenology are readily observable, but little is known about the differences in phenological sensitivity to temperature between species and between populations within a species. The aim of the present study is to compare phenological sensitivities to temperature of seven woody species between each other and within species between two geographical areas using both altitudinal and temporal gradients (*Abies alba*, *Acer pseudoplatanus*, *Carpinus betulus*, *Fagus sylvatica*, *Fraxinus excelsior*, *Ilex aquifolium* and *Quercus petraea*). The timing of leaf unfolding was monitored (i) over two years along two altitudinal gradients in the Pyrénées mountains (six species), and (ii) over 22 years in Fontainebleau forest (four species). Three species were present in both areas which allowed us to compare their phenological sensitivity to temperature over altitudinal and temporal gradients. Along altitudinal gradients, we observed for all species an advance in leaf unfolding with decreasing elevation, ranging from 11 to 34 days 1000 m^{-1} for beech and oak, respectively. Across the temporal gradient, we found significant advances in leaf unfolding for oak ($-0.42\text{ days year}^{-1}$) and ash ($-0.78\text{ days year}^{-1}$) since 1976, whereas no significant advance was observed for beech and hornbeam. For both gradients and for all species, significant correlations were found between leaf unfolding dates and temperature, except for beech in the temporal study. Moreover, we highlighted that phenological sensitivity to temperature was very similar between the two geographically separated populations (Pyrénées and Fontainebleau forests). Thus, oak had the strongest sensitivity (-7.48 and $-7.26\text{ days }^{\circ}\text{C}^{-1}$ in altitudinal and temporal gradient, respectively) and beech had the lowest (-2.09 and $-2.03\text{ days }^{\circ}\text{C}^{-1}$). Our results suggest that population sensitivity to global warming might be stable for a given species, in spite of its possible local adaptation.

Keywords: Leaf unfolding, altitudinal gradient, climate change, temperate forests, tree populations.

1. Introduction

Tree phenology plays a crucial role in the carbon balance and productivity of terrestrial ecosystems (Keeling et al., 1996; Rotzer et al., 2004; Loustau et al., 2005) and in tree fitness (Rathcke et al., 1985). To assess the possible impact of climate change on tree growth and species distribution, it is thus important to identify the climatic variables driving tree phenology and the sensitivity of tree species to these variables. In mid and high latitudes, plant development is characterized by a rest period in winter and by an active growing period in spring and summer. Therefore, the impacts of climate warming on plant phenology are considered to be of major importance in the northern hemisphere where the growing season length closely depends on temperature (Zhang et al., 2004; Chen et al., 2005; Linderholm, 2006). Timing of tree phenological events is known to be tightly correlated to temperature and photoperiod (Wielgolaski, 1999; Rotzer & Chmielewski, 2001; Menzel, 2002; Doi & Katano, 2008). Indeed in temperate and boreal zones, models which predict most accurately tree leaf onset use temperature and daylength as parameters (*e.g.* Cannell & Smith, 1983; Chuine & Cour, 1999; Schaber & Badeck, 2003). Although it is assumed that spring temperatures play a crucial role in the triggering of bud burst, the roles of chilling

and daylength in dormancy release still give rise to controversy. Several experimental studies highlighted that long days and chilling temperatures generally reduced the thermal time to budburst (Heide, 1993a; Falusi & Calamassi, 1990) but some species exhibited little or no sensitivity to these factors (Heide, 1993a; Schaber & Badeck, 2003). Adaptive responses of tree phenology to their local environment in temperate or boreal zones are either to avoid late frost damages and/or to increase their growing season length (Lockhart, 1983; Lechowicz, 1984). An earlier leaf unfolding provides a longer growing season but also induces a higher risk to late frost damage on leaves, resulting in reduction of leaf area and photosynthetic carbon gains (Leinonen et al., 2002). Timing of phenological events is therefore one of the processes through which temperature influences tree growth (Kramer et al., 2000) and constitutes a crucial trait driving survival responses to seasonal environmental changes (Orshan, 1989; Kikuzawa, 1995).

In Europe, there is a long history of phenological studies and these investigations concluded that climate warming induced advances in leaf unfolding and flowering events during the last decades (Menzel & Fabian, 1999; Ahas et al., 2002; Chmielewski & Rotzer, 2002; Root et al., 2003; Menzel et al., 2006) as well as in North America (Beaubien & Freeland, 2000; Schwartz & Reiter, 2000). However, most

phenological studies were carried out along latitudinal gradients where temperature and photoperiod varied simultaneously and may influence plant phenology (Chmielewski & Rotzer, 2001; Ahas et al., 2002). To avoid photoperiod effects, phenological data monitored either along altitudinal gradients located within a short latitudinal range, or in wide areas along continental gradients or at a single location but over a long period, are necessary (Matsumoto et al., 2003; Richardson et al., 2006; Wesolowski & Rowinski, 2006). Species comparisons are crucial to evaluate the potential effects of climate warming on tree growth and species distribution. Indeed, since temperate forests are mostly mixed-species deciduous forests, differences in species-specific phenological responses to temperature could modify biotic interactions (Kramer et al., 2000) which is known to affect species distribution (Chuine et al., 2001).

Local adaptation of tree phenology could be a serious constraint on our ability to predict the general response of phenology to global climate changes. Indeed, the phenology of temperate woody plants is commonly assumed to be locally adapted to climate and a number of studies using provenance tests highlighted phenological differences between populations (vonWuehlisch et al., 1995; Ducouso et al., 1996; Chmura & Rozkowski, 2002; Chmura, 2006). Nevertheless, we do not know whether populations from different climatic

zones will react in the same way to temperature increase (identical responses) in spite of their genetic differences. A modelling study has tested this hypothesis on flowering and concluded that local adaptation (genetic differences) will be of negligible impact when predicting the phenological responses of temperate lowland tree species (Chuine et al., 2000a). Very few studies have already compared leaf unfolding of several geographically distant tree populations to check whether the phenological sensitivity to temperature differs between populations of a given species (but see Karlsson et al., 2003; Chuine et al., 2000a). This question is crucial in determining the growing season length and for improving models and predicting the possible impacts of climate change on forests ecosystems.

The aim of our study was to assess spring leaf phenology of tree species growing in the temperate zone and to determine how temperature affects this event for various species. We first characterized the altitudinal trends in leaf unfolding timing of six woody temperate species along two altitudinal gradients in the Pyrénées mountains. Secondly, we analysed the timing of leaf unfolding of four tree species in a lowland forest monitored since 1976. Then phenological data were fitted to temperature in order to quantify leaf phenology sensitivities to temperature for the seven studied species. Finally, to investigate

whether spring leaf phenology of different populations from the same species could respond differently to climate warming, we compared the temperature sensitivities of leaf phenology between populations for the three species occurring along both gradients.

2. Material and methods

Study areas and species

The altitudinal study was conducted in two valleys of the Pyrénées mountains in southern France (from 42°53'N, 00°25'W to 43°45'N, 00°14'W). A first transect was set up in the Ossau valley (Pyrénées Atlantiques) and a second one in the Gave valley (Hautes Pyrénées). These two valleys, 30 km distant from each other are parallel and elevation increases from North to South. This region is characterized by a temperate oceanic climate, with a mean annual temperature of 12°C and precipitation of 1079 mm (1946-2001) at low elevation (Tarbes, 43°11'N, 00°00'W, 360 m ASL, Météo France). There is a predictable gradient of temperature, precipitation and potential evapotranspiration along the two altitudinal transects. Average annual temperatures decreased linearly with elevation: temperature lapse rate is about 0.43°C for every 100 m increase in elevation (average from 2005 to 2006).

We selected six common European woody species belonging to different taxa (conifers vs. broadleaved angiosperms), exhibiting

different water transport characteristics (ring porous, diffuse porous and tracheid bearing), leaf lifespan (evergreen vs. deciduous) and nutrient use efficiency (conservative vs. exploitative). There were four deciduous species, sycamore maple (*Acer pseudoplatanus* L.), European beech (*Fagus sylvatica* L.), common ash (*Fraxinus excelsior* L.) and sessile oak (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.), and two evergreen species, silver fir (*Abies alba* Millet) and holly (*Ilex aquifolium* L.). For each of the six species and in each transect, natural established populations were sampled at five altitudinal levels: 100 m, 400 m, 800 m, 1200 m and 1600 m ASL (± 50 m), i.e. at the hill and mountain vegetation belts. We used a GPS receiver (GPS Pathfinder ProXR, Trimble) to determine the precise altitude of each population. The range of the altitudinal gradient averaged 1367 m but varied according to the species due to their natural distribution area, ranging from 1164 m to 1499 m for sycamore and oak, respectively (Table 1). For each population, we sampled ten dominant and mature individuals of comparable height except for holly, always selected under forest canopy. All populations were located on a North-facing slope, except sessile oak which only naturally occurred in South-facing slopes.

Table 1 – Altitudinal ranges (maximum amplitude of elevation) encompassed by each species along the altitudinal gradients studied in the French Pyrenees mountains and time period studied for each species in the Fontainebleau forest (temporal study).

For the altitudinal study, *n* is the number of populations in both transects, Δa is the altitudinal range (m), low and high representing the elevation (m) of the lowest and highest sites studied, respectively. ΔT_{2005} and ΔT_{2006} are the temperature lapse rates for each studied species (air temperature averaged from January to May) in 2005 and 2006, respectively. For the temporal study, *n* is the number of observations per species (number of years). ΔT is the temperature lapse rate (air temperature averaged from January to May) between the warmest and coldest years.

	<i>Species</i>	<i>Altitudinal ranges</i> (Δa [low – high]) (m)	<i>n</i>	ΔT	ΔT
				2005 (°C)	2006 (°C)
Altitudinal study (Pyrenees)	<i>Abies alba</i>	1182 [422 – 1604]	7	7.6	6.6
	<i>Acer pseudoplatanus</i>	1164 [450 – 1614]	8	5.6	4.9
	<i>Fagus sylvatica</i>	1473 [131 – 1604]	10	8.4	6.9
	<i>Fraxinus excelsior</i>	1403 [130 – 1533]	9	7.0	6.1
	<i>Ilex aquifolium</i>	1483 [131 – 1614]	9	7.0	5.8
	<i>Quercus petraea</i>	1499 [131 – 1630]	10	6.9	6.3
	<i>Species</i>	<i>Time period</i>	<i>n</i>	ΔT	
Temporal study (Fontainebleau)	<i>Carpinus betulus</i>	1976 - 83; 1992 - 97; 1999; 2001 - 02; 2004 - 06	20	3.3	
	<i>Fagus sylvatica</i>	1976 - 84; 1992 - 06	24		
	<i>Fraxinus excelsior</i>	1976 - 84; 1992 - 06	24		
	<i>Quercus petraea</i>	1976 - 79; 1982; 1993; 1995 - 06	19		

The temporal study was located 650 km north of the altitudinal study in the Fontainebleau forest, (South-east of Paris, France, 48°25'N, 02°40'E). This large mixed deciduous forest extends over 17 000 ha on a flat terrain at an average elevation of 120 m. Climate is temperate with an average annual temperature of 10.2°C and an average annual precipitation of 720 mm. The dominant species are oaks (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl. and *Quercus robur* (Matt.) Liebl.), European beech and Scots pine (*Pinus sylvestris*). The main understorey species are hornbeam (*Carpinus betulus* L.) and beech. Two plots, located 3 km north-west of the city of Fontainebleau, were selected. Both were "integral biological reserves" having experienced no notable forest exploitation for at least four centuries (Pontailler et al., 1997). The first one, "La Tillaie" (area 33

ha), is dominated by beech with scattered ash at the pole stage. The second one, "Le Gros Fouteau" (area 24 ha) is an oak-dominated stand with a heterogeneous understorey of hornbeam. Since 1976, phenology was monitored annually on four tree species: beech and ash in La Tillaie, and oak and hornbeam in Le Gros Fouteau. For each species observations were made on dominant trees (except for hornbeam in understorey position) and the number of target tree individuals varied between 30 and 100.

Phenological observations

Along the altitudinal gradient, timing of leaf unfolding (leaf unfolding, LU) was monitored during two consecutive years (2005 and 2006). We visited each population every ten days from March to June to carry

out phenological observations on the ten selected individuals. Observations were made using binoculars (magnifying power: 10 x) always by the same observer, at approximately 15 m distance from the tree. We recorded the development stage from bud dormancy to leaf unfolding, using a 2 to 5 intermediate stage scale according to the species (Table 2), and we visually evaluated the percentage of buds that were at the final stage. We considered that LU was reached for a bud when at least one of its leaves was fully unfolded. At the tree level, leaf unfolding date (leaf unfolding date, LUD) was determined when 50 % of the buds had reached this threshold. This date was estimated, for each selected tree, by linear regression between two measurement campaigns. Finally, for each population,

LUD was calculated as the average of the estimated dates for the 10 sampled individuals.

For the temporal gradient, phenological observations were carried out from 1976 to 1984 and from 1992 to 2006 (over 22 years). However, depending on plot and species, some years were lacking (see Table 1 for details). Using binoculars, observations were made twice a week from March to mid-May along transects, on dominant trees of the relevant species. Observations and calculation of LUD were conducted using the same protocol as for the altitudinal study (Table 2) but the number of observed trees was different, ranging between 30 (hornbeam, ash) to 100 (beech, oak).

Table 2 – Phenological meaning of bud development codes used in the field.

The date of leaf unfolding for one tree individual was reached when 50% of its buds had reached the stage indicated here in bold type.

Code	<i>Abies alba</i>	<i>Acer pseudoplatanus</i>	<i>Carpinus betulus</i>	<i>Fagus sylvatica</i>	<i>Fraxinus excelsior</i>	<i>Ilex aquifolium</i>	<i>Quercus petraea</i>
0	Dormant winterbud	Dormant winterbud	Dormant winterbud	Dormant winterbud	Dormant winterbud	Dormant winterbud	Dormant winterbud
1	Buds expanding and are new green behind a transparent cupule	Bud-swollen (a whitish down is visible)	Bud-swollen	Bud-swollen	Bud-swollen and green	Bud-opening	Bud-swollen
2	Needles unfolding, cupule coming off	Buds expanding and green	Bud-burst	Bud-burst	Bud-burst	At least one leaf unfolding	Buds expanding and are new green
3		Bud-burst	At least one leaf unfolding	At least one leaf unfolding	At least one leaf unfolding		Bud-burst
4		At least one leaf unfolding					At least one leaf unfolding

Meteorological measurements

For the altitudinal study, air temperature was measured using data loggers (HOBO Pro RH/Temp, Onset Computer Corporation, Bourne, MA 02532) located at each site along the altitudinal gradients (31 sites). At each site, sensors were installed 1.5 m-high above the ground using a pole located in an open area near to the studied population (from 10 to 100 m distance to the plot, at the same elevation). Sensors were protected by a white plastic shelter to prevent any exposure to rain or to direct sunlight. Data were recorded every 15 minutes from 1 January 2005 to 15 June 2005 and hourly from 15 June 2005 to 31 December 2006. During two weeks in February 2005, several weather stations suffered from a technical fault and the missing data were gap-filled by linear interpolation using data from the most correlated functional weather stations ($R^2 > 0.91$). All sensors were inter-calibrated in the laboratory before installation. For the temporal gradient, we used data from the meteorological station of Melun-Villaroche located 20 km-north of the studied plots (Melun, 48°39'N, 02°38'W, 91 m ASL, Météo France). In both gradients, mean spring temperature was calculated as the mean daily temperature from 1 January to 31 May.

Statistical analysis

Phenological data from the altitudinal study were analysed per year using a split-

plot analysis of variance (ANOVA), with valley as block, altitude as main plot effect and species as subplot effect. For each species and each gradient, LUD variations according to altitude (days 1000 m⁻¹), time (days year⁻¹) and temperature of the first five months (days °C⁻¹) were tested by linear regression analyses. A covariance analysis (ANCOVA) was used to compare within species regression lines on the relationship between LUD and temperature between the two studied gradients (Pyrénées vs. Fontainebleau). We thus tested whether any differences in phenological sensitivity to temperature exists between populations. All the analyses were performed with the SAS software (SAS, version 9.1, SAS Institute, Cary, NC, USA).

3. Results*Altitudinal gradients*

Average spring temperatures (January-May) decreased linearly with elevation by 0.51°C and 0.44°C for every 100 m increase in elevation, in 2005 and 2006 respectively ($p < 0.0001$) (Fig. 1a). Temperature differences between populations of low and high elevations were 8.4°C and 7.4°C in 2005 and 2006, respectively (Fig. 1a). Mean spring temperatures were warmer in 2006 than in 2005, for all sites.

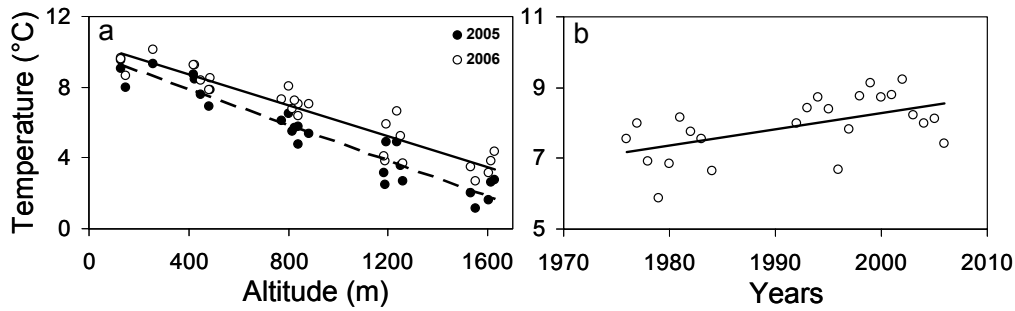


Fig. 1a – Relationship between air temperature averaged from January to May (2005: full circles and dashed line; 2006: open circles and solid line) and elevation. Slopes indicate a 0.51 and 0.44°C 100 m⁻¹ decreases for 2005 and 2006, respectively ($p < 0.0001$).

Fig. 1b – Mean air temperature from January to May vs. years during monitoring phenology (1976-1984 and 1992-2006) at Melun. Slope indicates an increase of 0.46°C per decade ($p < 0.0063$).

The lapse rate of mean spring temperatures between sites occupied by a species varied from 4.9°C in 2006 for sycamore to 8.4°C in 2005 for beech, as a result of differences in species distribution range across the elevation gradient (Table 1). In addition, temperature lapse rates were lower in 2006 than in 2005 for all species.

LUD were not significantly different between the two transects (Table 3), independently of the year. Consequently, data of LUD from the two transects were pooled in the following analyses for each altitude. Overall, we found similar altitudinal patterns in spring phenology from year to year whatever the species (similar shape

between curves, Fig. 2). However, LU occurred earlier in 2006 than in 2005 and interannual differences of LUD increased with elevation except for ash (Fig. 2). Variations in LUD along altitudinal gradients (amplitudes) in 2005 were always higher than those of 2006, except for ash (Fig. 2). These differences were due to higher spring temperatures in 2006, especially at the high elevation sites, resulting in a lower temperature gradient in 2006 (Fig. 1a). Table 3 reports significant effects of altitude, species and their interaction on LUD, showing that altitudinal variations in phenology differed according to species.

Table 3 – Split-plot analysis of 2005 and 2006 leaf unfolding dates, with transect as block, altitude as main plot and species as subplot.

DF: Degree of Freedom, MS: Mean square, F: Fisher F value, *: $p < 0.05$, **: $p < 0.01$, ***: $p < 0.001$, ns: non significant.

	leaf unfolding 2005				leaf unfolding 2006			
	DF	MS	F	<i>p</i>	DF	MS	F	<i>p</i>
Transect	1	9.5	0.05	ns	1	1.19	0.01	ns
Altitude	4	20763	113.1	***	4	13319	74.5	***
Species	5	4943	202.3	***	5	6597.5	264.4	***
Species*Altitude	18	722	29.5	***	18	712.8	28.6	***

For all species, populations at higher altitudes showed later spring phenology: LUD was delayed with increasing elevation (Fig. 2 and Table 4). Moreover, we found large differences in the amplitude of LUD between species, ranging from 11 days to 34 days for every 1000 m increase in elevation, for beech and oak respectively on average for 2005 and 2006 (Table 4). Fir also exhibited a strong amplitude in LUD along the gradient with, on average, 32 days 1000 m⁻¹. Ash, sycamore and holly had intermediate amplitudes of LUD. LUD also differed according to species at a given altitude (Fig. 2); at low elevation (100 m and 400 m ASL), fir, sycamore and oak always leafed out before late April (DOY 115) whereas beech, ash and holly leafed out later or around this date, oak and holly being the earliest and the latest, respectively (24 March and 8 May, DOY 91 and 129). At the highest elevations (1200 m and 1600 m), species ranking changed: the three earlier species were sycamore, beech and oak (LUD occurred before 24 May, DOY 144) as opposed to holly, ash and fir. It is worthwhile noting that LUD for oak at 100 m ASL occurred 25 days earlier than beech whereas at 1600 m ASL, LUD of oak occurred 8 days later than beech.

Temporal gradient

In Fontainebleau forest, spring temperatures rose at a rate of 0.046°C per year ($p < 0.006$) during the study period (1976-2006, Fig. 1b) and contrasting results have been observed across species for phenology. Indeed, there were no significant differences in LUD over years for beech and hornbeam. LU of beech occurred around day 115 (25 April) and LU of hornbeam occurred around day 93 (3 April). In contrast, we observed a significant temporal shift of LUD for both oak and ash, of 0.42 and 0.78 days year⁻¹, respectively (Fig. 3 and Table 4). From 1976 to 1984, LU of oak occurred around 26 April against around 16 April from 1992 to 2006. For ash, LU occurred around 14 May during the former period and around 27 April during the latter. Over the whole study period, amplitude in LUD differed strongly between species, with the highest amplitude for oak and ash (42 and 36 days of advance between 1979 - cool year- and 2003/1997 - warm years -, respectively) and the lowest for hornbeam and beech (24 and 16 days of advance between 1979 - cool year - and 1994/1997 - warm years -, respectively). 1979 was the coolest year within the whole period (-1.9°C below the average) and for all four species it corresponded to the latest LUD.

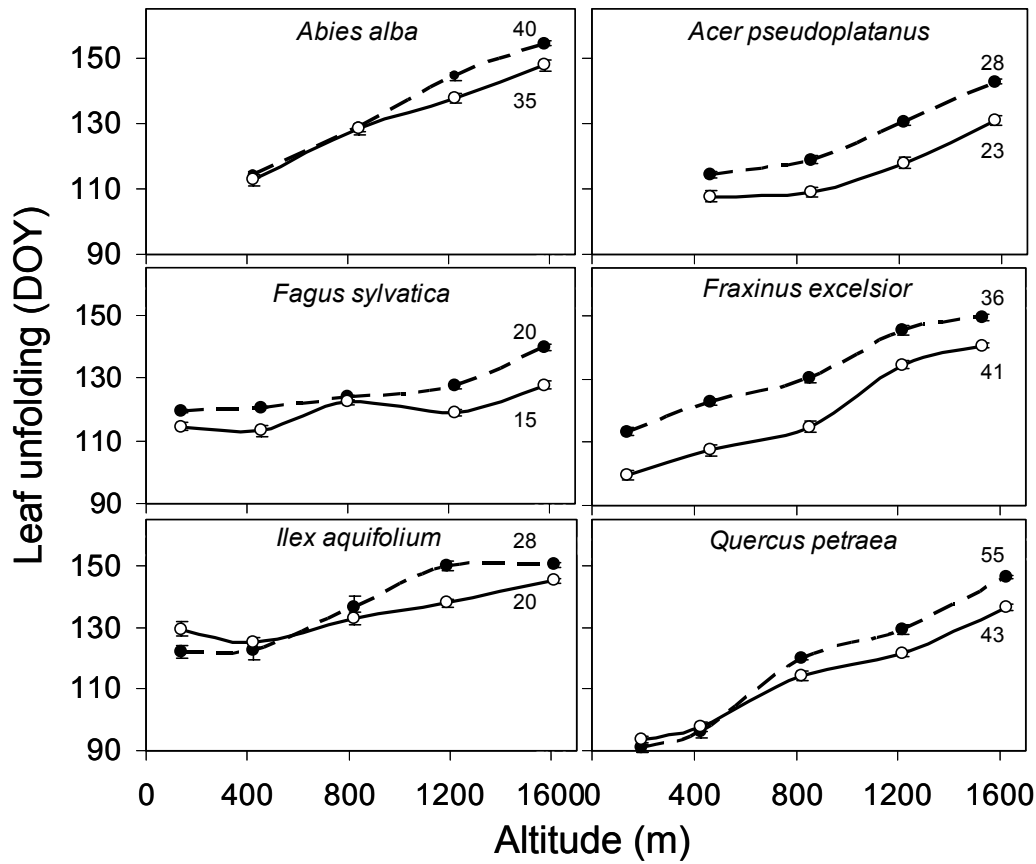


Fig. 2 – Leaf unfolding dates (DOY, Day Of the Year) vs. elevation for the studied species in 2005 (full circles, dashed line) and 2006 (open circles, solid line) in the Pyrenees Mountains. Each point represents the mean value of all individuals growing at the same elevation in both transects (two populations, $n = 20$ individuals) and bars are standard errors. The numbers above and below the curves represent the amplitudes of LUD across the gradient in 2005 and 2006, respectively.

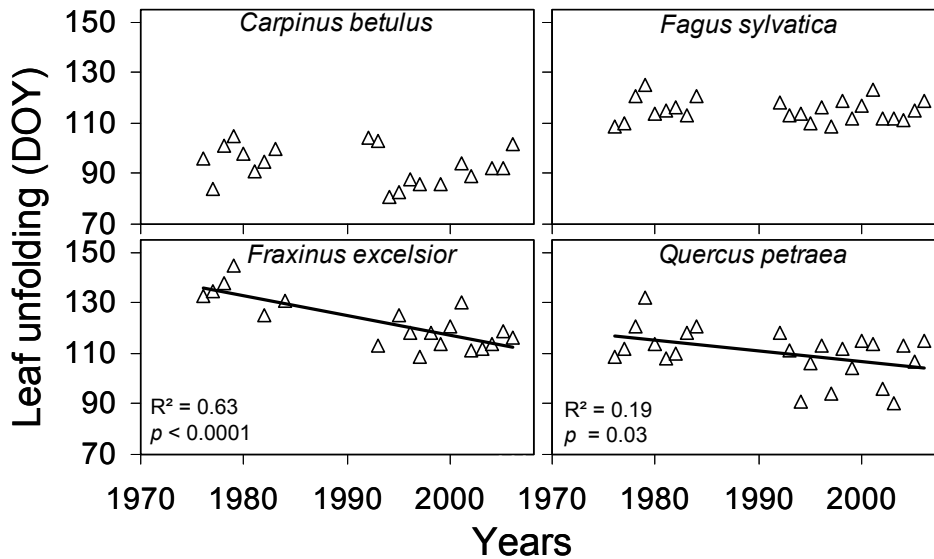


Fig. 3 – Trends in leaf unfolding dates (DOY, Day Of the Year) since 1976 for the four studied species in the Fontainebleau forest.

Phenological sensitivity to temperature

Along the altitudinal gradient, highly significant correlations were found between spring temperatures and LUD for all species (Fig. 4a). However, the slopes of the regressions were highly species-dependent (Fig. 4a and Table 4). The strongest sensitivity to temperature was found for oak and ash (-7.5 and -6.8 days of advance in LUD per degree Celsius, respectively); the lowest for holly and beech (-3.7 and -2.1 days $^{\circ}\text{C}^{-1}$, respectively); and intermediate ones for fir and sycamore (-5.3 and -5.4 days $^{\circ}\text{C}^{-1}$, respectively).

Along the temporal gradient, we observed significant correlations between LUD and spring temperature for oak, ash and hornbeam but not for beech ($p = 0.061$) (Fig.

4 and Table 4). In agreement with the results of the altitudinal study, temporal data showed that phenological sensitivity to temperature strongly differed between species. Beech exhibited the lowest sensitivity (-2.0 days $^{\circ}\text{C}^{-1}$) and oak the highest (-7.3 days $^{\circ}\text{C}^{-1}$); ash also had a strong sensitivity (-6.7 days $^{\circ}\text{C}^{-1}$) and hornbeam an intermediate one (-4.6 days $^{\circ}\text{C}^{-1}$). These values were very close to those found along the altitudinal gradient. Indeed, we did not find any significant slope differences among the two studies for a given species (ANCOVA, Table 4). This means that LUD sensitivity to temperature was similar for each species through the two gradients (temporal and altitudinal gradients) (Table 4, bold characters).

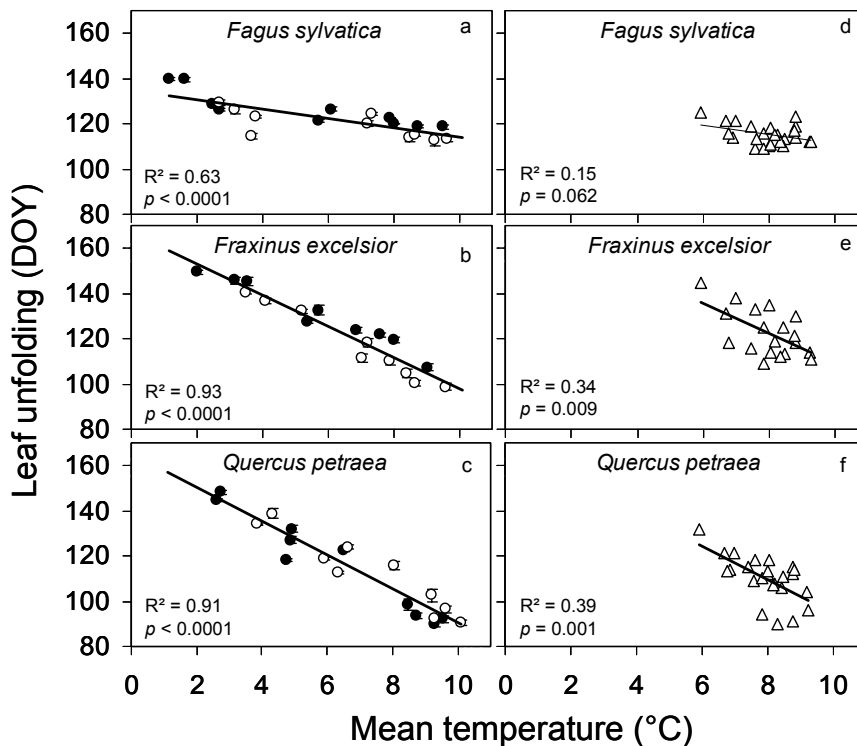


Fig. 4 – Relationships between LUD (Leaf Unfolding Dates) and mean spring temperatures per species (**a to c**) along the altitudinal gradient (2005: full circles, 2006: open circles), and (**d to f**) across the temporal gradient (Fontainebleau forest). See Table 4 for the R^2 and p -values.

Table 4 – Slopes of the linear regressions between LUD and altitude for every 1000 m increase in elevation in the Pyrenees in 2005 ($\delta_{LU2005}/\delta_{1000m}$, days 1000 m⁻¹) and 2006 ($\delta_{LU2006}/\delta_{1000m}$, days 1000 m⁻¹) and mean spring temperatures in both studies (Pyrenees and Fontainebleau) (δ_{LU}/δ_{T_s} , days °C⁻¹) for each species.

R^2 indicates the determination coefficient of these last regressions. An analysis of covariance (ANCOVA) evaluated for a given species the location effect (Pyrenees or Fontainebleau, covariate) on the δ_{LU}/δ_{T_s} relationship. If slopes are not significantly different, the relationship between LUD and temperature are not moderated by location which means that the shift in LU per degree was similar for the two gradients (temporal and altitudinal). *: $p < 0.05$, **: $p < 0.01$, ***: $p < 0.001$, ^{ns}: non significant ($p > 0.05$).

Species	Pyrenees				Fontainebleau			Ancova <i>p</i>
	$\delta_{LU2005}/\delta_{1000m}$	$\delta_{LU2006}/\delta_{1000m}$	δ_{LU}/δ_{T_s}	R^2	δ_{LU}/δ_{Yr}	δ_{LU}/δ_{T_s}	R^2	
<i>Abies alba</i> .	+35.5**	+29.8**	-5.25***	0.92	-	-	-	-
<i>Acer pseudoplatanus</i>	+26.2*	+21.4 ^{ns}	-5.37***	0.84	-	-	-	-
<i>Ilex aquifolium</i>	+22.7*	+12.4*	-3.73***	0.79	-	-	-	-
<i>Fagus sylvatica</i> .	+13.1*	+8.7 ^{ns}	-2.09***	0.63	-0.03 ^{ns}	-2.03 ^{ns}	0.15	ns
<i>Fraxinus excelsior</i>	+26.9**	+30.8**	-6.82***	0.93	-0.78***	-6.66**	0.34	ns
<i>Quercus petraea</i>	+39.7***	+30.1***	-7.48***	0.91	-0.42*	-7.26**	0.39	ns
<i>Carpinus betulus</i>	-	-	-	-	-0.18 ^{ns}	-4.58*	0.27	-

4. Discussion

This study allowed us to characterize trends in spring phenology of tree species along altitudinal and temporal gradients and to quantify their phenological sensitivity to temperature. We found high correlations between LUD and temperature for all species and gradients, except for beech in the temporal gradient (only marginal). However, we observed that temperature sensitivity of leaf phenology was highly species-dependent. In particular, the two dominant species of European temperate forests, oak and beech, exhibited very contrasting responses. Then, we showed that temperature sensitivity of leaf phenology were identical within-species populations for the three studied species (oak, beech and ash).

Altitudinal and temporal trends

Our study showed that there were strong altitudinal trends in leaf phenology with a delay of 1.1 to 3.4 days for every 100 m increase in elevation. However, these

trends strongly varied among species. Our results are not in accordance with Hopkin's Law, stating that a 3.3 day delay in the onset of spring occurs for every 100 m increase in elevation (Fitzjarrald et al., 2001) whatever the species. Indeed, this law cannot be applied to all species, as beech and holly for instance. Few data sets are available along altitudinal gradients but several studies found similar results, with a delay of 2 to 4 days 100 m⁻¹ (Rotzer & Chmielewski, 2001; Dittmar & Elling, 2006; Richardson et al., 2006). For example, Dittmar & Elling (2006) found a delay of 2 days 100 m⁻¹ for beech and Rotzer & Chmielewski (2001) showed a delay of 2.8 days 100 m⁻¹ for downy birch.

In the temporal gradient, we found an advance in LUD during recent decades for two species, ash and oak (7.8 and 4.2 days decade⁻¹, respectively), whereas no significant trend was found for beech and hornbeam. Tree phenology was widely monitored in low elevation forests or in International Phenological Gardens (IPG) in

Europe during recent decades. In general, all these studies showed an advance in spring phenological events such as flowering or flushing in relation to climate warming (Menzel & Fabian, 1999; Beaubien & Freeland, 2000; Schwartz & Reiter, 2000; Ahas et al., 2002; Chmielewski & Rotzer, 2002; Schaber & Badeck, 2005; Menzel et al., 2006). In Europe, Menzel (2000) used IPG data to show that spring phenological events were advanced by 6.3 days between 1951 and 1996 ($2.3 \text{ days decade}^{-1}$). Another study considered this rate to vary between 1.4 and $3.1 \text{ days decade}^{-1}$ for European trees during the past 30-48 years (Walther et al., 2002). Finally, the advance in spring/summer phenology of more than 125 000 observational series of plants and animals was reported to average $2.5 \text{ days decade}^{-1}$ in 21 European countries over the period 1971-2000 and it was strongly correlated to an increase in temperature in the study area (Menzel et al., 2006). Phenological advances observed in our study for oak and ash were higher than those found in previous studies (Scheifinger et al., 2002; Schaber & Badeck, 2005) but could be explained by the strong temperature increase in spring which occurred between 1976 and 2006 in the studied area ($0.46 \text{ degree decade}^{-1}$, $R^2 = 31\%$, $p < 0.006$, Fig. 1b).

Phenological sensitivity to temperature

We found highly significant relationships between LUD and spring

temperature for all species in both locations, except for beech in the temporal gradient. These results support the hypothesis that in temperate climates, the timing of tree flushing is mainly sensitive to the temperature of the previous months (Saxe et al., 2001; Badeck et al., 2004). Moreover, studies based on phenological models showed that effective temperatures after dormancy release are sufficient predictive variables; temperatures at the end of winter and beginning of spring explained the strongest percentages of variance for timing of flushing (Hunter & Lechowicz, 1992; Chuine & Cour, 1999, Linkosalo et al., 2006). Penuelas et al. (2002) also showed that these events were correlated to the increase in temperature during the winter/spring period, especially temperatures from January to April which correspond to the period of tree bud quiescence. In a recent study, Menzel et al. (2006) showed that the best correlation was found between LUD and mean monthly temperatures of the month of leaf onset and of the two previous months. Focusing on a linear response function (averaging over spring time temperatures) is very useful in order to compare between-species differences, although it does not allow the dual role of temperature (chilling versus forcing temperatures) to be taken into account. Indeed, according to prevailing theory, prolonged exposure to chilling during bud dormancy accelerates rest completion whereas afterwards, prolonged exposure to

warm conditions causes ontogenetic development leading to budburst (Saxe et al., 2001). In further studies, our data set will be used to fit models to investigate the species sensitivity to chilling and forcing temperatures as well as daylength (e.g. Chuine, 2000; Schaber and Badeck, 2003; Hanninen and Kramer, 2007).

At both sites (Fontainebleau forest and Pyrénées mountains), beech had the lowest amplitude of LUD, suggesting that, for this species, temperature is not the only factor triggering leaf flushing. This confirms the results of other studies which observed that beech reacted less to changes in winter and spring temperatures than most tree species (Kramer, 1995b; Menzel et al., 2001). In our study, the lack of a significant trend in LUD for beech in Fontainebleau with time or temperature suggests that other factors than temperature, such as photoperiod, triggers LU for this species. It has been shown in controlled conditions that photoperiod could trigger beech spring phenological phases (Heide, 1993b). However, the exact role of photoperiod in natural conditions is still highly controversial (Kramer, 1994; Schaber & Badeck, 2003). Several studies concluded that long days are required to start bud development even in the case of fully chilled beech trees (Wareing, 1953; Lavarenne-Allary, 1965; Falusi & Calamassi, 1990; Heide, 1993b; Schaber & Badeck, 2003). On the contrary, other studies showed that chilling temperatures and spring

warming temperatures were sufficient to explain timing of LU (Hunter & Lechowicz, 1992; Kramer, 1994). Finally, although phenology of beech was abundantly documented, there is no agreement about the factors driving bud development.

Along both the altitudinal and temporal gradients we found that phenological sensitivity to temperature dramatically differed among species, but not between within-species populations (for each of the three common species studied here). Specifically, we showed that some species, such as oak and ash, highly reacted to temperature (more $-6.6 \text{ days } ^\circ\text{C}^{-1}$), as opposed to others, such as beech or holly (less $-3.7 \text{ days } ^\circ\text{C}^{-1}$). Few studies showed the existence of interspecific differences of LUD sensitivity to temperature (Kramer, 1995a; Chuine & Cour, 1999; Wielgolaski, 1999; Chuine et al., 2000b; Wesolowski & Rowinski, 2006) and compared LUD sensitivity to temperature between populations growing at different locations (Chuine et al., 2000a; Chuine et al., 2000b; Karlsson et al., 2003). In our study, along both gradients, different populations of the same species exhibited an advance of about 2.1, 6.7 and 7.4 days $^\circ\text{C}^{-1}$ for beech, ash and oak, respectively, (i.e. similar phenological responses for natural populations of a given species growing at distant locations). Phenology appears to be a very heritable trait and a lot of studies have shown, using provenance trials, strong local adaptations

(Chmura & Rozkowski, 2002; Hannerz et al., 2003; Chmura, 2006). However, our study suggests that population sensitivity to temperature is stable for a given species, in spite of its possible local adaptation. Along latitudinal and temporal gradients, Kramer (1995b) showed for beech that the phenotypic responses of LUD to temperature in clones varied by a similar magnitude than the responses of genetically different trees (-2.0 and -2.4 days $^{\circ}\text{C}^{-1}$ for genetically different trees and clones, respectively). We found equivalent values for this species in our study, strengthening the conclusion that temperature sensitivities of leaf phenology do not differ between populations of a given species. LU sensitivity to temperature fluctuations was also studied by Matsumoto et al. (2003) on 64 populations of *Ginkgo biloba* from 1953 to 2000. A reanalysis of their dataset (Table 1 in Matsumoto et al., 2003) showed a weak variability between populations (mean = -2.9 days $^{\circ}\text{C}^{-1} \pm 0.1$ with values ranging from -1.19 to -4.95 days $^{\circ}\text{C}^{-1}$). Furthermore, Chuine et al. (2000a) showed through modelling that, for most species, genetic variations between populations were an insignificant factor to predict flowering events. They also demonstrated that phenological responses to temperature were constant within most species, although populations were geographically distant. However, in our study, we only compared populations growing at two different latitudes; therefore,

more experiments will be necessary to confirm these results and we recommend conducting studies or analysing existing data in order to compare population sensitivities to temperature within species.

5. Conclusions

Our results suggest that population sensitivity to global warming might be stable for a given species, in spite of its possible local adaptation. However, this result needs to be confirmed by other data from populations located on a wider latitudinal range. If so, models that are parameterized according to data obtained for a particular population of a given species might be used to predict the response of this species to global climate change. Species having a strong phenological sensitivity to temperature are expected to quickly react to climate change. These species will increase their growing season length in a larger extent but could be more affected by late frost damage (Hanninen, 1991). Consequently, according to species, growth is expected to be differently affected by a rise in temperature, and this could affect their competitive abilities and therefore their distribution range. To predict tree response to global climate change, we recommend considering each species separately when parameterizing phenological models.

Acknowledgements

We thank Caroline Bresson and the experimental unit of INRA Cestas-Pierroton for their assistance in the field. We also thank Annabel Porté for valuable comments on this manuscript. This study was supported by a grant of Region Aquitaine and Région Midi-Pyrénées entitled “Evolution de la Biodiversité des forêts sous l’effet des changements globaux”. Yann Vitasse was supported by a Doctoral fellowship from the French Ministry of Research.

References

- Ahas, R., Aasa, A., Menzel, A., Fedotova, V.G. and Scheifinger, H., 2002. Changes in European spring phenology. *Int. J. Climatol.* 22, 1727-1738.
- Badeck, F.W., Bondeau, A., Bottcher, K., Doktor, D., Lucht, W., Schaber, J. and Sitch, S., 2004. Responses of spring phenology to climate change. *New Phytol.* 162, 295-309.
- Beaubien, E.G. and Freeland, H.J., 2000. Spring phenology trends in Alberta, Canada: links to ocean temperature. *Int. J. Biometeorol.* 44, 53-59.
- Cannell, M.G.R. and Smith, R.I., 1983. Thermal time, chill days and prediction of budburst in *Picea sitchensis*. *J. Appl. Ecol.* 20, 951-963.
- Chen, X.Q., Hu, B. and Yu, R., 2005. Spatial and temporal variation of phenological growing season and climate change impacts in temperate eastern China. *Global Change Biol.* 11, 1118-1130.
- Chmielewski, F.M. and Rotzer, T., 2001. Response of tree phenology to climate change across Europe. *Agr. Forest Meteorol.* 108, 101-112.
- Chmielewski, F.M. and Rotzer, T., 2002. Annual and spatial variability of the beginning of growing season in Europe in relation to air temperature changes. *Climate Res.* 19, 257-264.
- Chmura, D.J., 2006. Phenology differs among Norway spruce populations in relation to local variation in altitude of maternal stands in the Beskid Mountains. *New Forests* 32, 21-31.
- Chmura, D.J. and Rozkowski, R., 2002. Variability of beech provenances in spring and autumn phenology. *Silvae Genet.* 51, 123-127.
- Chuine, I., 2000. A unified model for budburst of trees. *J. Theor. Biol.* 207, 337-347.
- Chuine, I. and Beaubien, E.G., 2001. Phenology is a major determinant of tree species range. *Ecol. Lett.* 4, 500-510.
- Chuine, I., Belmonte, J. and Mignot, A., 2000a. A modelling analysis of the genetic variation of phenology between tree populations. *J. Ecol.* 88, 561-570.
- Chuine, I., Cambon, G. and Comtois, P., 2000b. Scaling phenology from the local to the regional level: advances from species-specific phenological models.

- Global Change Biol. 6, 943-952.
- Chuine, I. and Cour, P., 1999. Climatic determinants of budburst seasonality in four temperate-zone tree species. New Phytol. 143, 339-349.
- Dittmar, C. and Elling, W., 2006. Phenological phases of common beech (*Fagus sylvatica* L.) and their dependence on region and altitude in Southern Germany. Eur. J. Forest Res. 125, 181-188.
- Doi, H. and Katano, I., 2008. Phenological timings of leaf budburst with climate change in Japan. Agr. Forest Meteorol. 148, 512-516.
- Ducousso, A., Guyon, J.P. and Kremer, A., 1996. Latitudinal and altitudinal variation of bud burst in western populations of sessile oak (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.). Ann. Sci. For. 53, 775-782.
- Falusi, M. and Calamassi, R., 1990. Bud dormancy in beech (*Fagus sylvatica* L.). Effect of chilling and photoperiod on dormancy release of beech seedlings. Tree Physiol. 6, 429-438.
- Fitzjarrald, D.R., Acevedo, O.C. and Moore, K.E., 2001. Climatic consequences of leaf presence in the eastern United States. J. Climate. 14, 598-614.
- Hannerz, M., Ekberg, I. and Norell, L., 2003. Variation in chilling requirements for completing bud rest between provenances of Norway spruce. Silvae Genet. 52, 161-168.
- Hanninen, H., 1991. Does climatic warming increase the risk of frost damage in northern trees? Plant Cell Environ. 14, 449-454.
- Hanninen, H. and Kramer, K., 2007. A framework for modelling the annual cycle of trees in boreal and temperate regions. Silva Fennica 41, 167-205.
- Heide, O.M., 1993a. Daylength and thermal time responses of budburst during dormancy release in some northern deciduous trees. Physiol. Plantarum 88, 531-540.
- Heide, O.M., 1993b. Dormancy Release in Beech Buds (*Fagus sylvatica*) Requires Both Chilling and Long Days. Physiol. Plantarum 89, 187-191.
- Hunter, A.F. and Lechowicz, M.J., 1992. Predicting the time of budburst in temperate trees. J. Appl. Ecol. 29, 597-604.
- Karlsson, P.S., Bylund, H., Neuvonen, S., Heino, S. and Tjus, M., 2003. Climatic response of budburst in the mountain birch at two areas in northern Fennoscandia and possible responses to global change. Ecography 26, 617-625.
- Keeling, C.D., Chin, J.F.S. and Whorf, T.P., 1996. Increased activity of northern vegetation inferred from atmospheric CO₂ measurements. Nature 382 146-149.
- Kikuzawa, K., 1995. Leaf Phenology as an Optimal Strategy for Carbon Gain in Plants. Can. J. Bot. 73, 158-163.
- Kramer, K., 1994. Selecting a model to predict the onset of growth of *Fagus*

- sylvatica. J. Appl. Ecol. 31, 172-181.
- Kramer, K., 1995a. Modelling comparison to evaluate the importance of phenology for the effects of climate change on growth of temperate-zone deciduous trees. Climate Res. 5, 119-130.
- Kramer, K., 1995b. Phenotypic plasticity of the phenology of seven European tree species in relation to climatic warming. Plant Cell Environ. 18, 93-104.
- Kramer, K., Leinonen, I. and Loustau, D., 2000. The importance of phenology for the evaluation of impact of climate change on growth of boreal, temperate and Mediterranean forests ecosystems: an overview. Int. J. Biometeorol. 44, 67-75.
- Lavarenne-Allary, S., 1965. Studies on the growth of buds on oak and on some other woody species. Ann. Sci. For. 22, 198-203.
- Lechowicz, M., 1984. Why do temperature deciduous trees leaf out at different times? Adaptation and ecology of forest communities. Am. Nat. 124, 821-842.
- Leinonen, I. and Hanninen, H., 2002. Adaptation of the timing of bud burst of Norway spruce to temperate and boreal climates. Silva Fennica 36, 695-701.
- Linderholm, H.W., 2006. Growing season changes in the last century. Agr. Forest Meteorol. 137, 1-14.
- Linkosalo, T., Hakkinen, R. and Hanninen, H., 2006. Models of the spring phenology of boreal and temperate trees: is there something missing? Tree Physiol. 26, 1165-1172.
- Lockhart, J.A., 1983. Optimum growth initiation time for shoot buds of deciduous plants in a temperate climate. Oecologia 60, 34-37.
- Loustau, D., Bosc, A., Colin, A., Davi, H., François, C., Dufrêne, E., Déqué, M., Cloppet, E., Arrouays, D., Le Bas, C., Saby, N., Pignard, G., Hamza, N., Granier, A., Breda, N., Ciais, P., Viovy, N., Ogée, J. and Delage, J., 2005. Modelling the climate change effects on the potential production of French plains forests at the sub regional level. Tree Physiol. 25, 813-823.
- Matsumoto, K., Ohta, T., Irasawa, M. and Nakamura, T., 2003. Climate change and extension of the *Ginkgo biloba* L. growing season in Japan. Global Change Biol. 9, 1634-1642.
- Menzel, A., 2000. Trends in phenological phases in Europe between 1951 and 1996. Int. J. Biometeorol. 44, 76-81.
- Menzel, A., 2002. Phenology: Its importance to the global change community - An editorial comment. Climatic Change 54, 379-385.
- Menzel, A., Estrella, N. and Fabian, P., 2001. Spatial and temporal variability of the phenological seasons in Germany from 1951 to 1996. Global Change Biol. 7, 657-666.
- Menzel, A. and Fabian, P., 1999. Growing season extended in Europe. Nature 397, 659.

- Menzel, A., Sparks, T.H., Estrella, N., Koch, E., Aasa, A., Ahas, R., Alm-Kubler, K., Bissolli, P., Braslavska, O., Briede, A., Chmielewski, F.M., Crepinsek, Z., Curnel, Y., Dahl, A., Defila, C., Donnelly, A., Filella, Y., Jatcza, K., Mage, F., Mestre, A., Nordli, O., Penuelas, J., Pirinen, P., Remisova, V., Scheifinger, H., Striz, M., Susnik, A., Van Vliet, A.J.H., Wielgolaski, F.E., Zach, S. and Zust, A., 2006. European phenological response to climate change matches the warming pattern. *Global Change Biol.* 12, 1969-1976.
- Orshan, G., 1989. Plant phenomorphological studies in Mediterranean type ecosystems, vii. Kluwer Academic, Dordrecht, 404 pp.
- Penuelas, J., Filella, I. and Comas, P., 2002. Changed plant and animal life cycles from 1952 to 2000 in the Mediterranean region. *Global Change Biol.* 8, 531-544.
- Pontailleur, J.Y., Faille, A. and Lemee, G., 1997. Storms drive successional dynamics in natural forests: a case study in Fontainebleau forest (France). *Forest Ecol. Manag.* 98, 1-15.
- Rathcke, B. and Lacey, E.P., 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 16, 179-214.
- Richardson, A.D., Bailey, A.S., Denny, E.G., Martin, C.W. and O'Keefe, J., 2006. Phenology of a northern hardwood forest canopy. *Global Change Biol.*, 12 (7): 1174-1188.
- Root, T.L., Price, J.T., Hall, K.R., Schneider, S.H., Rosenzweig, C. and Pounds, J.A., 2003. Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature* 421, 57-60.
- Rotzer, T. and Chmielewski, F.M., 2001. Phenological maps of Europe. *Climate Res.* 18, 249-257.
- Rotzer, T., Grote, R. and Pretzsch, H., 2004. The timing of bud burst and its effect on tree growth. *Int. J. Biometeorol.* 48, 109-118.
- Saxe, H., Cannell, M.G.R., Johnsen, O., Ryan, M.G. and Vourlitis, G., 2001. Tree and forest functioning in response to global warming. *New Phytol.* 149, 369-400.
- Schaber, J. and Badeck, F.W., 2003. Physiology-based phenology models for forest tree species in Germany. *Int. J. Biometeorol.* 47, 193-201.
- Schaber, J. and Badeck, F.W., 2005. Plant phenology in Germany over the 20th century. *Reg. Environ. Change.* 5, 37-46.
- Scheifinger, H., Menzel A., Koch E., Peter C. & Ahas R., 2002. Atmospheric mechanisms governing the spatial and temporal variability of phenological phases in central Europe. *Int. J. Climatol.* 22, 1739-1755.
- Schwartz, M.D. and Reiter, B.E., 2000. Changes in North American spring. *Int. J. Climatol.* 20, 929-932.
- vonWuehlisch, G., Krusche, D. and Muhs, H.J., 1995. Variation in temperature sum

- requirement for flushing of beech provenances. *Silvae Genet.* 44, 343-346.
- Walther, G.R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T.J.C., Fromentin, J.M., Hoegh-Guldberg, O. and Bairlein, F., 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416, 389-395.
- Wareing, P.F., 1953. Growth studies in woody species. V. Photoperiodism in dormant buds of *Fagus sylvatica*. *Physiol. Plantarum* 6, 692-706.
- Wesolowski, T. and Rowinski, P., 2006. Timing of bud burst and tree-leaf development in a multispecies temperate forest. *Forest Ecol. Manag.* 237, 387-393.
- Wielgolaski, F.E., 1999. Starting dates and basic temperatures in phenological observations of plants. *Int. J. Biometeorol.* 42, 158-168.
- Zhang, X.Y., Friedl, M.A., Schaaf, C.B. and Strahler, A.H., 2004. Climate controls on vegetation phenological patterns in northern mid- and high latitudes inferred from MODIS data. *Global Change Biol.* 10, 1133-1145.

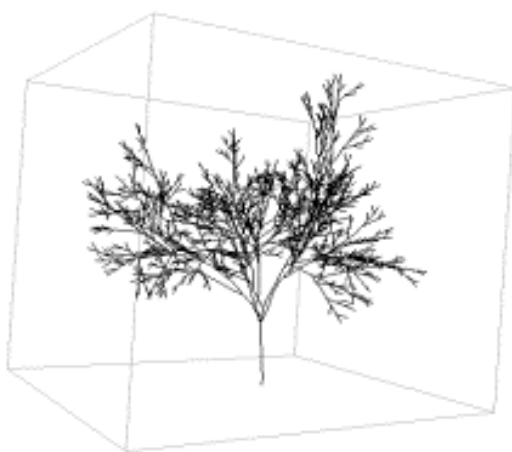
4^{ème} CHAPITRE

DETERMINISME ENVIRONNEMENTAL DE LA PHENOLOGIE ET IMPACT DU CHANGEMENT CLIMATIQUE SUR LA LONGUEUR DE SAISON DE VEGETATION

Article 3 **Assessing the effects of forecasted climate change on tree phenology
of European temperate trees species along an altitudinal gradient**

Yann Vitasse, Nicolas Delpierre, Christophe François, Eric Dufrêne,
Isabelle Chuine, Antoine Kremer and Sylvain Delzon

En preparation, soumission prevue à *Global Change Biology*



*“Tant que la montagne d’en face n’est pas recouverte de feuilles, ici
on ne plante pas le maïs !”*

Un paysan de la forêt du Bager,
Vallée d’Ossau (64), Avril 2005

Assessing the effects of forecasted climate change on tree phenology of European temperate trees species along an altitudinal gradient

Yann Vitasse^a, Nicolas Delpierre^b, Christophe François^b, Eric Dufrêne^b, Isabelle Chuine^c, Antoine Kremer^d and Sylvain Delzon^a

^a *Université Bordeaux, UMR BIOGECO-1202, Av. des Facultés, F-33405 Talence, France*

^b *Université Paris-Sud, UMR ESE-8079, F-91405 Orsay, France*

^c *Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, UMR 5175, Equipe BIOFLUX, CNRS, 1919 route de Mende, 34293 Montpellier cedex*

^d *INRA, UMR BIOGECO-1202, 69 route d'Arcachon, F-33612 Cestas, France*

Abstract

Modelling tree phenology is crucial to assess the impact of climate change on the length of the growing season and the productivity of terrestrial ecosystems. To date, many models have been proposed to predict leaf unfolding in trees, whereas little has been made to predict leaf senescence and therefore to investigate how growing season length will be modified by climate change. The first aim of this study was to assess through a comparison of phenological models (i) the role of chilling and forcing temperatures on leaf flushing and (ii) the role of autumn temperature and day length on leaf senescence for six dominant tree species in Europe (4 deciduous and 2 evergreen species). The second objective was to predict shifts in growing season length for the 21st century and therefore to assess changes in competitive balance among species.

Models testing and validation were done for each species using two or three years (depend on species) of phenological observations (flushing and senescence) acquired over a large altitudinal gradient (≈ 1500 m range) in the Pyrénées mountains (France). Leaf flushing models were either based on forcing temperature (1-phase models) or based on chilling/forcing temperature (2-phases models). Leaf senescence models were based on both photoperiod and autumn temperature.

We show that most flushing models are able to predict accurately the observed flushing dates for all of the six species. In addition, 1-phase models are as efficient as 2-phases models for most species suggesting that currently chilling temperature are sufficient to fully release bud dormancy. However, simulations over the 21st century differ according to the model type for half of the species. Since global warming could lead to insufficient chilling at the rear edge of species distribution, we recommend considering results from these models with caution especially simulations for lower altitudes with 1-phase models. The prediction of leaf senescence appears more challenging, as the proposed model is better than the null model for only two out of the four deciduous species (beech and oak). When used in a prospective analysis under moderate warming (ARPEGE climate model, A1b IPCC scenario) for the 21st century, these models predict a stronger lengthening of the growing season for oak than for beech. On that basis, we suggest that the competitive balance between both species could be modified under climate warming, and shifts in their distributions might occur.

Keywords: Climate change, Phenological models, Growing season length, forest, altitudinal gradient.

Introduction

The timing of phenological events is a major determinant of plant productivity and species distribution (Rathcke and Lacey 1985, Chuine and Beaubien 2001). In temperate climates, plant phenology is strongly driven by temperature (Murray et al. 1989, Chuine and Cour 1999). As a result of the recent increase in surface temperature, strong phenological shifts have been observed in the northern hemisphere from temperate to boreal latitudes (Menzel and Fabian 1999, Schwartz and Reiter 2000, Menzel et al. 2001, Linderholm 2006, Parmesan 2006). These shifts have in some cases been associated to modifications of the species distribution ranges, *e.g.* migrations toward higher altitude and latitude (Bertin 2008). For tree species, a lengthening of the growing season of about 11 days has been detected in Europe from the early 1960s to the end of the 20th century (Menzel and Fabian 1999), mainly due to earlier flushing and to a lesser extent to later leaf senescence (Linderholm 2006, Menzel et al. 2006). Simultaneously, an increase in plant productivity has been detected in the northern high latitudes from remote-sensing data, with the underlying hypothesis that the extension of the growing season may enhance net carbon uptake period (Myneni et al. 1997, Zhou et al. 2001, Churkina et al. 2005). Indeed, earlier leaf flush and later leaf

senescence allow an increase in the length of the photosynthetically active period. A longer growing season length is linked to a better growth primary production (Kramer 1995a, White et al. 1999) especially when budburst occurs earlier (Richardson et al. 2009, Delpierre et al. In Press). Conversely, an earlier leaf flush can increase the risk of spring frost injury and therefore negatively affect plant productivity (Leinonen and Hanninen 2002, Lim et al. 2007). To this respect, an accurate prediction of leaf flushing is needed to improve the prediction of primary productivity (Kramer et al. 2000, Leinonen and Kramer 2002, Rotzer et al. 2004, Chiang and Brown 2007). One of the challenges in the modelling of phenological phases is that phenological models are species-dependent (Hunter and Lechowicz 1992, Chuine et al. 2000) and parameterisation of phenological models for a lot of common and crucial tree species regarding biodiversity conservation or timber industry is still missing. The prediction of the future response of the length of the growing season to an increase in temperature may constitute a first step in our ability to evaluate the influence of climate change on the distribution of temperate tree species (Chuine and Beaubien 2001, Morin et al. 2008). Differences in the response of growing season length to an increase of temperature may therefore alter the competitive status of species.

Two types of mechanistic models have been developed for the simulation of spring phenological phases. The first class of models, called here the “1-phase models”, are the simplest and are used in agronomy since the 18th century (Réaumur 1735). These models assume that bud burst occurs after a fixed critical threshold of forcing temperature sum has been reached (degree-day or forcing-unit). In these frameworks, models are only based on the response of bud development to forcing temperatures (temperatures that force growth during spring when dormancy has been released). Thus, this kind of models implicitly assumes that dormancy is fully released before the fixed starting date of temperature accumulation. The second class of models, called here the “2-phases models”, are based on both chilling temperatures during endodormancy phase (winter deep dormancy caused by plant endogenous factors), and forcing temperatures during ecodormancy phase (dormancy induced by environmental factors) (Lang et al. 1987). These models assume that the critical temperature sum starts and/or evolves according to the state of development of the buds (Chuine 2000, Hanninen and Kramer 2007), or that the critical threshold of forcing temperature is related to the previous number of chill days (Cannell and Smith 1983). The 2-phases models are of more recent development, and conceptually based on experimental studies

which highlighted that chilling is the major factor responsible for dormancy release (Sarvas 1974, Murray et al. 1989, Falusi and Calamassi 1990, Heide 1993a, Faust et al. 1997).

In temperate tree species, the accumulated forcing temperatures above a threshold are supposed to be modified by winter chilling and several studies yet characterized the relation between forcing and chilling (*e.g.* (Cannell and Smith 1983, Murray et al. 1989, Heide 1993a, Chuine 2000). Thus, it is generally assumed that the thermal time to budburst decreases with increased duration of previous chilling, down to some minimal thermal time when the buds have been fully chilled (Cannell and Smith 1983, 1986, Murray et al. 1989, Heide 1993a). However, until now several studies have shown that the simpler 1-phase models performed as well, and in some cases outperformed the 2-phases models (Linkosalo et al. 2006, Linkosalo et al. 2008). The analogous performance of 1-phase and 2-phases models when applied to actual phenological time series suggests that under current conditions, the chilling seems to have an insignificant role in the timing of tree flushing. The amount of chilling may currently be sufficient in most areas in Europe to systematically allow for a full release of tree dormancy. However, the relative importance of chilling in the timing

of tree flushing may increase in the next decades with winter temperature rising climate change and could alter the performance of 1-phase models (Linkosalo et al. 2008, Thomson and Parker 2008). This could be especially true for species having a high chilling requirement or for populations located at the current low-latitude or altitude margins of the species' distribution area (rear edge). Therefore the characterization of species sensitivities to chilling appears crucial for predicting the likely impact of climatic warming on tree phenology.

Conversely to budburst, the environmental factors which drive autumn phenological events of deciduous trees, such as leaf yellowing or leaf fall, are less understood, probably due to the difficulty to acquire accurately leaf senescence observations on the ground (Estrella and Menzel 2006), and paucity of the literature regarding the involved environmental processes (Nooden et al. 1997, Lim et al. 2007). Therefore, very few phenological models addressing the autumn phases have been published to date. In spite of the multitude of factors which could play a role on the onset and on the regulation of leaf senescence (Lers 2007), it is generally assumed that under favourable conditions (no water or nutrient stress), senescence of temperate trees are affected by two main environmental factors: day length and low

air temperature (Koike 1990, Estrella and Menzel 2006). Leaf senescence models published in the literature were shaped on these two environmental cues (White et al. 1997, Jolly et al. 2005, Delpierre et al. 2009). These models have so far been tested and validated on very few species, and generally over small datasets. These modelling frameworks therefore deserve a critical assessment in order to evaluate their applicability for the prediction of the timing of leaf senescence for the next decades.

In this paper we took advantage of a phenological database acquired along an altitudinal gradient provided to fit, test and compare different models of leaf flushing and senescence for six temperate tree species (including four deciduous and two evergreen species). Altitudinal gradients are particularly interesting because they provide a wide temperature range on a very short distance reducing therefore photoperiod influence, and allowing for the assesment of purely thermal effects. In addition, the study area is located at the southern limit of the distribution range for all the studied species where the chilling requirements could become insufficient to release bud dormancy at low elevations. The first aim of this study was to assess through a comparison of phenological models for six dominant tree species in Europe (4 deciduous and 2 evergreen) (i) the present

role of chilling and forcing temperatures on leaf flushing and (ii) the accuracy of leaf senescence predictions using autumn temperature and day length as variables. The second objective was to predict phenological shifts over the 21st century along the altitudinal gradient and to assess, under climate change, potential variations in competitive balance of co-existent species through their growing season length.

Materials & Methods

1. Study areas and species description

Phenological data were recorded in two valleys of the Pyrénées mountains in south western France (42°47'N latitude; 43°45'N; 00°44'W to 00°06'E longitude). A first transect was set up in the Ossau valley (Pyrénées Atlantiques) and a second one in the Gave valley (Hautes Pyrénées). These valleys run parallel to each other, 30 km apart; their elevation increases from North to South. This region is characterized by a temperate oceanic climate, with a mean annual temperature of 12°C and mean annual precipitation of 1079 mm (1946-2001) at low elevation (Tarbes, 43°11'N, 00°00'W, 360 m ASL, Météo France).

We selected six tree species (4 deciduous and 2 evergreen) having a wide range of natural distribution over Europe and which are widely used for timber industry. Species included sycamore maple (*Acer*

pseudoplatanus L.), common ash (*Fraxinus excelsior* L.), European beech (*Fagus sylvatica* L.), sessile oak (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.), holly (*Ilex aquifolium*) and fir (*Abies alba*). All these species were located in the southern limits of their distribution range which confers a particular interest to the study of their response to climate change. For each species and in each transect, naturally established populations were sampled along two altitudinal transects from 100 m to 1600 m and 10 individuals were selected in each population for phenological observations. The altitudinal gradient exceeded 1400 m for all species except for sycamore ($\Delta = 1164$ m). The populations were sampled on North-facing slopes, except for sessile oak that only grew on South-facing slopes.

2. Phenology monitoring

Leaf flushing and senescence were monitored every ten days from March to June and September to December, respectively, on all the sampled trees during two or three years (2005-2006 for ash, sycamore, fir and holly; 2005-2007 for oak and beech). We used the dataset published in Vitasse et al. (2009a, 2009b) for both phenological events. For a tree, the flushing date corresponded to the date when 50 % of the buds had fulfilled the criterion “at least one leaf unfolding” (see methods in Vitasse et al. 2009a). In autumn, senescence date

was considered to be reach in one tree when 50 % of its leaves were not green, *i.e.* either coloured or fallen (see methods in Vitasse et al. 2009b). Growing season length (GSL) was defined at individual scale as the period between flushing and senescence dates for each sampled tree, corresponding to the physical definition of GSL (White and Nemani 2003). At the population scale, flushing, senescence and GSL values corresponded to the mean of the 10 sampled individuals.

3. Meteorological measurements

Air temperature was measured using data loggers (HOBO Pro RH/Temp, Onset Computer Corporation, Bourne, MA 02532) located in each population (27 sites). In each site, sensors were settled at 1.5 m above the ground on a pole located in an open area nearby the studied population (distant from 10 to 100 m, at the same elevation). Sensors were protected by a white plastic shelter to prevent any exposure to rain or direct sunlight. Data were recorded every hour from 1 January 2005 to 31 December 2007. Missing data were gap-filled by linear interpolation using data from the most correlated functional weather stations ($r^2 > 0.91$). All sensors were inter-calibrated in the laboratory before installation. Average annual temperatures decreased linearly with elevation, of about 0.43°C for every 100 m increase in elevation (average from 2005 to

2007).

4. Models performance comparison

Flushing phenological models

We compared and tested eight models of flushing timing, five 1-phase models and three 2-phases models. All the 1-phase models consider bud response to temperature during the quiescence phase only (after dormancy break) and are characterized by two common parameters: t_0 , which is the date when the accumulation of forcing units starts and F^* which is the critical sum of forcing units. The 1-phase models differ by the response function to forcing temperature.

$$Sf(t) = \sum_{t_0}^{Sf(t)=F^*} Rf(x(t)) \quad \text{Eq. 1}$$

(1) The model “SW” (3 parameters) uses a linear sum of degree days with a threshold temperature “ T_b ” following equation 1

$$R_{f(x_t)} = \begin{cases} 0 & \text{if } x_t < t_b \\ x_t - t_b & \text{if } x_t \geq t_b \end{cases} \quad \text{Eq. 2}$$

(2) The model “SW4” (4 parameters) is a variant of “SW” and uses a linear sum of forcing units (number between 0 and 1) when temperatures is between a minimum (“ $T_{\min}$ ”) and a base temperature (“ T_b ”);

$$R_{f(x_t)} = \begin{cases} 0 & \text{if } x_t < t_{\min} \\ (x_t - t_{\min}) / (t_b - t_{\min}) & \text{if } t_{\min} \leq x_t < t_b \\ 1 & \text{if } x_t \geq t_b \end{cases} \quad \text{Eq. 3}$$

(3) The model “Sigmoid” (4

parameters) uses a sigmoid response to temperature with parameter "e" corresponding to the temperature of mid-response and parameter "d" which determines the slope at the inflection point;

$$R_{f(x_t)} = \frac{1}{1 + e^{d(x_t - e)}} \quad \text{Eq. 4}$$

(4) The model "Unimodal" (3 parameters) developed by Wang and Engel (Wang and Engel 1998) uses an asymmetric bell shape response with one parameter "T_{opt}" the optimal temperature ;

$$R_{f(x_t)} = \frac{2 \times (x_t - (-5))^\alpha \times (T_{opt} - (-5))^\alpha - (x_t - (-5))^{2\alpha}}{(T_{opt} - (-5))^{2\alpha}} \quad \text{Eq. 5}$$

$$\text{with } \alpha = \frac{\ln(2)}{\ln\left[\frac{(40 - (-5))}{(T_{opt} - (-5))}\right]} \quad \text{Eq. 6}$$

(5) The model "Normal" (5 parameters) uses a symmetric unimodal response to forcing temperatures characterized by three parameters "a", "b", "c".

$$R_{f(x_t)} = \frac{1}{1 + e^{[a(x_t - c)^2 + b(x_t - c)]}} \quad \text{Eq. 7}$$

The 2-phases models consider the chilling temperature during dormancy phase and the forcing temperatures during quiescence phase.

(6) The model "Unichill" (7 parameters)

$$S_{c(x_{te})} = \sum_{t_1}^{t_e} R_{c(x_t)} = C^* \quad \text{Eq. 8}$$

With S_{f(x_{te})} = dormancy state, C* = threshold chilling units to break dormancy, t_e = onset date of dormancy release, t₁ = 1st september.

$$\text{With } R_{c(x_t)} = \frac{1}{1 + e^{[a(x_t - c)^2 + b(x_t - c)]}} \quad \text{Eq. 9}$$

(7) The models "CS-SW" & "CS-SW4"

The sum of chill days is computed as :

$$S_{chill} = \sum_{t_c}^{t_{cend}} R_{chill(x_t)} \quad \text{Eq. 10}$$

$$\text{with } R_{chill(x_t)} = \begin{cases} 1 & \text{if } x_t < T_c \\ 0 & \text{if } x_t \geq T_c \end{cases} \quad \text{Eq. 11}$$

F* is then computed as a linear decreasing function of S_{chill}, provided F* is not lower than a threshold value F_{min} :

$$F^* = \max(aS_{chill} + b, F_{min}) \quad \text{Eq. 12}$$

And finally :

$$Sf(t) = \sum_{t_0}^{Sf(t)=F^*} R_f(x(t)) \quad \text{Eq. 13}$$

with R_f given by Eq. 2 for CS-SW and Eq. 3 for CS-SW4.

The reader is referred to the original publications for further precisions (Wang

and Engel 1998, Chuine 2000, Chuine and Beaubien 2001).

Senescence phenological models

We compared the performances of three models of leaf senescence. They all are based on the same environmental cues considering photoperiod and temperatures as driving forces of senescence in temperate trees. However their effects are accounted for in different ways for each model. The three models used were:

(1) The continental phenology model developed White et al. (1997) which considers that canopy offset (corresponding to 15-25% leaf fall) is predicted to occur when:

$$\left[P(d) \leq P_{\max} \text{ and } Ts(d) \leq Ts_{\max,1} \right] \text{ or } Ts(d) \leq Ts_{\max,2} \quad \text{Eq. 14}$$

where $P(d)$ and $Ts(d)$ are daily photoperiod and soil temperature; $P_{\max}$, $Ts_{\max,1}$ and $Ts_{\max,2}$ photoperiod (h) and soil temperature (°C) thresholds. As we had no access to soil temperature data, we used air temperature as a surrogate.

(2) The growing season index (GSI) developed by Jolly et al. (2005) as a daily indicator of bioclimatic constraints on canopy development. The threshold GSI value 0.5 marks leaf onset in spring and corresponds to 90% leaf colouring in autumn. GSI is a continuous, $[0; 1]$ bounded index computed as the 21-days running mean of the daily metric $iGSI$, which is

defined as:

$$iGSI(d) = iPhoto(d) \times iTmn(d) \times iVPD(d) \quad \text{Eq. 15}$$

where

$$iPhoto(d) = \begin{cases} 0, & \text{if } P(d) \leq P_{\min} \\ \frac{P(d) - P_{\min}}{P_{\max} - P_{\min}}, & \text{if } P(d) < P_{\max} \text{ and } P(d) > P_{\min} \\ 1, & \text{if } P(d) \geq P_{\max} \end{cases} \quad \text{Eq. 16}$$

and

$$iTmn(d) = \begin{cases} 0, & \text{if } Tmn(d) \leq T_{\min} \\ \frac{Tmn(d) - T_{\min}}{T_{\max} - T_{\min}}, & \text{if } Tmn(d) < T_{\max} \text{ and } Tmn(d) > T_{\min} \\ 1, & \text{if } Tmn(d) \geq T_{\max} \end{cases} \quad \text{Eq. 17}$$

where $P(d)$ and $Tmn(d)$ are the daily photoperiod (h) and minimum temperature (°C), respectively; $P_{\min}$ and $T_{\min}$, $P_{\max}$ and $T_{\max}$, bounds for the photoperiod and temperature modifiers.

As we could not routinely compute the vapour pressure deficit (VPD), lacking relative humidity data, and following Jolly *et al.* (2005), who suggest that phenology is not constrained by VPD at temperate latitude, we fixed the daily VPD modifier ($iVPD(d)$) to 1.

(3) The cold-degree day photoperiod-dependent model developed by Delpierre et al. (2009). In this model, leaf senescence is postulated to be the outcome of continuous senescence processes starting on date D_{start} (DoY). This date vary with latitude according to the photoperiod parameter P_{start} . Leaf senescence is achieved, when S_{sen} reaches a threshold value (Y_{crit} , arbitrary

units) as follows:

$$\begin{aligned} \text{If } P_t \geq P_0 \quad S_{sen}(d) &= 0 \\ \text{If } P_t < P_0 \quad \begin{cases} x_t < t_b & S_{sen}(d) = S_{sen}(d-1) + (t_b - x_t)^x \times f(x_t)^y \\ x_t \geq t_b & S_{sen}(d) = S_{sen}(d-1) + 0 \end{cases} \end{aligned} \quad \text{Eq. 18}$$

The reader is referred to the original publications for complete descriptions (White et al. 1997, Jolly et al. 2005, Delpierre et al. 2009).

5. Model fitting, validation, and selection for prospective analysis

For each species, we fitted all phenological models (for flushing or senescence dates) over the three available years along the altitudinal gradient (the whole dataset). For all flushing and senescence models parameters estimates were derived by simulated annealing using the Metropolis algorithm (Metropolis et al. 1953) following Chuine et al. (1998, 1999), or a simple full exploration of parameter space for “SW4”, “CS-SW” and “CS-SW4”. In addition, for model robustness assessment a two steps validation process has been performed : an independent calibration on one valley (corresponding to an altitudinal transect) (fitting subset) and a validation on the other valley (validation subset).

We compared all phenological models abilities to simulate flushing or senescence observations on the basis of the root mean square error (RMSE) which give an error in day number, the Nash-Sutcliffe

model efficiency coefficient (ME) ranging between $-\infty$ and $+1$, and the Akaike Information Criterion corrected (AICc). The first two metrics assess the absolute and relative ability of the model to represent the modelled phenomenon. The AICc allows model ranking on the basis of the performance / parcimony trade-off.

The root mean square error (RMSE) is defined as

$$RMSE = \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^n (O_i - P_i)^2}{n}} \quad \text{Eq. 19}$$

where O_i represents an elementary observation in the observed dataset (n observations) and P_i represents an elementary prediction in the modelled dataset (n predictions).

The model efficiency (ME) (Nash and Sutcliffe 1970) is defined as

$$ME = 1 - \frac{\sum_{i=1}^n (O_i - P_i)^2}{\sum_{i=1}^n (O_i - \bar{O})^2} \quad \text{Eq. 20}$$

The ME statistics range between $-\infty$ and $+1$, yielding $+1$ for a perfect fit, 0 for a quality of fit analogous to the null (overall mean) model and a negative value for worse prediction than the null model.

The corrected Akaike Information Criterion (AICc) (Burham and Anderson 2002) is defined as

$$AICc = N \times \ln\left(\frac{SS_{res}}{N}\right) + 2k + \left(\frac{2k(k+1)}{N-k-1}\right) \quad \text{Eq. 21}$$

where N is the number of data; k is the

number of parameters and SS_{res} is the residual sum of squares.

For each species, the best model was chosen for prospective analyses, firstly according to RMSE value in external validation (therefore considering model robustness), and secondly according to AIC_c fitted on the whole dataset (considering the ability / parcimony trade-off).

Prospective modelling of growing season length

Prospective simulations of the growing season length of beech and oak were performed using temperature simulated by the ARPEGE General Circulation model (Deque et al. 1998) under the A1b IPCC scenario (IPCC 2007). The original ARPEGE grid has a 60-km spatial step and a 1-day time resolution. A statistical downscaling method provided temperature data on a 8-km grid (Boe et al. 2006).

For a given phenological station, we selected the ARPEGE grid points located less than 5 km from the station. A lapse rate of 0.44 °C / 100 m of elevation was applied to correct temperature for altitudinal differences between the ARPEGE points and the observations stands, based on the measured thermal gradient across the altitudinal gradient (Vitasse et al. 2009b). Reconstructed minimum and maximum temperature time series were computed as the mean of the daily data over all retained

ARPEGE points, weighted by the inverse of the distance to the phenological stand (Delpierre et al. 2009). We used daily mean temperature as a meteorological driver to our bioclimatic models. Daily mean temperature was computed as the average of the 24 temperature values recorded daily.

We used the best models (see section 5. above) for each species to predict flushing and senescence occurrences over the 21st century at five elevations corresponding to the beech stands sampled (where most of the studied species grew): at 100, 400, 800, 1200 and 1600 m asl. We calculated from 2000 to 2100 the duration of the growing season length in these stations for beech and oak only because we are not enough confident in senescence predictions for the two other deciduous species (see part 2. in results section). The use of ARPEGE temperatures resulted in slightly biased predictions of observed actual GSL, when compared to the use of local climate. Leaf flushing and senescence dates were corrected for these biases before further analyses (in average biases of flushing dates are about -0.2 days on beech and +12.4 days on oak, and biases of senescence dates are about +15.5 days on beech and +8.1 on oak).

Results

1. Flushing models

All flushing models outperformed the null model ($ME > 0$) for all species. Fitted on the whole data set, the best models provided efficiency from 0.77 to 0.99 and RMSE values from 3.6 to 1.8 days for beech and ash, respectively (Table 1). The 2-phase models had overall the smallest RMSE values over the whole dataset but did not perform better than the 1-phase models regarding AIC_c index (Table 1). In external validation, model efficiency reached 0.73 to 0.96 with RMSE values of 5.7 and 3.1, for holly and ash respectively. In addition some of the 2-phases models outperformed efficiency of the 1-phase models in external validation for beech, fir, oak and holly, especially the “CS-SW4” model (Table 2, see Annex 1 to see the values of the parameters).

For 1-phase models, although most models accurately predict leaf unfolding dates for all species, the best external validations (the lowest RMSE, bias and the highest ME) were obtained with “Sigmoid” and “SW” models. As these models also showed low AIC_c values on the whole dataset, we used them in the prospective modelling simulations. For 2-phases models, the CS-SW4 model was the most efficient in external validations and was therefore chosen for prospective simulations except

for sycamore where the variant model (CS-SW) was selected due to more realistic parameters.

For the models selected for the prospective analysis (1-phase models and 2-phases models), the efficiency was always above 0.63 in external validations (model efficiency from 0.63 to 0.95 with a RMSE of 4.5 and 3.2 for beech and ash, respectively, Table 2) and the predicted ranges well matched the observed ones (Fig. 1).

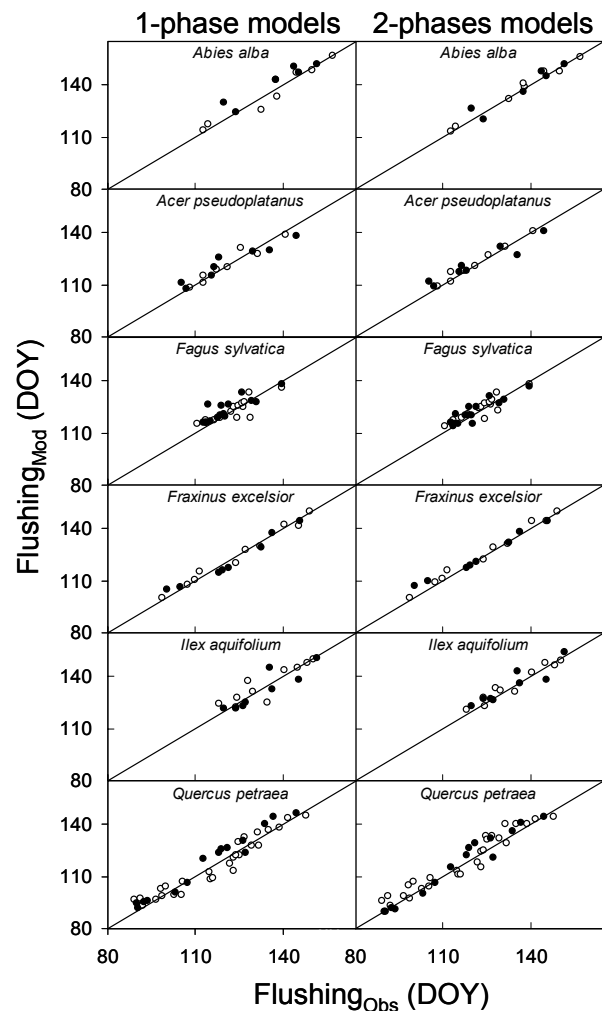


Figure 1. Comparison of predicted versus observed flushing dates for the six species for 1 and 2-phases models.

The best models were used for each species; 1-phase models: “sigmoid” for beech, holly, oak and “SW” for fir, sycamore and ash; 2-phases models: “CS-SW” for sycamore and “CS-SW4” for others species. Open symbols = fitting dataset, closed symbols = validation dataset. The identity line is reported.

Table 1. Performance of the flushing and senescence models fitted on the whole dataset.

The best parameters of quality assessment of selected models for simulations are in bold, the corresponding models have been chosen on AICc value and RMSE in external validation.

	<i>Abies</i> (n=14)				<i>Acer</i> (n=16)				<i>Ilex</i> (n=18)			
Flushing Models	<u>RMSE</u>	<u>ME</u>	<u>Bias</u>	<u>AICc</u>	<u>RMSE</u>	<u>ME</u>	<u>Bias</u>	<u>AICc</u>	<u>RMSE</u>	<u>ME</u>	<u>Bias</u>	<u>AICc</u>
<i>1-phase models</i>												
SW	4.1	0.91	-0.2	51.8	3.6	0.91	0.1	52.6	5.2	0.76	-0.2	70.2
SW4	4.2	0.91	0.4	56.2	3.5	0.91	0.9	55.5	4.9	0.79	-0.4	67.5
Sigmoid	4.0	0.91	0.3	56.1	3.3	0.92	0.1	54.1	4.8	0.79	-0.1	67.4
Normal	4.1	0.91	0.0	63.6	2.8	0.94	-0.2	53.7	5.3	0.75	0.0	79.7
Unimodal	4.0	0.91	-0.1	51.4	4.2	0.87	0.6	57.5	4.7	0.80	-0.3	67.1
<i>2-phases models</i>												
C&S SW	4.1	0.91	0.4	62.4	3.3	0.93	1.3	57.9	4.5	0.83	0.9	72.1
C&S SW4	3.7	0.93	0.6	67.3	3.9	0.90	0.9	70.3	3.9	0.87	0.9	72.9
UniChill	2.2	0.97	0.0	66.8	2.3	0.96	0.0	63.3	3.5	0.89	0.1	77.4
Senescence Models												
Null	-	-	-	-	13.1	0.00	0.0	87.2	-	-	-	-
Delpierre	-	-	-	-	5.6	0.82	0.8	67.0	-	-	-	-
White	-	-	-	-	5.7	0.81	0.3	68.3	-	-	-	-
Jolly	-	-	-	-	11.3	0.25	-2.3	96.2	-	-	-	-
	<i>Fagus</i> (n=30)				<i>Fraxinus</i> (n=18)				<i>Quercus</i> (n=42)			
Flushing Models	<u>RMSE</u>	<u>ME</u>	<u>Bias</u>	<u>AICc</u>	<u>RMSE</u>	<u>ME</u>	<u>Bias</u>	<u>AICc</u>	<u>RMSE</u>	<u>ME</u>	<u>Bias</u>	<u>AICc</u>
<i>1-phase models</i>												
SW	4.6	0.62	-0.8	100.6	2.6	0.97	-0.1	45.8	5.0	0.91	0.1	144.0
SW4	3.9	0.72	-0.1	93.2	2.7	0.97	0.1	50.4	5.7	0.88	0.0	156.3
Sigmoid	3.9	0.72	0.0	94.5	2.7	0.97	-0.0	51.1	4.5	0.93	0.3	137.4
Normal	3.9	0.71	0.0	97.9	2.7	0.97	-0.1	55.5	4.6	0.93	-0.1	142.2
Unimodal	4.3	0.66	-0.1	97.0	2.7	0.97	-0.1	46.5	4.5	0.93	0.2	134.8
<i>2-phases models</i>												
C&S SW	6.7	0.21	2.1	124.7	2.4	0.98	1.1	50.0	4.8	0.92	1.6	141.2
C&S SW4	3.6	0.77	1.0	90.2	2.6	0.97	1.1	48.4	4.7	0.92	1.4	142.4
UniChill	3.6	0.76	-0.2	103.6	2.6	0.97	-0.0	66.8	5.0	0.91	0.2	155.3
Senescence Models												
Null	17.1	0.00	0.0	175.3	9.5	0.00	0.0	85.9	12.2	0.00	0.0	214.5
Delpierre	6.4	0.86	-0.1	123.6	9.4	0.03	2.4	91.7	4.4	0.87	-0.5	134.4
White	11.5	0.55	-7.9	156.1	9.2	0.07	1.8	90.8	9.8	0.35	-5.1	201.2
Jolly	11.4	0.55	-0.1	158.8	10.6	-0.24	-0.1	100.0	8.4	0.53	-2.3	190.5

2. Leaf senescence models

Overall, bioclimatic senescence models (Jolly, White and Delpierre models) led to a lower RMSE and AIC_c than the null model, except for ash. For oak and beech, the Delpierre model performed better showing the lowest AIC_c and absolute RMSE values, from 4.4 to 6.4 days for oak and beech, respectively. For these two species, the model efficiency was above 0.86. For sycamore, the Delpierre and White models had similar efficiencies, either when fitted on the complete dataset or in external validation. However, model fits were strongly driven by a group of senescence observations from the lowest elevation populations (at 400 m asl.) which exhibited a significant delay in comparison to other populations (Fig. 2). Senescence observations are confined to the edges of their distributions. Hence we are not confident enough in the predictions of leaf senescence for this species and we have chosen not to use the model prediction in the prospective analysis. For ash, none of the bioclimatic senescence models outperformed the null model. Consequently, the evolution of the growing season over the 21st century was not presented for these two latter species.

The Delpierre model selected for prospective simulations provided more accurate predictions for oak than for beech in external validations. The predicted ranges

of senescence dates properly matched the observed ones for the two species (observed range: 61 days, 53 days; predicted range: 53 days, 46 days for beech and oak, respectively) (Fig. 2). However, for beech, a bias was observed when using the external validation dataset, with a delay of about one week when compared with the observed senescence values (Table 2, Fig. 2) and the RMSE was significantly altered (4.6 days for fitting subset and 10.3 days for validation subset).

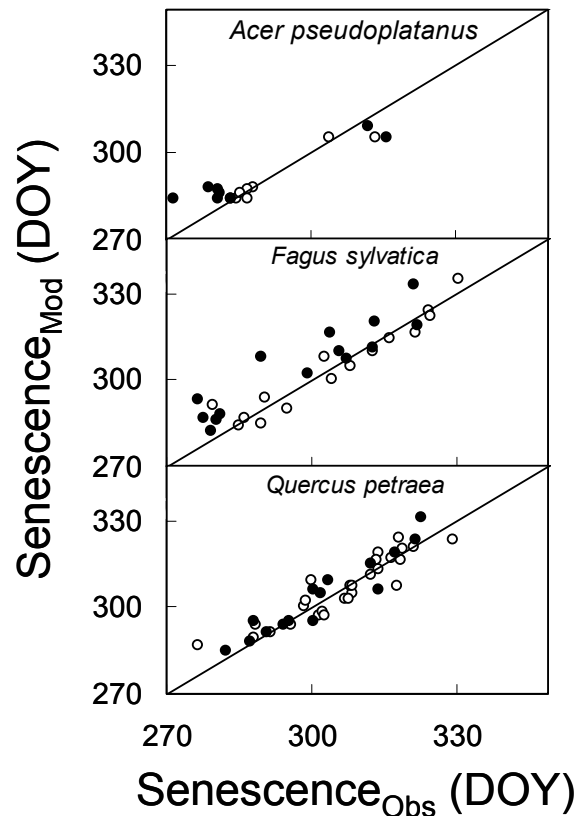


Figure 2. Comparison of predicted versus observed senescence dates for beech, oak and sycamore. The “Delpierre” model were used for all species. Open symbols = fitting dataset, closed symbols = validation dataset. The identity line is reported.

Table 2. Performance of the best models according to RMSE, ME and AIC_c in external validation.
The best models are selected on AIC_c value on all dataset and RMSE value in external validation.

<i>Fagus</i>							<i>Quercus</i>						
<i>Models</i>	Fitting subset (n=15)			Validation subset (n=15)			<i>Models</i>	Fitting subset (n=27)			Validation subset (n=15)		
	RMSE	ME	Bias	RMSE	ME	Bias		RMSE	ME	Bias	RMSE	ME	Bias
Flushing							Flushing						
Sigmoid	3.7	0.73	0.0	4.5	0.63	2.4	Sigmoid	4.5	0.93	-0.5	4.7	0.93	3.3
CS-SW4	3.4	0.79	1.0	3.6	0.78	1.2	CS-SW4	4.9	0.91	1.6	4.2	0.94	1.2
Senescence							Senescence						
Delpierre	4.6	0.92	-0.4	10.3	0.63	7.5	Delpierre	4.7	0.84	-0.4	4.5	0.87	1.6
<i>Fraxinus</i>							<i>Abies</i>						
<i>Models</i>	Fitting subset (n=10)			Validation subset (n=8)			<i>Models</i>	Fitting subset (n=8)			Validation subset (n=6)		
	RMSE	ME	Bias	RMSE	ME	Bias		RMSE	ME	Bias	RMSE	ME	Bias
Flushing							Flushing						
SW	1.7	0.98	-0.2	3.2	0.95	-1.2	SW	3.8	0.93	-0.1	5.3	0.79	3.9
CS-SW4	2.3	0.98	1.0	3.3	0.95	1.1	CS-SW4	2.1	0.98	0.7	3.9	0.90	0.8
Senescence													
Null	8.3	0.00	3.0	9.6	0.00	-3.7		-			-		
<i>Acer</i>							<i>Ilex</i>						
<i>Models</i>	Fitting subset (n=8)			Validation subset (n=8)			<i>Models</i>	Fitting subset (n=10)			Validation subset (n=8)		
	RMSE	ME	Bias	RMSE	ME	Bias		RMSE	ME	Bias	RMSE	ME	Bias
Flushing							Flushing						
SW	2.6	0.93	0.2	4.6	0.97	0.5	Sigmoid	4.9	0.79	0.9	4.9	0.77	-1.2
CS-SW	1.7	0.98	0.9	6.3	0.79	1.2	CS-SW4	3.2	0.92	1.0	4.5	0.84	0.9
Senescence													
Delpierre	3.2	0.90	-1.1	7.3	0.77	2.8		-			-		

3. Simulation of flushing and senescence dates over the 21st century

Flushing

Except for holly, either 1 or 2-phases models predicted significantly earlier leaf unfolding dates over the 21st century from -0.2 to -3.0 days.decade⁻¹ depending on altitude (Table 3, Fig. 3). The greatest expected changes in flushing was found for oak and ash with a similar advance of about 2.4 days.decade⁻¹; the lowest changes for beech (about -0.5 days.decade⁻¹) and holly (-1.1 days.decade⁻¹ or no trend depending on models) and intermediate ones for fir and sycamore. For holly the 1-phase model predicted an advance of leaf unfolding whatever altitudes whereas the 2-phase models predicted an advance at high elevations but a delay at low elevations.

For some species, there was a substantial divergence in the predictions of flushing timing with climate warming between the two types of structural flushing models. The 1-phase models predicted

similar phenological changes than 2-phases models for beech, ash and oak, while 1-phase models predicted higher shifts for fir and holly and lower shifts for sycamore (Table 3). For holly and sycamore, differences of prediction using the two kinds of models were higher at low elevations especially after 2030 (Fig. 3). In addition, our results showed that phenological shifts predicted using the 1-phase model increased with increasing elevations for all species (Table 3).

Senescence

Across the 21^{ème} century, simulations showed that senescence dates are expected to be delayed both for beech and oak. However, the predicted shift in senescence was greater for beech than for oak with a delay of about 2.3 and 1.4 days.decade⁻¹, respectively. These trends varied according to elevation with higher predicted shifts at low elevations for both species (Fig.4 and Table 4).

Table 3. Summary of flushing trends (days per decade) predicted under climate change for each species according to elevations from 2000 to 2100.

Phenological trends correspond to the slope of the linear regression between predicted dates by the best flushing models from 2000 to 2100. All trends were significant ($p < 0.05$).

Flushing	<u>Abies</u>		<u>Acer</u>		<u>Fagus</u>		<u>Fraxinus</u>		<u>Ilex</u>		<u>Quercus</u>	
	1-phase	2-phases	1-phase	2-phases	1-phase	2-phases	1-phase	2-phases	1-phase	2-phases	1-phase	2-phases
<i>Altitude (m)</i>												
100	-1.0	-0.4	-0.7	-1.9	-0.2	-0.5	-1.4	-1.7	-0.9	+0.7	-1.6	-1.8
400	-1.2	-0.5	-0.8	-2.5	-0.3	-0.6	-1.7	-2.2	-1.0	+0.6	-2.2	-2.3
800	-1.4	-0.8	-1.2	-2.7	-0.4	-0.6	-2.1	-2.5	-1.1	+0.4	-2.4	-2.5
1200	-1.9	-1.1	-1.6	2.9	-0.5	-0.6	-2.6	-2.6	-1.2	-0.4	-2.6	-2.7
1600	-2.3	-1.8	-2.2	-2.5	-0.8	-0.6	-3.0	-2.7	-1.3	-1.4	-2.6	-2.2
Mean	-1.6	-0.9	-1.3	-2.5	-0.4	-0.6	-2.2	-2.4	-1.1	-0.0	-2.3	-2.3

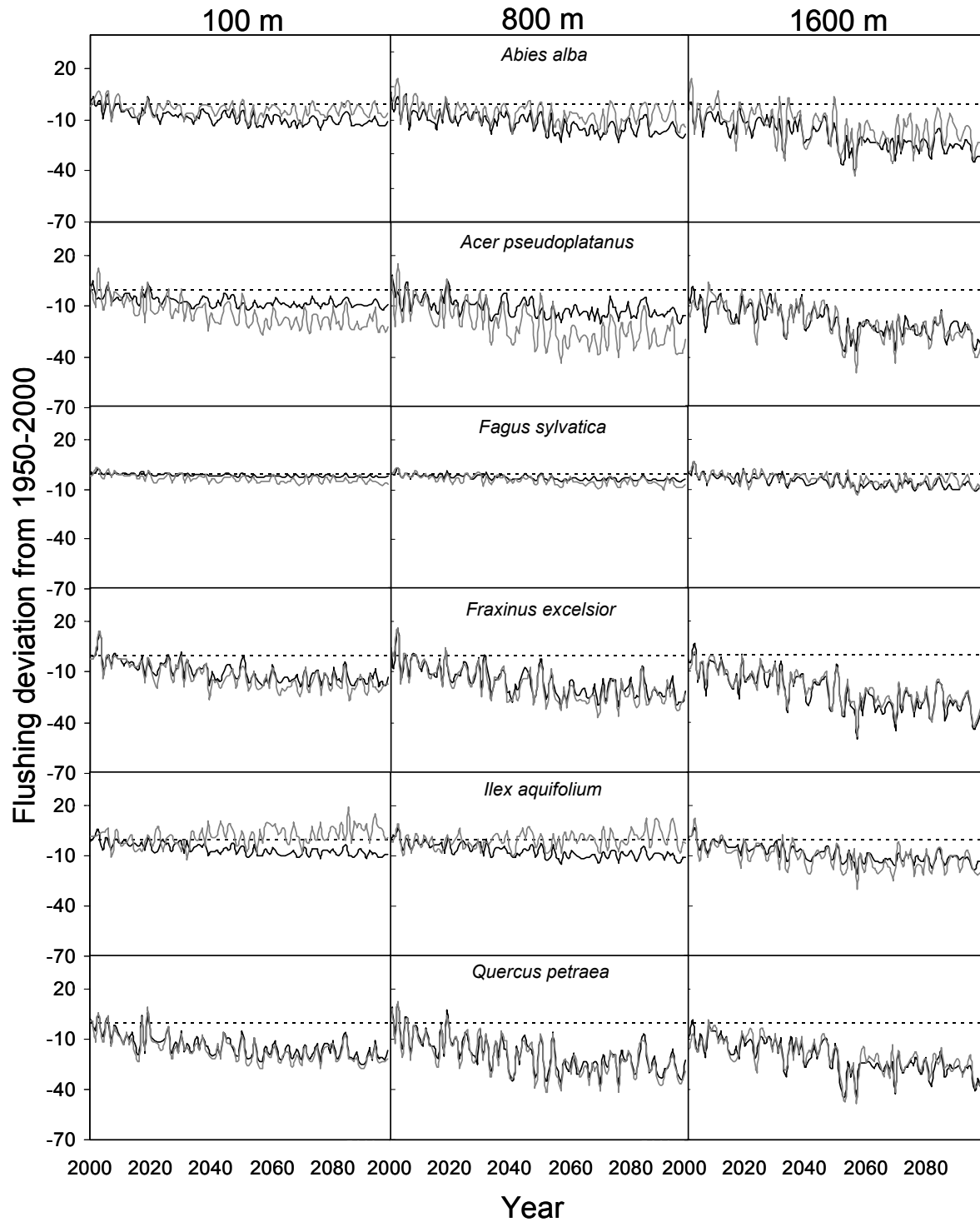


Figure 3. Interannual variations of predicted flushing dates over the 21st century related to 1950-1999 for three altitudes (100, 400 and 800 m asl.) for the six species.
Grey line = prediction based on 2-phases models, black line = prediction based on 2-phases models.

Table 4. Summary of senescence trends (days per decade) predicted under climate change for oak and beech according to elevations from 2000 to 2100.

Phenological trends correspond to the slope of the linear regression between predicted dates by the best senescence models from 2000 to 2100. All trends were significant ($p < 0.05$).

Senescence	<u>Fagus</u>	<u>Quercus</u>
<i>Altitude (m)</i>		
100	+2.9	+1.7
400	+2.7	+1.5
800	+2.4	+1.5
1200	+2.0	+1.3
1600	+1.4	+1.0
Mean	+2.3	+1.4

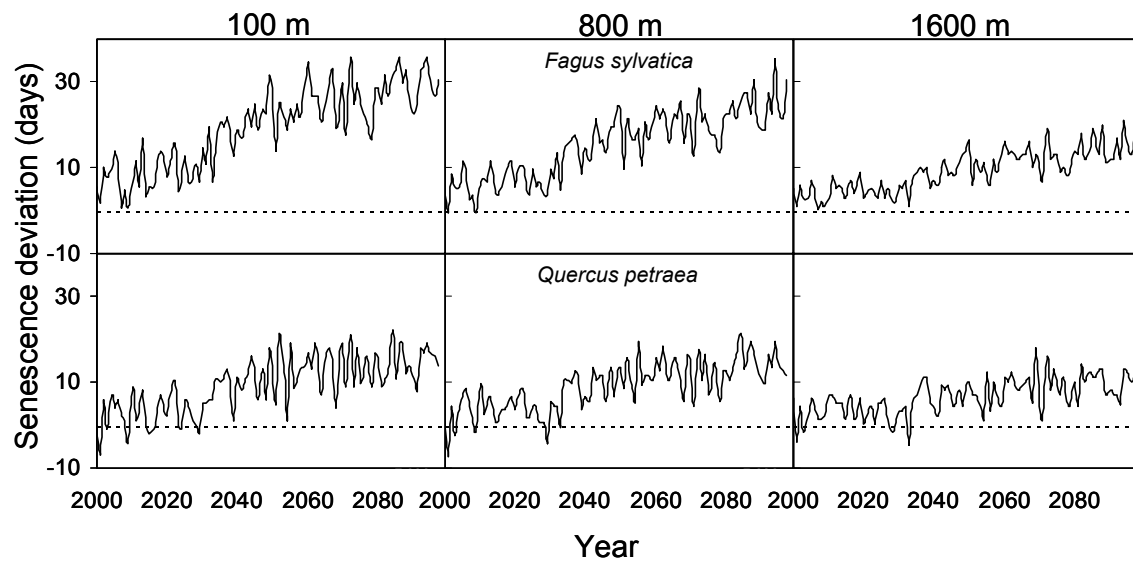


Figure 4. Interannual variations of predicted senescence dates over the 21st century related to 1950-1999 for three altitudes (100, 400 and 800 m asl.) for beech and oak.

Simulations were obtained for the two species by the "Delpierre" model.

4. Growing season length of beech and oak

Simulations

Across the 21st century, simulations showed a significant lengthening of canopy duration for both species (Fig. 5). However, oak exhibited greater phenological variability from year to year and stronger trends in GSL than beech: predicted changes over the century were about 3.7 and 2.8 days per decade, for oak and beech respectively (Table 5, Fig. 5). For beech phenological shift of growing season length is expected to

Table 5. Summary of GSL trends (days per decade) predicted under climate change for oak and beech according to elevations from 2000 to 2100.

Phenological trends correspond to the slope of the linear regression between predicted growing season length (GSL) from 2000 to 2100. All trends were significant ($p < 0.05$).

GSL	<u>Fagus</u>		<u>Quercus</u>	
	1-phase	2-phases	1-phase	2-phases
<i>Altitude (m)</i>				
100	+3.1	+3.3	+3.3	+3.4
400	+3.0	+3.3	+3.8	+3.9
800	+2.8	+3.0	+3.9	+4.0
1200	+2.5	+2.6	+3.9	+4.0
1600	+2.2	+2.0	+3.5	+3.2
Mean	+2.7	+2.8	+3.7	+3.7

decrease according to elevation while for oak the greatest shift is expected at intermediate elevation (Table 5). Furthermore, no significant difference was detected in canopy duration trends using the two types of flushing models (1 and 2-phases models, Fig. 5). The lengthening of growing season in response to temperature increase over the 21st century is mainly the consequence of leaf senescence delay on beech while it is mainly due to advance of flushing date on oak.

Species comparison

At present, canopy durations of beech and oak are similar at approximately 700 m of elevation corresponding in average to 190 days (Fig. 6). Above this altitude, the canopy duration of beech is longer than of oak, whereas the opposite pattern occurs under this elevation (Fig. 6). Simulations of canopy duration showed that the altitude

where the canopy duration is identical for the two species (*i.e.* the intersection between the two curves) is expected to dramatically increase over the end the 20th and the 21st century: in average 892 m for the period 1950-1970, 1124 m for 1990-2010, 1689 m for 2030-2050 and above 2400 m for 2080-2100 (Fig.7)

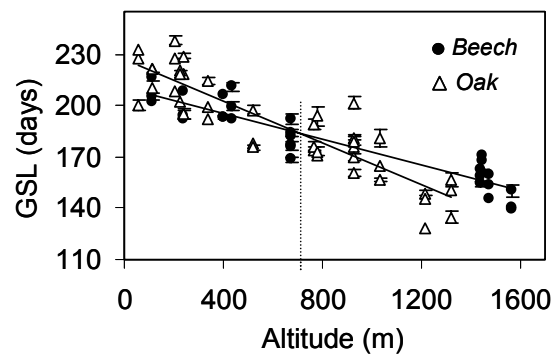


Figure 6. Evolution of observed growing season length (GSL) between beech and oak along the altitudinal gradient for the 2005-2007 period.

Altitude of oak was adjusted to correspond to the altitude of beech stand using slope of linear regression between altitude and mean annual temperature of beech stations ($R^2 > 0.91$, $P < 0.0001$). Discs = fagus, triangles = oak. CDuration, canopy duration (days).

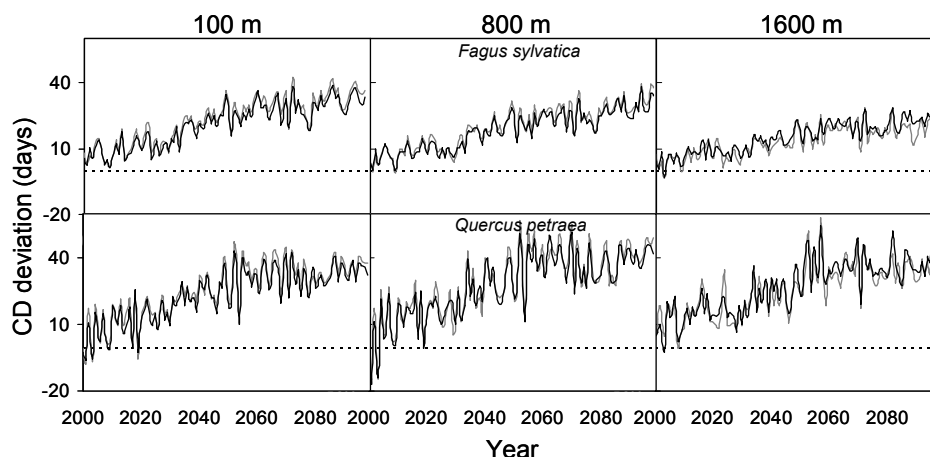


Figure 5. Interannual variations of predicted canopy duration (CD) over the 21st century related to 1950-1999 for three altitudes (100, 400 and 800 m asl.) for beech and oak.

Predicted value of flushing and senescence dates have been previously corrected on observations basis monitored at the same elevation during 2005-2007 (for further details, see materials and methods section). Grey line = prediction based on 2-phases models, black line = prediction based on 1-phase models. GSL, growing season length (days).

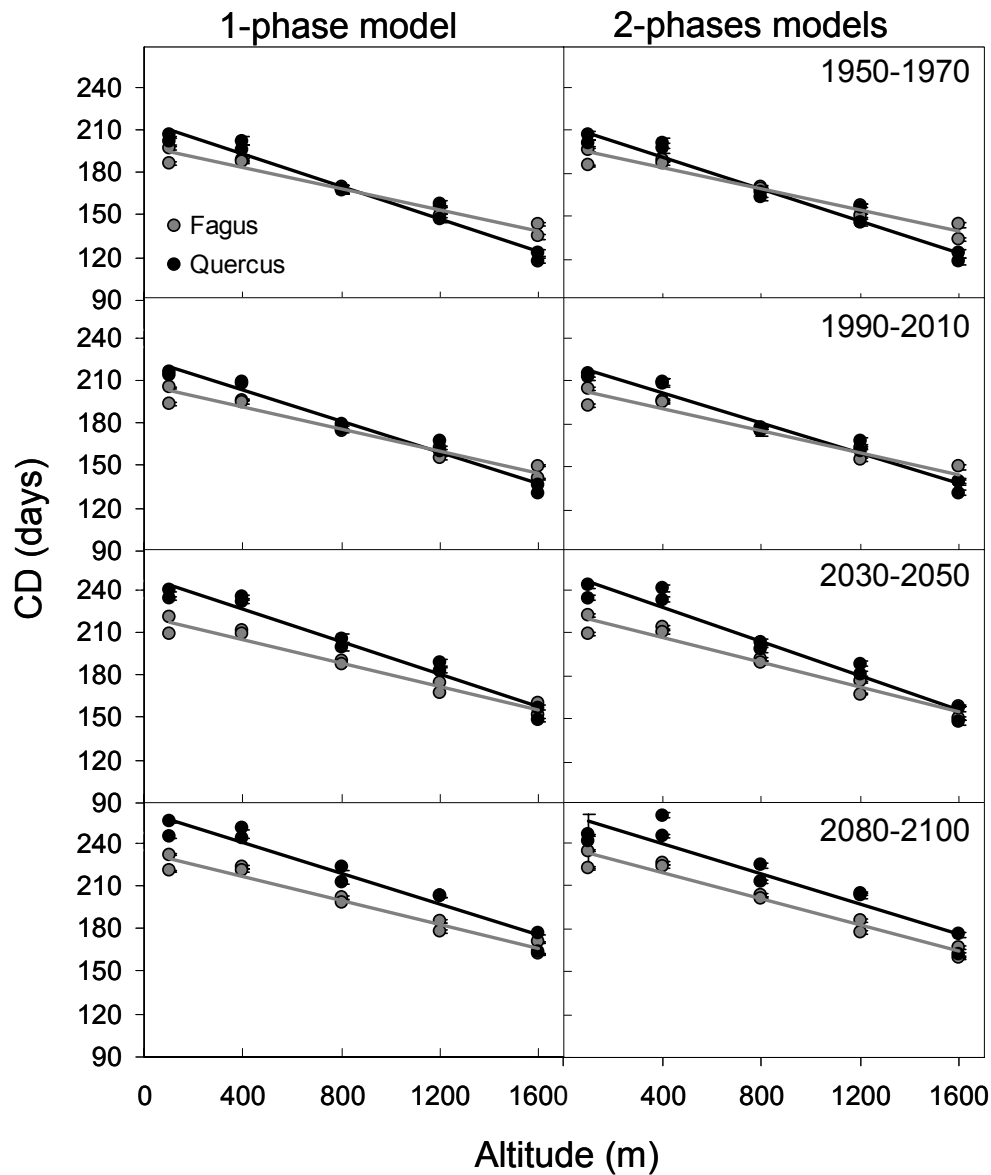


Figure 7. Evolution of predicted canopy duration between beech and oak along the altitudinal gradient at different periods from 1950 to 2099.

Predicted values of flushing and senescence have been previously corrected on observations basis monitored at the same elevation during 2005-2007 (for further details, see materials and methods section).

CDuration, canopy duration (days).

Discussion

This study presented a prospective modelling analysis for flushing and senescence timings of temperate trees. The phenological models were able to explain and predict accurately the flushing date for all six species, whereas models failed to explain senescence timing for ash and sycamore but accurately predicted senescence in oak and beech. Strong differences in phenological sensitivities were detected among species and the predicted trends over the 21st century highly varied according to species. Finally, a lengthening of canopy duration is expected under climate change for oak and beech. However, our model analysis show that along the altitudinal gradient, evolution of the canopy duration could dramatically differ between these two species over the next decades: canopy duration is expected to increase more quickly for oak than for beech which could affect their competitive balance.

Relative merits of 1- and 2-phase models for the prediction of flushing

The effect of chilling temperature has been demonstrated in experimental conditions on several tree species, especially beech (Murray et al. 1989, Heide 1993a, b) but we do not precisely know if under temperate climates the current chilling requirements of the species are far-exceeded

or not. In this paper, several models using chilling and forcing units were tested against forcing unit models. Most of the models used here succeeded at predicting accurately the flushing date of the studied temperate tree species. Overall, the two types of structural models (1 and 2-phases models) yielded comparable accuracies of prediction. This result suggests that under current climate conditions, the effect of chilling temperature did not seem to have a pronounced role in the flushing timing which is in agreement with previous study (Hunter and Lechowicz 1992, Chuine and Cour 1999, Linkosalo et al. 2006, Linkosalo et al. 2008). In addition, flushing simulations over the 21st century were similar between 1 and 2-phases models for ash, oak and beech, strengthened that the role of chilling temperatures had no or little implication in fitting model parameters under current climate conditions for these species. However, flushing simulations over the 21st century showed different patterns for sycamore, fir and particularly for holly which flushing is expected to delay at low altitude with a 2-phase model (lack of chilling requirement). These results suggest that dormancy could not fully release for these three species under climate warming.

In addition, the parameter estimated by the “UniChill” model over the whole dataset was consistent with these predictions using “CS-SW” or “CS-SW4” models:

“UniChill” model behaved like a 1-phase model for beech, ash and oak, with chilling having insignificant or no effect on the timing of leaf unfolding whereas chilling parameters of these models were significant for holly, fir and sycamore (Annex 2). However, for sycamore 2-phases models performed significantly worse in external validation than 1-phase models and may altered predictions in the future. Some recent studies stressed out a better performance of the 2-phases models, especially for late-leaving species (Thompson and Clark 2008, Morin et al. 2009). However, 2-phases models have a larger number of parameters which introduces a risk of over-parameterization with small datasets. In this paper, the “UniChill” model used 7 parameters and performed better than the others models on the fitting dataset but it performed lesser in the external validation as the external RMSE values were much larger than for the other studied models. It was probable that this model, was over-parameterized especially when only two years of phenological monitoring were available (n=14 to 18). Nevertheless, the “CS-SW” and “CS-SW4” models with 5 or 6 parameters provided accurate fits on the overall dataset and satisfying predictions in external validation, for most species.

The impact of climate warming on tree phenology will depend on the species sensitivity to increasing thermal time with

decreased chilling period (Murray et al. 1989, Thompson and Clark 2008). Conversely to 2-phases models, when using 1-phase models type, it is implicitly assumed that buds have been sufficiently chilled previously to bud quiescent period, so that dormancy release relies solely on an environment feature that can be modelled with a fixed starting date. This assumption seems justified in high elevations where the chilling requirement for dormancy release is probably fully reached. However, this assumption may not be valid in the future warmer climate, especially at low elevations (Linkosalo et al. 2008). Climate warming may increase the relative role of chilling in the timing of tree flushing in the next decades which could alter the performance of phenological models. Our results highlight that the “CS-SW” and “CS-SW4” models are relevant models to test the effect of chilling temperatures while avoiding the over-parameterization risks. In our dataset, most of the populations were in a cold climate due to altitude. Chilling temperatures may consequently have been sufficient to entirely break dormancy, and more observations at low elevation are needed to test if some chilling requirement is lacking for populations growing at the warmest limit of their distributions range. For oak and ash, the starting date of the forcing temperatures accumulation, marking the onset of quiescence period, converged

among the different 1-phase models which suggest that this date is accurately predicted (Annex 2). This date was fitted for all the models used between the day 50 and 60 for oak or before the day 31 for ash. One of the major issue will be to characterise accurately this date according to climate variation by experiments to confirm and improve these predictions (Heide 1993a, Arora et al. 2003, Granhus et al. 2009).

Predicted phenological changes over the next decades are highly variable among species. Our study predicted strong shifts in leaf unfolding for ash and oak which is in line with phenological trends observed for these species over the last decades (Lebourgeois et al. 2008, Vitasse et al. 2009a). For beech, flushing dates are expected to occur slightly earlier in the next decades ($-0.5 \text{ days.decades}^{-1}$), therefore following a much lower trend than for other species. This prediction is also with phenological trends reported for this species during the last decades: no or slight changes in flushing dates have been detected for beech (Kramer 1995b, Studer et al. 2005, Vitasse et al. 2009a)

Leaf senescence

Photoperiod has frequently been reported as the main driver of leaf senescence, (Lee et al. 2003, Keskitalo et al. 2005). However, when tested over extensive datasets, autumnal temperature appears to

explain a higher proportion of observed variance in senescence timing (Matsumoto et al. 2003, Migliavacca et al. 2008, Delpierre et al. 2009). Our result showed that a model based on cold-degree day summation procedure (modulated by photoperiod for *Fagus*), was the most efficient model to explain variability of leaf senescence for beech and oak ($ME > 0.86$) with a low mean RMSE (less than 6.4 days). Oak and beech exhibited a large variability of senescence timing along the altitudinal gradient despite the latitudinal proximity of monitored stand stations, discarding photoperiod as a crucial driver of the senescence variability over the considered dataset. The analysis of the estimated parameters confirmed that photoperiod had no modulation effect on cold-degree sum on oak and only a slight effect on beech. These results are in agreement with a previous study showing a modulation of the cold-degree influence on senescence by photoperiod effect for beech whereas no effect was detected for oak (Delpierre et al. 2009). For ash, the null model is better than the bioclimatic models, which leads us to retain the null hypothesis: namely that for the given dataset, photoperiod may trigger senescence in Ash. However, consistent phenological differences occurred between the two studied years stressing out that senescence timing might be triggered by factors other than photoperiod alone. Finally for

sycamore, although the efficiency of the combined photoperiod / temperature – dependent models reached up to 0.82 and 0.77 in external validation basis, our analyses underlined that a combination of photoperiod and temperature as drivers to trigger senescence timing do not constitute a satisfactory hypothesis to explain phenological variability of this species. Indeed, no gradual shifts in senescence timing occurred along the altitudinal gradient; only the two lowest populations (at 400 m asl.) exhibited a significant delay of senescence timing. More phenological data are needed to clearly determine environmental factors which influence leaf senescence of sycamore.

Our simulations for beech and oak showed that senescence timing is expected to occur significantly later under climate warming with higher shifts for beech particularly at low elevations (2.9 days.decade⁻¹). This result is in line with previous studies reporting a significant delay of leaf senescence for temperate tree species in the last decades (Menzel 2000, Defila and Clot 2001, Matsumoto et al. 2003), which might continue over the 21st century (Delpierre et al 2009). However, senescence timing could be affected by drought that would trigger an earlier leaf fall (Breda et al. 2006). It is expected that extreme climatic events (ECE) will increase under climate change leading to a decrease in soil water

availability and an increase in VPD during the months preceding the senescence process. Such events could interplay with the general trend to later senescence attributed to higher temperature, possibly offsetting negatively the lengthening of the growing season, especially at low elevation.

Increase in growing season length under climate change

Our results predicted a lengthening of the canopy duration in response to warmer climate both for oak and beech in the next decades. An increasing number of studies have reported a lengthening of the growing season in the last decades due to climate warming (Menzel and Fabian 1999, Linderholm 2006). This paper underlines that this extension of the growing season will likely gradually continue over the 21st century. In addition, the altitudinal gradient used in this study provided a large temperature range. Temporal extrapolations over the 21st century for populations growing currently at high altitudes were based on populations from low elevation. Thus, models were fitted on a temperature range already explored by the species providing plausible projections.

Growing season length has a strong effect on ecosystem functioning and tree productivity (Myneni et al. 1997, White et al. 1999, Kramer et al. 2000). Indeed a longer growing season may enhance

vegetation growth (Piao et al. 2007). Our results suggest that climate change will lengthen the tree carbon uptake period and consequently could enhance tree growth and productivity. Our results showed that these shifts might differ between species, e.g. being more pronounced for oak than for beech (3.7 and 2.8 days per decade, respectively),.

Comparison of the growing season length between beech and oak over the 21st century

At present, canopy duration is longer for beech than for oak only at high elevations (above approximately 700 m) whereas it goes the other way round at low elevations. The prospective analysis predicted for the 2000-2020 period an equivalence of canopy durations of these two species at slightly higher elevations than nowadays. However for the future (until the year 2100) the models interestingly predicted that the altitudinal equivalence of GSL will increase in the next decades. In addition, for oak, the lengthening of canopy duration in response to temperature increase is mainly due to an advance of flushing, whereas for beech, the extension of growing season is mainly the result of a delay in leaf senescence. Since the light conditions for photosynthesis are more favourable at the start of the growing season than at the end (Morecroft et al. 2003), these phenological differences in the species response to temperature may greater enhance growth for

oak compared to beech. On that basis, we suggest that the competitive balance between both species could be modified under climate warming to favour oak over beech and shifts in their distributions could occur. This hypothesis is in line with study that reported a progressive replacement of beech forest by holm oak forest at medium altitude (800-1400 m) during the last decades in the Pyrénées mountain in Spain probably in response to climate warming (Penuelas and Boada 2003).

Acknowledgements

The authors thank Laurent Terray from the Centre Européen de Recherche et de Formation Avancée en Calcul Scientifique (CERFACS) for providing the ARPEGE temperature data used in this work. This study was supported by a grant of the Aquitaine region and the Midi-Pyrénées region entitled “Evolution de la Biodiversité des forêts sous l’effet des changements globaux”. Yann Vitasse was supported by a Doctoral fellowship from the French Ministry of Research.

References

- Arora, R., L. J. Rowland, and K. Tanino. 2003. Induction and release of bud dormancy in woody perennials: A science comes of age. *Hortscience* **38**:911-921.

- Bertin, R. I. 2008. Plant phenology and distribution in relation to recent climate change. *Journal of the Torrey Botanical Society* **135**:126-146.
- Boe, J., L. Terray, F. Habets, and E. Martin. 2006. A simple statistical-dynamical downscaling scheme based on weather types and conditional resampling. *Journal of Geophysical Research-Atmospheres* **111**.
- Breda, N., R. Huc, A. Granier, and E. Dreyer. 2006. Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. *Annals of Forest Science* **63**:625-644.
- Burham, K. P., and D. P. Anderson. 2002. Information theory and loglikelihood models: a basis for model selection and inference. Pages 33-74 *Model Selection and Multimodel Inference: A practical Information-Theoretic approach*. Springer, Berlin.
- Cannell, M. G. R., and R. I. Smith. 1983. Thermal time, chill days and prediction of budburst in *Picea sitchensis*. *Journal of Applied Ecology* **20**:951-963.
- Cannell, M. G. R., and R. I. Smith. 1986. Climatic warming, spring budburst and frost damage on trees. *Journal of Applied Ecology* **23**:177-191.
- Chiang, J. M., and K. J. Brown. 2007. Improving the budburst phenology subroutine in the forest carbon model PnET. *Ecological Modelling* **205**:515-526.
- Chuine, I. 2000. A unified model for budburst of trees. *Journal of Theoretical Biology* **207**:337-347.
- Chuine, I., and E. G. Beaubien. 2001. Phenology is a major determinant of tree species range. *Ecology Letters* **4**:500-510.
- Chuine, I., G. Cambon, and P. Comtois. 2000. Scaling phenology from the local to the regional level: advances from species-specific phenological models. *Global Change Biology* **6**:943-952.
- Chuine, I., and P. Cour. 1999. Climatic determinants of budburst seasonality in four temperate-zone tree species. *New Phytologist* **143**:339-349.
- Churkina, G., D. Schimel, B. H. Braswell, and X. M. Xiao. 2005. Spatial analysis of growing season length control over net ecosystem exchange. *Global Change Biology* **11**:1777-1787.
- Defila, C., and B. Clot. 2001. Phytophenological trends in Switzerland. *International Journal of Biometeorology* **45**:203-207.
- Delpierre, N., E. Dufrêne, K. Soudani, E. Ulrich, S. Cecchini, J. Boé, and C. François. 2009. Modelling interannual and spatial variability of leaf senescence for three deciduous tree species in France. *Agricultural and Forest Meteorology* **149**:938-948.

- Delpierre, N., S. K., C. Francois, B. köstner, J. Y. Pontailler, E. Nikinmaa, I. Misson, M. Aubinet, C. Bernhofer, A. Granier, T. Grünwald, B. Heinesch, B. Longdoz, J.-M. Ourcival, S. Rambal, T. Vesala, and E. Dufrêne. In Press. Exceptional carbon uptake in European forests during the warm spring of 2007: a data-model analysis (p). *Global Change Biology* **In Press**.
- Deque, M., P. Marquet, and R. G. Jones. 1998. Simulation of climate change over Europe using a global variable resolution general circulation model. *Climate Dynamics* **14**:173-189.
- Estrella, N., and A. Menzel. 2006. Responses of leaf colouring in four deciduous tree species to climate and weather in Germany. *Climate Research* **32**:253-267.
- Falusi, M., and R. Calamassi. 1990. Bud dormancy in beech (*Fagus sylvatica* L.). Effect of chilling and photoperiod on dormancy release of beech seedlings. *Tree Physiology* **6**:429-438.
- Faust, M., A. Erez, L. J. Rowland, S. Y. Wang, and H. A. Norman. 1997. Bud dormancy in perennial fruit trees: Physiological basis for dormancy induction, maintenance, and release. *Hortscience* **32**:623-629.
- Granhus, A., I. S. Floistad, and G. Sogaard. 2009. Bud burst timing in *Picea abies* seedlings as affected by temperature during dormancy induction and mild spells during chilling. *Tree Physiology* **29**:497-503.
- Hanninen, H., and K. Kramer. 2007. A framework for modelling the annual cycle of trees in boreal and temperate regions. *Silva Fennica* **41**:167-205.
- Heide, O. M. 1993a. Daylength and thermal time responses of budburst during dormancy release in some northern deciduous trees. *Physiologia Plantarum* **88**:531-540.
- Heide, O. M. 1993b. Dormancy Release in Beech Buds (*Fagus-Sylvatica*) Requires Both Chilling and Long Days. *Physiologia Plantarum* **89**:187-191.
- Hunter, A. F., and M. J. Lechowicz. 1992. Predicting the time of budburst in temperate trees. *Journal of Applied Ecology* **29**:597-604.
- IPCC. 2007. *Climate Change 2007: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA., Cambridge.
- Jolly, W. M., R. Nemani, and S. W. Running. 2005. A generalized, bioclimatic index to predict foliar phenology in response to climate. *Global Change Biology* **11**:619-632.
- Keskitalo, J., G. Bergquist, P. Gardestrom,

- and S. Jansson. 2005. A cellular timetable of autumn senescence. *Plant Physiology* **139**:1635-1648.
- Koike, T. 1990. Autumn coloring, photosynthetic performance and leaf development of deciduous broad-leaved trees in relation to forest succession. *Tree Physiology* **7**:21-32.
- Kramer, K. 1995a. Modelling comparison to evaluate the importance of phenology for the effects of climate change on growth of temperate-zone deciduous trees. *Climate Research* **5**:119-130.
- Kramer, K. 1995b. Phenotypic plasticity of the phenology of seven European tree species in relation to climatic warming. *Plant, Cell and Environment* **18**:93-104.
- Kramer, K., I. Leinonen, and D. Loustau. 2000. The importance of phenology for the evaluation of impact of climate change on growth of boreal, temperate and Mediterranean forests ecosystems: an overview. *International Journal of Biometeorology* **44**:67-75.
- Lang, G. A., J. D. Early, G. C. Martin, and R. L. Darnell. 1987. Endo-, para-, and ecodormancy: physiological terminology and classification for dormancy research. *Hortscience* **22**:371-377.
- Lebourgeois, F., J.-C. Pierrat, V. Perez, C. Piedallu, S. Cecchini, and E. Ulrich. 2008. Déterminisme de la phénologie des forêts tempérées françaises : étude sur les peuplements du réseau RENECOFOR. *Revue forestière française* **60**:323-343.
- Lee, D. W., J. O'Keefe, N. M. Holbrook, and T. S. Feild. 2003. Pigment dynamics and autumn leaf senescence in a New England deciduous forest, eastern USA. *Ecological Research* **18**:677-694.
- Leinonen, I., and H. Hanninen. 2002. Adaptation of the timing of bud burst of Norway spruce to temperate and boreal climates. *Silva Fennica* **36**:695-701.
- Leinonen, I., and K. Kramer. 2002. Applications of phenological models to predict the future carbon sequestration potential of boreal forests. *Climatic Change* **55**:99-113.
- Lers, A. 2007. Environmental regulation of leaf senescence. *Senescence processes in plants*. Blackwell.
- Lim, P. O., H. J. Kim, and H. G. Nam. 2007. Leaf senescence. *Annual Review of Plant Biology* **58**:115-136.
- Linderholm, H. W. 2006. Growing season changes in the last century. *Agricultural and Forest Meteorology* **137**:1-14.
- Linkosalo, T., R. Hakkinen, and H. Hanninen. 2006. Models of the spring phenology of boreal and temperate trees: is there something missing? *Tree Physiology* **26**:1165-1172.
- Linkosalo, T., H. K. Lappalainen, and P. Hari. 2008. A comparison of phenological models of leaf bud burst and flowering of boreal trees using

- p>independent observations.
- Tree Physiology*
- 28**
- :1873-1882.
- Matsumoto, K., T. Ohta, M. Irasawa, and T. Nakamura. 2003. Climate change and extension of the Ginkgo biloba L. growing season in Japan. *Global Change Biology* **9**:1634-1642.
- Menzel, A. 2000. Trends in phenological phases in Europe between 1951 and 1996. *International Journal of Biometeorology* **44**:76-81.
- Menzel, A., N. Estrella, and P. Fabian. 2001. Spatial and temporal variability of the phenological seasons in Germany from 1951 to 1996. *Global Change Biology* **7**:657-666.
- Menzel, A., and P. Fabian. 1999. Growing season extended in Europe. *Nature* **397**:659.
- Menzel, A., T. H. Sparks, N. Estrella, E. Koch, A. Aasa, R. Ahas, K. Alm-Kubler, P. Bissolli, O. Braslavska, A. Briede, F. M. Chmielewski, Z. Crepinsek, Y. Curnel, A. Dahl, C. Defila, A. Donnelly, Y. Filella, K. Jatcza, F. Mage, A. Mestre, O. Nordli, J. Penuelas, P. Pirinen, V. Remisova, H. Scheifinger, M. Striz, A. Susnik, A. J. H. Van Vliet, F. E. Wielgolaski, S. Zach, and A. Zust. 2006. European phenological response to climate change matches the warming pattern. *Global Change Biology* **12**:1969-1976.
- Migliavacca, M., E. Cremonese, R. Colombo, L. Busetto, M. Galvagno, L. Ganis, M. Meroni, E. Pari, M. Rossini, C. Siniscalco, and U. M. di Cella. 2008. European larch phenology in the Alps: can we grasp the role of ecological factors by combining field observations and inverse modelling? *International Journal of Biometeorology* **52**:587-605.
- Morecroft, M. D., V. J. Stokes, and J. I. L. Morison. 2003. Seasonal changes in the photosynthetic capacity of canopy oak (*Quercus robur*) leaves: the impact of slow development on annual carbon uptake. *International Journal of Biometeorology* **47**:221-226.
- Morin, X., M. J. Lechowicz, C. Augspurger, J. O'Keefe, D. Viner, and I. Chuine. 2009. Leaf phenology in 22 North American tree species during the 21st century. *Global Change Biology* **In press**.
- Morin, X., D. Viner, and I. Chuine. 2008. Tree species range shifts at a continental scale: new predictive insights from a process-based model. *Journal of Ecology* **96**:784-794.
- Murray, M. B., M. G. R. Cannell, and R. I. Smith. 1989. Date of budburst of fifteen tree species in Britain following climatic warming. *Journal of Applied Ecology* **26**:693-700.
- Myneni, R. B., C. D. Keeling, C. J. Tucker, G. Asrar, and R. R. Nemani. 1997. Increased plant growth in the northern

- high latitudes from 1981 to 1991. *Nature* (London) **386**:698-702.
- Nash, J. E., and J. V. Sutcliffe. 1970. River flow forecasting through conceptual models part I -- A discussion of principles *Journal of Hydrology* **10**:282-290.
- Nooden, L. D., J. J. Guiamet, and I. John. 1997. Senescence mechanisms. *Physiologia Plantarum* **101**:746-753.
- Parmesan, C. 2006. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology and Systematics* **37**:637-669.
- Penuelas, J., and M. Boada. 2003. A global change-induced biome shift in the Montseny mountains (NE Spain). *Global Change Biology* **9**:131-140.
- Piao, S. L., P. Friedlingstein, P. Ciais, N. Viovy, and J. Demarty. 2007. Growing season extension and its impact on terrestrial carbon cycle in the Northern Hemisphere over the past 2 decades. *Global Biogeochemical Cycles* **21**:11.
- Rathcke, B., and E. P. Lacey. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* **16**:179-214.
- Réaumur, R. A. F. d. 1735. Observations du thermomètre, faites à Paris durant l'année 1735, comparées avec celles qui ont été faites sous la ligne, à l'isle de France, à Alger et quelques unes de nos isles de l'Amérique. *Mémoires de l'Académie des Sciences de Paris*.
- Richardson, A. D., D. Y. Hollinger, D. B. Dail, J. T. Lee, J. W. Munger, and J. O'Keefe. 2009. Influence of spring phenology on seasonal and annual carbon balance in two contrasting New England forests. *Tree Physiology* **29**:321-331.
- Rotzer, T., R. Grote, and H. Pretzsch. 2004. The timing of bud burst and its effect on tree growth. *International Journal of Biometeorology* **48**:109-118.
- Sarvas, R. 1974. Investigations on the annual cycle of development of forest trees. II. Autumn dormancy and winter dormancy. Page 101 *Metsantutkimuslaitoksen Julkaisuja*.
- Schwartz, M. D., and B. E. Reiter. 2000. Changes in North American spring. *International Journal of Climatology* **20**:929-932.
- Studer, S., C. Appenzeller, and C. Defila. 2005. Inter-annual variability and decadal trends in alpine spring phenology: A multivariate analysis approach. *Climatic Change* **73**:395-414.
- Thompson, R., and R. M. Clark. 2008. Is spring starting earlier? *Holocene* **18**:95-104.
- Thomson, A. M., and W. H. Parker. 2008. Boreal forest provenance tests used to predict optimal growth and response to climate change. 1. Jack pine. *Canadian Journal of Forest Research-Revue*

- Canadienne de Recherche Forestière **38**:157-170.
- Vitasse, Y., S. Delzon, E. Dufrêne, J. Y. Pontailler, J. M. Louvet, A. Kremer, and R. Michalet. 2009a. Leaf phenology sensitivity to temperature in European trees: do within-species populations exhibit similar responses? *Agricultural and Forest Meteorology* **149**:735-744.
- Vitasse, Y., A. J. Porté, A. Kremer, R. Michalet, and S. Delzon. 2009b. Responses of canopy duration to temperature changes in four temperate tree species: relative contributions of spring and autumn leaf phenology *Oecologia* **In Press**.
- Wang, E. L., and T. Engel. 1998. Simulation of phenological development of wheat crops. *Agricultural Systems* **58**:1-24.
- White, M. A., and A. R. Nemani. 2003. Canopy duration has little influence on annual carbon storage in the deciduous broad leaf forest. *Global Change Biology* **9**:967-972.
- White, M. A., S. W. Running, and P. E. Thornton. 1999. The impact of growing-season length variability on carbon assimilation and evapotranspiration over 88 years in the eastern US deciduous forest. *International Journal of Biometeorology* **42**:139-145.
- White, M. A., P. E. Thornton, and S. W. Running. 1997. A continental phenology model for monitoring vegetation responses to interannual climatic variability. *Global Biogeochemical Cycles* **11**:217-234.
- Zhou, L. M., C. J. Tucker, R. K. Kaufmann, D. Slayback, N. V. Shabanov, and R. B. Myneni. 2001. Variations in northern vegetation activity inferred from satellite data of vegetation index during 1981 to 1999. *Journal of Geophysical Research-Atmospheres* **106**:20069-20083.

Annex 1 – Performance of all the tested flushing-models in external validation

<i>Fagus sylvatica</i>							<i>Abies alba</i>					
Fitting subset (n=15)			Validation subset (n=15)				Fitting subset (n=8)			Validation subset (n=6)		
Model	RMSE	ME	Bias	RMSE	ME	Bias	RMSE	ME	Bias	RMSE	ME	Bias
<i>1-phase</i>												
SW	4.8	0.55	-0.4	4.9	0.57	2.1	3.8	0.93	-0.1	5.3	0.79	3.9
SW4	3.8	0.75	-0.0	4.8	0.61	2.4	3.3	0.96	-0.0	6.3	0.75	3.1
Sigmoid	3.7	0.73	0.0	4.5	0.63	2.4	3.0	0.96	0.3	5.5	0.77	3.9
Normal	3.8	0.72	0.0	4.4	0.64	-2.4	3.5	0.94	0.3	6.1	0.72	3.9
Unimodal	4.3	0.64	0.0	4.8	0.57	3.0	3.7	0.94	0.3	5.7	0.76	4.3
<i>2-phases</i>												
CS-SW	3.4	0.79	1.3	7.0	0.15	1.5	2.6	0.97	0.6	3.7	0.92	0.1
CS-SW4	3.4	0.79	1.0	3.6	0.78	1.2	2.1	0.98	0.7	3.9	0.90	0.8
UniChill	3.6	0.75	0.0	4.3	0.66	2.6	1.3	0.99	-0.1	5.9	0.74	1.8
<i>Quercus petraea</i>							<i>Acer pseudoplatanus</i>					
Fitting subset (n=27)			Validation subset (n=15)				Fitting subset (n=8)			Validation subset (n=8)		
Model	RMSE	ME	Bias	RMSE	ME	Bias	RMSE	ME	Bias	RMSE	ME	Bias
<i>1-phase</i>												
SW	4.9	0.91	-0.1	6.3	0.87	4.1	2.6	0.93	0.2	4.6	0.87	0.5
SW4	5.0	0.91	-0.4	6.3	0.87	3.9	1.2	0.99	-0.5	6.1	0.81	0.4
Sigmoid	4.5	0.93	-0.5	4.7	0.93	3.3	1.0	0.99	-0.4	5.5	0.82	0.7
Normal	4.9	0.91	-0.7	6.0	0.88	-4.6	1.0	0.99	0.2	6.0	0.79	1.4
Unimodal	4.5	0.93	-0.6	4.8	0.92	3.1	2.7	0.93	-0.1	5.8	0.80	-0.2
<i>2-phases</i>												
CS-SW	5.0	0.91	1.8	4.5	0.94	1.2	1.7	0.98	0.9	6.3	0.79	1.2
CS-SW4	4.9	0.91	1.6	4.2	0.94	1.2	1.2	0.99	0.9	6.1	0.81	1.1
UniChill	4.6	0.92	-0.7	8.1	0.78	5.9	0.5	0.997	0.0	5.8	0.80	0.0
<i>Fraxinus excelsior</i>							<i>Ilex aquifolium</i>					
Fitting subset (n=10)			Validation subset (n=8)				Fitting subset (n=10)			Validation subset (n=8)		
Model	RMSE	ME	Bias	RMSE	ME	Bias	RMSE	ME	Bias	RMSE	ME	Bias
<i>1-phase</i>												
SW	1.7	0.98	-0.2	3.2	0.95	-1.2	4.4	0.83	-0.7	7.0	0.54	-2.8
SW4	2.2	0.98	0.4	3.7	0.94	-1.2	5.3	0.78	-0.4	5.7	0.73	-2.8
Sigmoid	2.3	0.98	0.2	3.8	0.93	-1.4	4.9	0.79	0.9	4.9	0.77	-1.2
Normal	1.8	0.99	0.0	7.7	0.72	-3.8	4.2	0.85	-0.2	5.9	0.68	-3.6
Unimodal	2.4	0.98	0.1	3.1	0.96	-1	4.0	0.86	-0.4	6.0	0.66	-2.3
<i>2-phases</i>												
CS-SW	2.3	0.98	1.2	3.9	0.94	1.3	3.3	0.92	1.8	9.0	0.33	2.1
CS-SW4	2.3	0.98	1.0	3.3	0.95	1.1	3.2	0.92	1.0	4.5	0.84	0.9
UniChill	1.9	0.99	0.2	6.3	0.81	-5.2	2.1	0.96	0.0	6.8	0.56	-1.0

Annex 2 – Performance of all the tested senescence-models in external validation

<i>Acer pseudoplatanus</i>							<i>Fagus sylvatica</i>					
Fitting subset (n=8)			Validation subset (n=8)				Fitting subset (n=15)			Validation subset (n=15)		
Model	RMSE	ME	Bias	RMSE	ME	Bias	RMSE	ME	Bias	RMSE	ME	Bias
Null	10.2	0.00	0.0	15.2	0.00	0.0	16.0	0.00	0.0	17.0	0.00	0.0
Delpierre	3.2	0.90	-1.1	7.3	0.77	2.9	4.6	0.92	-0.4	10.3	0.63	7.5
White	3.6	0.87	-0.8	7.2	0.77	2.8	10.2	0.59	-0.4	19.6	-0.32	8.8
Jolly	8.4	0.31	0.5	15.0	0.03	3.4	8.3	0.73	-0.4	15.2	0.20	9.1
<i>Fraxinus excelsior</i>							<i>Quercus petraea</i>					
Fitting subset (n=10)			Validation subset (n=8)				Fitting subset (n=27)			Validation subset (n=15)		
Model	RMSE	ME	Bias	RMSE	ME	Bias	RMSE	ME	Bias	RMSE	ME	Bias
Null	8.3	0.00	0.0	9.6	0.00	0.0	11.8	0.00	0.0	12.5	0.00	0.0
Delpierre	8.3	0.00	-0.2	11.9	-0.52	-7.2	4.7	0.84	-0.4	4.5	0.87	1.6
White	8.2	0.02	-0.3	12.5	-0.68	-7.9	10.7	0.17	-5.4	9.7	0.40	-6.5
Jolly	8.3	0.00	-0.1	11.8	-0.51	-6.6	8.5	0.47	0.3	8.8	0.50	1.2

Annex 3 – Parameters estimates of flushing models fitting on all dataset.

<i>Fagus</i>															
Model	T _{opt}	t ₀	t _c	t _{cend}	T _b	T _{min}	T _c	a	b	c	d	e	F _{min}	C*	F*
SW		98.4			0	-22									201.9
SW4		43			9										69
Sigmoid		48.1									-0.2	-4.5			62.6
Normal		42.6						0	-0.18	4.91					63.5
Unimodal	8.99	59.2													54.1
UniChill								0.2	-27	-12.65	-6.36	4.63		214.9	22
CS-SW		59	-14	27	-3		-5	-33.5	779.4				300		
CS-SW4		1	-81	99	10	-12	3	-0.2	106.7				10		
<i>Quercus</i>															
Model	T _{opt}	t ₀	t _c	t _{cend}	T _b	T _{min}	T _c	a	b	c	d	e	F _{min}	C*	F*
SW		54.5			4.34										240.7
SW4		60			12	6									24
Sigmoid		51.4									-0.29	14.16			12.2
Normal		51						0	-0.33	13.03					13.64
Unimodal	31.0	50.9													6.63
UniChill								0.28	-8.78	-5.94	-0.48	10		176.3	20.9
CS-SW		54	-131	26	7		-3	-4.60	165.8				50		
CS-SW4		55	-131	26	17	6	-4	-0.47	16.9				10		
<i>Fraxinus</i>															
Model	T _{opt}	t ₀	t _c	t _{cend}	T _b	T _{min}	T _c	a	b	c	d	e	F _{min}	C*	F*
SW		30.5			0										562.3
SW4		18			8	2									52
Sigmoid		14.7									-40	3.61			59.8
Normal		13.7						0.09	-29.4	3.62					60.1
Unimodal	25.91	29.9													26.59
UniChill								0.07	-2.97	-3.86	-40	3.61		135.0	59.6
CS-SW		1	-131	23	2		0	-3.333	542.8				250		
CS-SW4		1	-131	39	16	-5	0	-0.19	46.2				20		
<i>Ilex</i>															
Model	T _{opt}	t ₀	t _c	t _{cend}	T _b	T _{min}	T _c	a	b	c	d	e	F _{min}	C*	F*
SW		79.7			0										539.4
SW4		1			7	-17									114
Sigmoid		1									-0.06	13.68			51
Normal		35.5						0	-30	-1.45					87.3
Unimodal	22.0	72.3													41.1
UniChill								1	-29.9	-19.6	-0.21	1.53		35.0	104.5
CS-SW		1	-18	80	10		8	-9.19	577.0				200		
CS-SW4		1	-75	68	17	-10	10	-0.65	160.2				10		
<i>Acer</i>															
Model	T _{opt}	t ₀	t _c	t _{cend}	T _b	T _{min}	T _c	a	b	c	d	e	F _{min}	C*	F*
SW		82.6			3.22										199.3
SW4		83			11	5									21
Sigmoid		82.8									-40	7.95			21
Normal		93						5.97	-22.6	9.57					6.93
Unimodal	29.6	82													7.12
UniChill								2.2	-23.3	-2.22	-40	4.11		109.1	40.6
CS-SW		33	-131	30	4		-4	-8.61	306.5				100		
CS-SW4		1	-131	60	12	-8	-1	-0.15	74.0				55		
<i>Abies</i>															
Model	T _{opt}	t ₀	t _c	t _{cend}	T _b	T _{min}	T _c	a	b	c	d	e	F _{min}	C*	F*
SW		72.9			1.08										455.4
SW4		1			11	-12									90
Sigmoid		1.8									-0.13	3.62			67.3
Normal		68.6						0	-30	5.62					44.95
Unimodal	27.99	74													16.69
UniChill								0.55	-15.9	-19.8	-0.27	1.22		27.1	102.6
CS-SW		74	-131	30	2		-2	-0.55	419.4				300		
CS-SW4		1	-131	73	16	-2	9	-0.39	103.2				10		

Annex 4 – Parameters estimates of senescence models fitting on all dataset.

Fagus													
Model	Pmax	Tsmax1	Tsmax2	Pmin	Pmax	Tmin	Tmax	Pstart	Tb	x	f(P)	y	Fcrit
White	11.4	6.7	-5.0										
Jolly				9.0	10.9	9.5	10.0						
Delpierre								14.5	32.2	1	3	2	1206
Quercus													
Model	Pmax	Tsmax1	Tsmax2	Pmin	Pmax	Tmin	Tmax	Pstart	Tb	x	f(P)	y	Fcrit
White	10.9	7.8	-5.0										
Jolly				9.1	11.1	9.0	11.5						
Delpierre								12.8	27.5	2	1	1	11913
Acer													
Model	Pmax	Tsmax1	Tsmax2	Pmin	Pmax	Tmin	Tmax	Pstart	Tb	x	f(P)	y	Fcrit
White	11.2	8.7	-5.0										
Jolly				9.0	12.6	9.0	10.0						
Delpierre								11.0	10.0	1	1	1	1.2

5^{ème} CHAPITRE

CAPACITES ADAPTATIVES INHERENTES DES ESPECES

Article 4 **Altitudinal differentiation in growth and phenology among populations of temperate-zone tree species growing in a common garden.**

Yann Vitasse, Sylvain Delzon, Caroline C. Bresson, Richard Michalet and Antoine Kremer

Canadian Journal of Forest Research 39: 1-11 (2009)

Article 5 **Phenological plasticity of oak and beech seedlings along an altitudinal gradient**

Yann Vitasse, Caroline C. Bresson, Antoine Kremer, Richard Michalet and Sylvain Delzon

Soumis à Journal of Ecology

*"It is not the strongest of species that survive or the most intelligent
but the ones most responsive to change"*

Charles R. Darwin (1859)

**Altitudinal differentiation in growth and phenology among populations of
temperate-zone tree species growing in a common garden**

Yann Vitasse¹, Sylvain Delzon¹, Caroline C. Bresson¹, Richard Michalet¹ and Antoine Kremer²

¹Université de Bordeaux, UMR BIOGECO, Av. des Facultés, 33405 Talence, France.

²INRA, UMR BIOGECO, F-33610 Cestas, France

Abstract

The aim of the present study was to determine, for six woody species (*Abies alba*, *Acer pseudoplatanus*, *Fagus sylvatica*, *Fraxinus excelsior*, *Ilex aquifolium* and *Quercus petraea*), whether there are genetic variations in growth and leaf phenology (flushing and senescence) among populations from altitudinal gradients, using a common garden experiment. We found (i) significant differences in phenology among provenances for most species, and (ii) evidenced that these among-population differences in phenology were related to annual temperature of the provenance sites for ash, beech and oak. It's noteworthy that, along the same climatic gradient, species can exhibit opposite genetic clines: beech populations from high elevation flushed earlier than those of low elevation, whereas we observed an opposite trend for ash and oak. Significant altitudinal clines were also revealed for growth for most species. Finally, we highlighted that both phenology timing and growth rate were highly consistent year to year. The results demonstrated that in spite of the proximity of the populations in their natural area, altitude led to genetic differentiations in their phenology and growth. These adaptive capacities that were acting under natural climatic gradient could allow populations to cope with current climate change.

Keywords: cline, altitudinal gradient, common garden, genetic differentiation, phenology, growth

Introduction

Palynology and genetic studies highlighted that very large changes occurred in the geographical range of tree species during the present interglacial period (Brewer et al. 2002; Petit et al. 2003). This suggests that the principal response to climate warming may be migration rather than in situ evolution. However, trees growing today and those in the future will face unprecedented rates of climate change in comparison to natural warming that occurred previously in the last postglacial period (IPCC 2007). In addition, at the present, forest habitats are highly fragmented resulting in geographical barriers of potential gene flow between tree populations (Lowe et al. 2005; Young et al. 1996). Both the rate of climate change and the fragmentation will challenge the capacity of trees to cope with these changes (Thomas et al. 2006). Thus, present challenges are to ensure that species and genotypes that are living in naturally established forests or that are being proposed for planting today will be able to adapt to changing climate. There are two mechanisms by which trees may accommodate to climatic changes, either by changing their genetic makeup or by modifying their gene expression as a result of natural selection induced by environmental change. The former mechanism is driven by genetic diversity and the latter by phenotypic

plasticity (Palmroth et al. 1999; Pigliucci et al. 2006). However little is known on the inherent adaptive capacities that permit tree species to cope with new environmental conditions (how their genetic diversity will facilitate their adaptation) and therefore on how tree species populations will respond to the predicted changes.

In temperate trees, growth rate can have a strong impact on survival, biotic interactions and long term establishment of trees (Coomes and Allen 2007). Growth traits are therefore relevant to study inherent adaptive capacities to climate change. Adaptation to winter cold in temperate and boreal trees involves complex genetic, physiological, and developmental processes (Howe et al. 2003). It is generally assumed that there is a trade-off between adaptation to stress resistance and growth, especially in cold climate. Indeed, in cold climates such as at high altitudes, physiological traits allowing higher cold-resistance will be selected to the detriment of growth (Larcher 2003). Under favourable conditions, higher growth rate increases species competitive ability, survival and long term success. Growth rate is therefore a crucial trait, especially in the first years of seedling establishment.

For survival success, one of the most important tree characteristics which contributes to fitness, other than growth rate, is the timing of leaf phenological events (leaf

unfolding and senescence dates). Under temperate climates, early flushing trees or later hardening trees are more susceptible to spring or fall frost damages. Spring frost damages may kill the young leaves and shorten the overall growing season. These damages considerably affect tree fitness and reduce its yearly growth (Lechowicz 1984; Leinonen and Hanninen 2002; Lockhart 1983). In fall, frost damages can decrease carbohydrates storage and consequently affect next year's growth rate (Norby et al. 2003; Skomarkova et al. 2006). They may further kill the flower primordia which were initiated in the bud. In case of neither late frost in spring nor early frost in fall, trees which are able to flush earlier and/or to grow later in the season are likely to outcompete their neighbours. Besides changes in growth potential and susceptibility to frost, phenological changes may further modify tree fitness via a synchronization shift with defoliating insects (Visser and Holleman 2001). Overall variation of phenological traits induced by temperature regimes or biotic factors will profoundly impact the fitness of the trees. Due to the strong relationship between phenology and fitness, natural populations growing under contrasting temperature regimes are expected to undergo diversifying selection for the dates of leaf unfolding and leaf senescence (Howe et al. 2003; Ohsawa and Ide 2008; Worrall 1983).

High-altitude environments impose severe constraints on the phenology (reproduction, frost damages on young leaves) and establishments of plants, due to the shortness of the growing season, low temperatures and the persistence of snow cover (Korner 2007; Premoli 2003). As a consequence, species display a wide range of morphological and physiological variations along altitudinal gradients (Korner 2003; Oleksyn et al. 1998), in particular for leaf phenology (Vitasse et al. 2009). However, we do not know in what extent genetic variations are driving these phenological patterns. Therefore, studies assessing both the genetic and environmental components of phenology patterns are crucial to progress in our predictions of the impact of climate warming on tree phenology and distribution (Savolainen et al. 2007). The best way to test whether there are genetic differences among different populations within a species is to conduct common garden studies (Rehfeldt et al. 2002). Although there has been a lot of common garden experiments which tested phenotypic differentiation among populations of a single species (especially in order to improve growth for timber industry), none of these tests considered the among-population differentiations of several coexistent species along a same climatic gradient. This among-population approach of coexistent species may improve our understanding of local adaptations to

environmental factors and sharpen our predictions of the impact of climate change on tree fitness and community composition. By assessing genetic variation under common garden conditions, we explored if steep temperature gradients have induced genetic gradients and if these gradients resulted in different clines for six co-occurring woody species (4 deciduous and 2 evergreen species). More specifically, this paper assesses altitudinal effects on survival, growth and phenology of six species. We aim to answer to the following questions (i) are populations sampled along altitudinal gradients differentiated for these traits? (ii) to what extent differentiation among populations may be explained by the temperature of the provenance site? (iii) how changes in phenology could affect growth? Additionally we aim to test the stability of the differentiation among populations using comparisons of two years of phenology and growth measurements in the common garden experiment.

Materials and Methods

Studied species and seed sources

Two of the four studied deciduous species, sessile oak (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) and european beech (*Fagus sylvatica* L.), are widely distributed in the Pyrénées Mountains at low to mid altitudes, respectively. The two other deciduous

species, common ash (*Fraxinus excelsior* L.) and sycamore maple (*Acer pseudoplatanus* L.) are mainly riparian species which are also frequent along the considered altitudinal gradient (except sycamore which is not present at the lowest elevations). The two evergreen species have different ecological requirements: holly (*Ilex aquifolium* L.) is an oceanic understory species, more common at low elevation, whereas fir (*Abies alba* Millet) is growing at high elevation (above 800 m) and is more frequent in north-facing slopes.

Seeds were collected in the Pyrénées Mountains at different elevations from 130 m to 1630 m. Sites were located along two elevational transects corresponding to two parallel valleys extending north-south on the French side of the Pyrénées Mountains (see Table 1). We collected seeds of sycamore, ash, beech, fir and holly in fall 2004, whereas seeds of oak were harvested in fall 2005, because of low seed production in 2004. We sampled seeds from in average 9 populations per species depending on the species (see details in Table 1). For each selected population, seeds were collected on at least 10 mature trees. Further description of the sites where seeds were collected is available in Vitasse et al. (submitted).

Table 1. Elevation, mean annual temperature and valley locations of the provenance sites for the six species studied in the common garden experiment.*n*, number of individuals studied; *Ta*, annual air temperature (2005-2006 for fir, sycamore, ash and holly; 2005-2007 for beech and oak).

	Gave valley			Ossau valley		
	Elevation (m)	n	Ta (°C)	Elevation (m)	n	Ta (°C)
<i>Abies alba</i>	840	37	10.31	824	8	10.37
	1190	19	6.70	1186	11	7.44
	1604	29	6.56	1551	24	6.16
<i>Acer pseudoplatanus</i>	481	54	10.72	450	36	11.43
	885	11	9.86	824	27	10.37
	1250	14	8.12	1186	25	7.44
	1533	41	6.70	-	-	-
<i>Fagus sylvatica</i>	131	11	12.89	148	32	11.52
	488	15	11.37	422	5	12.27
	773	27	10.24	824	35	10.25
	1190	37	6.59	-	-	-
	1604	28	6.46	1551	26	6.05
<i>Fraxinus excelsior</i>	130	35	12.79	148	17	11.58
	481	23	10.72	450	35	11.43
	885	24	9.86	824	8	10.37
	1250	10	8.12	1186	11	7.44
	1533	7	6.70	-	-	-
<i>Ilex aquifolium</i>	131	6	13.04	148	6	11.58
	427	7	12.48	422	32	12.43
	815	27	9.73	824	30	10.37
	1190	29	6.70	1186	30	7.44
<i>Quercus petraea</i>	131	39	12.89	259	38	13.15
	387	36	12.45	-	-	-
	427	36	12.33	422	22	12.27
	627	39	11.83	-	-	-
	803	26	10.96	841	34	9.04
	1082	38	9.82	-	-	-
	1235	35	9.73	1194	27	9.04
	1349	37	8.55	-	-	-
	1630	21	7.68	-	-	-

Planting procedures of the common garden experiment

In spring 2005, after a cold treatment varying according to the species, seeds collected in 2004 (5 species) were sown in a nursery at the INRA Pierroton station (44°44'N, 00°46'W), whereas oak seeds were sown one year later. In January 2006, seedlings of beech, maple and ash were transplanted in the common garden plantation. Seedlings of the 3 other species, oak, fir and holly, were transplanted in February 2007 due to their lower growth rate. The common garden experiment was located in the south west of France (INRA station of Toulence Gironde, 44°34'N, 00°16'W). The mean annual temperature is 13.2°C and the mean annual rainfall is 836 mm (1984-2006). During the experiment (2006-2007), the mean annual temperature was 13.6°C and the mean annual rainfall was 781 mm. The soil of the common garden is a sandy loam type. The experiment was established in a design including three completely randomized blocks. Each block contained 580 plants including all the tested provenances. Seedlings were transplanted with a spacing of 3 m x 2 m. In average, each provenance contained 25 individuals (Table 1). In total, the common garden comprised 1529 individuals. Mulching in wood fibre was set up around the base of each seedling in order to limit the herbaceous competition and to conserve soil moisture. An electric

deer fence was installed and one pesticide (pyrethroids) was sprayed in spring 2006, 2007 and 2008 to prevent herbivorous damages.

Phenological observations

Timings of leaf unfolding and senescence were monitored from spring 2006 to spring 2008. We examined each seedling every week from March to May for bud development and every week from September to December for leaf senescence. In spring, we recorded the development stage of the apical buds from bud dormancy to leaf unfolding, using a 3 to 5 intermediate grading scale according to the species (see methods in Vitasse et al. 2009). For fir, beech, holly and oak, we considered that leaf unfolding date was reached for one plant when apical buds had reached the criterion "At least one leaf unfolding". For fast-growing species (ash and sycamore), we considered that leaf unfolding date was reached for one plant when 50 % of the buds had fulfilled this criterion. In spring 2006, some apical buds were damaged by phytophagous insects and these corresponding individuals were removed from the analysis. In fall, the percentage of missing leaves was evaluated and the percentage of coloured leaves was assessed on the totality of the remaining leaves of the seedling. We considered that senescence date was reached in one seedling when 50 % of

its leaves were not functional, *i.e.* either coloured or fallen following equation 1:

$$x_t = \frac{\alpha_t \times (100 - \beta_t)}{100} + \beta_t \quad \text{Eq. 1}$$

where x_t is the percentage of non-functional leaves in the selected seedling at date t , α_t is the percentage of coloured leaves at date t and β_t is the percentage of missing leaves at date t . Then, for each seedling, the exact dates of leaf unfolding and senescence were estimated by linear interpolation between two consecutive observations.

In this study, we chose the term of growing season length to characterize the period between leaf unfolding and leaf senescence dates for each seedling, corresponding to the physical definition of the growing season (White and Nemani 2003). At the population scale, dates of leaf unfolding and leaf senescence and growing season length correspond to the mean of all individuals belonging to a same provenance.

Growth measurements

Measurements of height and stem diameter were made for all individuals in January 2005, 2006 and 2007. Stem diameter was measured using an electronic caliper with 0.01 mm accuracy and height was measured with a graduated pole with the 0.01 m accuracy. To characterize altitudinal differentiations in growth among

populations, we used final height and stem diameter (2007) to minimize transplantation effect. To test correlations between growth and phenological traits, annual height increment and phenology measured in 2007 were used.

Meteorological measurements

Air temperature was measured using data loggers (HOBO Pro RH/Temp, Onset Computer Corporation, Bourne, MA 02532) in all provenance sites. Sensors were settled 1.5 m above the ground using a pole located in the two plot extremities and were protected by a white plastic shelter to prevent any exposure to rain or direct sunlight. Data were hourly recorded from 1 January 2005 to 31 December 2007. Annual temperature range of seedling provenances reached from 4.7 to 6.9 °C for sycamore and beech, respectively (see Table 1).

Statistical analyses

Throughout the paper, the term population will be used to refer to individuals of a given species which seeds were harvested in a same valley and altitude and the term provenance to refer to the location origin of a tree population. The homogeneity of variance and normal distribution assumptions of phenological and growth data were examined before analyses. We used analysis of variance to test the significance of the differentiations among

populations, using PROC GLM with the RANDOM statement of SAS (SAS procedure GLM, version 9.1, SAS Institute, Cary, NC, USA). Ratio of population variance component to total variance was estimated using PROC VARCOMP with the method of restricted maximum likelihood (REML). These analyses used the following statistical model:

$$Y_{ijk} = \mu + P_i + b_j + (Pb)_{ij} + \varepsilon_{ijk} \quad \text{Eq. 2}$$

where Y_{ijk} is the observation of individual seedlings k for one of the analysed characters from provenance i and in block j , μ is the overall mean of the analysed characters, P_i is the random effect of provenance i , b_j is the fixed effect of block j , $(Pb)_{ij}$ is the interaction between provenances i and block j , and ε_{ijk} is the residual variation including effect of tree k belonging to combination ijk . Variances of random effects (population σ^2_P , interaction σ^2_{bP} , residual σ^2_ε) were also computed. The overall differentiation (D) among populations was calculated as $\sigma^2_P / (\sigma^2_P + \sigma^2_{bP} + \sigma^2_\varepsilon)$. D is an analog to Q_{st} (Spitze 1993) which is the genetic differentiation for quantitative traits ($Q_{st} = \sigma^2_P / (\sigma^2_P + 2 \sigma^2_A)$, where σ^2_A is the within-population additive variance. In our study, σ^2_A could not be estimated and the denominator of D is therefore the overall phenotypic variance, rather than the overall

genetic variance as it is for Q_{st} .

In order to test if genetic variations in growth and leaf phenology are explained by local climate of the provenances, we used a linear regression model with (i) mean annual temperature of seedling provenances for phenology (because temperature is the best environmental factor for explaining phenological variations) and (ii) altitude of seedling provenances for growth and survival (because growth and survival could be affected by others factors such as rainfall). All the analyses were performed with SAS 9.1 software.

Results

Overall differences among populations

Significant differences among populations were detected for all species for growth and leaf unfolding (except for fir), whereas, for leaf senescence, among-population differences were lower and only significant in 2007 (Table 2). Overall differentiation among populations amounted up to 36 % and 45 % for leaf unfolding for oak and ash, respectively (Table 2) and was weaker for the other species (< 15%). For oak, there was a provenance effect for both leaf phenology (spring and fall) and growth ($p < 0.0001$, Table 2). For leaf senescence overall differentiation was always less than 12 % (Table 2). For growth (height and

Table 2. Genetic differentiation (D) among populations of the six tree species.

D: Ratio (in %) of variance component of provenance to total variance estimated in the ANOVA ($=\sigma_p^2 / (\sigma_p^2 + \sigma_{h,p}^2 + \sigma_e^2)$); F, Fisher test and significance levels of the population effect: * : $p < 0.05$; ** : $p < 0.01$; *** : $p < 0.001$; ns : non significant.

Traits	Abies		Acer		Fagus		Fraxinus		Ilex		Quercus	
	D	F	D	F	D	F	D	F	D	F	D	F
Flushing												
2007	8	2.2 ^{ns}	6	3.0 ^{**}	9	3.4 ^{**}	29	8.0 ^{***}	14	2.9 [*]	36	18.3 ^{***}
2008	0	0.7 ^{ns}	8	4.4 ^{***}	11	3.6 ^{***}	45	15.8 ^{***}	5	2.2 [*]	36	21.0 ^{***}
Senescence												
2006	-	-	2	1.2 ^{ns}	6	1.8 ^{ns}	6	1.6 ^{ns}	-	-	-	-
2007	-	-	9	4.3 ^{***}	8	3.3 ^{**}	8	2.5 [*]	-	-	11	4.8 ^{***}
Growth												
Height	15	5.1 ^{***}	4	2.3 [*]	20	5.2 ^{***}	21	4.2 ^{***}	31	5.9 ^{***}	14	5.0 ^{***}
Stem diameter	31	11.7 ^{***}	2	1.5 ^{ns}	15	5.0 ^{***}	0	1.3 ^{ns}	10	3.1 ^{**}	8	2.9 ^{***}

diameter), we found strong population differentiations for all species, except sycamore: among-population variations in height accounted from 14 % to 31 % of the total variance for oak and holly, respectively (Table 2).

The analysis of variance also indicated no significant interactions between block and provenance for leaf phenology and growth, for any species in any years (data not shown). Nevertheless, we found a significant block effect for leaf unfolding for sycamore and ash (in 2007) and for leaf senescence for beech (in 2006) and sycamore (in 2007). Significant block effects were also found for height, for ash and sycamore.

Trends with altitude and temperature of provenance sites

Survival and height

Most populations exhibited high survival rates, and in particular sycamore, ash and oak (Fig. 1a). The only significant cline between survival rate and provenance elevation was found for fir, with provenances from the highest elevations having the lowest survival rates ($R^2 = 0.80$, $p = 0.02$, Fig. 1a). No significant altitudinal cline was found for the other species.

Population growth followed a clinal trend: height declined linearly with increasing altitude of provenance sites for all species (Fig. 1b). This altitudinal cline was

significant for ash, oak, holly and beech, with a linear decrease in height between the lowest and the highest population of about 32 %, 35 %, 39 % and 52 %, respectively. Additionally, species exhibited different growth rate; fir had the lowest growth rate (average height in 2007 was below 0.25 m), ash and sycamore had the highest (average height in 2007 was above 1.80 m), and the other species had intermediate ones.

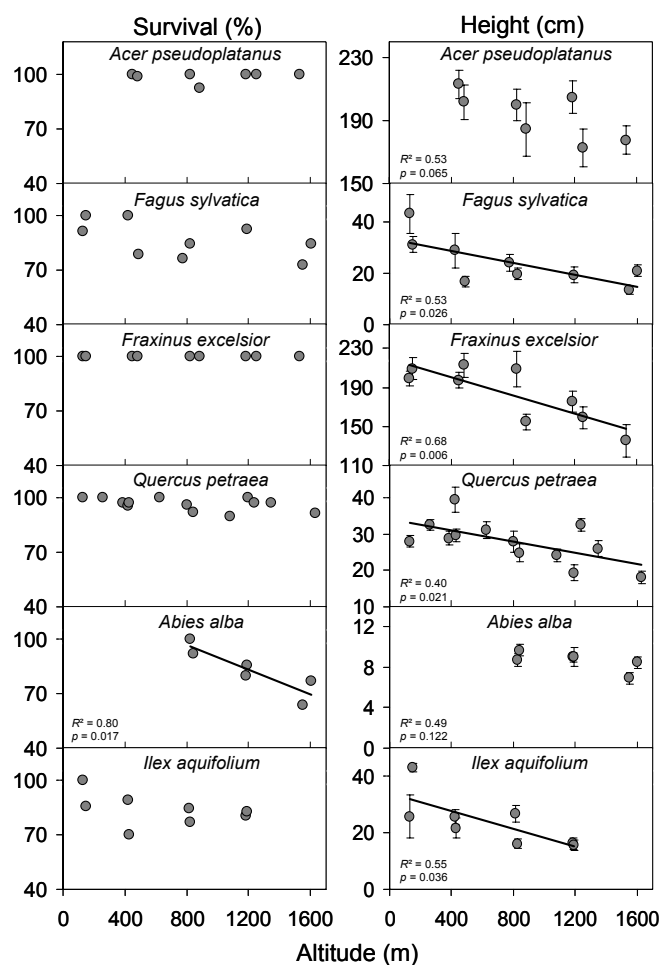


Figure 1. Survival and mean height of populations of the six species studied in the common garden experiment **a.** Survival rate (%) versus elevation of provenance sites. **b.** Average seedling height (cm) in winter 2007 versus elevation of provenance sites. R^2 , regression coefficient; significance levels of the p -values of the slope: *: $p < 0.05$; **: $p < 0.01$; ***: $p < 0.001$.

Phenological traits

In 2007, leaf unfolding occurred on average around day 114 (24 April) but varied according to species. Fir was the earliest species to flush, around 16 April, and holly the latest, around 9 May. We found significant trends between leaf unfolding and temperature of provenance sites for two of the six studied species, beech and ash. For ash, populations from the coldest climate (from high elevations) flushed much later than populations from the warmest one, by -1.9 days per degree of the provenance site ($R^2 = 0.89$, $p < 0.001$; Fig. 2). We found an opposite cline for beech: populations from the coldest climates flushed slightly earlier, by about -0.43 days $^{\circ}\text{C}^{-1}$ ($R^2 = 0.48$, $p = 0.04$; Fig. 2). No significant trend was found for the other species, but there was a marginally significant trend for oak populations to exhibit the same cline than ash populations: populations from high elevations tended to flush later ($R^2 = 0.29$, $p = 0.06$; Fig. 2). We found the same significant clines for leaf unfolding in 2008 (ash, $R^2 = 0.83$, $p < 0.001$; beech, $R^2 = 0.56$, $p = 0.02$, data not shown).

In fall, there was a significant clinal trend between leaf senescence and temperature of provenance sites only for one of the four deciduous species (oak). For this species, senescence occurred later for populations from the coldest provenances (-1.2 days $^{\circ}\text{C}^{-1}$, $R^2 = 0.34$, $p = 0.04$, Fig. 2).

Beech tended to exhibit an opposite clinal trend ($R^2 = 0.42$, $p = 0.06$; Fig. 2), whereas no trend was found for the two other species.

For deciduous species, the length of the growing season strongly differed among species and was about 172, 189, 197 and 201 days for beech, ash, sycamore and oak, respectively in 2007 (Fig. 2). Finally, we found a significant clinal trend between growing season length and temperature of provenances sites for ash, with an extension of 2.1 days $^{\circ}\text{C}^{-1}$ ($R^2 = 0.65$, $p = 0.009$, Fig. 2). This represents an extension of the growing season of about 9 % between populations from the highest and the lowest elevations. No significant clinal pattern was found for the others species. Within the deciduous species, beech was the latest species to flush, the earliest to start senescence and thus had the shortest growing season (Table 1).

Correlation between phenological traits and growth

Overall, we found strong correlations between phenology and growth but the sign of the correlations differed among species. For fir and holly, seedlings exhibiting an earlier leaf unfolding had a higher growth rate (significant negative Pearson correlation coefficient, Table 3). In contrast, for sycamore, individuals which flushed later had a higher growth rate ($r = 0.32$, $p < 0.001$, Table 3). No significant correlation was

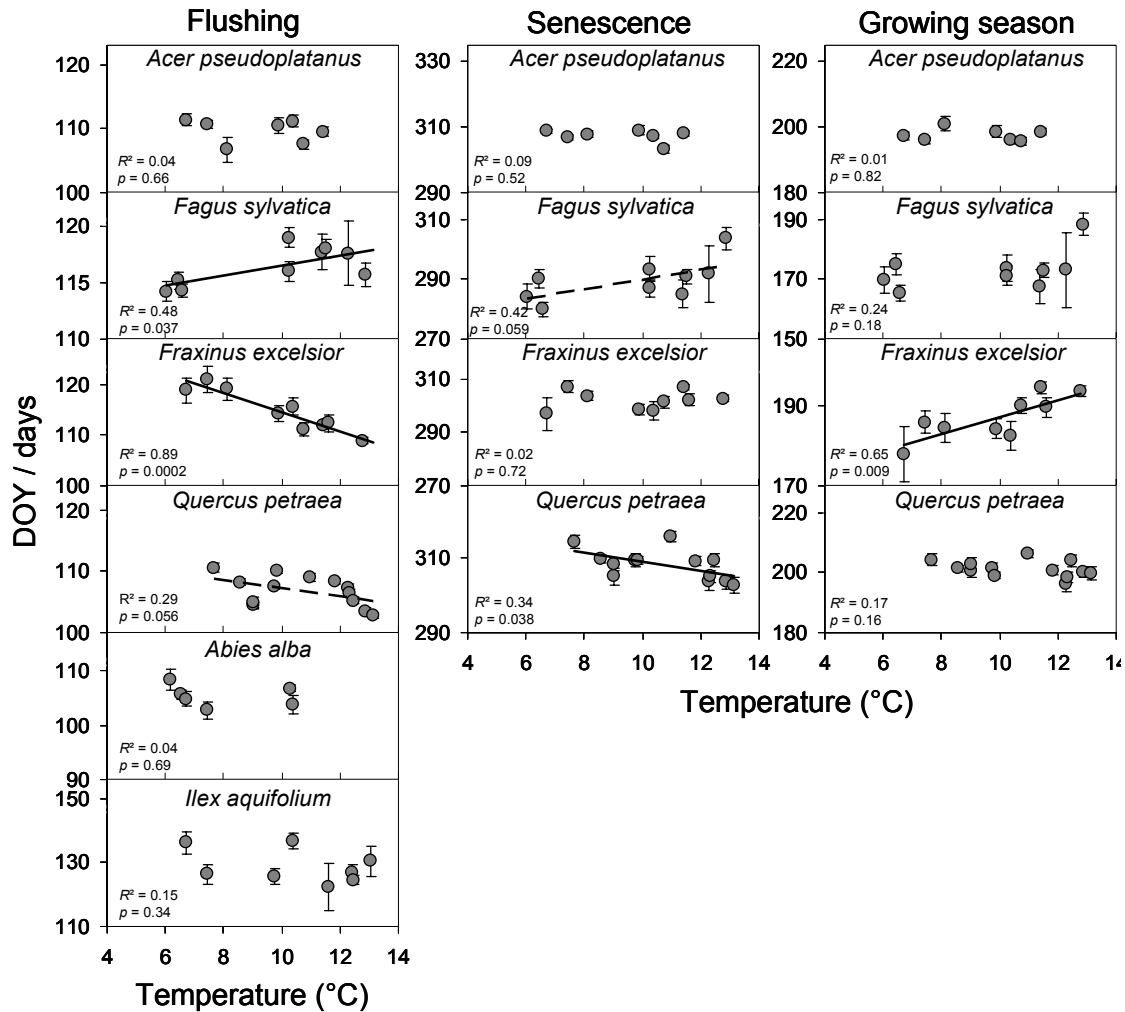


Figure 2. Dates (DOY, Day Of the Year) of flushing, leaf senescence and growing season length (days number) in 2007 for populations of the six species studied in the common garden experiment against annual temperature of provenance sites (°C).

R^2 , regression coefficient; significance levels of the p -values of the slope: *: $p < 0.05$; **: $p < 0.01$; ***: $p < 0.001$.

Table 3. Pearson correlations coefficients between leaf phenology and growth rate in 2007 over all seedlings within a given species.

Flushing, flushing dates; Senescence, leaf senescence dates of the four deciduous species; Growing season, duration of the growing season; Growth, height growth increment from January 2007 to January 2008; *: $p < 0.05$; **: $p < 0.01$; ***: $p < 0.001$; ^{ns}: non significant.

Species	Traits	Flushing	Senescence	Growing
<i>Abies alba</i>	Growth	-0.26**	-	-
	Growth	0.32***	0.18*	-0.08 ^{ns}
<i>Acer pseudoplatanus</i>	Growing season	-0.55***	0.69***	-
	Flushing	-	0.22**	-
<i>Fagus sylvatica</i>	Growth	-0.13 ^{ns}	0.58***	0.59***
	Growing season	-0.30***	0.96***	-
<i>Fraxinus excelsior</i>	Flushing	-	-0.03 ^{ns}	-
	Growth	-0.01 ^{ns}	0.02 ^{ns}	0.02 ^{ns}
<i>Quercus petraea</i>	Growing season	-0.58***	0.78***	-
	Flushing	-	0.06 ^{ns}	-
<i>Ilex aquifolium</i>	Growth	-0.46***	-	-
	Growth	-0.05 ^{ns}	-0.16**	0.15**
<i>Quercus petraea</i>	Growing season	-0.20***	0.93***	-
	Flushing	-	0.17***	-

found for oak, ash and beech. The timing of leaf senescence was positively and significantly correlated with seedling growth for sycamore and beech (Table 3). This means that individuals with late leaf senescence had a higher growth rate. Oak showed an opposite trend ($r = -0.16$, $p = 0.001$) and no correlation was found for ash. Finally, we found positive significant correlations between the length of the growing season and growth (height increment) for beech and oak (Table 3). No significant correlation was found for the two other deciduous species. We also found a positive correlation between spring and fall leaf phenological events, for oak and sycamore. Indeed, for these two species, individuals which flushed earlier also started leaf senescence earlier. For the four deciduous species, we found higher correlations between the duration of the growing season and leaf senescence timing than with leaf unfolding timing.

Traits stability from year to year

Regarding leaf phenology timing, there was a strong positive correlation between year to year, especially for flushing (Table 4). Indeed, phenotypic correlations were significant for leaf unfolding dates between the two years recorded for all species ($0.26 < r < 0.69$ for fir and ash, respectively), except for holly. When correlations were computed among

population mean values within species, we found significant and positive correlations only for beech, ash and oak ($r > 0.81$). Then, using all the individuals, we found a significant correlation between the two monitored years of leaf senescence, for sycamore and ash only, whereas at the population scale, the only significant correlation was found for beech. For growing season length, we overall found positive correlations between the two years but correlations were only significant for beech at the population scale. Finally, for the three tested species, we found a year to year stability of growth rate at the phenotypic level ($r > 0.20$, $p < 0.001$), but not at the population scale.

Discussion

Our common garden study showed that tree populations from different altitudes were significantly differentiated in phenology (especially for deciduous species) and growth. For some species, these differentiations followed a clinal trend according to the temperature of the provenance site. Overall, populations from low elevation sites had higher growth rates than those from high elevation sites. In contrary, for phenological traits, we found positive or negative clines depending on species. Finally, we highlighted that both phenology and growth were highly consistent among years in particular at the individual scale.

Table 4. Interannual correlation of phenological traits and height growth within and among populations.

Within populations, Pearson correlations computed over all seedlings within a given species (i.e. phenotypic correlations); Among populations, Pearson correlations calculated with population mean values. Flushing, flushing dates; Senescence, leaf senescence dates of the four deciduous species; Growing season, duration of the growing season; Growth, height growth increment; *: $p < 0.05$; **: $p < 0.01$; ***: $p < 0.001$.

	Flushing 2007*2008		Senescence 2006*2007		Growing season 2006*2007		Growth 2006*2007	
	Among populations		Among populations		Among populations		Among populations	
	Within populations		Within populations		Within populations		Within populations	
<i>Abies alba</i>	0.26**	0.52	-	-	-	-	-	-
<i>Acer pseudoplatanus</i>	0.49***	0.57	0.22**	0.31	0.03	0.39***	-0.39	
<i>Fagus sylvatica</i>	0.52***	0.81**	0.13	0.91***	0.11	0.84**	0.20**	0.36
<i>Fraxinus excelsior</i>	0.69***	0.95***	0.19*	0.01	0.09	0.64	0.21**	0.60
<i>Ilex aquifolium</i>	0.20	-0.07	-	-	-	-	-	-
<i>Quercus petraea</i>	0.63***	0.93***	-	-	-	-	-	-

Relationships between growth and phenology

In our study, we showed that an earlier flushing or senescence could either positively or negatively affect growth according to the species. Even though these correlations between growth and phenology were not necessarily causal when comparing among provenances from different altitudes, they could be explained by a trade-off between survival and productivity. Indeed, in spring, an earlier flushing allows to increase carbon assimilation but increases also the exposure to late frost damage (Lechowicz 1984; Leinonen and Hanninen 2002; Lockhart 1983). Leaf senescence timing may also affect growth because it is associated to nutrient remobilization, in particular nitrogen, and photosynthates storage (Lim et al. 2007; Norby et al. 2003). Thus, prolonged senescence in fall can result in a larger photosynthates storage but can also increase the risks of incomplete nutrient remobilizations due to fall frost on functional leaves (Keskitalo et al. 2005).

Differentiation in early survival and growth

We found that genetic differentiation among populations tended to follow an altitudinal cline along which populations from low altitudes had overall higher growth rates than populations from high altitudes. This contributed the most to the strong population effect observed for growth in the

ANOVA. Similar results were also found in a number of studies conducted in other mountain ranges (Oleksyn et al. 1998; Rehfeldt 1993, 1994; Rweyongeza et al. 2007; Saenz-Romero et al. 2006). This pattern likely resulted from differential selection pressures along the altitudinal gradient. Indeed, populations from low altitudes tend to be adapted to the mild climate under which selection has favoured high allocation to growth and competitive ability, whereas populations from high altitudes display lower growth rates and higher cold-tolerance (Korner 2003; Larcher 2003). Maternal effect may have played a role in this pattern, especially through seed mass which can affect the growth rate of seedlings during the first years (Oleksyn et al. 1998). We found significant correlation between seed mass and altitude of seed provenance for oak only, with seeds from high altitude being lighter ($R^2 = 0.65$, $p < 0.0001$, data not shown) than seeds from low altitude. These differences in seed mass among populations could affect seedling growth in the first years and may have strengthened the cline measured in our common garden. Most species showed a high survival rate, except fir whose survival decreased with increasing elevation of the provenance sites. For this latter species, the low survival rates of high elevation populations observed in our lowland common garden suggest that natural

populations growing at high elevations will suffer the most from climate warming.

Differentiation in leaf phenology

Most of phenological studies on genetic variation in phenology, showed a high heritability of the timing of flushing and leaf senescence or bud set (review in Howe et al. 2003). Our study also showed that both phenology and height growth were consistent from year to year which demonstrates the high genetic control for these characters, especially for flushing and growth.

The strong and significant effects of provenances on flushing dates (except for fir) clearly indicated population differentiations for these traits. Our result on six species showed that altitudinal clines in spring phenology due to temperature gradient were strongly species-specific. Moreover, relationships between fitness and spring phenology probably varied among species, resulting in different adaptations to temperature. Indeed, to our knowledge our study is the first to show opposite clinal differentiations between species along the same climatic gradient (all populations were sampled along the same altitudinal transects). Populations of beech from high elevations flushed earlier than those of low elevations which is consistent with others studies on this species (Chmura and Rozkowski 2002; vonWuehlisch et al. 1995).

In opposition, for ash and oak, we found an opposite clinal trend: populations from high elevations flushed later than those of low elevations. Our results are in contradiction with previous studies on sessile oak (Deans and Harvey 1995; Ducousso et al. 1996). However, in these two studies, the studied altitudinal gradients were much shorter than in our study (all populations naturally growing below 500 m a.s.l., where temperature inversion occurs) and were intermingled with latitudinal variations. A lot of phenological studies showed population differentiation in flushing dates along latitudinal and longitudinal gradients (Baliuckas and Pliura 2003; Chmura and Rozkowski 2002; Hannerz et al. 2003; Morgenstern 1996; vonWuehlisch et al. 1995). Altitudinal differentiations among populations are less documented but generally common garden experiments have shown that populations from high elevations generally flushed earlier than those from low elevations (Acevedo-Rodriguez et al. 2006; vonWuehlisch et al. 1995; Worrall 1983), as it was the case here for beech only. This cline could be due to lower thresholds of temperature accumulation needed for bud break in high-elevation provenances (vonWuehlisch et al. 1995; Worrall 1983). This could be the result of adaptation to lengthening the short growing season at high elevation. In contrast, only one study reported an opposite altitudinal cline as

shown for ash and oak in our study. Indeed, Barnett and Farmer (1980) found for *Prunus serotina* that populations from low elevations exhibited earlier leaf unfolding than those of high elevations. For these species, natural selection seems to have selected individuals exhibiting later flushing at high elevations in order to avoid frost damage on leaves.

Regarding leaf senescence, we only observed a significant cline for oak: populations from low elevations started senescence earlier than those from high elevations. In opposition, there was a tendency for beech populations to exhibit an opposite clinal trend, as also found by Chmura and Rozkowski (2002). The end of the growing season is known to be difficult to assess in field trials (Deans and Harvey 1995) and therefore little is known about genetic differentiation in leaf senescence or growth cessation among natural tree populations, in particular along altitudinal gradients (Chmura 2006). Moreover, in common garden experiments, the genetic component of leaf senescence can be difficult to demonstrate because of natural biases due to environmental effect such as low temperature which can cause brutal leaf fall for all provenances simultaneously. In addition, leaf senescence (often surrogated by bud set measurements) is reported to respond to latitude due to day length variations: populations from high latitudes

generally start senescence or end their growth earlier than populations from low latitudes (Deans and Harvey 1995; Jensen and Hansen 2008; Hanninen et al. 1990; Kriebel et al. 1976; Lee et al. 2003; Mimura and Aitken 2007; Skråppa and Magnusen 1993). In our study, the provenance sites of low and high altitudes populations were very close from each other (within a 30 km radius) with consequently no variation in day length among sites. We, therefore, may conclude that the altitudinal clinal patterns of leaf senescence observed for oak and beech were more likely to have been induced by adaptations to temperature rather than differences in day length

The potential for adaptation to current climate change also depends on dispersal, establishment rates and phenotypic plasticity and not only on genetic diversity of fitness related traits. Vitasse et al. (submitted) demonstrated from *in situ* assessments of phenological variations, that mature populations of the same sites showed very large variations in phenology between the lowest and the highest populations (up to 59 days for oak flushing and 61 days for beech senescence). These phenotypic differences observed *in situ* reflect both environmental and genetic variations, while the variations observed in the common garden experiment reflect only genetic variation. Therefore, we stress that *in situ* variability is more likely due to a high

phenotypic plasticity rather than to local adaptation. However, local adaptations may increase the phenotypic variability *in situ* as for ash flushing (altitudinal cline in the common garden follow the same cline *in situ*) or decrease it as for beech flushing (opposite cline in the common garden and *in situ*).

Conclusion

In the perspective of climate change, the present results demonstrate the importance of considering existing genetic variation among populations for recommending seed transfers into forest management planning. The opposite clines that were observed among species reveal the different relationships existing between trait value and fitness in the different species. As a result transfer recommendations have to be done on a species basis, and also taking into account the different traits together. In natural forests, migration of species and populations to new areas is one of the possible responses to future climate change (Davis and Shaw 2001). Altitudinal distribution of mountain species is already changing due to climate warming (Lenoir et al. 2008). However the rate of climatic change may be too rapid for natural migration to cope with these changes (Aitken et al. 2008; Rice and Emery 2003). Thus, under rapid climate change, phenological plasticity and/or genetic

diversity will certainly play a key role in allowing trees to immediately respond to temperature changes (Chuine and Cour 1999; Kramer 1995). Our results showed that despite the probably intense gene flow between populations due to their proximity (Alberto et al., submitted), considerable differentiations among tree populations can arise for adaptive traits such as phenology and growth due to diversifying selection along the steep environmental gradient. These adaptive mechanisms could allow populations to cope with current climate change.

Acknowledgments

We thank Jean-Marc Louvet, Julien Parmentier and the INRA experimental units of Toulence and Cestas-Pierroton for their assistance in the field. We also thank Annabel Porté for valuable comments on this manuscript. This study was supported by a grant of the Aquitaine region and the Midi-Pyrénées region entitled “Evolution de la Biodiversité des forêts sous l’effet des changements globaux”. Yann Vitasse was supported by a Doctoral fellowship from the French Ministry of Research.

References

- Acevedo-Rodriguez, R., Vargas-Hernandez, J.J., Lopez-Upton, J., and Mendoza, J.V. 2006. Effect of geographic origin and nutrition on shoot phenology of Mexican

- Douglas-Fir (*Pseudotsuga* sp.) seedlings. *Agrociencia* 40(1): 125-137.
- Aitken, S.N., Yeaman, S., Holliday, J.A., Wang, T., and Curtis-McLane, S. 2008. Adaptation, migration or extirpation: climate change outcomes for tree populations. *Evolutionary Applications* 1(1): 95-111.
- Baliuckas, V., and Pliura, A. 2003. Genetic variation and phenotypic plasticity of *Quercus robur* populations and open-pollinated families in Lithuania. *Scand. J. For. Res.* 18(4): 305-319.
- Barnett, P.E., and Farmer, R.E., Jr. 1980. Altitudinal variation in juvenile characteristics of southern Appalachian black cherry (*Prunus serotina* Ehrh.). *Silvae Genet.* 29(3/4): 157-160.
- Brewer, S., Cheddadi, R., de Beaulieu, J.L., and Reille, M. 2002. The spread of deciduous *Quercus* throughout Europe since the last glacial period. *For. Ecol. Manage.* 156(1-3): 27-48.
- Chmura, D.J. 2006. Phenology differs among Norway spruce populations in relation to local variation in altitude of maternal stands in the Beskidy Mountains. *New For.* 32(1): 21-31.
- Chmura, D.J., and Rozkowski, R. 2002. Variability of beech provenances in spring and autumn phenology. *Silvae Genet.* 51(2-3): 123-127.
- Chuine, I., and Cour, P. 1999. Climatic determinants of budburst seasonality in four temperate-zone tree species. *New Phytol.* 143(2): 339-349.
- Coomes, D.A., and Allen, R.B. 2007. Effects of size, competition and altitude on tree growth. *J. Ecol.* 95(5): 1084-1097.
- Davis, M.B., and Shaw, R.G. 2001. Range shifts and adaptive responses to Quaternary climate change. *Science* 292(5517): 673-679.
- Deans, J.D., and Harvey, F.J. 1995. Phenologies of sixteen European provenances of sessile oak growing in Scotland. *Forestry* 68(3): 265-273.
- Ducousso, A., Guyon, J.P., and Kremer, A. 1996. Latitudinal and altitudinal variation of bud burst in western populations of sessile oak (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.). *Ann. Sci. For.* 53(2/3): 775-782.
- Hannerz, M., Ekberg, I., and Norell, L. 2003. Variation in chilling requirements for completing bud rest between provenances of Norway spruce. *Silvae Genet.* 52(3-4): 161-168.
- Hanninen, H., Hakkinen, R., Hari, P., and Koski, V. 1990. Timing of growth cessation in relation to climatic adaptation of northern woody plants. *Tree Physiol.* 6(1): 29-39.
- Howe, G.T., Aitken, S.N., Neale, D.B., Jermstad, K.D., Wheeler, N.C., and Chen, T.H.H. 2003. From genotype to phenotype: unraveling the complexities of cold adaptation in forest trees. *Can. J.*

- Bot. 81(12): 1247-1266.
- IPCC. 2007. Climate Change 2007: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Jensen, J.S., and Hansen, J.K. 2008. Geographical variation in phenology of *Quercus petraea* (Matt.) Liebl and *Quercus robur* L. oak grown in a greenhouse. Scand. J. For. Res. 23(2): 179-188.
- Keskitalo, J., Bergquist, G., Gardestrom, P., and Jansson, S. 2005. A cellular timetable of autumn senescence. Plant Physiol. 139(4): 1635-1648.
- Korner, C. 2007. The use of 'altitude' in ecological research. Trends Ecol. Evol. 22(11): 569-574.
- Korner, C. 2003. Alpine plant life: functional plant ecology of high mountain ecosystems. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, New York.
- Kramer, K. 1995. Phenotypic plasticity of the phenology of seven European tree species in relation to climatic warming. Plant Cell Environ. 18(2): 93-104.
- Kriebel, H.B., Bagley, W.T., Deneke, F.J., Funsch, R.W., Roth, P., Jokela, J.J., Merritt, C., Wright, J.W., and Williams, R.D. 1976. Geographic variation in *Quercus rubra* in north central United States plantations. Silvae Genet. 25(3/4): 118-122.
- Larcher, W. 2003. Physiological Plant Ecology - Ecophysiology and Stress Physiology of Functional Groups. 4th ed. Springer, Germany.
- Lechowicz, M. 1984. Why do temperature deciduous trees leaf out at different times? Adaptation and ecology of forest communities. Am. Nat. 124: 821-842.
- Lee, D.W., O'Keefe, J., Holbrook, N.M., and Feild, T.S. 2003. Pigment dynamics and autumn leaf senescence in a New England deciduous forest, eastern USA. Ecolo. Res. 18(6): 677-694.
- Leinonen, I., and Hanninen, H. 2002. Adaptation of the timing of bud burst of Norway spruce to temperate and boreal climates. Silva Fenn. 36(3): 695-701.
- Lenoir, J., Gegout, J.C., Marquet, P.A., de Ruffray, P., and Brisse, H. 2008. A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century. Science 320(5884): 1768-1771.
- Lim, P.O., Kim, H.J., and Nam, H.G. 2007. Leaf senescence. Annu. Rev. Plant Biol. 58: 115-136.
- Lockhart, J.A. 1983. Optimum growth initiation time for shoot buds of deciduous plants in a temperate climate. Oecologia 60(1): 34-37.
- Lowe, A.J., Boshier, D., Ward, M., Bacles, C.F.E., and Navarro, C. 2005. Genetic resource impacts of habitat loss and

- degradation; reconciling empirical evidence and predicted theory for neotropical trees. *Heredity* 95(4): 255-273.
- Mimura, M., and Aitken, S.N. 2007. Adaptive gradients and isolation-by-distance with postglacial migration in *Picea sitchensis*. *Heredity* 99(2): 224-232.
- Morgenstern, E.K. 1996. *Geographic Variation in Forest Trees: Genetic Basis and Application of Knowledge in Silviculture*. UBC Press, Vancouver.
- Norby, R.J., Hartz-Rubin, J.S., and Verbrugge, M.J. 2003. Phenological responses in maple to experimental atmospheric warming and CO₂ enrichment. *Glob. Change Biol.* 9(12): 1792-1801.
- Ohsawa, T., and Ide, Y. 2008. Global patterns of genetic variation in plant species along vertical and horizontal gradients on mountains. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 17(2): 152-163.
- Oleksyn, J., Modrzyński, J., Tjoelker, M.G., Zytkowski, R., Reich, P.B., and Karolewski, P. 1998. Growth and physiology of *Picea abies* populations from elevational transects: common garden evidence for altitudinal ecotypes and cold adaptation. *Funct. Ecol.* 12(4): 573-590.
- Palmroth, S., Berninger, F., Nikinmaa, E., Lloyd, J., Pulkkinen, P., and Hari, P. 1999. Structural adaptation rather than water conservation was observed in Scots pine over a range of wet to dry climates. *Oecologia* 121(3): 302-309.
- Petit, R.J., Aguinagalde, I., de Beaulieu, J.L., Bittkau, C., Brewer, S., Cheddadi, R., Ennos, R., Fineschi, S., Grivet, D., Lascoux, M., Mohanty, A., Muller-Starck, G.M., Demesure-Musch, B., Palme, A., Martin, J.P., Rendell, S., and Vendramin, G.G. 2003. Glacial refugia: Hotspots but not melting pots of genetic diversity. *Science* 300(5625): 1563-1565.
- Pigliucci, M., Murren, C.J., and Schlichting, C.D. 2006. Phenotypic plasticity and evolution by genetic assimilation. *J. Exp. Biol.* 209(12): 2362-2367.
- Premoli, A.C. 2003. Isozyme polymorphisms provide evidence of clinal variation with elevation in *Nothofagus pumilio*. *J. Hered.* 94(3): 218-226.
- Rehfeldt, G.E. 1993. Genetic-variation in the ponderosae of the southwest. *Am. J. Bot.* 80(3): 330-343.
- Rehfeldt, G.E. 1994. Genetic-structure of western red cedar populations in the interior west. *Can. J. For. Res.* 24(4): 670-680.
- Rehfeldt, G.E., Tchebakova, N.M., Parfenova, Y.I., Wykoff, W.R., Kuzmina, N.A., and Milyutin, L.I. 2002. Intraspecific responses to climate in

- Pinus sylvestris. Glob. Change Biol. 8(9): 912-929.
- Rice, K.J., and Emery, N.C. 2003. Managing microevolution: restoration in the face of global change. Front. Ecol. Environ. 1(9): 469-478.
- Rweyongeza, D.M., Yang, R.C., Dhir, N.K., Barnhardt, L.K., and Hansen, C. 2007. Genetic variation and climatic impacts on survival and growth of white spruce in Alberta, Canada. Silvae Genet. 56(3-4): 117-127.
- Saenz-Romero, C., Guzman-Reyna, R.R., and Rehfeldt, G.E. 2006. Altitudinal genetic variation among Pinus oocarpa populations in Michoacan, Mexico - Implications for seed zoning, conservation, tree breeding and global warming. For. Ecol. Manage. 229(1-3): 340-350.
- Savolainen, O., Pyhajarvi, T., and Knurr, T. 2007. Gene flow and local adaptation in trees. Annu. Rev. Ecol. Evol. S. 38: 595-619.
- Skomarkova, M.V., Vaganov, E.A., Mund, M., Knohl, A., Linke, P., Boerner, A., and Schulze, E.D. 2006. Inter-annual and seasonal variability of radial growth, wood density and carbon isotope ratios in tree rings of beech (Fagus sylvatica) growing in Germany and Italy. Trees-Struct. Funct. 20(5): 571-586.
- Skrøppa, T., and Magnusen, S. 1993. Provenance variation in shoot growth components of Norway spruce. Silvae Genet. 42(2-3): 111-120.
- Spitze, K. 1993. population-structure in daphnia-obtusa - quantitative genetic and allozymic variation. Genetics 135(2): 367-374.
- Thomas, C.D., Franco, A.M.A., and Hill, J.K. 2006. Range retractions and extinction in the face of climate warming. Trends Ecol. Evol. 21(8): 415-416.
- Visser, M.E., and Holleman, L.J.M. 2001. Warmer springs disrupt the synchrony of oak and winter moth phenology. Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences 268(1464): 289-294.
- Vitasse, Y., Delzon, S., Dufrêne, E., Pontailier, J.Y., Louvet, J.M., Kremer, A., and Michalet, R. Leaf phenology sensitivity to temperature in European trees: do within-species populations exhibit similar responses? Agric. For. Meteorol. In press.
- vonWuehlisch, G., Krusche, D., and Muhs, H.J. 1995. Variation in temperature sum requirement for flushing of beech provenances. Silvae Genet. 44(5-6): 343-346.
- White, M.A., and Nemani, A.R. 2003. Canopy duration has little influence on annual carbon storage in the deciduous broad leaf forest. Glob. Change Biol. 9(7): 967-972.

- Worrall, J. 1983. Temperature - bud-burst relationships in amabilis and subalpine fir provenance tests replicated at different elevations. *Silvae Genet.* 32(5/6): 203-209.
- Young, A., Boyle, T., and Brown, T. 1996. The population genetic consequences of habitat fragmentation for plants. *Trends Ecol. Evol.* 11(10): 413-418.

Phenological plasticity of oak and beech seedlings along an altitudinal gradient

Yann Vitasse¹, Caroline C. Bresson¹, Antoine Kremer², Richard Michalet^{1,3} and Sylvain Delzon¹

¹Université de Bordeaux, UMR 1202 BIOGECO, Av. des Facultés, 33405 Talence, France

²INRA, UMR 1202 BIOGECO, 69 route d’Arcachon, 33612 Cestas, France

³Department of Biological Sciences, Northern Arizona University, P.O. Box 5640, Flagstaff, AZ 86011-5640, U.S.A

Summary

1. Under current climate change, research on inherent adaptive capacities of organisms is crucial to assess future evolutionary changes of natural populations. Since some reactions to environmental changes are likely adaptive, these plastic responses could enhance capacity of populations to face with climate change.

2. The aim of the present study was to assess plasticity of leaf phenology to temperature for two tree species (*Fagus sylvatica* and *Quercus petraea*) and examine the response of populations to climatic transfer. We set up five provenance trials along an altitudinal gradient (from 100 to 1600 m asl) using three provenances from different altitudes (400, 800 and 1200 m). Leaf unfolding in spring and leaf senescence in autumn were monitored on transplanted seedlings during two years.

3. Overall, a high level of phenological plasticity was found for both species. We evidenced that reaction norms of flushing timing to temperature followed linear clinal trends for both species with an average shift of 5.7 days per degree increase. Timing of leaf senescence exhibited hyperbolic trends for beech and no or slight trends for oak. Consequently, growing season length of both species increased with increasing temperature until a plateau at lower altitudes. Furthermore, within species, there was no difference in magnitude of phenological plasticity among populations neither for flushing, nor for senescence. Regarding growing season length, we highlighted here that populations tend to occupy suboptimal environments. All populations inhabit climates colder than their optimum, except the population of beech inhabiting the warmest area (low elevation) which is already above its optimal temperature for leaf phenology.

4. *Synthesis.* In conclusion, response to climate warming could be positive for all populations of the two species over the altitudinal gradients but negative for the lowest, especially for beech. for beech at low altitudes.

Keywords: altitudinal gradient, *Fagus sylvatica*, *Quercus petraea*, growth, phenology phenotypic plasticity.

Introduction

During the postglacial period, species populations responded to the global warming by a migration toward North latitudes or high altitudes resulting in local extirpation and modifications in species distribution area (Davis and Shaw, 2001, Petit et al., 2003). Indeed, based on pollen records (Brewer et al., 2002, Magri et al., 2006), chloroplast DNA analyses (Petit et al. 2002) and field observations (Walther et al. 2002) studies of range shifts emphasized that species migration is highly correlated with global climatic cycles (Davis and Shaw 2001, Cheddadi et al. 2005). Under current climate warming, migrations have been reported over the last decades (Bertin, 2008, Parmesan and Yohe, 2003). Nevertheless, some authors stated that the current rate of global warming may be too rapid for natural migration to track these changes (Rice and Emery, 2003, Aitken et al., 2008). Recent observations of population extinctions seem to have been driven by current climate warming (Foden et al., 2007, Lavergne et al., 2006, Lavergne et al., 2005). Population extinctions are not yet observed on tree populations in temperate climate suggesting that their inherent adaptive capacities were sufficient to cope with recent climate change. However, our knowledge about the inherent adaptive capacity of trees is still scarce (Lindner *et al.*, 2009).

Non neutral genetic diversity and phenotypic plasticity are the two key processes that allow plant survival and development in different environments (Palmroth et al., 1999, Pigliucci et al., 2006). First, a high genetic diversity among and within populations would improve opportunities of rapid adaptation to a new environment (Eriksson et al., 2006, Hamrick, 2004). Rapid adaptations among populations are supported by results of provenance trials showing clinal variation in adaptive traits according to climate of provenances (Howe et al., 2003, Morgenstern, 1996, VitasseDelzonBresson et al., 2009). However, adaptation may be most restricted at the rear edge of range shifts, where populations are deprived of gene flow from “preadapted” populations. Furthermore, the evolutionary response can be slowed by limited seed dispersal. Thus, microevolution at rates sufficient to match climate change is not guaranteed, especially for these marginal populations (Savolainen *et al.*, 2004). Indeed, these populations are more prone to extinction than populations located in the middle of distribution ranges, as they use to live in less favourable habitats and at lower and more variable densities (Vucetich and Waite, 2003, Davis and Shaw, 2001, Jump and Penuelas, 2005). In particular, rear edge populations residing at the current low-latitude margins of species distribution ranges will need to face up to heat, drought

stress and genetic drift (Hampe and Petit, 2005). Second, short-term phenotypic plasticity is one of the most significant ways in which plants can react and cope with rapid environmental change (Sultan, 1995, Debat and David, 2001, Pigliucci et al., 2006, Sultan, 2004, Ghalambor et al., 2007, Valladares et al., 2006). At populations scale, low phenotypic plasticity in crucial characters for fitness might involve a high probability of extinction (Rehfeldt *et al.*, 2001). However, little is known about the plasticity of many key plants, particularly of those of great longevity such as trees which will be exposed to a gradual change of climate condition during their life times (Rehfeldt et al., 2001, Valladares et al., 2005). Since species are not equally sensitive to environmental changes, it is expected that climate warming can have greater and more complex effects on plant communities than on individual species (Niinemets and Valladares, 2006). In the context of global warming, tree species with a high inherent adaptive capacity due to large genetic diversity or phenotypic plasticity among and within populations may likely cope with rapid climate change and outperform other species. Therefore, to assess population responses to climate change, it is important to quantify both its magnitude of plasticity and its speed of genetic evolution, especially at the rear edge of distribution ranges.

Phenotypic plasticity to temperature significantly influences species distribution areas (Francis and Currie, 2003) and some traits with a high significance for tree fitness, such as phenology, growth and frost resistance, seem largely implicated in these distribution patterns. In particular, it has been shown that phenology is a major determinant of tree species range (Chaine and Beaubien, 2001). To assess phenotypic plasticity of these functional traits along environmental gradients, we need to obtain reaction norms through the use of provenance tests repeated in various environments. These reciprocal transplant experiments (RTEs) consist to transplant each population in all native environments. At the population scale, these experiments are also relevant to characterize local adaptation or to estimate the optimum of the population by comparing trait values in the native climate and other environments (Rehfeldt et al., 2002, Kawecki and Ebert, 2004, Savolainen et al., 2007). This “home vs away” approach is particularly interesting for implications under current global warming (Savolainen *et al.*, 2007). Some studies showed that tree populations are not always growing in their optimum climate and could already be better adapted to a future warmer climate (Rehfeldt *et al.*, 2002). However, RTEs are still poorly investigated on trees and it is essential to improve knowledge about the plasticity of

some crucial characters implicated in tree fitness.

Here, through RTE along an altitudinal gradient in Pyrénées Mountains, we assessed plasticity of leaf phenology of two dominant European tree species also largely used for timber industry, sessile oak (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.). Moreover, forests in the Pyrénées Mountains are located in one of the southernmost distribution range-edges of these two species where the expected impact of climate change could be the strongest (Hampe and Petit, 2005). The aim of this study was (i) to characterize reaction norms of phenological traits for populations originating from different elevations planting across an altitudinal gradient, (ii) to test if these populations exhibit different patterns or levels of plasticity, (iii) to examine if these populations were currently located in their optimum climate according to their growing season length.

Material and Methods

Studied species

Based on their large distribution in Europe, we selected two broadleaf species occurring over a broad altitude range in the Pyrénées Mountains: sessile oak (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) and european beech (*Fagus sylvatica* L.). In addition, Vitasse et

al. (2009) have shown that adult trees of these two species have different phenology sensitivity to temperature. Oak presents a high sensitivity in flushing and senescence timings whereas beech exhibits a low sensitivity in flushing but a high sensitivity in senescence timing. Thus, along altitudinal gradients, adult sessile oak exhibits a longer growing season length than adult beech at low altitude but a shorter one at high altitude.

Planting sites

We established five common gardens at different elevations: 131 m, 488 m, 833 m, 1190 m, and 1533 m in the Gave valley in Pyrénées mountains (south-western France). This region is characterized by a temperate oceanic climate with mean annual precipitation of 1079 mm (1946-2001) at low elevation (Tarbes, 43°11'N, 00°00'W, 360 m ASL, Météo France). The planting sites have always been chosen on north-facing slope and in open areas near a beech forest. Locations and environmental conditions of planting sites are described in Table 1. In all sites, soils are deep and well-drained soils with a silty surface texture. In each planting site, the soil was tilled in September 2006 prior to planting. Two weeks before tilling, we also applied an herbicide to remove existing weeds.

Provenance origins and design

To set up the reciprocal transplant experiment, we used three provenances of beech and oak originating from 400 m, 800 m and 1200 m (± 50 m) of elevation in the Gave valley (Table 2). In November 2006, 2 or 3 year-old seedlings of each provenance were transplanted within four days in the five planting sites. Each common garden was divided into four blocks in open areas, with four seedlings from each provenance assigned to each block, for a total of 96 seedlings per garden (2 species * 3 populations * 16 replicates). Seedlings were transplanted in each block with a systematic design at a spacing of 50 cm within and between rows. In order to minimize the impact of transplantation, the seedling roots were covered with nutritional and protective gel before the plantation. Seedlings were watered at planting date, and then received only ambient rainfall. Thereafter, pesticide treatment was sprayed in spring 2007 and 2008 and molluscicide was applied to prevent slug damages. A fence was installed to prevent herbivorous damages.

Survival rate was homogeneous across the five plantation sites with overall at 62% and 81% after the second growing season for oak and beech, respectively. Phenological observations were therefore monitored on 149 and 194 seedlings of oak and beech, respectively.

Meteorological measurements

Air temperature and relative humidity were recorded every hour in each planting site (2006-2008) and provenance sites (2005-2008), using data loggers (HOBO Pro RH/Temp, Onset Computer Corporation, Bourne, MA 02532). Sensors were settled 1.5 m-high above the ground using a pole located. Sensors were protected by a white plastic shelter to prevent any exposure to rain or to direct sunlight. Meteorological data of planting and provenance sites are summarized in Table 1 and Table 2, respectively. Average annual temperatures decreased linearly with elevation: temperature lapse rate was about 0.42°C for every 100 m increase in elevation (average from 2007 to 2008). Therefore, the altitudinal gradient provided contrasted climate among planting sites (amplitude of 6.3°C and 7.7°C in fall and spring, respectively). Furthermore, we calculated air vapour pressure deficit (VPD, kPa) and mean of the ten highest daily VPD values recorded in August were reported in Table 1. At low elevation, values of VPD were particularly high in comparison to the other planting sites (more than 4.4 kPa). Additionnally, they were overall higher in 2008 than in 2007 (3.18 kPa and 1.71 kPa, respectively).

Table 1. Localization and climate of the five transplantaion sites in the Pyrénées Mountains.

Altitude, is the exact elevation above see level (m); T_a is the mean annual temperature (°C); $T_{3.5}$ is the mean temperature from 1 March to 31 May; T_{9-11} is the mean temperature from 1 September to 30 November; VPD_{max8} is the average of the first ten maximum daily of air vapour pressure deficit (kPa) from August

Site	Altitude	Latitude	Longitude	Slope aspect	2007				2008			
					T_a	$T_{3.5}$	T_{9-11}	VPD_{max8}	T_a	$T_{3.5}$	T_{9-11}	VPD_{max8}
Laveyron	131	N 43°45'	W 00°13'	flat	12.6	13.0	11.4	4.44	12.7	12.2	12.1	5.59
Ourdes	488	N 43°05'	W 00°05'	north	11.0	10.8	10.3	2.07	11.0	10.3	10.6	1.22
Arras-Sireix	833	N 42°58'	W 00°08'	north	9.6	9.3	8.5	2.26	9.5	8.5	8.8	1.36
Haugarou	1190	N 43°00'	W 00°12'	north	7.6	7.1	7.0	3.69	7.4	6.2	6.9	2.75
Lienz	1533	N 42°53'	E 00°04'	north	6.1	5.3	5.6	2.73	5.8	4.5	5.4	2.21

Table 2. Localization and climate of the three provenances of beech and oak using for transplant experiments.

Altitude, is the exact elevation above see level (m); T_a is the mean annual temperature (°C) calculated on three years (2005-2006-2007)

<i>Fagus sylvatica</i>					<i>Quercus petraea</i>				
Altitude	Exact altitude	Latitude	Longitude	Slope aspect	T_a	Exact altitude	Latitude	Longitude	Slope aspect
400	488	N 43°05'	W 00°05'	north	11.4	427	N 43°08'	W 00°00'	south
800	773	N 42°55'	W 00°02'	north	10.3	803	N 42°55'	W 00°02'	south
1200	1190	N 43°00'	W 00°12'	north	7.8	1235	N 42°47'	E 00°02'	south

Phenological observations

The timings of flushing and leaf senescence were monitored from spring 2007 to fall 2008 (two years) by only two operators. We examined each seedling every ten days from March to May for bud development and from September to December for leaf senescence. In spring, we recorded the development stage of the apical buds from bud dormancy to leaf unfolding, using a 4 or 5 intermediate grading scale for beech and oak, respectively (see methods in Vitasse et al. 2009a). We considered that leaf unfolding date was reached for one seedling when apical buds had reached the criterion “At least one leaf unfolding”. In spring 2007 and 2008, some apical buds were damaged by phytophagous insects and damaged seedlings were removed before analyses. In fall, we considered that senescence date was reached in one seedling when 50 % of its leaves were not functional, *i.e.* either coloured or fallen following the method provided in Vitasse et al. (In press). Then, for each seedling, the dates of leaf unfolding and senescence were estimated by linear interpolation between two consecutive observations. The averages of flushing and senescence dates were calculated for each provenance per block and site as the average of the estimated dates for all the individuals of a same provenance. Finally, the average dates of flushing and senescence for each provenance at each planting site were

calculated as the average date estimated of the four blocks. Growing season length was obtained by computing the difference between the senescence and the flushing date of each individual and the mean was calculated for each provenance per block and site.

Statistical and data analysis

An analysis of variance was made using the GLM procedure with the RANDOM statement (SAS Institute Inc. 2004) considering the five plantation sites together. Before performing the analysis of variance, phenological data were examined and found to conform to the homogeneity of variance and normal distribution assumptions. The statistical model which treats sites and provenances as random effect was

$$Y_{ijk} = \mu + S_i + P_j + (SP)_{ij} + B(S)_{ik} + \varepsilon_{ijk}$$

where Y_{ijk} is the mean of the analysed characters from provenance j in block k at site i , μ is the overall experimental mean, S_i the effect attributable to the i th site, P_j the effect attributable to the j th provenance, $(SP)_{ij}$ the interaction of site with provenance, $B(S)_{ik}$ the fixed effect to the k th block nested in the i th site and ε_{ijk} the residual variation not accounted for by the preceding terms.

Through this paper, we are considering plasticity at the population level, as an average across individuals from each

population (Richards et al., 2006, Valladares et al., 2006) rather than in strict sense, of at the genotype level. Since each planting site represented a different environment (different altitude), a significant main effect of altitude indicates plasticity for that trait. A significant interaction between altitude and provenance indicates that the magnitude of the plastic response is dependent on the altitude of the provenance origin.

The relationship between phenological traits and altitude or climate of the planting sites was assessed with linear regressions and quadratic functions (Equation 3). Linear regressions were rejected if the probability of statistical significance (p) was > 0.05 , whereas quadratic functions were rejected if p was > 0.25 (according to Rehfeldt *et al.* 2002).

$$Y_{ij} = \beta_0 + \beta_1 C_i + \beta_2 C^2 + \varepsilon_{ij}$$

where Y is the estimated phenological dates or growing season length, β_0 , β_1 and β_2 are regression coefficients, and C is altitude or temperature variables at planting site i and ε_{ij} the error. Several temperature variables were tested to explain phenological variations: mean annual temperature, mean spring temperature and degree-days $> 5^\circ\text{C}$ calculated from 1 March to 31 May, mean fall temperature and degree-days $< 0^\circ\text{C}$ calculated from 1 September to 30 November. Consistently to the study of Vitasse *et al.* (2009), we found that mean

annual temperature was the most effective variable for explaining the growing season length and mean spring and mean fall temperature for explaining the date of flushing and leaf senescence, respectively. We therefore used these three variables throughout the paper.

We calculated the difference between the temperature where the tested populations currently live (T_{prov}) and the estimated optimal temperature (T_{opt}) as follows:

$$\Delta T = T_{\text{prov}} - T_{\text{opt}}$$

T_{prov} corresponds to the mean annual temperature (2005-2007) of provenance sites. T_{opt} corresponds to the temperature which predicted the longest growing season (minimum derivative of the curve for the each population, Fig. 1).

A covariance analysis was used to compare slopes of the linear regression between flushing timing and spring temperature. All the analyses were performed using the SAS software package (SAS Institute Inc. 2004).

Results

Leaf unfolding

We found a strong significant effect of altitude on flushing timing in 2007 and 2008 for both species, amounting to more than 76% of the total variance (Table 3). Timing of leaf unfolding differed among provenances for beech both in 2007 and

2008, with the provenance originating from 1200 m flushing earlier than the two other ones whatever the elevation of the planting site (Fig.1). In opposition, no provenance effect was found for oak. For beech, a weakly significant interaction between provenance and altitude have found only in 2007, amounting to 2.5% of the total variance (Table 3).

Mean leaf unfolding timing occurred around the day 125 (5 May) and the day 130 (10 May) for beech and oak, respectively. According to temperature, reaction norms were linear ($R^2 > 0.80$, $p < 0.0003$) but the magnitude of phenological plasticity was slightly higher for oak than for beech, from $-5.7 (\pm 0.8 \text{ SD}) \text{ days.degree}^{-1}$ to $-6.3 (\pm 0.5) \text{ days.degree}^{-1}$ and from $4.9 (\pm 0.6) \text{ days.degree}^{-1}$ to $5.8 (\pm 0.6) \text{ days.degree}^{-1}$, respectively (Fig. 1). At low elevation (100 m), seedlings of the two species flushed at the same date, about the day 110 (20 April), whereas at high elevation (1600 m), seedlings flushed about the days 148 (28 May) and 155 (4 June) for beech and oak, respectively (Fig. 1). For both species, no difference in slopes ($P > 0.05$) between leaf unfolding and spring temperatures were found among the three provenances when the phenological measurements of the two years were pooled (Fig. 1).

Leaf senescence

For beech, we found a significant effect of altitude on leaf senescence timing for both years (explaining 20% and 28% of total variance in 2007 and 2008, respectively), whereas only a slight effect was detected for oak in 2008 (8.5%, Table 3). Finally, for both species, timing of leaf senescence did not vary among provenances and we found no significant interaction between provenance and altitude (Table 3).

Mean senescence timing occurred later for oak than for beech, around the day 303 (30 October) and the day 285 (12 October) respectively. The clinal trend can be described by a quadratic regression model for the three beech provenances. Latest senescence occurred at mid-temperature gradient *i.e.* at 800 m of elevation. Hyperbolic responses to temperature were similar between beech provenances. It is worthwhile to note that in 2008, and to a lesser extent in 2007, leaf senescence of beech occurred the earliest both in the coldest plantation (at 1600 m of elevation) and the warmest plantation (at 100 m of elevation). The same hyperbolic trend was found for the oak population originating from 1200 m of elevation and no significant trends were observed for the two other provenances.

Table 3. Analysis of variance of leaf unfolding dates (LU) and leaf senescence dates (LS) of oak and beech seedlings.
VC, Ratio (in %) of variance component of each random effect to total variance estimated; F, Fisher value; *, $P < 0.05$; **, $P < 0.01$; ***, $P < 0.001$; ns, non significant

	<i>Fagus sylvatica</i>						<i>Quercus petraea</i>					
	LU ₂₀₀₇			LS ₂₀₀₇			LU ₂₀₀₇			LS ₂₀₀₇		
	VC	F		VC	F		VC	F		VC	F	
Altitude	77.5	70***	85	285***	19.6	5.7*	81.1	133***	76.3	5.2	1.8 ^{ns}	9.7**
Provenance	2.4	5.6*	3.5	23.9***	0	0.5 ^{ns}	0	0.02 ^{ns}	0.2	3.6	2.8 ^{ns}	3.6 ^{ns}
Plot	-	3.7***	-	5.3***	-	1.5 ^{ns}	-	2.4**	-	-	2.3*	8.5***
Provenance x Altitude	1.1	2.5*	0.03	0.9 ^{ns}	3.3	1.6 ^{ns}	0	1.3 ^{ns}	2.3	6.3	1.6 ^{ns}	0.4 ^{ns}

Growing season length

We found a significant effect of altitude on growing season length in 2007 explaining 78% and 63% of total variance for beech and oak, respectively (Table 4). In 2008, this altitude effect was also significant but explained less variability than in 2007 (48% and 27% of total variance for beech and oak, respectively). For both species, season length did not differ among provenances and we found no significant interaction between provenance and altitude (Table 4).

The length of the growing season increased with decreasing altitude for both species but was lower for beech than for oak

whatever elevation (Fig. 1): at high elevation, growing season length was about 129 and 150 days for beech and oak, respectively, whereas at low elevation this period represented 172 and 192 days, respectively (average of the two years at 1600 m of elevation). For the two species, we found that optimum values of growing season length were reached from 10°C to 13°C (Fig. 1). Consequently, for both species the difference between current temperature of provenance site and these optimum values was strongly negative for populations from 800 m and 1200 m ($\Delta T < -1^\circ\text{C}$) whereas this difference tend to be null for the populations from 400 m (Fig. 2).

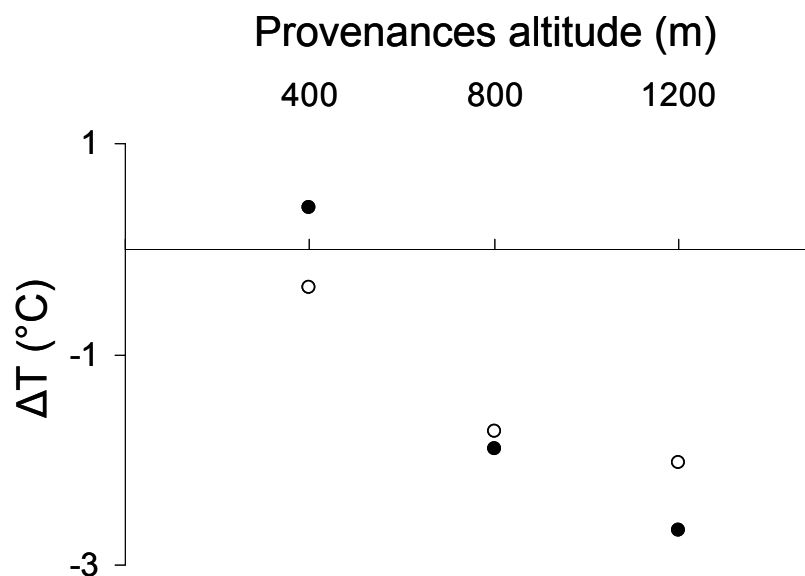


Fig. 2. Temperature differences between provenance site and optimal temperature for growing season length (ΔT , °C) for each provenance of both species.

Annual temperature was used for the ΔT calculation. Dark circles correspond to beech populations and open circles to oak populations.

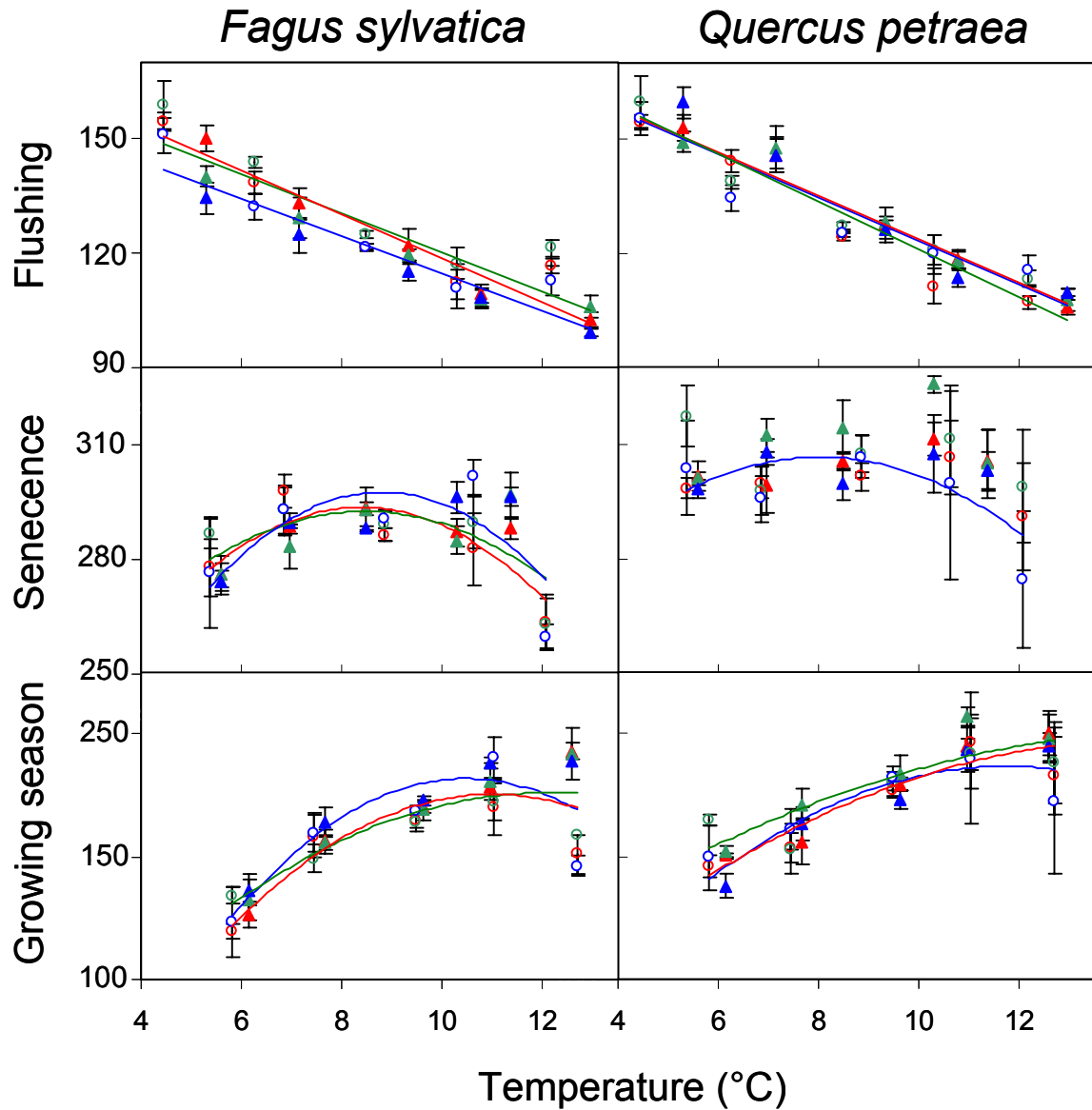


Fig. 1. Dates of flushing, leaf senescence (DOY, Day Of the Year) and growing season length (day number) for the three populations studied for each species according to temperature variables of plantation sites. Mean spring, fall and annual temperature were used for flushing, senescence and growing season, respectively. The colours correspond to the seedling provenance: red, provenance from 400 m, green, 800 m and blue, 1200 m. Full triangles and open circles represent the phenological observations in 2007 and 2008, respectively.

Discussion

The altitudinal gradient used here provided a large temperature range in spite of planting sites proximity. This gradient is therefore particularly valuable for assessing the populations' response to climate change by quantifying the magnitude of population plasticity for phenological traits and growth. Reaction norms to temperature for phenological traits reveal strong magnitudes and differences among species but not among populations within species. Finally, for oak, all populations tend to inhabit climates colder than their optimum of growing season length, whereas for beech, populations inhabiting the warmest area (low elevation) already endure climates warmer than their phenological optimum.

1. Shape and level of phenotypic plasticity

For leaf flushing timing, the level of plasticity was high for the two species following linear clinal trends with an advance of about 5.3 and 6.0 days per degree increasing for beech and oak, respectively. Plasticity magnitude of leaf unfolding dates is known to be high in trees but very species-specific (Kramer, 1995, Menzel, 1997, Worrall, 1983). However, adult beech trees have been shown to exhibit a low plasticity from year to year with phenological shift from -2.0 to -2.5 days.degree⁻¹ (Kramer, 1995, Menzel et al., 2001, Vitasse et al., 2009). The magnitude of plasticity found here for beech seedlings is therefore higher

than previously phenotypic variability observed for adult trees. Vitasse et al. (2009a) detected a genetic differentiation among beech populations along the altitudinal gradient using a provenance trial: populations from high elevation tend to flush earlier than those from low elevation. This present study confirms that provenance from the highest elevation (1200 m) tend to flush earlier than those from lower elevation. However, this differentiation follows the opposite cline than in natural conditions and may therefore minimize phenological variations expected from reaction norms. Nevertheless, genetic differentiation seems very low in comparison of phenological plasticity and can not solely explain the weak altitudinal pattern found for adult trees. Furthermore, reaction norms were assessed at the seedling stage and level of plasticity at this stage, may significantly differ from adult trees. Indeed, we do not know the history of seedlings recruitment and it is possible that for beech provenances, the natural selection favoured individuals having a great plasticity due to current unstable environment.

In contrast, the phenological response to temperature found for oak seedlings was comparable to phenological shifts recorded for adult trees from year to year or along altitudinal gradients (Vitasse et al., 2009). Very few studies have quantified phenological plasticity along altitudinal

gradient. Nevertheless, Worrall (1983) found with a similar experiment a linear reaction norm of flushing timing for populations of *Abies amabilis* and *Abies lasiocarpa* of about $8.3 \text{ days} \cdot \text{degree}^{-1}$.

It is generally assumed that increases in temperature lead to delay leaf senescence (Matsumoto et al., 2003, Migliavacca et al., 2008, Richardson et al., 2006, Norby et al., 2003, Delpierre et al., 2009). A previous study carried out along the same altitudinal gradient in natural conditions showed that European beech and sessile oak populations exhibited linear clinal variation, with senescence occurring earlier at the highest elevations (Vitasse et al., In Press). Our results showed here at the seedling stage that reaction norms of senescence timing present a hyperbolic pattern across the temperature range, in particular for beech. This trend could be the result of an earlier senescence at high elevation due to cold temperature in agreement with previous study (Estrella and Menzel, 2006, Migliavacca et al., 2008). However, the earlier senescence observed at low elevation for beech could be due to the higher air vapour pressure deficit measured at this site. Indeed, air or soil drought could prematurely trigger leaf discolouration and leaf fall (Breda et al., 2006), and in particular for VPD-sensitive species at seedling stage such as beech (Lendzion and Leuschner, 2008). This earlier senescence was only observed for beech seedlings (not

adult), as they would be more vulnerable to withstand water stress due to their weak rooting. In contrast, oak seedlings seems to have been less affected by high VPD, although the high variability of senescence timing observed in 2008 at low elevations could also be explained by air drought triggering an abnormal early senescence for some individuals.

Finally, for all the populations of both species, the growing season lengthened with increasing temperature up to a threshold at low- to mid-elevation. This stabilisation is likely the result of earlier senescence due to drought effect at low elevation, in particular for beech. Indeed, at low elevation the length of the growing season was about 191 and 197 days in 2007 for beech and oak respectively and only 152 and 181 days in 2008 due to the exceptionally early senescence (before 20 September). It is well known that phenological events affect tree growth: growing season length is linked to carbon assimilation in deciduous forests (Churkina et al., 2005). Indeed, early flushing has been related to longer carbon uptake period and to increasing net carbon annual flux (Delpierre et al., In Press). Conversely, senescence timing modulate to a lesser extent carbon assimilation, but this event may affect growth because it is associated with nutrient remobilization, especially nitrogen and photosynthates storage (Lim et al., 2007,

Keskitalo et al., 2005, Norby et al., 2003).

2. Comparison of reaction norms within and between species

Our results showed that populations growing at different elevations had similar phenological response to temperature. Indeed, we found no consistent difference in phenological plasticity between provenances neither for flushing nor for senescence events. As provenances were markedly invariant in their response to environmental variation along the altitudinal gradient, we suggest that the current response may be fixed within species. Therefore, climate change might affect to the same extent phenology of populations growing in different climates (Vitasse et al., In press, Chuine et al., 2000, Berg et al., 2005). More data collected at larger scale along geographical gradient are needed to confirm these trends. Our results are in agreement with Berg et al. (2005) which found no evidence that central or marginal populations of *Carlina vulgaris* differ in overall plasticity (Berg *et al.*, 2005). They also contradict the hypothesis suggesting that plasticity may differ in strength or pattern among populations from different climates due to adaptations to different habitat conditions (Sultan, 1995, Baliuckas and Pliura, 2003). However, the absence of differences in the phenotypic plasticity among populations found in our study could be the result of the restricted design in term

of the population number or individuals within populations. At the species level, differences in phenotypic plasticity between oak and beech are likely to be particularly important in mediating responses to climate change. Indeed, the competitive balance could shift in response to different changes of phenotypic plasticity depending on species.

3. Possible impact of climate change on population fitness

Phenotypic plasticity of traits implicated in fitness could play a considerable role allowing tree population to cope with climatic warming (Ghalambor et al., 2007, Pigliucci et al., 2006, Matyas, 1993). Leaf phenology is particularly relevant to assess fitness due to its strong relationship with growth rate (Churkina *et al.*, 2005).

In agreement with other studies, our result demonstrated that natural populations tend to occupy suboptimal environment (Rehfeldt et al., 2002, Schmidting, 1993, Rehfeldt et al., 1999). Our results showed, for beech, that climate change could reduce population fitness at low elevation by shortening the period of growing season mainly due to an earlier leaf fall, whereas it could increase population fitness at high elevation by increasing growing season length and consequently their growth rate. This study is therefore in line with previous studies showing that climate change could

drive climate toward populations optimal values at high elevation (Persson, 1998, Rweyongeza et al., 2007) and negatively affect fitness in southern parts of the range and at low elevation (Rehfeldt et al., 2002, Rehfeldt et al., 1999). Nevertheless, species response to climate change depends not only on the inherent adaptive capacities of individual species, but also on responses of other competing species at the community level (Brooker, 2006).

Our study highlights that tree species have a high level of plasticity for phenological traits that could allow populations to immediately respond to new conditions. However, a recent study suggest that this level of plasticity could be insufficient to adjust to expected climate change (Morin *et al.*, 2009). Indeed, climate warming may increase the relative importance of chilling temperature in the timing of tree flushing in the next decades which could alter the reaction norms to temperature found in the present study.

Acknowledgements

We are grateful to the ONF (Office National des Forêts) officers of the Gave valley in Pyrénées Mountains. We also thank Jean-Marc Louvet, Henri Bignalet and the INRA experimental units of Cestas-Pierroton for their assistance in the field. This study was supported by a grant of the Aquitaine region and the Midi-Pyrénées region entitled “Evolution de la Biodiversité

des forêts sous l’effet des changements globaux”. Yann Vitasse was supported by a Doctoral fellowship from the French Ministry of Research and Caroline Bresson was supported by an ONF-Region Aquitaine Doctoral Fellowship.

References

- Aitken, S. N., Yeaman, S., Holliday, J. A., Wang, T. & Curtis-McLane, S. (2008) Adaptation, migration or extirpation: climate change outcomes for tree populations. *Evolutionary Applications*, **1**, 95-111.
- Baliuckas, V. & Pliura, A. (2003) Genetic variation and phenotypic plasticity of *Quercus robur* populations and open-pollinated families in Lithuania. *Scandinavian Journal of Forest Research*, **18**, 305-319.
- Berg, H., Becker, U. & Matthies, D. (2005) Phenotypic plasticity in *Carlina vulgaris*: effects of geographical origin, population size, and population isolation. *Oecologia*, **143**, 220-231.
- Bertin, R. I. (2008) Plant phenology and distribution in relation to recent climate change. *Journal of the Torrey Botanical Society*, **135**, 126-146.
- Breda, N., Huc, R., Granier, A. & Dreyer, E. (2006) Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. *Annals of Forest Science*, **63**, 625-644.

- Brewer, S., Cheddadi, R., de Beaulieu, J. L. & Reille, M. (2002) The spread of deciduous Quercus throughout Europe since the last glacial period. *Forest Ecology and Management*, **156**, 27-48.
- Brooker, R. W. (2006) Plant-plant interactions and environmental change. *New Phytologist*, **171**, 271-284.
- Chuine, I. & Beaubien, E. G. (2001) Phenology is a major determinant of tree species range. *Ecology Letters*, **4**, 500-510.
- Chuine, I., Belmonte, J. & Mignot, A. (2000) A modelling analysis of the genetic variation of phenology between tree populations. *Journal of Ecology* **88**, 561-570.
- Churkina, G., Schimel, D., Braswell, B. H. & Xiao, X. M. (2005) Spatial analysis of growing season length control over net ecosystem exchange. *Global Change Biology*, **11**, 1777-1787.
- Davis, M. B. & Shaw, R. G. (2001) Range shifts and adaptive responses to Quaternary climate change. *Science*, **292**, 673-679.
- Debat, V. & David, P. (2001) Mapping phenotypes: canalization, plasticity and developmental stability. *Trends in Ecology & Evolution*, **16**, 555-561.
- Delpierre, N., Dufrêne, E., Soudani, K., Ulrich, E., Cecchini, S., Boé, J. & François, C. (2009) Modelling interannual and spatial variability of leaf senescence for three deciduous tree species in France. *Agricultural and Forest Meteorology*, **149**, 938-948.
- Delpierre, N., K., S., François, C., köstner, B., Pontailier, J. Y., Nikinmaa, E., Misson, I., Aubinet, M., Bernhofer, C., Granier, A., Grünwald, T., Heinesch, B., Longdoz, B., Ourcival, J.-M., Rambal, S., Vesala, T. & Dufrêne, E. (In Press) Exceptional carbon uptake in European forests during the warm spring of 2007: a data-model analysis (p). *Global Change Biology*, **In Press**.
- Eriksson, E., Ekberg, I. & D., C. (2006) *An introduction to Forest Genetics*. Uppsala, Sweden.
- Estrella, N. & Menzel, A. (2006) Responses of leaf colouring in four deciduous tree species to climate and weather in Germany. *Climate Research*, **32**, 253-267.
- Foden, W., Midgley, G. F., Hughes, G., Bond, W. J., Thuiller, W., Hoffman, M. T., Kaleme, P., Underhill, L. G., Rebelo, A. & Hannah, L. (2007) A changing climate is eroding the geographical range of the Namib Desert tree Aloe through population declines and dispersal lags. *Diversity and Distributions*, **13**, 645-653.
- Francis, A. P. & Currie, D. J. (2003) A globally consistent richness-climate relationship for angiosperms. *American Naturalist*, **161**, 523-536.
- Ghalambor, C. K., McKay, J. K., Carroll, S.

- P. & Reznick, D. N. (2007) Adaptive versus non-adaptive phenotypic plasticity and the potential for contemporary adaptation in new environments. *Functional Ecology*, **21**, 394-407.
- Hampe, A. & Petit, R. J. (2005) Conserving biodiversity under climate change: the rear edge matters. *Ecology Letters*, **8**, 461-467.
- Hamrick, J. L. (2004) Response of forest trees to global environmental changes. *Forest Ecology and Management*, **197**, 323-335.
- Howe, G. T., Aitken, S. N., Neale, D. B., Jermstad, K. D., Wheeler, N. C. & Chen, T. H. H. (2003) From genotype to phenotype: unraveling the complexities of cold adaptation in forest trees. *Canadian Journal of Botany-Revue Canadienne De Botanique*, **81**, 1247-1266.
- Jump, A. S. & Penuelas, J. (2005) Running to stand still: adaptation and the response of plants to rapid climate change. *Ecology Letters*, **8**, 1010-1020.
- Kawecki, T. J. & Ebert, D. (2004) Conceptual issues in local adaptation. *Ecology Letters*, **7**, 1225-1241.
- Keskitalo, J., Bergquist, G., Gardestrom, P. & Jansson, S. (2005) A cellular timetable of autumn senescence. *Plant Physiology*, **139**, 1635-1648.
- Kramer, K. (1995) Phenotypic plasticity of the phenology of seven European tree species in relation to climatic warming. *Plant, Cell and Environment*, **18**, 93-104.
- Lavergne, S., Molina, J. & Debussche, M. (2006) Fingerprints of environmental change on the rare Mediterranean flora: a 115-year study. *Global Change Biology*, **12**, 1466-1478.
- Lavergne, S., Thuiller, W., Molina, J. & Debussche, M. (2005) Environmental and human factors influencing rare plant local occurrence, extinction and persistence: a 115-year study in the Mediterranean region. *Journal of Biogeography*, **32**, 799-811.
- Lendzion, J. & Leuschner, C. (2008) Growth of European beech (*Fagus sylvatica* L.) saplings is limited by elevated atmospheric vapour pressure deficits. *Forest Ecology and Management*, **256**, 648-655.
- Lim, P. O., Kim, H. J. & Nam, H. G. (2007) Leaf senescence. *Annual Review of Plant Biology*, **58**, 115-136.
- Lindner, M., Maroschek, M., Netherer, S., Kremer, A., Barbati, A., J., G.-G., Seidl, R., Delzon, S., Corona, P., Kolstrom, M., Lexer, M. J. & Marchetti, M. (2009) Climate change impacts, adaptative capacity, and vulnerability of European forest ecosystems. *Submitted*.
- Magri, D., Vendramin, G. G., Comps, B., Dupanloup, I., Geburek, T., Gomory, D., Latalowa, M., Litt, T., Paule, L., Roure,

- J. M., Tantau, I., van der Knaap, W. O., Petit, R. J. & de Beaulieu, J. L. (2006) A new scenario for the Quaternary history of European beech populations: palaeobotanical evidence and genetic consequences. *New Phytologist*, **171**, 199-221.
- Matsumoto, K., Ohta, T., Irasawa, M. & Nakamura, T. (2003) Climate change and extension of the Ginkgo biloba L. growing season in Japan. *Global Change Biology*, **9**, 1634-1642.
- Matyas, C. (1993) Modeling climate-change effects with provenance test data. *International Workshop on Ecophysiology and Genetics of Trees and Forests in a Changing Environment*, pp. 797-804. Viterbo, Italy.
- Menzel, A. (1997) Phenology of forest trees under changing climatic conditions - assessment of observations in the International Phenological Gardens and the possibilities of modelling pheno-data. *Forstliche Forschungsberichte Munchen* pp. 147 pp.
- Menzel, A., Estrella, N. & Fabian, P. (2001) Spatial and temporal variability of the phenological seasons in Germany from 1951 to 1996. *Global Change Biology*, **7**, 657-666.
- Migliavacca, M., Cremonese, E., Colombo, R., Busetto, L., Galvagno, M., Ganis, L., Meroni, M., Pari, E., Rossini, M., Siniscalco, C. & di Cella, U. M. (2008) European larch phenology in the Alps: can we grasp the role of ecological factors by combining field observations and inverse modelling? *International Journal of Biometeorology*, **52**, 587-605.
- Morgenstern, E. K. (1996) *Geographic Variation in Forest Trees: Genetic Basis and Application of Knowledge in Silviculture*. UBC Press, Vancouver.
- Morin, X., Lechowicz, M. J., Augspurger, C., O'Keefe, J., Viner, D. & Chuine, I. (2009) Leaf phenology in 22 North American tree species during the 21st century. *Global Change Biology*, **In press**.
- Niinemets, U. & Valladares, F. (2006) Tolerance to shade, drought, and waterlogging of temperate Northern Hemisphere trees and shrubs. *Ecological Monographs*, **76**, 521-547.
- Norby, R. J., Hartz-Rubin, J. S. & Verbrugge, M. J. (2003) Phenological responses in maple to experimental atmospheric warming and CO2 enrichment. *Global Change Biology*, **9**, 1792-1801.
- Palmroth, S., Berninger, F., Nikinmaa, E., Lloyd, J., Pulkkinen, P. & Hari, P. (1999) Structural adaptation rather than water conservation was observed in Scots pine over a range of wet to dry climates. *Oecologia*, **121**, 302-309.
- Parnesan, C. & Yohe, G. (2003) A globally coherent fingerprint of climate change

- impacts across natural systems. *Nature*, **421**, 37-42.
- Persson, B. (1998) Will climate change affect the optimal choice of *Pinus sylvestris* provenances? *Silva Fennica*, **32**, 121-128.
- Petit, R. J., Aguinagalde, I., de Beaulieu, J. L., Bittkau, C., Brewer, S., Cheddadi, R., Ennos, R., Fineschi, S., Grivet, D., Lascoux, M., Mohanty, A., Muller-Starck, G. M., Demesure-Musch, B., Palme, A., Martin, J. P., Rendell, S. & Vendramin, G. G. (2003) Glacial refugia: Hotspots but not melting pots of genetic diversity. *Science*, **300**, 1563-1565.
- Pigliucci, M., Murren, C. J. & Schlichting, C. D. (2006) Phenotypic plasticity and evolution by genetic assimilation. *Journal of Experimental Biology*, **209**, 2362-2367.
- Rehfeldt, G. E., Tchebakova, N. M., Parfenova, Y. I., Wykoff, W. R., Kuzmina, N. A. & Milyutin, L. I. (2002) Intraspecific responses to climate in *Pinus sylvestris*. *Global Change Biology*, **8**, 912-929.
- Rehfeldt, G. E., Wykoff, W. R. & Ying, C. C. (2001) Physiologic plasticity, evolution, and impacts of a changing climate on *Pinus contorta*. *Climatic Change*, **50**, 355-376.
- Rehfeldt, G. E., Ying, C. C., Spittlehouse, D. L. & Hamilton, D. A. (1999) Genetic responses to climate in *Pinus contorta*: Niche breadth, climate change, and reforestation. *Ecological Monographs*, **69**, 375-407.
- Rice, K. J. & Emery, N. C. (2003) Managing microevolution: restoration in the face of global change. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **1**, 469-478.
- Richards, C. L., Bossdorf, O., Muth, N. Z., Gurevitch, J. & Pigliucci, M. (2006) Jack of all trades, master of some? On the role of phenotypic plasticity in plant invasions. *Ecology Letters*, **9**, 981-993.
- Richardson, A. D., Bailey, A. S., Denny, E. G., Martin, C. W. & O'Keefe, J. (2006) Phenology of a northern hardwood forest canopy. *Global Change Biology*, **12**, 1174-1188.
- Rweyongeza, D. M., Yang, R. C., Dhir, N. K., Barnhardt, L. K. & Hansen, C. (2007) Genetic variation and climatic impacts on survival and growth of white spruce in Alberta, Canada. *Silvae Genetica*, **56**, 117-127.
- SAS Institute Inc. 2004. SAS OnlineDoc® 9.1.3. Cary, NC, USA.
- Savolainen, O., Bokma, F., Garcia-Gil, R., Komulainen, P. & Repo, T. (2004) Genetic variation in cessation of growth and frost hardiness and consequences for adaptation of *Pinus sylvestris* to climatic changes. *Forest Ecology and Management*, **197**, 79-89.
- Savolainen, O., Pyhajarvi, T. & Knurr, T.

- (2007) Gene flow and local adaptation in trees. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, **38**, 595-619.
- Schmidtling, R. C. (1993) Use of provenance tests to predict response to climatic-change - loblolly-pine and norway spruce. *International Workshop on Ecophysiology and Genetics of Trees and Forests in a Changing Environment*, pp. 805-817. Viterbo, Italy.
- Sultan, S. E. (1995) Phenotypic plasticity and plant adaptation. *Acta Botanica Neerlandica*, **44**, 363-383.
- Sultan, S. E. (2004) Promising directions in plant phenotypic plasticity. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics*, **6**, 227-233.
- Valladares, F., Arrieta, S., Aranda, I., Lorenzo, D., Sanchez-Gomez, D., Tena, D., Suarez, F. & Pardos, J. A. (2005) Shade tolerance, photoinhibition sensitivity and phenotypic plasticity of *Ilex aquifolium* in continental Mediterranean sites. *Tree Physiology*, **25**, 1041-1052.
- Valladares, F., Sanchez-Gomez, D. & Zavala, M. A. (2006) Quantitative estimation of phenotypic plasticity: bridging the gap between the evolutionary concept and its ecological applications. *Journal of Ecology*, **94**, 1103-1116.
- Vitasse, Y., Delzon, S., Bresson, C. C., Michalet, R. & Kremer, A. (2009) Altitudinal differentiation in growth and phenology among populations of temperate tree species growing in a common garden *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne de Recherche Forestière*, **In Press**.
- Vitasse, Y., Delzon, S., Dufrêne, E., Pontailier, J. Y., Louvet, J. M., Kremer, A. & Michalet, R. (2009) Leaf phenology sensitivity to temperature in European trees: do within-species populations exhibit similar responses? *Agricultural and Forest Meteorology*, **149**, 735-744.
- Vitasse, Y., Porté, A. J., Kremer, A., Michalet, R. & Delzon, S. (2009) Responses of canopy duration to temperature changes in four temperate tree species: relative contributions of spring and autumn leaf phenology *Oecologia*, **In Press**.
- Vucetich, J. A. & Waite, T. A. (2003) Spatial patterns of demography and genetic processes across the species' range: Null hypotheses for landscape conservation genetics. *Conservation Genetics*, **4**, 639-645.
- Worrall, J. (1983) Temperature - bud-burst relationships in amabilis and subalpine fir provenance tests replicated at different elevations. *Silvae Genetica*, **32**, 203-209.

6^{ème} CHAPITRE

SYNTHESE ET DISCUSSION

1. PATRONS PHENOLOGIQUES

1.1 Débourrement

Le long du gradient altitudinal étudié, nous observons un retard progressif de la date de débourrement des espèces étudiées au fur et mesure que l'altitude augmente, avec des clines allant de 11 jours à 35 jours pour 1000 m de dénivelé, respectivement chez les populations de hêtre et de chêne. Nos résultats révèlent ainsi que les espèces ont des sensibilités phénologiques très différentes vis-à-vis de l'altitude. Hopkins, en 1920, établit une relation universelle entre le décalage phénologique de la végétation et l'altitude (Hopkins 1920). Cette loi stipule que la phénologie printanière est décalée d'environ 1 jour tous les 30 m de dénivelé, autrement dit de 33.3 jours / 1000 m. Nos observations ne confirment donc pas cette tendance chez toutes les espèces, puisque le décalage phénologique observé, par exemple chez le houx et le hêtre, est deux à trois fois inférieur à celui prédit par cette loi.

Vis-à-vis de la température printanière, nous retrouvons un même ordonnancement des espèces vis-à-vis de leur sensibilité phénologique : une sensibilité faible chez le hêtre et le houx avec respectivement une avance du débourrement de 1.9 et 3.7 jours pour un degré d'augmentation de la température, intermédiaire chez l'érable et le sapin (respectivement -5.0 et -5.3 jours / °C), et très forte chez le chêne et le frêne (respectivement -6.5 et -6.6 jours / °C). D'autre part, il semblerait que ces sensibilités, obtenues par simples régressions linéaires entre les dates de débourrement et la température printanière (articles 1 et 2), permettent de bien caractériser la réponse phénologique des espèces à une augmentation des températures, puisque les modèles de la littérature paramétrés sur nos données donnent des résultats comparables lorsqu'on applique une augmentation homogène de 1°C sur l'ensemble des sites (Figure 6-1). De plus, les simulations des dates de débourrement des espèces étudiées, réalisées à partir de ces modèles pour tout le XXI^{ème} siècle (article 3) sont conformes à ces tendances : elles prédisent une avance du débourrement plus forte chez le frêne et le chêne (-2.5 jours / décennie jusqu'en 2100), intermédiaire pour l'érable et le sapin (-1.6 jours / décennie) et quasiment nulle pour le hêtre et le houx (-0.6 jours / décennie). Les observations conduites dans la forêt de Fontainebleau depuis 1976, concordent également avec ces simulations. En effet, les données montrent que le frêne et le chêne sont les espèces dont le débourrement a été le plus avancé au cours des dernières décennies alors que le débourrement du hêtre n'a pas été significativement avancé.

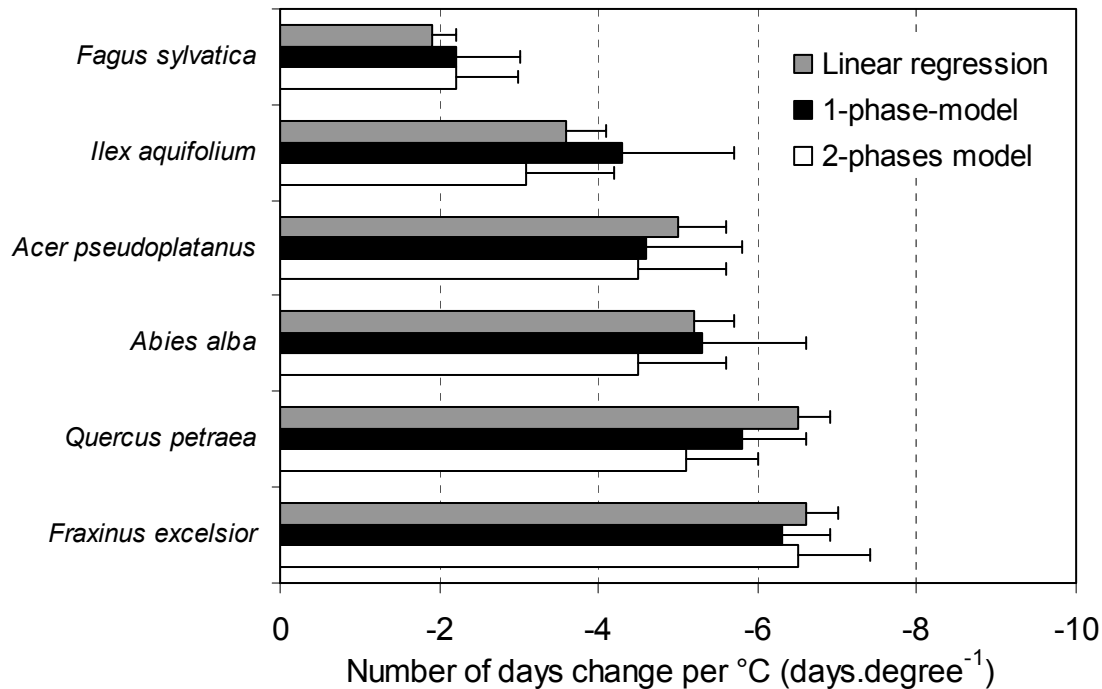


Figure 6-1 : Sensibilité des dates de débourrement des six espèces étudiées vis-à-vis de la température, estimée par différentes méthodes.

Dans le cas de la méthode de régression linéaire, les valeurs correspondent aux pentes des régressions calculées à partir des températures allant du mois de mars au mois de mai. Dans le cas des modèles de type 1 phase et 2 phases, les valeurs obtenues correspondent à la moyenne des écarts entre les dates de débourrement observées et celles simulées par les modèles à partir des températures journalières auxquelles 1 degré supplémentaire a été ajouté. Les modèles à 2 phases correspondent au modèle « UniChill » pour toutes les espèces (Chuine, 2000). Les modèles à 1 phase correspondent au modèle « Spring Warming » pour le sapin, l'érable, le houx et le frêne ; au modèle « Sigmoid » pour le hêtre et au modèle « Unimodal » pour le chêne (voir article 3 pour plus de détails).

Les études effectuées sur un gradient altitudinal sont rares et il est par conséquent difficile de comparer nos résultats avec la littérature pour une espèce donnée. Cependant, il existe aujourd'hui un certain nombre de données acquises le long de gradients latitudinaux et/ou temporels, mais à l'exception du hêtre, très peu de séries phénologiques sont disponibles sur les espèces étudiées dans cette thèse. En France, depuis 1997, le réseau RENECOFOR permet de suivre l'évolution des dates de débourrement et de sénescence des principales essences forestières françaises. Ainsi, à partir de ces observations, il a été montré qu'une augmentation de 1°C de la température moyenne du mois de Mars entraîne une avance du débourrement du chêne sessile de 4.6 jours (Lebourgeois et al. 2008), ce qui est un peu plus faible que le décalage observé dans notre étude (-5.5 jours / °C en corrélant avec la température de Mars). Chez le hêtre, ce même réseau met en évidence une avance de 2.3 jours / °C, ce qui est très proche de nos résultats. Kramer (1995) trouve également chez le hêtre, à partir d'un gradient à la fois latitudinal et temporel en Allemagne, un résultat très proche du

nôtre avec un décalage de -2.0 jours / °C. Les variations phénologiques interannuelles observées au cours des dernières décennies confirment également cette tendance puisque le hêtre est une des espèces dont les dates de débourrement ont été les moins avancées au cours des dernières décennies (Menzel et al. 2001, Studer et al. 2005, Bertin 2008). Toutes espèces confondues, la littérature rapporte généralement une avance du débourrement de 3 à 8 jours / °C (voir revue Bertin 2008), ce qui est comparable aux valeurs trouvées dans notre étude (2 à 7 jours / °C).

L'étude comparative entre le gradient altitudinal et la série phénologique temporelle effectuée dans la forêt de Fontainebleau, en Seine et Marne, nous a permis de comparer les sensibilités phénologiques chez trois espèces communes aux deux jeux de données (le hêtre, le chêne sessile et le frêne élevé, article 2). Cette comparaison révèle, chez ces trois espèces, que les variations de leurs dates de débourrement en fonction de la température moyenne printanière sont identiques. Cette comparaison suggère ainsi que la sensibilité des dates de débourrement des arbres face aux variations thermiques semble être une propriété inhérente des espèces plutôt que des populations. Les résultats similaires de la littérature, cités précédemment, obtenus pour les mêmes espèces mais au sein de populations différentes, confortent cette hypothèse. Une augmentation de la température pourrait ainsi affecter dans une même mesure des populations vivant dans des régions géographiquement éloignées.

1.2 Sénescence

Très peu de données sont disponibles concernant les dates de sénescence des arbres caducifoliés, probablement en raison de la difficulté à mesurer cet événement phénologique (Estrella and Menzel 2006). Nos données mettent en évidence que la sénescence des espèces étudiées présente des patrons phénologiques très variables le long du gradient altitudinal. Les résultats montrent une avance progressive de la date de sénescence du hêtre et du chêne au fur et mesure que l'altitude augmente, respectivement 30 jours et 20 jours pour 1000 m de dénivelé. Exprimés en fonction de la température, ces clines correspondent à un retard de la sénescence de 5.6 et 5.1 jours / °C. A l'inverse, aucun cline significatif n'est détecté chez le frêne et l'érable. Encore une fois il est difficile de comparer ces clines étant donné le peu de données disponibles dans la littérature. Les données phénologiques du réseau RENECOFOR montrent cependant un retard plus faible chez le chêne sessile et le hêtre, respectivement 2.4 et 2.2 jours / °C (Lebourgeois et al. 2008). Une autre étude conduite sur la phénologie du

hêtre le long de gradients altitudinaux montrent conformément à notre étude, que la coloration des feuilles du hêtre devient de plus en plus précoce au fur et à mesure que l'altitude augmente, en moyenne de -14.2 jours / 1000 m. Néanmoins, même si ces tendances sont retrouvées dans tous les transects altitudinaux testés, elles ne sont pas significatives au seuil d'erreur de 5% (Dittmar and Elling 2006). Toutes espèces confondues, les données de la littérature basées le long d'un gradient altitudinal, montrent globalement un retard de la sénescence avec l'augmentation des températures compris entre 0 et 5 jours / °C (Matsumoto et al. 2003, Dittmar and Elling 2006, Richardson et al. 2006, Migliavacca et al. 2008). Toutefois, concernant les dates de sénescence des arbres, il est difficile d'établir des comparaisons entre les différents types de gradients environnementaux utilisés, en raison d'une multitude de facteurs environnementaux pouvant avoir une influence sur cet événement phénologique (photopériode, stress hydrique, etc...), en particulier sur une échelle géographique importante.

1.3 Longueur de saison de végétation et productivité

Le changement global est susceptible d'affecter la croissance des arbres via des changements phénologiques, comme par exemple des modifications des risques d'exposition au gel tardif ou encore des modifications de la durée de saison de végétation (GSL, Growing Season Length) qui représente la période potentielle d'assimilation carbonée. Nos résultats montrent, pour toutes les espèces étudiées, un allongement de la GSL avec l'augmentation des températures, *i.e.* des altitudes les plus hautes vers les altitudes les plus basses. Cependant les différences de sensibilité à la température de la phénologie printanière et automnale induisent des réponses en terme de GSL relativement contrastées entre les espèces. Le hêtre et le frêne sont les espèces dont la GSL s'allonge le moins face à une augmentation de la température (respectivement 8.0 et 6.9 jours / °C), et cela pour des raisons différentes. Chez le frêne, la faible augmentation de la GSL avec la température est due à l'absence de décalage de ses dates de sénescence automnale le long du gradient altitudinal. A l'inverse, chez le hêtre, la faible sensibilité de sa GSL vis-à-vis de la température est principalement la conséquence d'une faible variation de ses dates de débourrement. En accord avec ces observations, plusieurs études montrent que les dates de débourrement du hêtre ont faiblement avancé au cours de la seconde moitié du XX^{ème} siècle, parallèlement avec la hausse des température enregistrée (Kramer 1995b, Menzel 2003, Studer et al. 2005, Bertin 2008) alors que les dates de coloration automnale du hêtre avaient sensiblement reculé durant cette même période en Europe dans certaines régions de Suisse (Defila 2001). Enfin d'autres espèces comme le

chêne présentent une très forte sensibilité de leur GSL vis-à-vis de la température (13 jours / °C) de par leur forte sensibilité à la fois de leur phénologie printanière et automnale.

L'allongement différentiel de la saison de croissance entre les espèces d'une même communauté en réponse à une augmentation de la température devrait avoir un impact important sur l'équilibre compétitif des espèces. Dans notre zone d'étude, le chêne et le hêtre coexistent souvent dans les mêmes peuplements (en particulier sur les versants sud, sud-ouest et ouest). Les patrons phénologiques mettent en évidence qu'au dessus d'une altitude d'environ 750 m, le hêtre possède une GSL plus importante que le chêne et inversement en dessous de cette altitude (Figure 6-2). Il est intéressant de constater qu'à l'heure actuelle, le patron phénologique de la GSL de ces deux espèces suit exactement leur patron d'abondance le long du gradient altitudinal. En effet, dans la zone d'étude, en dessous de 800 m le chêne sessile est plus abondant que le hêtre alors que la tendance s'inverse au dessus de cette altitude (Figure 6-3). Comme le chêne a la propriété d'allonger sa saison de croissance de manière plus importante que le hêtre, sous l'influence du réchauffement climatique l'équilibre compétitif de ces deux espèces est susceptible d'évoluer en faveur du chêne qui pourrait alors devenir de plus en plus compétitif à haute altitude. Les simulations de l'évolution de la saison de croissance de ces deux espèces au cours du XXI^{ème} siècle (réalisées dans l'article 3) renforcent cette hypothèse : la durée de la saison de croissance prédite est identique entre ces deux espèces aux alentours de 1000 m d'altitude durant la période 2000-2010 puis cet équilibre augmente en altitude au cours du temps : il est retrouvé vers 1500 m durant la période 2040-2050 et au-delà de 1600 m durant la période 2090-2100. Le chêne sessile pourrait ainsi être avantagé au détriment du hêtre. De manière cohérente avec nos résultats, une étude montre, dans les Pyrénées espagnole, que le chêne vert a tendance à remplacer progressivement le hêtre en moyenne montagne au cours des dernières décennies, parallèlement à l'augmentation de température enregistrée durant cette même période. Cette dernière espèce est en conséquence remontée en altitude mais a localement disparu dans certaines zones où les montagnes ne dépassaient pas 1600 m d'altitude (Penuelas and Boada 2003).

De la même manière, l'érable et le frêne sont des espèces qui cohabitent très souvent dans les mêmes peuplements, en particulier dans les ripisylves. Leur équilibre compétitif en terme de GSL se trouve actuellement dans les sites où la température est la plus basse, c'est-à-dire vers 1600 m (Figure 6-2). En deçà de cette altitude, l'érable présente toujours une GSL plus grande que celle du frêne. Nos résultats montrent que l'érable est capable d'allonger sa

GSL en réponse à une augmentation de la température, de manière plus importante que le frêne. L'équilibre compétitif entre ces deux espèces pourrait ainsi évoluer en faveur de l'érable sous l'influence du changement climatique.

Cependant, les conséquences d'un allongement de la saison de végétation ne devraient pas affecter la productivité d'une espèce de la même manière selon que cet allongement résulte d'une avance printanière du débourrement ou d'un recul automnal de la sénescence. En effet, en climat tempéré, les conditions environnementales et les capacités photosynthétiques des feuilles sont très différentes entre le printemps et l'automne. Au printemps, la durée du jour est plus longue qu'à l'automne ce qui garantit une quantité potentielle de lumière interceptée plus importante. De plus, la détérioration progressive des chlorophylles qui a lieu en automne rend les feuilles moins efficaces pour effectuer la photosynthèse (Morecroft et al. 2003). Ainsi, un même décalage des dates de débourrement ou des dates de sénescence ne contribue pas à augmenter la durée de rayonnement potentiel intercepté par les feuilles de la même manière. En terme de potentiel de croissance, un arbre devrait être plus avantageux en avançant sa date de débourrement plutôt qu'en retardant sa date de sénescence. Un début de végétation précoce pourrait ainsi augmenter la productivité primaire en permettant aux feuilles d'être efficaces plus tôt dans la saison alors que les conditions hydriques sont favorables (Kramer 1995a, Kramer et al. 2000, Rotzer et al. 2004). Une étude récente vient appuyer cette hypothèse et met en évidence, à partir de mesures d'échanges gazeux obtenues par la méthode d'eddy covariance, que la productivité primaire de l'année 2007, qui présentait un débourrement très précoce dû à un début de printemps exceptionnellement chaud, a été la plus forte enregistrée au cours des dix dernières années, et ce pour six peuplements forestiers en Europe (Delpierre et al. In Press). Cette étude suggère ainsi que les variations des dates de débourrement ont un rôle considérable sur la productivité primaire des écosystèmes forestiers.

Dans notre étude, uniquement le hêtre présente une plus forte sensibilité phénologique automnale que printanière vis-à-vis de la température. Chez les trois autres espèces, nous mettons en évidence que l'avance des dates de débourrement en réponse à un réchauffement permet d'intercepter potentiellement plus de lumière que le recul des dates de sénescence. Chez le hêtre la contribution relative des deux événements phénologiques est similaire. Pour comparer les aptitudes compétitrices des espèces, il est ainsi plus intéressant de représenter la quantité de rayonnement potentiel intercepté par les feuilles le long du gradient altitudinal au cours de leur saison de croissance. Par exemple, nous avons vu que la GSL du frêne variait moins le long du gradient que celle de l'érable (Figure 6-2), mais nous avons également

observé que le frêne avait la propriété de décaler plus fortement ses dates de débourrement que l'érable face à un réchauffement (article 1 et 2). Comme les conditions météorologiques et les aptitudes photosynthétiques sont meilleures au printemps qu'à l'automne, le frêne pourrait contrebalancer la faible augmentation de GSL par un gain carboné plus important au printemps que l'érable: exprimé en quantité de rayonnement potentiel intercepté, l'érable et le frêne ont par ailleurs la même sensibilité phénologique vis-à-vis de l'altitude (Figure 6-2).

Toutefois, nous ne savons pas à l'heure actuelle si l'impact d'une avance du débourrement sera toujours positif pour le bilan carboné de l'arbre. Un allongement de la saison de croissance induit également une période de transpiration plus importante de la plante, et si les conditions hydriques sont limitantes, ce changement phénologique pourrait affecter la croissance. Un débourrement plus précoce pourrait également entraîner une diminution des réserves en eau utile du sol plus précocement et entraîner par conséquent un stress hydrique accru en été (Davi et al. 2006) à un moment de l'année où la température et la durée du jour sont optimales pour l'activité photosynthétique. Dans ce cas, l'avance du débourrement pourrait avoir une rétroaction négative, en particulier chez les espèces sensibles au stress hydrique comme le hêtre (Lendzion and Leuschner 2008). Ainsi, l'augmentation de la saison de croissance pourrait conférer un avantage compétitif plus significatif chez les espèces les plus tolérantes au stress hydrique. Enfin, un débourrement plus précoce pourrait augmenter les risques de dommages par le gel tardif et diminuer ainsi la productivité des arbres (Hanninen 1991). Nos résultats ne permettent pas de quantifier l'impact des changements phénologiques sur la productivité des espèces mais soulignent les différences importantes de sensibilité phénologique entre les espèces, et suggèrent en conséquence que l'équilibre compétitif induit par la phénologie des espèces pourrait largement être affecté par le changement climatique. Ces résultats pourraient ainsi contribuer à améliorer les connaissances actuelles sur les réponses phénologiques des espèces face à une augmentation de la température, et permettre d'alimenter des modèles basés sur des processus écophysiologiques qui évaluent l'impact du réchauffement climatique sur la phénologie et le bilan de carbone (Davi et al. 2006, Bowden and Bauerle 2008).

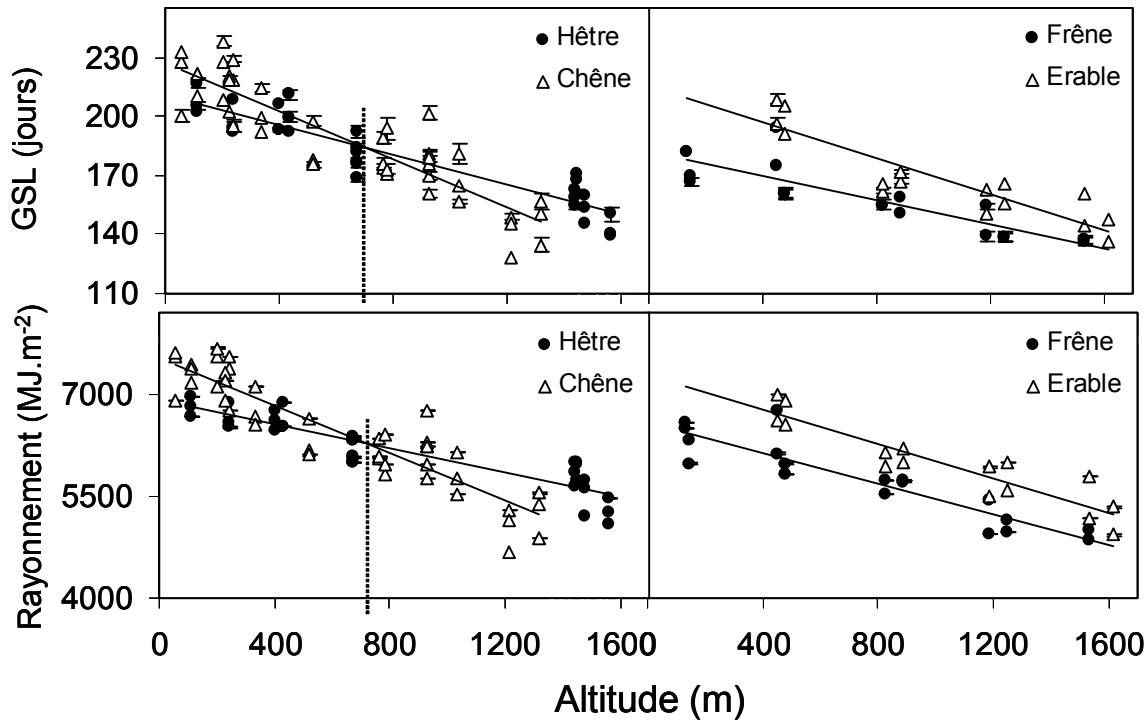


Figure 6-2 : Durée de la saison de croissance (GSL) *in situ* des quatre espèces caducifoliées le long du gradient altitudinal, exprimée en fonction de la température annuelle des sites.

Comme les populations de chêne et de hêtre ont été sélectionnées sur des versants opposés, pour une même altitude, la différence de température entre ces deux espèces est relativement importante. L'altitude des sites de chêne a été corrigée à partir des températures pour correspondre à une altitude en versant nord. Le facteur correctif a été obtenu à partir de la régression linéaire entre les températures des sites de hêtre et l'altitude exacte ($R^2 > 0.82$, $P < 0.0001$).

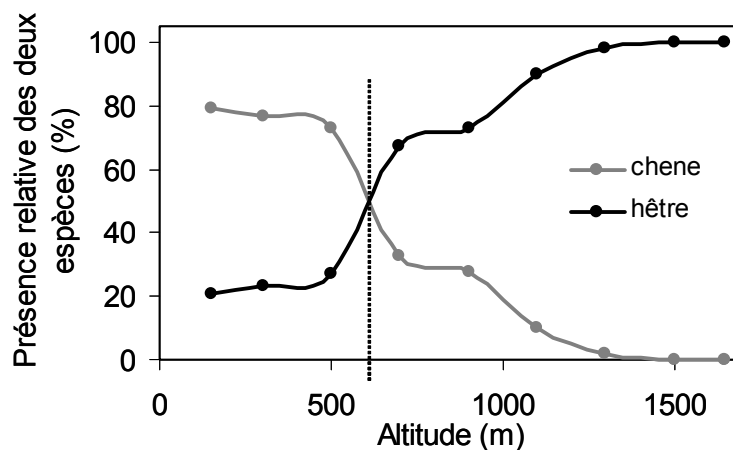


Figure 6-3 : Abondance relative du hêtre et du chêne sessile le long du gradient altitudinal

Les données ont été obtenues à partir de 1052 relevés de l'IFN (Inventaire Forestier National) par point d'inventaire situés dans la vallée d'Ossau et la vallée des Gaves. Les relevés ont été regroupés par classes d'altitude (tous les 250 m) et les résultats ont été exprimés en pourcentage relatif de présence d'une espèce par rapport à l'autre.

2. VARIABLES CLIMATIQUES INFLUENÇANT LA PHENOLOGIE

2.1 Débourrement

L'analyse des résultats présentés dans le 3^{ème} chapitre montre que les températures comprises entre le mois de mars et le mois de mai permettent d'expliquer la majeure partie de la variabilité des dates de débourrement des arbres étudiés le long du gradient altitudinal (> 57 % pour le hêtre, > 79 % pour les cinq autres espèces). L'ajout des températures de janvier et de février n'améliore pas les relations linéaires et même les dégrade pour l'année 2007. Les travaux de modélisation des dates de débourrement effectués au cours de cette thèse confirment que la température, à elle seule, permet d'expliquer plus de 77 % de la variabilité observée dans les Pyrénées. Deux catégories de températures sont désignées comme régulateur des dates de débourrement des arbres de climats tempérés. D'une part les températures froides hivernales (températures de « chilling »), qui permettent de lever l'endormance des bourgeons, et d'autre part, les températures chaudes printanières (températures de « forcing ») qui permettent le développement ontogénique du bourgeon au stade de quiescence (pour plus de détails, voir le 1^{er} chapitre). Le rôle des températures de chilling a été mis en évidence en conditions expérimentales sur plusieurs espèces, dont le hêtre (Murray et al. 1989, Heide 1993a, b), mais nous ne connaissons pas, à l'heure actuelle, le rôle de ces températures dans la variabilité actuelle du débourrement des arbres *in situ*.

L'hiver 2006/2007 a été exceptionnellement doux (en moyenne > 2.5°C par rapport aux deux hivers précédents et > 1.5°C sur la période 1956-2006) et les dates de débourrement observées le printemps suivant chez le hêtre et le chêne nous permettent d'évaluer les éventuels effets des températures de chilling. Nos données montrent, par exemple, que cette année-là, les populations de chêne de basses altitudes pourraient ne pas avoir subi assez de températures froides pour lever complètement la dormance des bourgeons. En effet, en considérant que les bourgeons sont capables de cumuler les températures de forcing à partir du 1^{er} janvier (Cannell and Smith 1983), chez cette espèce, le seuil de cumul de températures de forcing semble constant en 2005 et 2006, quelles que soient les populations considérées, mais augmente considérablement en 2007 pour les populations de basses altitudes (Figure 6-4). Chez le hêtre, ce seuil varie linéairement avec la durée de froid ; ce dernier résultat sera discuté dans le paragraphe suivant intitulé « cas du hêtre ».

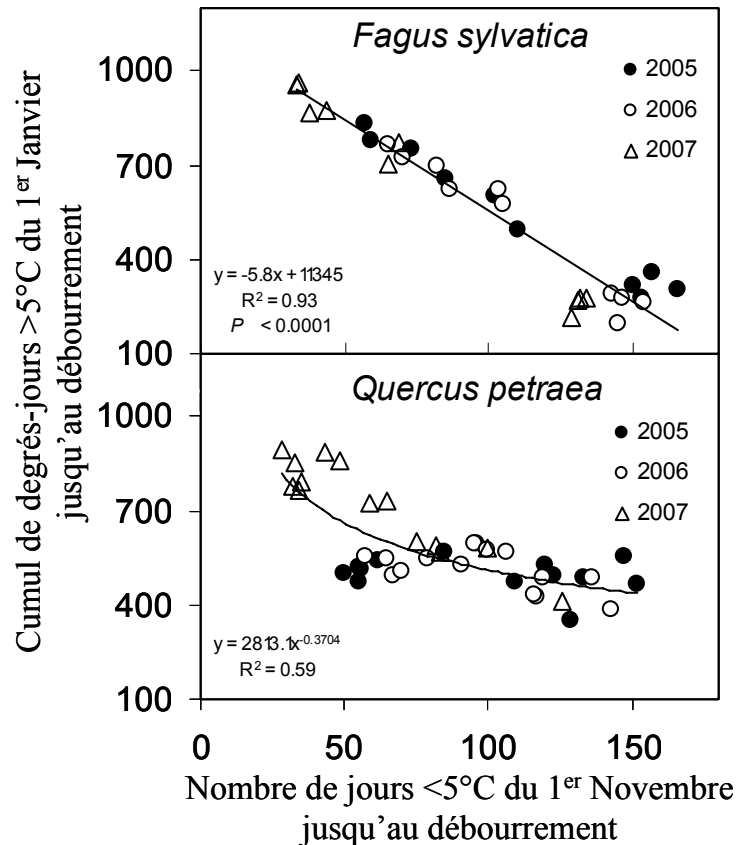


Figure 68-4 : Relation entre les températures froides permettant de lever la dormance et les températures chaudes permettant le débourrement chez le hêtre et le frêne.

La fréquence de ces années particulières à hiver « chaud » devrait augmenter selon les modèles de prédictions climatiques dans les futures décennies (IPCC 2007). Le changement climatique pourrait ainsi freiner la levée de dormance des bourgeons, et par conséquent augmenter la somme de températures chaudes printanières requise pour le débourrement (Linkosalo et al. 2008, Thompson and Clark 2008). Cette dualité entre l'effet des températures de forcing et de chilling devrait donc minimiser les modifications des dates de débourrement des espèces ayant besoin d'une quantité de températures de chilling importante, en particulier au niveau des marges chaudes des aires de répartition des espèces.

L'analyse détaillée des modèles de débourrement utilisés dans l'article 3, montre que l'utilisation des modèles basés uniquement sur les températures de forcing (modèle à 1 phase) permettent actuellement une prédiction robuste des dates de débourrement des six espèces étudiées. Nos données soulignent donc l'influence prépondérante des températures chaudes printanières sur la variabilité des dates de débourrement des espèces étudiées. Cependant, les modèles à 2 phases permettent d'améliorer en validation externe la prédiction des dates de débourrement chez le sapin, le hêtre, le houx et le chêne. Ces résultats suggèrent

que les températures froides hivernales régulant la dormance des bourgeons sembleraient, d'ores et déjà, limitantes pour ces espèces alors qu'elles seraient actuellement suffisantes pour lever entièrement la dormance chez le frêne et le l'érable. Néanmoins, les simulations des dates de débourrement pour le XX^{ème} siècle révèlent des différences entre les modèles à 1 phase et à 2 phases uniquement pour le houx et le sapin. Les simulations diffèrent aussi pour l'érable entre ces deux types de modèles mais les modèles à 2 phases étant moins efficaces que ceux à 1 phase pour cette espèce, nous sommes moins confiants en ces prédictions. Il est néanmoins important de noter que les observations phénologiques ayant servi à ajuster les modèles ont été effectuées pour la majeure partie sur des populations se situant dans des climats relativement froids (en raison de l'altitude et de l'exposition choisie en versant nord). Ainsi, le manque possible de températures froides permettant de lever entièrement la dormance chez les populations localisées à basses altitudes pourrait être masqué par les autres populations vivant dans des climats plus froids.

Dans la littérature, certaines études soulignent l'importance de prendre en compte les températures de chilling chez certaines espèces, et notamment chez le hêtre, pour modéliser et prédire leurs dates de débourrement (Murray et al. 1989, Thompson and Clark 2008, Morin et al. 2009). Au contraire, d'autres études montrent que les modèles à 1 phase, qui ne prennent en compte que les températures de forcing, sont actuellement aussi performants voire plus performants que les modèles à 2 phases utilisant en plus les températures de chilling (Hunter and Lechowicz 1992, Chuine and Cour 1999, Linkosalo et al. 2006, Linkosalo et al. 2008) et suggèrent ainsi que la quantité de froid est actuellement suffisante pour permettre de lever entièrement la dormance des bourgeons. Cette hypothèse est largement acceptée dans les climats particulièrement froids comme dans les forêts boréales (Hanninen 1990, Heide 1993a, Hakkinen et al. 1998). Il est néanmoins probable que nous nous situons à une période charnière où le besoin en froid requis pour lever la dormance des arbres de climats tempérés risque de ne plus être satisfait avec le réchauffement climatique. Dans ce contexte, ces résultats soulèvent la question de savoir si la quantité actuelle de températures froides permettant de lever entièrement la dormance est largement dépassée en climat tempéré, ou si cette marge est minime. Les expérimentations en chambre climatique et les études basées sur la modélisation suggèrent que cette marge est actuellement importante dans les climats boréaux et en Europe du Nord (Heide 1993a, Linkosalo et al. 2008) alors qu'elle semble relativement faible dans les climats tempérés (Thompson and Clark 2008, Morin et al. 2009). Nos résultats s'accordent avec ces dernières études et montrent que la quantité de froid requise pour lever la dormance semble déjà insuffisante pour au moins la moitié des six

espèces étudiées. La marge « de dépassement de froid » pourrait ainsi être faible pour les trois autres espèces et de manière générale pour les espèces de climats tempérés.

De plus, l'importance relative des températures de chilling pourrait évoluer avec le changement climatique, en particulier dans les climats tempérés, et les simulations phénologiques prédites pour les prochaines décennies doivent par conséquent être prises avec précaution. Nos données vont en ce sens et montrent par exemple que si l'on tient compte des températures de chilling permettant la levée de dormance hivernale, les modèles prévoient un retard du débourrement chez le houx à basse altitude où les exigences en froid pourraient ne plus être satisfaites (voir article 3). De la même manière, l'hiver 2006/2007 exceptionnellement chaud semble avoir affecté la levée de dormance, et par conséquent les dates de débourrement des populations de chêne de basse altitude. Cependant, nous n'avons, pour l'instant, pas assez de données pour confirmer cette hypothèse. Il serait alors intéressant d'acquérir des séries phénologiques récentes (car les hivers des 15 dernières années ont été particulièrement chauds) sur des populations d'arbres situées au sud de leur aire de répartition afin de « contraindre » les modèles à un manque de froid et évaluer l'influence de ce facteur sur les dates de débourrement.

Cas du hêtre

Nos données montrent que dans les Pyrénées, le hêtre débourre la même semaine de 100 m à 1000 m, malgré un gradient thermique de plus de 4°C. Le hêtre est, en effet, une espèce très particulière en phénologie, puisque malgré un nombre considérable d'études sur cette espèce, modéliser ses dates de débourrement a toujours posé des difficultés (Kramer 1994), ce qui a conduit à différentes hypothèses quant au déterminisme environnemental de son débourrement. Dans la littérature, il existe deux hypothèses principales qui pourraient expliquer les faibles variations interannuelles de la date de débourrement de cette espèce.

La première hypothèse est que cette espèce pourrait nécessiter d'une quantité de froid importante pour lever la dormance réduisant ainsi le décalage phénologique attendu en réponse aux températures chaudes. Cette hypothèse a été vérifiée par des études expérimentales (Murray et al. 1989, Falusi and Calamassi 1990, Heide 1993b) ou de modélisation (Thompson and Clark 2008). Dans notre étude, la somme de températures de forcing nécessaire au débourrement du hêtre, suite à l'hiver exceptionnellement chaud en 2006/2007, suit une tendance linéaire non différente des autres années (Figure 6-4). D'après cette relation, les populations de hêtre sélectionnées seraient toujours en condition limitante en terme de froid pour que la levée de dormance soit complète. Il semblerait alors que nous

n'ayons pas échantillonné de populations de hêtre vivant en climat suffisamment froid pour que les besoins en températures de chilling soient entièrement satisfaits, à l'exception, peut-être, des populations choisies à 1600 m d'altitude (voir Figure 6-4). Cette relation pourrait ainsi confirmer la forte exigence de cette espèce en température de chilling. Les résultats de modélisation (article 3) confirment également cette hypothèse puisque deux des 3 modèles à 2 phases testées sont plus performants en validation que les modèles à 1 phase, c'est-à-dire n'intégrant pas les températures de chilling. Les prédictions des modèles à 2 phases au cours du XXI^{ème} siècle ne diffèrent cependant pas significativement d'un modèle à 1 phase. Nos données ne permettent donc pas de conclure catégoriquement sur l'influence des températures de chilling dans la régulation du débourrement du hêtre, mais nos résultats suggèrent néanmoins que ces températures pourraient jouer un rôle secondaire dans cette régulation.

La seconde hypothèse avancée pour expliquer les faibles variations de la date de débourrement du hêtre est que la durée du jour interviendrait dans la régulation de cet événement phénologique (Heide 1993b, Schaber and Badeck 2003). En effet, il a été montré expérimentalement qu'il existe une influence de la photopériode sur la régulation des dates de débourrement chez cette espèce (Falusi and Calamassi 1990, Heide 1993b). Cependant, *in situ*, la prise en compte de la photopériode comme signal régulateur du débourrement ne semble pas toujours améliorer la précision des modèles (Kramer 1994). Dans cette thèse, l'hypothèse d'une régulation du débourrement par la photopériode n'est pas explicitement testée. Même si nos données montrent que la température permet d'expliquer une grande partie des observations *in situ*, l'hypothèse d'un seuil minimum de durée de photopériode permettant l'initiation du développement ontogénique du bourgeon n'est pas exclue. En effet, nos observations n'indiquent jamais un débourrement antérieur au 110^{ème} jour de l'année (20 avril) aussi bien dans les données des Pyrénées que dans les données de la forêt de Fontainebleau acquises sur 22 ans, et ce, même lorsque le printemps est extrêmement doux (printemps 2007, par exemple). Ainsi, tout se passe comme si cette espèce requerrait un seuil photopériodique permettant l'initiation de la croissance cellulaire dans le bourgeon (levée de l'endormance), qui se produirait tardivement, par exemple vers le début du mois d'avril dans les Pyrénées. Selon cette hypothèse, dans les climats relativement chauds (faible altitude et latitude), le seuil de cumul des températures de forcing serait atteint très rapidement une fois le seuil photopériodique permettant le passage de l'endormance à l'écodormance (du fait des températures relativement douce à partir de cette date) et le débourrement pourrait ainsi avoir lieu peu de temps après, aux alentours de mi-avril. Le cumul des températures se feraient très rapidement dans ces climats et limiteraient ainsi les variations interannuelles, ce

qui pourrait être le cas à basse altitude dans les Pyrénées. Cette faible variabilité interannuelle est par ailleurs retrouvée dans les simulations des modèles phénologiques à travers le XXI^{ème} siècle. Des résultats similaires sont retrouvés en Europe centrale pour une latitude identique à celle de Fontainebleau : le débourrement a lieu à la même date lors d'une année au printemps plus doux que lors d'une année « normale » et toujours aux alentours du 115^{ème} jour (Schieber 2006). A l'inverse, dans les climats froids (haute latitude ou altitude, Europe du Nord), la température est beaucoup plus froide au moment du seuil photopériodique déclenchant la croissance cellulaire et le cumul de température de forcing pourraient être ainsi plus long, ce qui augmenterait la variabilité potentielle d'occurrence des dates de débourrement selon les variations interannuelles de la température (si l'année est « normale », le cumul sera long et la date tardive, si l'année est particulièrement chaude, le cumul des températures sera rapide et la date de débourrement précoce).

Cette hypothèse pourrait expliquer, pourquoi au sud de l'Europe, le hêtre est considéré comme une espèce à débourrement tardif comparé aux autres espèces (Lebourgeois et al. 2008) (par exemple, 1 mois de retard avec le chêne dans les Pyrénées), alors qu'il est considéré comme précoce ou assez synchrone avec les autres espèces d'arbres dans le nord de l'Europe (Menzel et al. 2001), ou à haute altitude (dans les Pyrénées, il est plus précoce que le chêne à 1600 m).

L'influence relative de la photopériode, des températures froides hivernales et des températures chaudes printanières n'est donc pas encore clairement identifiée chez cette espèce ainsi que les interactions éventuelles entre ces différents facteurs. D'autres expérimentations en serre seraient nécessaires pour quantifier le rôle relatif de ces facteurs ainsi que leurs interactions. Néanmoins, que ce soit en raison d'une forte sensibilité aux températures de chilling ou à la photopériode, les dates de débourrement du hêtre ne devraient pas subir de changements importants en réponse au réchauffement climatique, en particulier dans les climats les plus chauds. En effet, si les températures froides hivernales ne sont pas suffisantes, la levée de dormance des bourgeons sera freinée, ce qui contrebalancera l'avance des dates de débourrement prédites sous l'effet de l'augmentation des températures printanières. Dans la seconde hypothèse de limitation photopériodique, même si le climat se réchauffe l'inhibition de la croissance cellulaire ne sera levée qu'une fois le seuil photopériodique dépassé réduisant ainsi l'impact d'une augmentation des températures de forcing sur les dates de débourrement. Ainsi, dans les deux hypothèses, l'avance de la date de débourrement de cette espèce en réponse au réchauffement climatique sera minimale dans les

climats relativement chauds. Les résultats sur le long terme dans la forêt de Fontainebleau, située en plaine, sont cohérents avec cette théorie puisque aucune tendance n'a été observée sur les dates de débourrement du hêtre depuis 1976, et sont également en accord avec Studer et al. 2005 qui n'observe aucune tendance pour les dates de débourrement de cette espèce en Suisse de 1965 à 2002. Afin de vérifier ces hypothèses, il serait intéressant de calibrer et valider des modèles intégrant la photopériode à la fois sur des populations localisées en limite sud de l'aire de répartition de l'espèce et à basse latitude, et sur des populations localisées dans des climats froids (hautes altitudes et latitudes). Avec quelques années de suivis supplémentaires, les données des Pyrénées pourraient être utilisées à ces fins, en divisant par exemple le jeu de données en deux : basses altitudes *versus* hautes altitudes.

2.2 Sénescence

Prédire l'évolution de la fin de végétation est un véritable défi étant donné les multiples facteurs pouvant intervenir dans l'initiation et la régulation de la sénescence foliaire des arbres (Lers 2007). Cependant, en conditions favorables (pas de déficit hydrique ou nutritif), il est généralement admis que les deux principaux facteurs qui régulent la sénescence des arbres caducifoliés dans les climats tempérés sont la durée du jour et la température (Koike 1990, White et al. 1997, Jolly et al. 2005, Richardson et al. 2006, Migliavacca et al. 2008). Le gradient altitudinal utilisé dans cette étude fournit un outil précieux pour évaluer l'influence de la température tout en dissociant les effets éventuels de la photopériode sur les dates de sénescence. En effet, contrairement aux gradients latitudinaux, où beaucoup de facteurs environnementaux varient dont la photopériode, les stations choisies dans cette étude pour suivre la phénologie sont très proches les unes des autres, induisant une très faible variation de la photopériode entre-elles et réduisant considérablement les effets stationnels éventuels. De plus, la pluviométrie est relativement importante de 400 m à 1600 m d'altitude, même en été, limitant ainsi les effets potentiels d'un stress hydrique. La température est donc le facteur environnemental qui varie le plus le long de ce gradient.

Nos résultats montrent que ce ne sont pas les mêmes facteurs environnementaux qui initient ou régulent le processus de sénescence selon les espèces. Chez le chêne et le hêtre, la température semble être le facteur prépondérant. Les régressions linéaires entre les températures automnales et les dates de sénescence permettent d'expliquer plus de 75 % de la variabilité chez ces deux espèces, avec une forte sensibilité traduite par un retard de 5.6 et 5.1 jours / °C, respectivement chez le hêtre et le chêne. Les modèles utilisés dans l'article 3 corroborent ces résultats. En effet, le meilleur modèle permettant d'expliquer la variabilité des dates de sénescence de ces deux espèces (modèle Delpierre) est basé sur une somme de températures froides modulée par la photopériode. L'analyse des paramètres du modèle révèle que l'influence de la photopériode est nulle pour le chêne alors qu'elle permet d'améliorer légèrement la performance du modèle chez le hêtre. Chez cette dernière espèce, l'influence des températures froides sur la régulation de la sénescence serait relativement plus forte au début du processus de sénescence, traduisant une interaction entre les deux facteurs (photopériode et température). Ces résultats confirment ceux d'une étude récente, basée sur la phénologie du chêne et du hêtre à partir des séries phénologiques du réseau RENECOFOR (Delpierre et al. 2009) et vont également dans le même sens que de précédentes études qui montrent que la température permet d'expliquer en grande partie les variations des dates de

sénescence chez les arbres (Matsumoto et al. 2003, Richardson et al. 2006, Migliavacca et al. 2008).

En revanche, chez l'érable et le frêne, nous n'avons pas trouvé de relation significative entre la température automnale et les dates de sénescence le long du gradient altitudinal. Chez ces deux espèces, la photopériode pourrait ainsi jouer un rôle prépondérant dans l'initiation du processus de sénescence. En effet, nos sites échantillonnés le long du gradient altitudinal sont très contrastés en terme de température mais varient très peu en photopériode en raison de leur proximité latitudinale. Dans la littérature, une étude rapporte que la date de sénescence de 16 espèces ligneuses (principalement des arbres) dans la forêt d'Harvard (Etats-Unis) est constante d'une année sur l'autre de 1991 à 1999 (Lee et al. 2003) et suggère par conséquent que la photopériode joue un rôle dominant dans l'initiation de la sénescence des arbres de climats tempérés. Nos données montrent que chez l'érable, la variabilité interannuelle (2005/2006) est nulle le long du gradient altitudinal pour tous les sites renforçant l'idée que la photopériode serait, chez cette espèce, le principal inducteur de la sénescence. Cependant, durant les deux années de suivi, la sénescence était en moyenne un mois plus tardive pour les populations localisées à 400 m d'altitude que pour les autres populations. Etant donné que les populations d'érable situées à 400 m d'altitude sont très proches des autres stations, la photopériode ne peut expliquer ce décalage et d'autres facteurs environnementaux, comme la sécheresse de l'air ou encore la disponibilité en nutriments, pourraient moduler la sénescence de cette espèce. Une autre hypothèse serait que la photopériode pourrait jouer un rôle dominant dans la régulation de la sénescence de cette espèce à hautes altitudes (> 800 m) alors que la température serait le facteur déterminant à basse altitude. Cette hypothèse est avancée pour *Larix decidua* dans les Alpes : chez cette espèce l'effet de la photopériode dans la régulation de la sénescence diminuerait avec l'augmentation de l'altitude (Migliavacca et al. 2008). Cependant, nous n'observons pas de tendances graduelles des dates de sénescence avec l'altitude chez l'érable, ce qui rend cette hypothèse peu probable. D'autres facteurs environnementaux, non décelés dans cette étude, sont donc probablement à l'origine du patron phénologique observé chez cette espèce *in situ*. Chez le frêne, le modèle nul, qui prédit une date constante dans tous les sites et d'une année sur l'autre, est plus performant que les modèles basés sur la température et la photopériode. Ce résultat suggère, dans un premier temps, que la photopériode pourrait être le facteur principal qui régule la sénescence de cette espèce. Cependant, les deux années de suivi phénologique le long du gradient altitudinal montrent une variabilité interannuelle relativement forte de cet événement (en moyenne supérieure à 10 jours), ce qui tend à montrer que d'autres facteurs environnementaux que la

photopériode réguleraient la sénescence de cette espèce. De plus, la comparaison des trois années de suivis phénologiques de la sénescence dans le test de provenances de Toulence révèle également une forte variabilité interannuelle de la sénescence chez cette espèce au stade juvénile. En effet, dans cette expérimentation, la sénescence a été retardée pour toutes les espèces en 2006 où l'automne a été exceptionnellement chaud par rapport à 2007 ou 2008, et en particulier chez le frêne avec plus d'un mois de décalage comparé aux autres années (voir Figure 8-7). L'absence de gel dans le test de provenance, durant l'automne 2006, pourrait être à l'origine de ce retard phénologique. Enfin, chez le frêne et l'érable, la forte variabilité phénologique intra-populationnelle observée *in situ* (> 5 semaines, voir Tableau 8-5) suggère que les facteurs endogènes pourraient avoir une influence plus forte sur la régulation de la sénescence que les facteurs environnementaux. Nous pouvons par exemple, émettre l'hypothèse d'une régulation liée à l'âge physiologique des feuilles qui déterminerait l'entrée en sénescence pour ces espèces qui ne présentent pas de cline le long du gradient altitudinal (Worrall 1993). En effet, *in situ*, le frêne a une durée de saison de végétation qui reste identique entre les deux années étudiées au sein de chaque population : le débourrement des populations est plus tardif en 2005 qu'en 2006 mais la sénescence est également plus tardive en 2005 qu'en 2006 (article 2). Cependant au sein de chaque population (en condition naturelles et dans le test de provenances), la durée de vie de feuilles est assez variable entre les individus et il n'existe pas de corrélations claires entre les dates de débourrement et de sénescence de la même année qui pourraient permettre d'étayer cette hypothèse.

A travers les tests de transplantations réciproques conduits dans cette étude, les résultats révèlent également que d'autres facteurs environnementaux que la température et la photopériode pourraient agir sur la sénescence des arbres, du moins au stade juvénile. En effet, les normes de réaction des dates de sénescence présentent des formes paraboliques chez le hêtre, et non une forme linéaire comme attendue en se basant sur le suivi des arbres adultes en condition naturelle ou en se basant sur les clines d'autres espèces étudiées le long d'un gradient altitudinal (Matsumoto et al. 2003, Dittmar and Elling 2006, Richardson et al. 2006, Migliavacca et al. 2008). Le site de plantation situé à 100 m d'altitude, relativement éloigné des autres sites de plantation (Tableau 2-3), présente un déficit en vapeur d'eau de l'air (Vapour Pressure Deficit, VPD) beaucoup plus fort que dans les autres sites (Figure 6-8), notamment durant les deux automnes où le suivi phénologique a été effectué (Tableau 6-1). Ainsi, les formes paraboliques des normes de réaction traduisent probablement l'effet de la sécheresse de l'air relativement forte dans ce site qui a entraîné une coloration et une chute

des feuilles précoces chez les individus. Cet effet est probablement inexistant sur les individus adultes suivis le long du gradient altitudinal en raison de leur profond enracinement et du couvert forestier qui tamponne les variations de températures et d'humidité. A l'inverse dans le test de transplantations réciproques, les individus juvéniles ont été transplantés ce qui réduit considérablement leur résistance à un stress hydrique. La chute des feuilles précoce est alors une stratégie pour limiter les pertes en eau liées à une forte demande évaporative (Delzon and Loustau 2005, Breda and Badeau 2008). Ce résultat confirme également que la plasticité d'un caractère vis-à-vis d'un facteur abiotique (ici, les dates de sénescence en fonction de la température) peut être limitée et altérée par un autre facteur abiotique (ici la sécheresse de l'air) entraînant un stress pour l'individu (Valladares et al. 2007). Même s'il existe encore des incertitudes concernant l'évolution future des précipitations, la demande évaporative et le VPD de l'air devraient sensiblement augmenter en raison de l'augmentation des températures. De plus, les événements climatiques extrêmes (ECE) comme par exemple des étés chauds et secs, devraient également augmenter dans les prochaines décennies (Tebaldi et al. 2006, IPCC 2007). Le gain de croissance potentiel des arbres lié à l'allongement de leur saison de croissance pourrait ainsi être contrebalancé par l'augmentation du stress hydrique durant la période de croissance et l'augmentation des ECE. En effet, lors d'un stress hydrique important, les stomates se ferment pour limiter les pertes en eau et éviter les risques de cavitation. Chez certaines espèces, on observe une fermeture stomatique totale entraînant un stress thermique (échauffement de la feuille) qui induit une forte mortalité foliaire et affecte la survie et la croissance des plants (Tardieu et al. 2005). Les espèces très sensibles au VPD et/ou à la cavitation, comme le hêtre, pourraient ainsi être plus largement affectées par cette augmentation du stress hydrique estival (Gessler et al. 2004). Une étude expérimentale montre, par exemple, qu'une diminution de 40% de l'humidité relative de l'air entraîne une réduction de 68% de la productivité chez des jeunes plants de hêtre (Lendzion and Leuschner 2008).

L'intensité lumineuse pourrait également intervenir dans la régulation de la sénescence des arbres en activant certains facteurs endogènes. Une étude montre, par exemple, que l'intensité lumineuse interagit avec les cytokines ou les sucres qui interviennent dans la régulation de la sénescence (Wingler et al. 1998). Une autre étude montre que l'ombrage empêche la perte des chlorophylles et la production d'anthocyanines chez les arbres, retardant ainsi leur sénescence automnale (Lee et al. 2003). Nos résultats vont dans le même sens que cette dernière étude pour le hêtre : la sénescence est toujours plus tardive pour les individus plantés sous couvert d'une hêtraie (décalage d'environ 3 semaines), où la lumière incidente

est beaucoup plus faible, que pour les individus transplantés en milieux ouverts (pleine lumière) (Figure 6-5). Nous ne retrouvons pas cette tendance chez le chêne. Cette hypothèse pourrait également expliquer la faible variation des dates de sénescence des plants transplantés sous ombrage le long du gradient altitudinal (Figure 6-5). Cependant, dans cette expérimentation, il est difficile de séparer les effets de la température et de la sécheresse de l'air des effets du rayonnement incident. En effet, le VPD est également plus fort en milieu découvert qu'en milieu fermé (Tableau 6-1). Néanmoins, à l'exception du site localisé à 100 m d'altitude, le VPD n'atteint pas des valeurs extrêmes que ce soit dans les milieux ombragés ou de pleine lumière (principalement en raison de l'exposition choisie au nord et de la baisse de la température avec l'altitude). Ainsi, alors que le fort décalage phénologique du hêtre entre les milieux de pleine lumière et les milieux ombragés est probablement lié au VPD dans le site situé à 100 m d'altitude (où le VPD en milieux ouverts est environ trois fois supérieur au VPD enregistré dans les milieux fermés), le décalage phénologique observé aux autres altitudes pourrait être la conséquence de la différence d'intensité lumineuse entre les deux milieux. Cependant, l'analyse des données météorologiques révèle que les milieux ouverts présentent des amplitudes thermiques beaucoup plus fortes que les milieux ombragés pour une altitude donnée (Ecart moyen de 3.5°C pour les températures maximales et 1°C pour les températures minimales). Ces importantes variations thermiques en milieux ouverts pourraient également affecter la sénescence des jeunes plants de hêtre et il ne nous est donc pas possible de conclure à un effet direct de l'intensité lumineuse sur la sénescence foliaire. Ces résultats sont conformes aux données de la littérature qui placent le hêtre comme une espèce à tendance océanique qui ne tolère pas les forts VPD, les contrastes thermiques importants ou encore une trop forte intensité lumineuse (Lendzion and Leuschner 2008, Michalet et al. 2008). Nos résultats montrent ainsi que l'ombrage de la canopée pourrait avoir un effet facilitant significatif pour la phénologie et la croissance (données non montrées) de cette espèce à basse altitude.

Tableau 6-1 : Comparaison des variables microclimatiques (Température et VPD) entre les milieux ouverts et fermés de l'expérimentation de transplantations réciproques, durant la période qui précède la sénescence.

T_{min} et T_{max} , moyenne des minima et maxima des températures enregistrées par les deux capteurs situés dans chacun des deux milieux durant le mois précédant les premières dates de sénescence observées, i.e. du 20 août au 20 septembre ; VPD_{max} correspondent à la moyenne des 10 plus fortes valeurs journalières enregistrées durant cette même période. Lumière, correspond aux milieux ouverts, en pleine lumière ; Ombrage, correspond aux milieux ombragés par une canopée de hêtre.

Altitude (m)	2007						2008					
	Lumière			Ombrage			Lumière			Ombrage		
	T_{min} (°C)	T_{max} (°C)	VPD_{max} (kPa)	T_{min} (°C)	T_{max} (°C)	VPD_{max} (kPa)	T_{min} (°C)	T_{max} (°C)	VPD_{max} (kPa)	T_{min} (°C)	T_{max} (°C)	VPD_{max} (kPa)
100	11.5	28.0	4.2	13.0	23.3	1.4	12.2	28.5	4.9	13.9	23.2	1.6
400	12.6	21.0	1.2	12.7	19.4	1.2	13.0	21.6	1.0	13.1	19.4	1.0
800	10.9	19.8	1.4	11.8	17.7	1.2	10.8	20.4	1.1	12.0	18.0	1.1
1200	8.1	20.7	2.1	8.7	16.7	1.3	8.7	20.0	1.5	9.8	16.7	1.1
1600	6.5	19.4	1.9	7.8	13.8	0.9	7.0	20.3	1.8	8.4	14.6	1.0

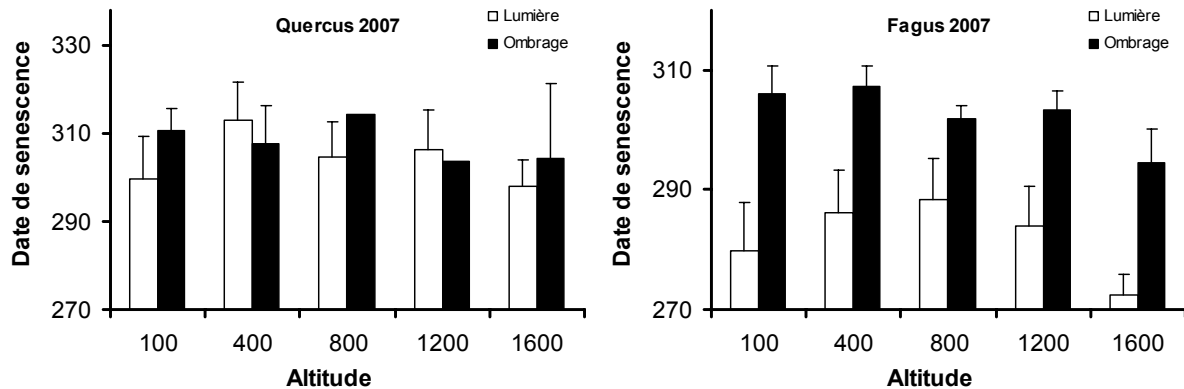


Figure 6-5 : Dates de sénescence du hêtre et du chêne dans les sites de transplantation en milieux fermés (condition d'ombrage) ou en milieux ouverts (pleine lumière).

Pour chaque espèce, les dates de sénescence des trois provenances ont été moyennées (année 2007).

Les travaux effectués au cours de cette thèse ont permis de mieux comprendre le déterminisme environnemental de la phénologie des arbres. Notre étude a montré que le débourrement est un événement phénologique principalement gouverné par les températures printanières. Ces températures semblent, à l'heure actuelle, suffisantes pour expliquer la variabilité des dates de débourrement du chêne sessile et du frêne élevé tandis que les températures froides hivernales pourraient moduler, dans une moindre mesure, les dates de débourrement du sapin pectiné, du houx, du hêtre et de l'érable sycomore. Le hêtre qui présente une sensibilité phénologique plus faible face aux variations thermiques printanières pourrait être également influencé par la photopériode. Concernant les dates de sénescence, les clines observés le long du gradient altitudinal chez le chêne et le hêtre sont largement

expliqués par les températures automnales. Chez le hêtre, une légère interaction entre la durée du jour et l'influence de ces températures semble moduler le processus de sénescence. De plus, au stade juvénile, le VPD, les contrastes thermiques et l'intensité lumineuse pourraient également affecter la coloration et la chute des feuilles de cette espèce. Chez l'érable et le frêne, la photopériode pourrait jouer un rôle mais d'autres facteurs environnementaux, non déterminés dans cette étude, pourraient également réguler la sénescence de ces deux espèces. Le Tableau 6-2 résume les principaux facteurs environnementaux régulant les dates de débourrement et de sénescence des différentes espèces étudiées.

Tableau 6-2 : Synthèse des différents facteurs environnementaux impliqués dans la régulation des dates de débourrement et de sénescence des six espèces étudiées.

Les facteurs sont énumérés par ordre décroissant d'importance.

ESPECES	DEBOURREMENT	SENESCENCE
<i>Abies alba</i>	- Températures de forcing (-5.25 jours / °C) - Températures de chilling (?)	—
<i>Acer pseudoplatanus</i>	- Températures de forcing (-5.0 jours / °C) - Températures de chilling (?)	- Photopériode - Autres facteurs indéterminés
<i>Fagus sylvatica</i>	- Températures de forcing (-1.9 jours / °C) - Températures de chilling (?) - Photopériode (?)	- Températures automnales (+5.6 jours / °C) - Rayonnement solaire (?)
<i>Fraxinus excelsior</i>	- Températures de forcing (-6.6 jours / °C)	- Photopériode - Autres facteurs indéterminés - Température
<i>Ilex aquifolium</i>	- Températures de forcing (-3.73 jours / °C) - Températures de chilling (?)	—
<i>Quercus petraea</i>	- Températures de forcing (-6.5 jours / °C)	- Températures automnales (+5.1 jours / °C)

2.3 Perspectives de recherche

Afin de quantifier l'influence respective des températures de chilling et de forcing ainsi que la durée du jour sur le débourrement ou la sénescence foliaire, il serait intéressant de poursuivre nos recherches via une expérimentation conduite en chambre climatique où ces variables peuvent être contrôlées. Par exemple, pour le débourrement, l'influence des températures froides qui permettent de lever la dormance pourrait être testée et quantifiée en appliquant aux plants différents traitements thermiques (en simulant une « privation d'hiver » plus ou moins forte) avant de les maintenir à une température chaude constante permettant le débourrement. Ces résultats permettraient de déterminer précisément le seuil de quantité de froid nécessaire pour lever entièrement la dormance selon l'espèce considérée et ainsi améliorer les modèles. Même si des expérimentations similaires ont déjà été conduites sur le débourrement, très peu d'espèces ont été étudiées (Falusi and Calamassi 1990, Heide 1993a, b, Norby et al. 2003, Hanninen et al. 2007, Sogaard et al. 2008).

Une autre issue importante concernant la phénologie printanière des arbres face au changement climatique est d'évaluer si les risques de dommages liés aux gels tardifs seront plus fréquents. En effet, en 1991, Hanninen suggère que les risques de dommages liés au gel tardifs pourraient augmenter avec le réchauffement climatique en raison d'une résistance au gel des arbres affaiblie ainsi que d'un débourrement plus précoce (pour plus de détail, voir chapitre 1). Depuis, de nombreuses études ont réfuté cette hypothèse (Ogren 2001, Morin 2006). Néanmoins, cette hypothèse reste encore très discutée aujourd'hui et peut ou non être validée selon les modèles utilisés (Kramer et al. 1996, Linkosalo et al. 2000, Hanninen 2006, Hanninen et al. 2007, Gu et al. 2008). Il est très probable que le risque de dommages causés par le froid évoluera de façon très différente selon les espèces en fonction de leur sensibilité aux températures de forcing et de chilling. Les espèces qui semblent très sensibles au chilling comme le hêtre ne devraient pas avancer fortement leur date de débourrement et donc devraient être moins exposées aux risques de gels tardifs que les espèces ne réagissant qu'aux températures de forcing.

Concernant la sénescence des arbres, les expérimentations en serre, comme décrites précédemment, manquent cruellement pour identifier les facteurs environnementaux qui régulent cet événement phénologique (voir cependant Norby et al. 2003). Il serait ainsi intéressant de mener une expérimentation avec un traitement croisé de sécheresse de l'air et du sol pour étudier l'effet du VPD et de la sécheresse édaphique sur la sénescence. Ces informations seraient particulièrement précieuses pour appréhender les changements

phénologiques futurs dans le contexte du changement global. Les modèles climatiques prédisent, en effet, une augmentation des événements climatiques extrêmes (ECE) qui pourraient largement affecter la phénologie, la croissance et la survie des espèces. L'effet d'un été et/ou d'un automne chaud et sec pourrait réduire la durée de vie des feuilles, comme le suggère notre étude chez le hêtre au stade juvénile, et diminuer en conséquence la période d'assimilation de carbone. Ainsi, un réchauffement climatique estival/automnal pourrait entraîner une sénescence précoce des arbres et accentuer la perte de carbone des écosystèmes forestiers, actuellement observée durant les automnes chauds, en raison principalement d'une augmentation sensible de la respiration hétérotrophe (Piao et al. 2008).

3. CAPACITES ADAPTATIVES INHERENTES DES ARBRES

Face au changement climatique annoncé, deux processus majeurs pourront favoriser le maintien des espèces dans leur milieu, la diversité génétique non neutre et la plasticité phénotypique. En effet, à l'échelle de l'espèce, une forte différenciation génétique inter-populationnelle augmente les chances que certaines populations puisse être mieux adaptées à un changement environnemental. A l'échelle de la population, une forte diversité génétique permettra la sélection d'individus possédant des génotypes qui seront favorisés par le nouvel environnement. Enfin, la plasticité phénotypique constitue une réponse immédiate de l'individu à un changement environnemental qui lui permettra de s'acclimater aux changements de conditions du milieu. La plasticité phénotypique peut donc avoir des répercussions à l'échelle de l'individu, de la population et de l'espèce.

3.1 Différenciation génétique entre les populations

3.1.1 Débourrement

Les observations réalisées le long du gradient altitudinal mettent en évidence la forte variabilité phénotypique des dates de débourrement des arbres mais ne nous permettent pas d'identifier le déterminisme de ces patrons phénologiques, *i.e.* la part associée à un déterminisme génétique et environnemental. Pour cette raison, nous avons mis en place des tests de provenances. Les résultats issus du test de provenances de Toulonne montrent que les populations des espèces étudiées s'étaient différenciées au niveau de leur phénologie et de leur croissance en un nombre de génération probablement faible puisque le hêtre, par exemple, serait présent dans les Pyrénées seulement depuis 4000 ans (Niort 2008). En effet, à l'échelle de la population, ce test de provenances révèle clairement une différenciation génétique de la date de débourrement chez le frêne et le hêtre et dans une moindre mesure chez le chêne. Cette différenciation génétique des populations issues de différentes altitudes a eu lieu malgré les très faibles distances géographiques qui les séparent dans leur milieu d'origine, ce qui suggère une forte sélection directionnelle de la date de débourrement le long du gradient altitudinal. Plus étonnant, les résultats obtenus dans le test de provenances montrent que les différenciations génétiques observées pour la phénologie du débourrement peuvent présenter des clines inversés selon les espèces (Figure 6-6). Nos observations montrent, en effet, que les populations de frênes provenant de haute altitude tendent à débourrer plus tardivement que les populations provenant de basse altitude. La même

tendance est observée chez le chêne (plus faible et uniquement observée en 2007) alors que la tendance est inverse chez le hêtre (Figure 6-6). Le cline trouvé chez le hêtre est conforme aux données de la littérature (vonWuehlisch et al. 1995, Chmura and Rozkowski 2002) tandis que le cline observé chez le chêne est opposé à celui trouvé dans la littérature (Liepe 1993, Deans and Harvey 1995, Ducousso et al. 1996). Cependant chez le chêne, le cline mis en évidence est faiblement significatif ($p = 0.06$) et n'est pas détecté l'année suivante, contrairement aux cliniques observés chez le frêne et le hêtre. Globalement, les résultats obtenus en tests de provenances indiquent, soit que les arbres provenant de climats froids (i.e., issus de hautes latitudes ou altitudes) débourrent plus précocement que les arbres provenant de climats chauds, soit qu'il n'y a pas de tendance significative (Tableau 6-3). Ce débourrement précoce résulterait soit d'un seuil de cumul de températures froides plus faible (permettant la levée de l'endodormance), soit d'un seuil de cumul de températures chaudes plus bas (nécessaire au débourrement en phase de quiescence), soit les deux (Campbell and Sugano 1987, Morgenstern 1996, Howe et al. 2000, Howe et al. 2003b). La différenciation observée chez le frêne va donc à l'encontre de la plupart des cliniques induit par un gradient altitudinal.

Tableau 6-3 : Synthèse bibliographique des tests de provenances étudiant les variations cliniques des dates de débourrement en fonction de l'altitude d'origine des populations.

« - » signifie une relation négative entre l'altitude et la date de débourrement, autrement dit les populations de haute altitude débourrent plus précocement que les populations de basse altitude. Le signe « + » signifie la tendance inverse. « 0 » signifie qu'aucune tendance n'a été observée.

ESPECES	TENDANCES ALTITUDINALES	AUTEURS
<i>Picea abies</i>	0	Skroppa and Magnussen 1993
<i>Quercus robur</i> et <i>Q. petraea</i>	0	Kleinschmit and Svolba 1993
<i>Betula alleghaniensis</i> et <i>B. lenta</i>	0	Sharik and Barnes 1976
<i>Pseudotsuga sp</i>	-	Acevedo Rodriguez et al. 2005
<i>Abies lasiocarpa</i> et <i>A. amabilis</i>	-	Worral 1983
<i>Quercus petraea</i>	-	Ducousso et al. 1996 Deans and Harvey 1995; Liepe 1993
<i>Fagus sylvatica</i>	-	Chmura and Rozkowski 2002, Won Wuehlisch et al. 1995
<i>Prunus serotina</i>	+	Barnett and Farmer 1980

De plus, il n'existe pas, à notre connaissance, d'études qui montrent, via un test de provenances, des différenciations phénologiques entre des populations qui suivent des cliniques

opposés selon l'espèce, sous l'influence d'un même gradient environnemental. Ce résultat majeur met ainsi clairement en évidence que les espèces répondent différemment aux pressions de sélection du milieu. Ces différences de réponse sont probablement dues à des interactions complexes entre les besoins en froid permettant la levée de l'endodormance et les besoins en chaleur nécessaire au débourrement ainsi que du climat du test de provenances (Campbell and Sugano 1987). Plusieurs tests de provenances situés dans différents climats seraient alors nécessaires pour comprendre l'origine de ces clines (Morgenstern 1996). Nous pouvons néanmoins proposer d'expliquer ces différences de réponses entre espèces à partir d'une hypothèse basée sur le compromis entre une optimisation de la saison de végétation et l'évitement des gels tardifs au printemps dommageables pour les jeunes feuilles. En effet, à haute altitude, la saison de végétation est très courte et peut contraindre fortement la croissance et la maturité des fruits (et par conséquent la viabilité des graines) (Pangtey et al. 1990, French et al. 1997, Garcia et al. 2000). Une étude récente, basée sur un modèle permettant de prédire les aires de répartition à partir de processus biologiques sous-jacents, montre que la limite nord de répartition des espèces est principalement causée par l'incapacité des espèces à fleurir ou porter leurs graines à maturité (Morin et al. 2007). D'autre part, à haute altitude la fréquence des gels tardifs printaniers est plus élevée qu'à basse altitude et peut largement affecter la croissance voire même la survie des individus (Hanninen 1991, Leinonen 1996, Howe et al. 2000, Savolainen et al. 2004, Hanninen 2006). A haute altitude, deux stratégies opposées peuvent donc être sélectionnées par les contraintes du milieu : soit la sélection naturelle favorisera les arbres au débourrement précoce afin d'optimiser leur saison de croissance, soit elle favorisera les arbres les plus tardifs afin d'éviter les risques de gels tardifs. Les arbres adoptent probablement pour un compromis entre ces deux stratégies. Cependant le hêtre semble adopter la première stratégie en optimisant au maximum sa saison de croissance à haute altitude (les populations de haute altitude débourrent plus tôt dans le test de provenances) tandis que le frêne et dans une moindre mesure le chêne semblent adopter la seconde stratégie (les populations de hautes altitudes sont plus tardives dans le test de provenances). Ces différences directionnelles de la réponse des espèces aux pressions de sélection du milieu pourraient résulter de différences de vulnérabilité des espèces au gel printanier. En effet, les espèces étudiées ici ont des bourgeons très différents en terme morphologique et anatomique et pourraient en conséquence présenter des résistances différentes au gel printanier durant leur phase de quiescence. A l'heure actuelle, il n'existe pas encore de données concernant la résistance au gel des bourgeons en phase de quiescence chez les arbres forestiers qui pourraient étayer ces hypothèses (contrairement aux arbres fruitiers).

Cependant, une étude en cours met en évidence dans le Massif Central que la LT50 (température qui provoque 50% de lyse cellulaire) des bourgeons en cours de débourrement est plus faible chez le hêtre (-12°C) que chez le frêne (-8°C) (Guillaume Charrier, communication personnelle). Le hêtre serait alors plus résistant au gel que le frêne pendant le débourrement. Ces résultats vont dans le sens d'une plus forte vulnérabilité des bourgeons de frêne au gel et pourraient ainsi expliquer pourquoi la sélection naturelle privilégie chez cette espèce les individus les plus tardifs à hautes altitudes.

D'autre part, les résultats du test de provenances montrent que l'ordonnement des dates de débourrement reste très stable d'une année sur l'autre à l'échelle de la population (Figure 6-6) et également de l'individu (ce sont les mêmes individus les plus précoces ou les plus tardifs chaque année, pour plus de détails, voir article 4), ce qui démontre le fort contrôle génétique du débourrement chez les espèces étudiées.

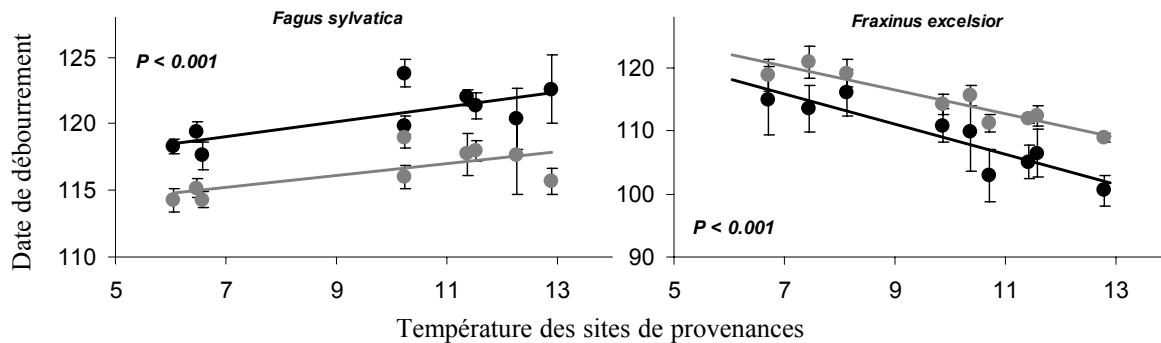


Figure 6-6 : Date de débourrement des populations de hêtre et de frêne dans le test de provenances en fonction de la température moyenne annuelle des sites d'origine des provenances.

Les points noirs correspondent aux observations effectuées en 2008, les points gris à celles effectuées en 2007.

Enfin, les insectes défoliateurs et/ou les champignons parasites peuvent exercer des pressions de sélection sur leur plante hôte et ainsi être ainsi à l'origine d'un cline phénologique (Crawley and Akhteruzzaman 1988, Tikkanen and Julkunen-Tiitto 2003, van Asch and Visser 2007). Nos données ont, par exemple, montré qu'à basse altitude, certains chênes sessiles étaient suffisamment précoces pour éviter l'installation des ascospores d'oïdium sur les feuilles (le développement de ces spores ne peut avoir lieu que quelques jours après le débourrement lorsque les feuilles sont dites sensibles). Ces mêmes chênes portaient également des feuilles beaucoup moins infectées par l'oïdium à la fin de l'été que les chênes au débourrement tardif à basse altitude. Ce dernier résultat montre que la date de débourrement des chênes peut ainsi avoir une incidence sur la santé des arbres et avoir un impact direct sur leur fitness. A l'inverse, à haute altitude, l'ensemble des chênes est

vulnérable à l'oïdium car les ascospores sont émises bien avant le débourrement des individus les plus précoces (pour plus de détails, voir article 6, annexe 1). Ces données démontrent que les pressions de sélection sont différentes le long du gradient altitudinal. A basse altitude, les individus les plus précoces optimisent leur saison de croissance et évitent les dommages causés par l'oïdium, tandis qu'à haute altitude, la pression dominante est probablement liée aux gels tardifs printaniers plus intenses et fréquents qu'en basse altitude. Cette composante biotique du déterminisme des patrons phénologiques des arbres mériterait d'être étudiée plus finement. A l'heure actuelle, une question fondamentale est de savoir comment cette synchronisation (ou désynchronisation) phénologique entre l'hôte et le parasite va évoluer face au réchauffement climatique (Visser and Holleman 2001).

3.1.2 *Sénescence*

Concernant la sénescence, dans le test de provenances de Toulence, une différenciation phénologique entre les populations est détectée pour les mêmes espèces qui présentaient une différenciation de leur phénologie printanière. Les populations de hautes altitudes ont une sénescence plus précoce que celles de basses altitudes chez le hêtre (en 2006 et 2007), ce qui est conforme aux résultats de la littérature (Chmura and Rozkowski 2002). La même tendance est retrouvée en 2008 chez le frêne, tandis que la tendance inverse est observée en 2007 chez le chêne (faible) (Figure 6-7). Même si le contrôle génétique des dates de sénescence est relativement connu (Nooden et al. 1997, Quirino et al. 2000, Yoshida 2003, Lim et al. 2007) notamment pour les herbacées, très peu d'études ont mis en évidence des différenciations de ce caractère entre différentes populations (Deans and Harvey 1995, Jensen and Hansen 2008). Une différenciation inter-populationnelle a été mise en évidence sur l'arrêt de croissance et le bourgeonnement (qui se produit à la fin de l'été), en particulier chez les conifères le long de gradients latitudinaux (Morgenstern 1996, Savolainen et al. 2004). L'arrêt de croissance et le bourgeonnement sont corrélés aux dates de sénescence et peuvent donc être de bons indicateurs pour appréhender la différenciation génétique de la sénescence foliaire entre des populations. Dans les tests de provenances, les populations originaires des régions au climat froid avec une courte durée de saison de végétation tendent généralement à terminer leur saison de croissance à l'automne, plus tôt que les populations issues de climat plus chaud (voir revue dans Morgenstern 1996 et Tableau 8-4). L'origine de cette différenciation peut être expliquée par une nécessité d'acquérir une meilleure résistance au gel hivernal. En effet, plus l'arrêt de croissance est précoce et plus l'individu acquiert une meilleure résistance au gel au cours de l'automne (Howe et al. 2003b, Jensen and Deans

2004). Afin d'optimiser la résistance au gel des arbres, la sélection naturelle pourrait ainsi favoriser les individus ayant une sénescence précoce à haute altitude, où le gel est plus intense et fréquent qu'à basse altitude. Nos résultats renforcent donc cette hypothèse chez le frêne et le hêtre.

Tableau 6-4 : Synthèse bibliographique des tests de provenances étudiant les variations clinales des dates de fin de croissance ou de coloration/chute des feuilles en fonction de l'altitude d'origine des populations.

« - » signifie une relation négative entre l'altitude et la date de fin de végétation, autrement dit les populations de haute altitude finissent leur saison de végétation plus précocement que les populations de basse altitude

ESPECES	TENDANCES ALTITUDINALES	AUTEURS
<i>Betula alleghaniensis</i> et <i>B. lenta</i>	-	Sharik and Barnes 1976
<i>Picea abies</i>	-	Skroppa and Magnussen 1993 et Chmura 2006
<i>Quercus rubra</i>	-	Kriebel <i>et al.</i> 1976
<i>Fagus sylvatica</i>	-	Chmura and Rozkowski 2002

Contrairement au débourrement, dont les clines se répètent chaque année, la sénescence est un caractère plus variable et les clines ne sont pas forcément détectés chaque année. Le suivi phénologique réalisé à l'automne 2008 dans le test de provenances de Toulonne révèle, en effet, un cline significatif des dates de sénescence en fonction des températures de provenance chez le frêne alors que les clines observés l'année précédente sur les autres espèces ne sont pas retrouvés. Dans un test de provenances, un gel précoce à l'automne peut entraîner une chute synchrone des feuilles de tous les individus plantés et peut ainsi gommer les éventuelles différenciations génétiques des populations. Les clines phénologiques concernant ce caractère sont donc plus difficilement détectables. De plus, nous avons vu que des facteurs environnementaux comme la sécheresse de l'air ou l'intensité lumineuse pouvaient influencer l'évolution du processus de sénescence. Les clines peuvent ainsi être altérés de manière plus ou moins forte selon la sensibilité des espèces à ces différents facteurs. Ces résultats montrent par conséquent la nécessité d'effectuer un suivi des dates de sénescence sur le long terme. Les différences obtenues selon les années peuvent également être le résultat d'une interaction de type génotype-environnement, *i.e.* les génotypes (ici les provenances) ne répondraient pas de la même manière aux variations du climat en terme de régulation de la sénescence. Pour tester cette hypothèse, il serait nécessaire de répliquer ce test de provenances dans plusieurs sites ayant des climats contrastés comme

nous l'avons fait à plus petite échelle pour le chêne et le hêtre.

Chez le frêne, les populations provenant des hautes altitudes ont, en 2008, une sénescence plus précoce que celles de basses altitudes (voir Figure 6-7). Chez cette espèce, en 2008, la phénologie des populations présentait également un cline significatif pour le caractère de débourrement. Il en résulte un cline significatif relativement fort entre la durée de saison de végétation et les températures annuelles d'origine des populations, avec un écart de plus d'un mois entre les populations provenant de hautes altitudes et celles issues de plaines (Figure 6-8). Il est probable qu'une telle différenciation phénologique entre les populations se soit accompagnée d'un effet d'entraînement de plusieurs autres caractères phénotypiques par des corrélations génétiques. Il serait par conséquent intéressant chez cette espèce de poursuivre des mesures dans le test de provenances sur d'autres traits fonctionnels reliés à la fitness comme la résistance au gel et/ou à la cavitation, par exemple, afin de mieux caractériser la diversité génétique de cette espèce sur un ensemble de caractères phénotypiques le long du gradient altitudinal. Dans l'optique de trouver les provenances les plus adéquates pour de futures plantations, cet ensemble de traits pourrait alors permettre aux gestionnaires de connaître les traits fonctionnels sujets à sélection, et par conséquent, vraisemblablement importants pour la fitness du frêne.

Notre étude a ainsi montré que les différenciations génétiques entre les populations peuvent présenter des clines opposés selon les espèces, et ce aussi bien pour le caractère de débourrement que pour le caractère de sénescence. Nos résultats mettent ainsi en avant qu'un même gradient environnemental peut induire des pressions de sélections opposées entre les espèces. Ces différenciations résultent probablement d'une vulnérabilité au gel tardif et d'une nécessité d'optimiser la saison de croissance, différentes entre les espèces. Cependant, la variabilité génétique des caractères phénologiques mesurée entre les populations est relativement faible en comparaison de la variabilité phénotypique observée *in situ* entre les mêmes populations. Ces différenciations peuvent néanmoins accentuer ou amoindrir les clines observés *in situ*. Par exemple, chez le frêne, le cline observé dans le test de provenances de Toulonne concernant les dates de débourrement est marqué (jusqu'à -2.4 jours / °C) et va dans le même sens que le cline observé *in situ* (-6.6 jours / °C). Ainsi, chez cette espèce, la forte sensibilité du débourrement observé *in situ* pourrait en partie être accentuée par la variabilité génétique inter-populationnelle pour ce caractère. A l'inverse, la différenciation génétique du débourrement chez le hêtre (0.6 jours / °C) va dans le sens opposé du cline observé *in situ* (-1.9 jours / °C). Chez cette espèce, la différenciation inter-populationnelle pourrait réduire la variabilité observée *in situ*.

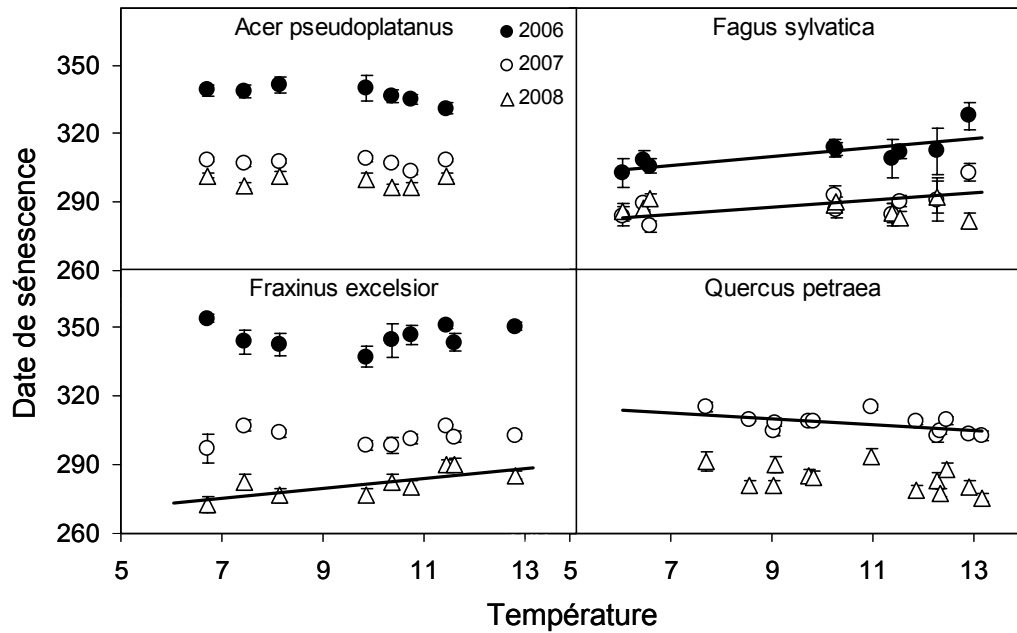


Figure 6-7 : Dates de sénescence des quatre espèces caducifoliées dans le test de provenances de Toulonne en fonction de la température d'origine des sites de provenances.

Les cercles noirs correspondent aux observations effectuées en 2006, les cercles blancs en 2007 et les triangles blancs en 2008. La température représente la température annuelle des provenances. Les droites de régression ont été tracées lorsqu'elles étaient significativement différentes de 0 ($P < 0.05$).

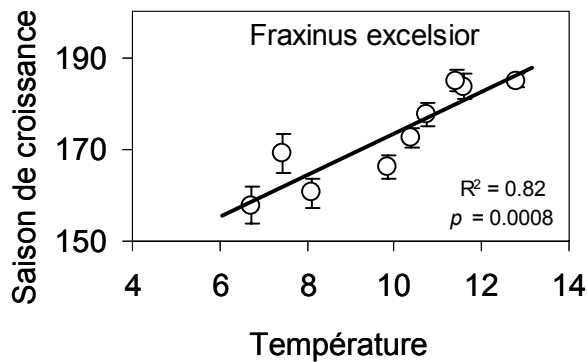


Figure 6-8 : Durée de la saison de végétation des différentes populations de frêne dans le test de provenances de Toulonne en fonction de la température des sites d'origine des provenances.

D'un point de vue de la gestion forestière, notre étude suggère qu'il est important d'étudier les effets de la sélection par trait fonctionnel, et ce, espèce par espèce. Pour sélectionner des provenances susceptibles d'être mieux adaptées à l'environnement du futur, il convient d'effectuer cette sélection empiriquement pour chaque espèce via l'utilisation de tests de provenances et au cas par cas, avec des expérimentations conduites au plus près de la zone d'étude.

3.2 Variabilité intra-populationnelle

3.2.1 Débourrement

Dans ce travail de thèse nous nous sommes placés à l'échelle d'intégration de la population aussi bien *in situ* que dans les tests de provenances, nos dispositifs n'étant pas conçus pour une approche intra-populationnelle. Néanmoins, même si le nombre d'individus suivis au sein de chaque population est faible pour étudier précisément la variabilité intra-populationnelle, l'amplitude des dates de débourrement et de sénescence dans chaque population suivie *in situ* suggère une forte diversité génétique intra-populationnelle. L'amplitude intra-populationnelle du débourrement varie en moyenne de 2 semaines, le houx présentant la plus forte variabilité (Tableau 6-5). Par ailleurs, chez le chêne, les individus suivis dans le test de provenances de Toulence sont précisément les descendants des arbres dont la phénologie a été suivie *in situ*. Nous pouvons ainsi mettre en évidence de fortes corrélations entre les dates de débourrement des descendants et celles des arbres mères pour certaines populations qui présentaient une forte variabilité intra-populationnelle *in situ* (voir exemple Figure 6-9). Ce résultat démontre clairement que l'origine de la variabilité intra-populationnelle est principalement d'origine génétique et non micro-environnementale. Néanmoins, il conviendrait de disposer d'un nombre d'individus plus important pour préciser et quantifier l'origine de cette variabilité. Un dispositif est installé à cet effet dans le cadre d'une thèse en cours, et les premiers résultats confirment ces tendances (Florian Alberto, communication personnelle).

De plus, la forte variabilité intra-populationnelle observée dans les populations *in situ*, est conservée d'une année sur l'autre. En effet, il existe de fortes corrélations positives obtenues entre la date de débourrement d'une année et celle de l'année suivante entre les individus d'une population donnée. Sur l'ensemble des populations des six espèces, et ce malgré le faible nombre d'individus disponibles (environ 10 pour chaque population), les corrélations obtenues sont presque toujours positives (73-90 %) et significatives ($p < 0.05$), ce

qui implique que ce sont toujours les mêmes individus qui sont les plus précoces ou les plus tardifs d'une année sur l'autre (Tableau 6-6). De plus, chez le chêne dont le nombre d'individus suivis par population était en moyenne supérieur à 30, les corrélations sont toutes significatives ce qui rend ce dernier résultat beaucoup plus robuste. Même si ces corrélations ne constituent pas une preuve absolue du fort déterminisme génétique du débourrement, (*in situ* des variations micro-environnementales peuvent affecter le caractère étudié), ces résultats suggèrent que la variabilité du caractère est très probablement reliée à une diversité génétique importante des gènes impliqués dans son expression et que ce contrôle génétique explique une grande partie de la variabilité intra-populationnelle observée *in situ*. Par ailleurs, il a été montré dans de nombreux tests de provenances que malgré les fortes différenciations génétiques entre les populations vivant dans des climats contrastés, en particulier pour des traits reliés à une adaptation au froid, les populations conservent généralement un haut niveau de diversité génétique (Morgenstern 1996, Howe et al. 2003a).

Tableau 6-5 : Amplitude moyenne des dates de débourrement et de sénescence observées pour chaque espèce au sein de chaque population suivie *in situ*.

Les valeurs correspondent aux amplitudes calculées à partir des dates phénologiques minimum et maximum moyennées sur les 2 ou 3 années de suivi selon les espèces. Ab = *Abies*, Il = *Ilex*, Ac = *Acer*, Fa = *Fagus*, Fr = *Fraxinus*, Qu = *Quercus*.

Altitude	Vallée des Gaves										Vallée d'Ossau									
	DÉBOURREMENT						SÉNESCENCE				DÉBOURREMENT						SÉNESCENCE			
	Ab	Il	Ac	Fa	Fr	Qu	Ac	Fa	Fr	Qu	Ab	Il	Ac	Fa	Fr	Qu	Ac	Fa	Fr	Qu
100	-	13	-	12	14	15	-	22	43	26	-	-	-	7	12	18	-	12	26	28
400	-	19	23	10	15	19	43	19	19	15	14	25	14	13	14	7	31	29	33	23
800	12	33	9	10	15	13	40	21	25	19	20	21	19	7	18	8	35	20	36	20
1200	11	11	18	9	13	11	50	18	39	30	13	18	15	10	13	14	19	14	39	29
1600	11	-	18	13	10	11	21	8	16	12	7	7	14	9	-	6	22	24	-	19
Moyenne	11	19	17	11	13	14	39	18	28	20	14	18	16	9	14	11	27	20	34	24

Dans le test de provenances, la variabilité intra-populationnelle est maintenue malgré l'homogénéité du milieu. L'amplitude moyenne des dates de débourrement au sein d'une population donnée est d'environ 3 semaines, toutes espèces confondues, ce qui correspond approximativement à la variabilité observée dans les populations en conditions naturelles (Tableau 6-7). Ces résultats sont conformes aux données de la littérature qui montrent généralement que la variabilité phénologique intra-populationnelle présente une forte structuration en fonction des familles (individus issus d'un même arbre mère) (Billington and Pelham 1991, Kremer 1994, Rehfeldt 1994, Baliuckas and Pliura 2003, Jensen and Hansen 2008).

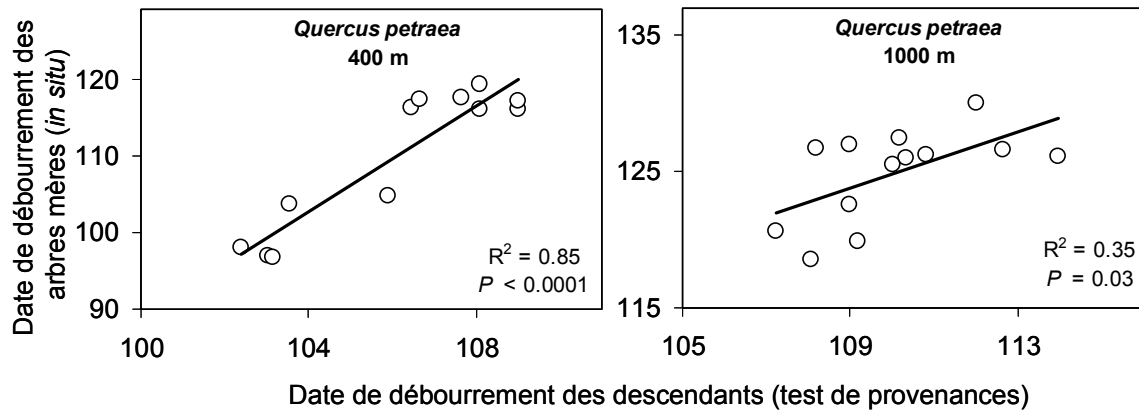


Figure 6-9 : Corrélation entre les dates de débournement des arbres mères *in situ* et de leurs descendants dans le common garden.

Les dates de débournement des descendants ont été moyennées entre demi-frères. Cette corrélation illustre les dates de débournement observées en 2007 pour la population située à 400 m dans la vallée des Gaves, à gauche et la population située à 1000 m d'altitude, à droite.

Tableau 6-6 : Corrélations interannuelles des dates de débournement chez les six espèces étudiées en conditions naturelles.

Pour le sapin pectiné, le houx, l'érable sycomore et le frêne élevé, les corrélations sont établies entre les dates de débournement 2005/2006. Pour le Hêtre et le chêne sessile, les corrélations sont établies entre les dates de débournement 2006/2007. Les valeurs correspondent au coefficient de corrélation de Pearson. + : $p < 0.10$; * : $p < 0.05$; ** : $p < 0.01$; *** : $p < 0.001$; ns : non significatif.

Altitude	Abies		Acer		Fagus	
	Ossau	Luz	Ossau	Luz	Ossau	Luz
100	-	-	-	-	0.73*	0.55 ⁺
400	0.66*	-	0.36 ^{ns}	0.82**	0.87***	0.71*
800	0.79**	0.83***	0.72*	0.38 ^{ns}	0.06 ^{ns}	0.78**
1200	0.78**	0.18 ^{ns}	0.85**	0.87 ⁺	0.62 ⁺	0.15 ^{ns}
1600	-0.13 ^{ns}	-0.25 ^{ns}	0.51 ^{ns}	0.65*	0.73*	0.61 ⁺

Altitude	Fraxinus		Ilex		Quercus	
	Ossau	Luz	Ossau	Luz	Ossau	Luz
100	0.34 ^{ns}	0.35 ^{ns}	0.30 ^{ns}	0.89***	0.70***	0.88***
400	0.54 ^{ns}	0.44 ^{ns}	-0.07 ^{ns}	-0.07 ^{ns}	0.78***	0.90***
800	0.55 ^{ns}	0.17 ^{ns}	-0.00 ^{ns}	-0.15 ^{ns}	0.91***	0.65***
1200	0.63 ⁺	0.65*	0.35 ^{ns}	0.73*	0.62***	0.49**
1600	-	-0.39 ^{ns}	0.54 ^{ns}	-	0.51 ⁺	0.86***

Tableau 6-7 : Amplitude moyenne des dates de débournement et de sénescence observées pour chaque espèce au sein de chaque population suivie dans le test de provenances.

Les valeurs correspondent aux amplitudes calculées (en nombre de jours) à partir des dates phénologiques minimum et maximum et moyennées sur les 2 années de suivis. Ab = Abies, Il = Ilex, Ac = Acer, Fa = Fagus, Fr = Fraxinus, Qu = Quercus.

Altitude	Vallée des Gaves										Vallée d'Ossau									
	DÉBOURREMENT					SÉNESCENCE					DÉBOURREMENT					SÉNESCENCE				
	Ab	Il	Ac	Fa	Fr	Qu	Ac	Fa	Fr	Qu	Ab	Il	Ac	Fa	Fr	Qu	Ac	Fa	Fr	Qu
100	-	25	-	8	20	23	-	43	38	55	-	17	-	22	24	16	-	50	39	47
400	-	7	25	13	23	22	52	55	57	36	-	31	15	16	25	18	37	41	36	51
800	-	24	14	18	26	17	36	54	51	41	24	21	23	18	17	15	37	57	42	63
1200	20	28	24	21	16	17	28	48	29	54	11	35	9	-	26	21	36	-	39	51
1600	25	-	19	23	17	21	35	49	28	48	18	-	-	21	-	-	-	50	-	-
Moyenne	23	21	21	17	20	20	38	50	41	47	18	26	16	19	23	18	37	50	39	53

3.2.2 Sénescence

Le long du gradient altitudinal, la variabilité intra-populationnelle des dates de sénescence est forte, avec en moyenne une amplitude de 26 jours entre les individus les plus précoces et les plus tardifs, et pouvant aller jusqu'à plus de 6 semaines dans certaines populations d'érable ou de frêne (Tableau 6-5). Ces fortes amplitudes intra-populationnelles expliquent probablement en partie la difficulté de modéliser la sénescence pour ces deux dernières espèces qui présentent une plus grande variabilité au sein de chaque population qu'entre les populations sur l'ensemble du gradient.

Comme pour le débourrement, nous trouvons des corrélations positives, et dans la plupart des cas significatives, entre les dates de sénescence observées une année le long du gradient altitudinal et celles observées l'année suivante (Tableau 6-8). Chez le hêtre et l'érable, ces corrélations sont même plus fortes que celles établies pour le débourrement. De la même façon, chez le chêne, dont les individus suivis à l'intérieur de chaque population sont plus nombreux, ces corrélations sont toujours positives et significatives (à l'exception de la population vivant à 1600 m d'altitude dans la vallée d'Ossau dont le nombre d'individus est inférieur à 12). Ces résultats suggèrent qu'il existe également un contrôle génétique fort de la sénescence foliaire à l'intérieur des populations qui pourrait expliquer la forte variabilité intra-populationnelle de ce caractère.

Tableau 6-8 : Corrélations interannuelles des dates de sénescence chez les quatre espèces caducifoliées étudiées.

*Pour l'érable sycomore et le frêne élevé, les corrélations sont établies entre les dates de sénescence 2005/2006. Pour le Hêtre et le chêne sessile, les corrélations sont établies entre les dates de sénescence 2006/2007. Les valeurs correspondent au coefficient de corrélation de Pearson. + : $p < 0.10$; * : $p < 0.05$; ** : $p < 0.01$; *** : $p < 0.001$; ns : non significatif.*

Altitude	Acer		Fagus		Fraxinus		Quercus	
	Ossau	Luz	Ossau	Luz	Ossau	Luz	Ossau	Luz
100	-	-	0.84**	0.96***	0.88**	0.42 ^{ns}	0.60***	0.78***
400	0.80**	0.85**	0.55 ⁺	0.90***	-0.16 ^{ns}	0.43 ^{ns}	0.74***	0.75***
800	0.61*	0.69*	0.79**	0.77*	0.67*	-0.46 ^{ns}	0.87**	0.61**
1200	0.27 ^{ns}	0.85 ⁺	0.21 ^{ns}	0.80*	0.69*	0.33 ^{ns}	0.68***	0.58**
1600	0.49 ^{ns}	0.85**	0.87***	0.29 ^{ns}	-	0.38 ^{ns}	0.28 ^{ns}	0.45*

De plus, le test de provenances montre que les variations génétiques pour ce caractère sont relativement faibles entre les populations alors qu'inversement, la variabilité intra-populationnelle est très forte. Dans cet environnement unique, l'amplitude des dates de sénescence est en moyenne de six semaines, ce qui concorde avec la variabilité intra-

populationnelle *in situ* (Tableau 6-7). Ce résultat est classiquement retrouvé dans les tests de provenances (David Boshier, communication personnelle). La sénescence a été très peu suivie en test de provenances, cependant les données disponibles montrent également une forte variation de ce caractère au sein des populations, principalement en raison de l'effet structurant des familles (forte variance additive) (Baliuckas and Pliura 2003, Jensen and Hansen 2008).

Etant donnée la forte variabilité intra-populationnelle du caractère de sénescence foliaire, il serait nécessaire d'étudier un nombre d'arbres par population plus conséquent pour pouvoir détecter des différenciations génétiques à l'échelle de la population.

3.3 Plasticité phénotypique à l'échelle de la population et de l'espèce

Le deuxième processus qui pourrait permettre aux populations de faire face au réchauffement climatique est la plasticité phénotypique. En effet, il est globalement reconnu que la plasticité phénotypique jouera un rôle prépondérant dans le maintien des populations en place, malgré le coût physiologique important pour la maintenir à un niveau élevé (Jump and Penuelas 2005, Ghalambor et al. 2007, Valladares et al. 2007).

3.3.1 Normes de réaction de la phénologie

Les normes de réaction obtenues pour les dates de débourrement du chêne et du hêtre dans les tests de transplantations réciproques sont de type linéaire vis-à-vis de la température avec une forte pente, traduisant une forte plasticité de ce caractère. Plus précisément, chez le chêne, la pente de la norme de réaction est proche de la pente du cline observé *in situ* sur les individus adultes (variations phénotypiques *in situ* : -6.5 jours °C⁻¹ ; RTE : -5.9 jours °C⁻¹) tandis qu'elle est largement supérieure au cline observé *in situ* chez le hêtre (*in situ* : -1.9 jours °C⁻¹ ; RTE : -5.3 jours °C⁻¹, Figure 6-10). Ce dernier résultat est surprenant et plusieurs explications pourraient en partie expliquer ces différences :

(i) Chez le hêtre, la différenciation génétique entre les populations, mise en évidence dans le test de provenance, pourrait en partie minimiser la variation phénotypique observée *in situ* puisque le cline mis en évidence dans le test de provenances de Toulence est dans le sens opposé au cline observé *in situ*. Cependant, la différenciation phénologique existante entre les populations semble *a priori* trop faible (+0.6 jours / °C) pour expliquer à elle seule l'écart

considérable observé entre les normes de réaction et la variabilité phénotypique *in situ*.

(ii) Au cours des deux années d'expérimentation, les plants juvéniles transplantés à haute altitude (1200 m) ont été recouverts sous une importante quantité de neige durant l'hiver et au début du printemps (jusqu'à environ mi-avril). Nos capteurs météorologiques étant situés à 1,50 m du sol, la température enregistrée ne correspond pas réellement à la température subie par les bourgeons. Il est ainsi possible que les plants juvéniles de hêtre aient largement retardé leur débourrement à haute altitude en réponse à ces conditions d'enneigement. Cependant, contrairement au hêtre, les plants juvéniles de chêne n'ont pas eu une réponse différente de celle des adultes. Les réponses contraires de ces deux espèces pourraient être la conséquence de leurs exigences différentes en températures de chilling et de forcing, ainsi que des sensibilités à ces températures qui n'opèrent pas durant la même période.

Nos résultats montrent que la plasticité phénologique vis-à-vis de la température est donc importante chez le hêtre et le chêne, du moins au stade juvénile. Ces résultats sont en accord avec ceux de Kramer (1995b) qui souligne la forte plasticité phénologiques des arbres. En effet, Kramer montre, à l'aide d'observations phénologiques effectuées dans les IPG (International Phenological Garden), que les clones d'arbres, disposés dans ces jardins, ont une réponse phénologique vis-à-vis de la température comparable à celle d'individus génétiquement différents le long d'un gradient latitudinal

A l'heure actuelle, nous ne savons pas si les populations situées en périphérie ou au centre de l'aire de répartition ont une différence de plasticité phénotypique (Eriksson et al. 2006). Nos résultats indiquent que les trois populations testées de chêne et de hêtre, ont la même plasticité phénotypique concernant les traits phénologiques et la croissance. En effet, nous n'avons pas mis en évidence d'interaction entre la population et l'environnement, dans les tests de provenances menés le long du gradient altitudinal, qui pourrait manifester des différences de plasticité entre les populations aussi bien pour le caractère de débourrement et de sénescence que pour le taux de croissance. Ces résultats confirment ainsi, que malgré l'existence d'adaptations génétiques entre les populations d'une espèce, ces populations présentent généralement la même réponse vis-à-vis d'un gradient environnemental (Rehfeldt 1994, Rweyongeza et al. 2007b).

3.3.2 Optimum de croissance le long du gradient altitudinal

Le taux de croissance est également un trait majeur, sujet à sélection, car il confère un avantage compétitif aux espèces notamment dans la phase de recrutement. Le test de provenances de Toulonne montre que pour toutes les espèces, les populations de hautes altitudes ont une croissance plus faible que les populations de basses altitudes. Ces clines de différenciation de croissance reliés à l'altitude d'origine des populations est un résultat qui est classiquement retrouvé dans la littérature (Rehfeldt 1993, Oleksyn et al. 1998, Saenz-Romero et al. 2006, Rweyongeza et al. 2007a). Ces clines résultent d'un compromis relativement connu : à haute altitude, la sélection naturelle favorise les génotypes allouant plus d'énergie à des mécanismes de résistance aux contraintes environnementales (résistance au froid et au fort rayonnement (réduction de la photoinhibition), tandis qu'à basse altitude, la sélection naturelle favorise les génotypes allouant plus d'énergie à la croissance, c'est-à-dire les individus ayant de plus fortes aptitudes compétitrices (Korner 2003).

Les tests de transplantations réciproques nous permettent d'appréhender l'impact du changement climatique sur la fitness des populations (Matyas 1993, Rehfeldt et al. 2001, Rehfeldt et al. 2002, Savolainen et al. 2007). En effet, chaque population est transplantée à la fois dans à son altitude d'origine et à différentes altitudes. Dans notre étude, une population transplantée 400 m ou 800 m en deçà de son altitude d'origine est soumise à un réchauffement d'environ 2 et 4°C, c'est-à-dire équivalent au réchauffement annoncé par les modèles climatiques d'ici à 2100. Les résultats montrent que le long du gradient altitudinal l'optimum de croissance des populations semble être atteint aux environs de 800 m chez le hêtre, et entre 100 et 800 m chez le chêne selon les populations. En effet, chez le hêtre, les populations plantées à 100 m d'altitude ont une croissance faible et similaire à celles plantées à 1600 m. Le faible taux de croissance mesuré à 100 m pourrait s'expliquer par un stress hydrique plus marqué (en particulier la sécheresse de l'air, fort VPD) induisant une fermeture stomatique et une sénescence très précoce (au début du mois de septembre), tandis que la faible croissance observée à haute altitude pourrait s'expliquer par les températures froides limitant les processus photosynthétiques et induisant un débourrement tardif et une sénescence précoce. Concernant la durée de saison de croissance, « l'optimum » est atteint à basse altitude entre 100 et 400 m pour les deux espèces. Pour confirmer ces tendances et minimiser les biais inhérents à la mise en place de l'expérimentation (choc de transplantation, déchaussement des plants...), il sera nécessaire de poursuivre cette expérimentation sur le long terme en quantifiant l'état de stress des plants le long du gradient altitudinal via des mesures de potentiel hydrique foliaire. Enfin, il sera nécessaire de quantifier la fertilité des stations de

plantation via des mesures de disponibilité en nutriment dans le sol pour vérifier que la température et le VPD sont bien les facteurs à l'origine des variations observées.

La comparaison entre l'optimum de croissance et l'optimum « phénologique » (*i.e.* où la durée de saison de végétation est la plus longue) de chaque population par rapport à son milieu d'origine, nous permet de tester à quelle « distance » la population se situe de sa fitness absolue (approche « home » vs. « away », voir chapitre 1). Notre étude met ainsi en évidence que les populations de hêtre de 800 et 1200 m d'altitude sont actuellement en deçà de leur optimum thermique alors que la population de 400 m se trouve légèrement au dessus de son optimum (Figure 6-11). Ces résultats sont en accord avec ceux d'études conduites à large échelle (à la fois en terme de nombre de provenances testées et de tests de provenances utilisés) qui montrent que les populations ne vivent généralement pas à leur optimum de croissance (Schmidtling 1993, Persson 1998, Rehfeldt and Gallo 2001, Rehfeldt et al. 2001, Rehfeldt et al. 2002, Savolainen et al. 2007). Chez le chêne, toutes les populations considérées sont en deçà de leur optimum « phénologique », ce qui suggère qu'elles pourraient être favorisées par le réchauffement climatique via un allongement de la saison de croissance. Toutefois, ces populations semblent actuellement très proches de leur optimum de croissance mais ce résultat est sans doute biaisé par le faible taux de croissance observé au cours de l'expérimentation. Pour le chêne, il sera nécessaire de poursuivre les mesures de croissance pendant plusieurs années afin d'obtenir des tendances significatives.

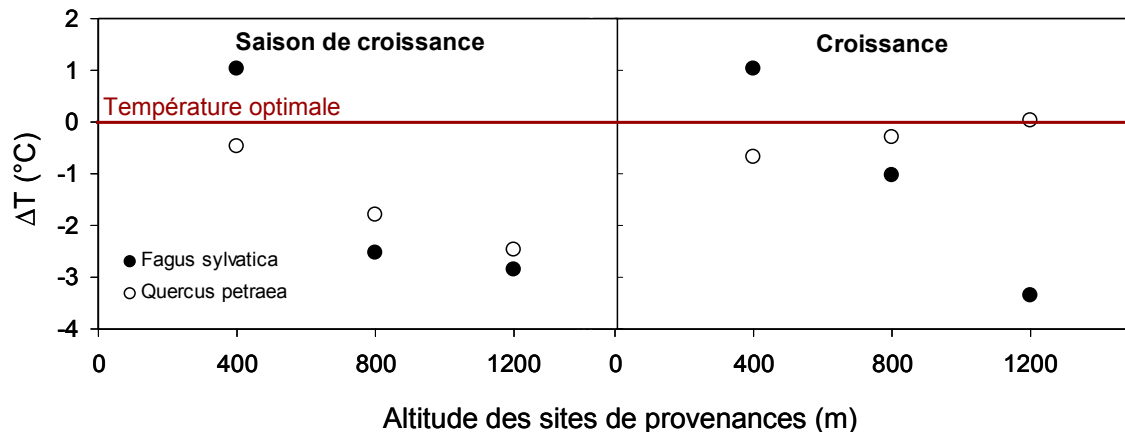


Figure 6-11 : Ecart thermique entre l'optimum phénologique et de croissance des trois populations de chêne et de hêtre et leur climat d'origine.

ΔT , différence entre la température annuelle optimale de la population étudiée en terme de croissance et de durée de saison de croissance et la température annuelle d'origine de la population. Une population présentant une fitness optimale dans son propre milieu d'origine sera située sur la ligne $\Delta T=0$.

3.3.3 Variabilité phénotypique de la phénologie, déterminisme génétique et/ou environnemental ?

La variabilité phénotypique observée le long du gradient est la résultante d'une composante environnementale, génétique, et de l'interaction entre les deux composantes. Le suivi phénologique *in situ* et les expérimentations en tests de provenances mises en place au cours de cette thèse ont permis de quantifier la part relative de ces composantes concernant les traits phénologiques des arbres. Le Tableau 6-9 résume les différents cline observés *in situ*, dans le test de provenances de Toulonne et dans les tests de transplantations réciproques.

Concernant le caractère de débourrement, nous avons mis en évidence que la variabilité phénotypique (V_p) observée le long du gradient ne pouvait pas être expliquée par une différenciation génétique (V_{interpop}) entre les populations chez le sapin, l'érable et le houx (pas de cline détecté dans le test de provenance). Chez le frêne, la forte variation des dates de débourrement de cette espèce observée le long du gradient altitudinal pourrait être en partie la cause d'une forte différenciation entre les populations (l'intensité du cline dans le test de provenance équivaut à un tiers du cline observé *in situ*). Chez le chêne, nos résultats démontrent que la variabilité du caractère de débourrement observée *in situ* est très largement la résultante d'une forte plasticité (V_{env}) du caractère de cette espèce et de manière beaucoup plus faible d'une différenciation entre les populations. Enfin, chez le hêtre la plasticité du débourrement se révèle être encore plus forte que la variabilité phénotypique observée *in situ* ; ceci est en partie expliqué par la différenciation génétique entre les populations, qui révèle un cline opposé à celui observé *in situ*.

Concernant la sénescence, nous avons observé, en conditions naturelles, un recul significatif des dates de sénescence avec l'altitude uniquement chez le hêtre et le chêne. Chez le hêtre, cette variabilité phénotypique peut en partie être expliqué par une différenciation entre les populations allant dans le même sens que le cline *in situ*. Chez le chêne la différenciation entre les populations présente un cline inverse, ce qui peut réduire la variabilité observée *in situ*. Les normes de réaction de ce caractère vis-à-vis de l'altitude révèlent une forme parabolique chez les juvéniles, probablement liés aux effets du froid à haute altitude et de la sécheresse de l'air à basse altitude.

Enfin, il est également intéressant de souligner la forte différenciation des populations de frêne le long du gradient altitudinal qui pourrait expliquer plus de 60% de la variabilité de la durée de saison de croissance observée *in situ* (Tableau 6-9).

Tableau 6-9 : Résumé des tendances phénologiques observées in situ, dans le test de provenances de Toulouse et dans les tests de transplantations réciproques en fonction de la température.

V_p , Variabilité phénotypique correspondant aux clones observés in situ ; $V_{interpop}$, Variabilité interpopulationnelle correspondant aux clones observés dans le test de provenances de Toulouse ; V_{env} , Variabilité environnementale correspondant aux clones observés toutes populations confondues dans le test de transplantations réciproques ; $V_{pop \times env}$, Variabilité liée à l'interaction entre les populations et l'environnement.

« $\cap$ » = correspond à un changement phénologique non linéaire avec l'altitude, « **ns** » = tendance non significative, « - » = non testé.

ESPECE	DEBOURREMENT				SENESCENCE				SAISON DE VEGETATION			
	V_p	$V_{interpop}$	V_{env}	$V_{pop \times env}$	V_p	$V_{interpop}$	V_{env}	$V_{pop \times env}$	V_p	$V_{interpop}$	V_{env}	$V_{pop \times env}$
<i>Abies</i>	-5.3 j. /°C	ns	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Acer</i>	-5.0 j. /°C	ns	-	-	ns	ns	-	-	+9.7 j. /°C	ns	-	-
<i>Fagus</i>	-1.9 j. /°C	+0.6 j. /°C	-5.3 j. /°C	ns	+5.6 j. /°C	+2.0 j. /°C	$\cap$	ns	+8.0 j. /°C	ns	$\cap$	ns
<i>Fraxinus</i>	-6.6 j. /°C	-2.4 j. /°C	-	-	ns	+2.2 j. /°C	-	-	+6.9 j. /°C	+4.6 j. /°C	-	-
<i>Ilex</i>	-3.7 j. /°C	ns	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Quercus</i>	-6.5 j. /°C	-0.3 j. /°C	-5.9 j. /°C	ns	+5.1 j. /°C	-1.3 j. /°C	$\cap$	ns	+13.0 j. /°C	ns	$\cap$	ns

CONCLUSION & PERSPECTIVES



Dans l'hémisphère nord, il est communément admis que les températures froides limitent la viabilité des populations localisées en marge nord de l'aire de répartition de l'espèce (Woodward and Williams 1987, Loik and Nobel 1993, Garcia et al. 2000, Woodward et al. 2004) tandis que la disponibilité en eau est le principal facteur limitant au niveau des marges sud (Pigott and Pigott 1993, Gardner and Fisher 1996, Garcia et al. 1999). De plus, les résultats des modèles phénologiques indiquent qu'en plus du facteur hydrique qui pourrait devenir limitant dans ces zones, les températures froides hivernales pourraient devenir insuffisantes pour lever entièrement la dormance, et par conséquent affecter la phénologie des espèces (Morin et al. 2009). Les écosystèmes montagnards situés au sud de l'aire de répartition des espèces constituent un modèle d'étude particulièrement adapté pour étudier l'impact du changement climatique sur les espèces, car la même tendance peut être retrouvée à une échelle régionale: à basse altitude, la disponibilité en eau pourrait être la contrainte principale en terme de productivité et de viabilité alors qu'à haute altitude, la plus forte contrainte serait les températures froides et le gel printanier (Beniston 2003).

Nos données et celles de la littérature suggèrent que le réchauffement climatique devrait dans un premier temps augmenter la productivité et la fitness des populations localisées dans les climats froids (haute altitude et latitude), alors que l'impact de ce réchauffement serait négatif pour les populations vivant actuellement dans les marges chaudes de l'aire de répartition de l'espèce (Rehfeldt et al. 2002, Rweyongeza et al. 2007b). En effet, au niveau des marges chaudes, nos résultats indiquent que les populations de chêne et surtout de hêtre situées en plaines en deçà de 400 m d'altitude sont déjà actuellement au dessus de leur optimum thermique, à la fois en terme de longueur de saison de végétation et de croissance (impact négatif sur la fitness des populations de basse altitude). De plus, notre étude souligne que des facteurs hydriques, comme une forte sécheresse de l'air, pourront affecter la phénologie et la croissance des espèces les plus vulnérables au VPD, comme le hêtre. Par ailleurs, notre analyse via l'utilisation des modèles phénologiques suggère que les températures froides hivernales (températures de chilling) nécessaires pour lever la dormance ne sont actuellement pas limitantes pour la majorité des espèces étudiées. Toutefois, les données acquises durant l'hiver 2006/2007 exceptionnellement doux, suggèrent que la marge d'excédant de ces températures pour lever entièrement la dormance des bourgeons semble très faible, ce qui pourrait affecter le débourrement dans un futur climat « plus chaud ». Au niveau des marges froides, nos résultats indiquent également, chez le hêtre, que les populations actuellement localisées au dessus de 400 m pourraient être favorisées en terme de croissance et de saison de végétation par le réchauffement climatique (les populations de hêtre vivant en

altitude sont situées jusqu'à -3.5°C en deçà de leurs optimums de croissance).

Ce travail a mis en évidence que les capacités adaptatives inhérentes des populations des espèces sont importantes. Les trois processus : (i) la diversité inter-populationnelle, (ii) la diversité intra-populationnelle, et (iii) la plasticité phénotypique, pourraient permettre de faire face, dans une certaine mesure, au réchauffement climatique annoncé.

- (i) Nous avons vu qu'une adaptation rapide (microévolution) de la diversité génétique des populations en réponse au réchauffement climatique reste possible (Davis and Shaw 2001, Jump and Penuelas 2005). En effet, nos résultats ont montré que les populations étudiées se sont différenciées au niveau de leur phénologie et de leur croissance malgré leur proximité géographique et leur apparition relativement récente dans les Pyrénées. Cependant, étant donnée la vitesse actuelle du changement climatique, les capacités d'adaptation génétique (microévolution) seront probablement insuffisantes, en particulier chez les arbres qui ont des temps de génération long ralentissant le processus de sélection naturelle (Billington and Pelham 1991, Rehfeldt et al. 2002, Aitken et al. 2008).
- (ii) La forte variabilité intra-populationnelle des traits phénologiques, observée à la fois *in situ* et en test de provenances, pourrait permettre dans un premier temps aux populations de perdurer au travers des individus les mieux adaptés à un climat plus chaud. Cependant, sur le long terme, la sélection de cette minorité d'individus pourrait s'accompagner d'une réduction de la diversité génétique et d'une diminution de la taille et de la densité des peuplements, ce qui augmenterait à terme la vulnérabilité de ces populations (Hampe and Petit 2005).
- (iii) Enfin, la forte plasticité phénotypique des traits phénologiques que nous avons observé permettra par une réponse immédiate des individus, de faire face aux changements des conditions environnementales, et d'augmenter les chances de maintenir les populations en place. Cependant, une étude récente indique que la plasticité phénologique des arbres pourrait être insuffisante pour garantir l'ajustement de leur phénologie face à la rapidité des changements de température à venir, et résulterait en des débourrements anormaux très tardifs (Morin et al. 2009). Ainsi, malgré la forte plasticité phénologique des arbres leur permettant de répondre aux variations thermiques (5 à 6 jours / $^{\circ}\text{C}^{-1}$ d'avance du débourrement ou de retard de la sénescence), cet ajustement pourrait être insuffisant si les températures de chilling deviennent limitantes pour lever l'état de dormance.

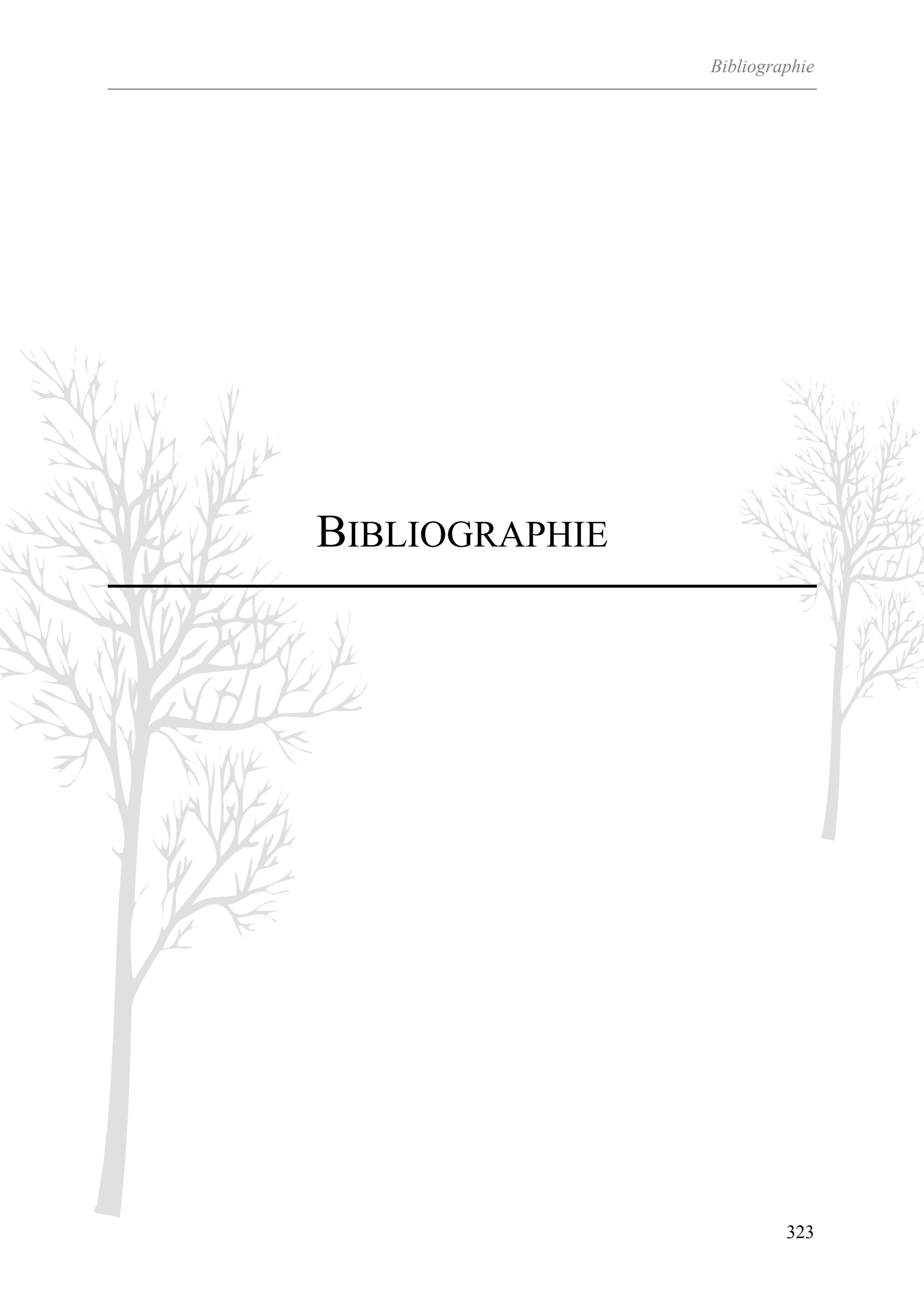
Ainsi, les espèces les plus vulnérables seront celles dont les capacités adaptatives inhérentes sont actuellement faibles, *i.e.* celles qui présentent une diversité génétique pauvre ne permettant pas une adaptation rapide à un changement environnemental et/ou une plasticité faible.

Notre étude a permis de mettre en évidence que les espèces forestières coexistantes dans une même communauté ont des différences de sensibilités phénologiques vis-à-vis des variables climatiques importantes. Les simulations réalisées à l'aide des modèles phénologiques indiquent que les réponses phénologiques attendues au cours du changement climatique sont relativement contrastées entre les espèces, ce qui entraînera probablement des modifications des équilibres compétitifs au sein des communautés. En effet, en conditions hydriques non limitantes, les espèces capables d'avancer fortement leur date de débourrement en réponse à un réchauffement, comme le chêne ou le frêne, pourraient être favorisées en terme de croissance. Face au changement climatique, les réponses phénologiques, de par leur forte liaison avec la fitness des plantes, devraient largement affecter les réponses évolutives des espèces et leur équilibre compétitif au sein des écosystèmes, induisant ainsi des changements potentiels d'aire de distribution (Morin et al. 2008). Ce phénomène a déjà été observé dans les Pyrénées espagnoles où le chêne vert est remonté en altitude à la fin du XX^{ème} siècle au détriment du hêtre (Penuelas and Boada 2003). De même, nos résultats suggèrent que le chêne sessile, du fait de l'allongement important de sa saison de croissance en réponse à une augmentation des températures, pourrait devenir plus compétitif en terme de productivité par rapport au hêtre.

Au travers de ces résultats, il apparaît aujourd'hui très probable que les populations d'arbres des zones de montagne devraient progressivement monter en altitude en réponse au changement climatique dans les prochaines décennies comme cela est déjà en train de se produire en Europe (Grabherr et al. 1994, Kullman 2002, Lenoir et al. 2008). Au niveau de la limite altitudinale des arbres, les changements altitudinaux attendus seront aussi modulés par la dynamique de recolonisation (capacités de dispersions, survie des semis) des espèces et les interactions biotiques (Brooker 2006). La capacité de survie et de croissance des arbres au stade juvénile sera intéressante à caractériser dans les recherches à venir, car les espèces coloniseront des nouveaux milieux ouverts ou de nouvelles communautés forestières. La phénologie, fortement reliée à la fitness des plantes, est un processus clé dans l'analyse de la réponse des arbres aux changements climatiques et cette thèse ouvre de nombreuses pistes

qu'il sera nécessaire d'explorer pour mieux appréhender les conséquences des modifications futures de ces rythmes de développement. Les plus pertinentes seraient :

- (i) Appréhender l'impact des changements phénologiques sur l'acquisition de la résistance au froid à l'automne et les risques de dommages par le gel. En effet, une sénescence plus tardive à l'automne en réponse à une augmentation de la température retarde le processus d'acquisition de la résistance au froid hivernal. De même un débourrement plus précoce au printemps pourrait augmenter le risque d'exposition des jeunes feuilles aux gels tardifs, ce qui pourrait affecter la croissance et la survie. Des travaux sont actuellement menés en ce sens dans le laboratoire du PIAF de Clermont Ferrand et il serait intéressant de les reconduire sur nos espèces, et de comparer les résultats aux clines phénologiques obtenus en test de provenances afin de mieux appréhender les effets du gradient altitudinal sur la différenciation génétique des populations.
- (ii) Evaluer les exigences en froid des espèces via l'utilisation de modèles phénologiques sur les populations uniquement localisées dans leur limite sud d'aire de répartition (ou à basse altitude dans notre étude).
- (iii) Analyser et quantifier en conditions contrôlées l'influence d'un stress hydrique sur la sénescence des arbres. Une sénescence plus précoce à l'automne en réponse à une forte sécheresse de l'air pourrait en effet avoir un impact sur la résorption et la croissance des arbres.
- (iv) Coupler les mesures phénologiques à des mesures de capacités photosynthétiques et de teneur en azote foliaire pour quantifier l'efficacité des feuilles de chaque espèce au cours de leur cycle de développement, *i.e.* du débourrement jusqu'à la sénescence. Ces mesures seraient précieuses pour déterminer l'importance relative sur la productivité d'une avance des dates de débourrement ou d'un recul de la sénescence et ainsi quantifier l'impact sur la croissance et le bilan de carbone de l'arbre.
- (v) Tester au travers d'expérimentations de transplantations réciproques l'évolution des interactions biotiques le long du gradient altitudinal afin d'évaluer directement l'évolution de la balance compétitive (compétition et facilitation) entre les espèces. En effet, les processus de facilitation (via l'ombrage de la canopée par exemple) pourraient permettre de minimiser l'impact du changement climatique sur la phénologie et la croissance, et leur caractérisation pourrait constituer par conséquent une perspective de recherche intéressante sur l'appréhension des effets du changement climatique au sein des communautés.



BIBLIOGRAPHIE

- Ahas, R. 1999. Long-term phyto-, ornitho- and ichthyophenological time-series analyses in Estonia. *International Journal of Biometeorology* **42**:119-123.
- Ahas, R., A. Aasa, A. Menzel, V. G. Fedotova, and H. Scheifinger. 2002. Changes in European spring phenology. *International Journal of Climatology* **22**:1727-1738.
- Aitken, S. N., S. Yeaman, J. A. Holliday, T. Wang, and S. Curtis-McLane. 2008. Adaptation, migration or extirpation: climate change outcomes for tree populations. *Evolutionary Applications* **1**:95-111.
- Anderson, J. V., W. S. Chao, and D. P. Horvath. 2001. A current review on the regulation of dormancy in vegetative buds. *Weed Science* **49**:581-589.
- Araki, T. 2001. Transition from vegetative to reproductive phase. *Current Opinion in Plant Biology* **4**:63-68.
- Arbez, M., and J. F. Lacaze. 1998. Les ressources génétiques forestières en France. INRA, Paris.
- Arnold, C. Y. 1959. Investigations on the annual cycle of development of forest trees. The determination and significance of the base temperature in a linear. Pages 430-445 in *Proceedings of the American Society for Horticultural Science*.
- Arora, R., L. J. Rowland, and K. Tanino. 2003. Induction and release of bud dormancy in woody perennials: A science comes of age. Pages 911-921 in *100th Annual Meeting of the American-Society-for-Horticultural-Science*, Providence, Rhode Island.
- Augspurger, C. K. 2004. Developmental versus environmental control of early leaf phenology in juvenile Ohio buckeye (*Aesculus glabra*). *Canadian Journal of Botany-Revue Canadienne de Botanique* **82**:31-36.
- Augspurger, C. K. 2008. Early spring leaf out enhances growth and survival of saplings in a temperate deciduous forest. *Oecologia* **156**:281-286.
- Augspurger, C. K., and E. A. Bartlett. 2003. Differences in leaf phenology between juvenile and adult trees in a temperate deciduous forest. *Tree Physiology* **23**:517-525.
- Badeau, V., J.-L. Dupouey, C. Cluzeau, J. Drapier, and C. Le Bas. 2004. Modélisation et cartographie de l'aire climatique potentielle des grandes essences forestières françaises. Projet CARBOFOR Séquestration de carbone dans les grands écosystèmes forestiers en France Tâche D1 ECOFOR n° 2002.17 INRA n° 4154 B Rapport Final. INRA.
- Bakkenes, M., J. R. M. Alkemade, F. Ihle, R. Leemans, and J. B. Latour. 2002. Assessing effects of forecasted climate change on the diversity and distribution of European higher plants for 2050. *Global Change Biology* **8**:390-407.
- Baliuckas, V., T. Lagerstrom, L. Norell, and G. Ersson. 2005. Genetic variation among and within Populations in Swedish species of *Sorbus aucuparia* L. and *Prunus padus* L. assessed in a nursery trial. *Silvae Genetica* **54**:1-8.
- Baliuckas, V., and A. Pliura. 2003. Genetic variation and phenotypic plasticity of *Quercus robur* populations and open-pollinated families in Lithuania. *Scandinavian Journal of*

- Forest Research **18**:305-319.
- Barnett, P. E., and R. E. Farmer, Jr. 1980. Altitudinal variation in juvenile characteristics of southern Appalachian black cherry (*Prunus serotina* Ehrh.). *Silvae Genetica* **29**:157-160.
- Beaubien, E. G., and H. J. Freeland. 2000. Spring phenology trends in Alberta, Canada: links to ocean temperature. *International Journal of Biometeorology* **44**:53-59.
- Begon, M., C. R. Townsend, and J. L. Harper. 2005. *Ecology: From Individuals To Ecosystems*. 4 edition. Blackwell, Oxford, UK.
- Beniston, M. 2003. Climatic change in mountain regions: A review of possible impacts. *Climatic Change* **59**:5-31.
- Bertin, R. I. 2008. Plant phenology and distribution in relation to recent climate change. *Journal of the Torrey Botanical Society* **135**:126-146.
- Billington, H. L., and J. Pelham. 1991. genetic-variation in the date of budburst in scottish birch populations - implications for climate change. *Functional Ecology* **5**:403-409.
- Biswal, B., and U. C. Biswal. 1999. Leaf senescence: Physiology and molecular biology. *Current Science* **77**:775-782.
- Bleecker, A. B., and S. E. Patterson. 1997. Last exit: senescence, abscission, and meristem arrest in *Arabidopsis*. *Plant Cell* **9**:1169-1179.
- Botta, A., N. Viovy, P. Ciais, P. Friedlingstein, and P. Monfray. 2000. A global prognostic scheme of leaf onset using satellite data. *Global Change Biology* **6**:709-725.
- Bowden, J. D., and W. L. Bauerle. 2008. Measuring and modeling the variation in species-specific transpiration in temperate deciduous hardwoods. *Tree Physiology* **28**:1675-1683.
- Bradshaw, A. D., and K. Hardwick. 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in Genetics* **13**:115-155.
- Bradshaw, R. H. W. 2004. Past anthropogenic influence on European forests and some possible genetic consequences. *Forest Ecology and Management* **197**:203-212.
- Bradshaw, W. E., and C. M. Holzapfel. 2001. Genetic shift in photoperiodic response correlated with global warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **98**:14509-14511.
- Breda, N., and V. Badeau. 2008. Forest tree responses to extreme drought and some biotic events: Towards a selection according to hazard tolerance? *Comptes Rendus Geoscience* **340**:651-662.
- Brohan, P., J. J. Kennedy, I. Harris, S. F. B. Tett, and P. D. Jones. 2006. Uncertainty estimates in regional and global observed temperature changes: A new data set from 1850. *Journal of Geophysical Research-Atmospheres* **111**:21.
- Brooker, R. W. 2006. Plant-plant interactions and environmental change. *New Phytologist* **171**:271-284.

- Buchanan-Wollaston, V. 1997. The molecular biology of leaf senescence. *Journal of Experimental Botany* **48**:181-199.
- Burham, K. P., and D. P. Anderson. 2002. Information theory and loglikelihood models: a basis for model selection and inference. Pages 33-74 *Model Selection and Multimodel Inference: A practical Information-Theoretic approach*. Springer, Berlin.
- Callahan, H. S., M. Pigliucci, and C. D. Schlichting. 1997. Developmental phenotypic plasticity: Where ecology and evolution meet molecular biology. *Bioessays* **19**:519-525.
- Campbell, R. K., and A. I. Sugano. 1979. Genecology of bud-burst phenology in Douglas-fir: response to flushing temperature and chilling. *Botanical Gazette* **140**:223-231.
- Campbell, R. K., and A. I. Sugano. 1987. Seed zones and breeding zones for sugar pine in southwestern Oregon. Page ii + 18 pp. *Research Paper - Pacific Northwest Research Station, USDA Forest Service*.
- Cannell, M. G. R., and R. I. Smith. 1983. Thermal time, chill days and prediction of budburst in *Picea sitchensis*. *Journal of Applied Ecology* **20**:951-963.
- Casasoli, M., D. Pot, C. Plomion, M. C. Monteverdi, T. Barreneche, M. Lauteri, and F. Villani. 2004. Identification of QTLs affecting adaptive traits in *Castanea sativa* Mill. *Plant, Cell and Environment* **27**:1088-1101.
- Cayan, D. R., S. A. Kammerdiener, M. D. Dettinger, J. M. Caprio, and D. H. Peterson. 2001. Changes in the onset of spring in the western United States. *Bulletin of the American Meteorological Society* **82**:399-415.
- Chen, X. Q., B. Hu, and R. Yu. 2005. Spatial and temporal variation of phenological growing season and climate change impacts in temperate eastern China. *Global Change Biology* **11**:1118-1130.
- Chiang, J. M., and K. J. Brown. 2007. Improving the budburst phenology subroutine in the forest carbon model PnET. *Ecological Modelling* **205**:515-526.
- Chmielewski, F. M., A. Muller, and E. Bruns. 2004. Climate changes and trends in phenology of fruit trees and field crops in Germany, 1961-2000. *Agricultural and Forest Meteorology* **121**:69-78.
- Chmielewski, F. M., and T. Rotzer. 2001. Response of tree phenology to climate change across Europe. *Agricultural and Forest Meteorology* **108**:101-112.
- Chmielewski, F. M., and T. Rotzer. 2002. Annual and spatial variability of the beginning of growing season in Europe in relation to air temperature changes. *Climate Research* **19**:257-264.
- Chmura, D. J., and R. Rozkowski. 2002. Variability of beech provenances in spring and autumn phenology. *Silvae Genetica* **51**:123-127.
- Chuine, I. 2000. A unified model for budburst of trees. *Journal of Theoretical Biology* **207**:337-347.

- Chuine, I., and E. G. Beaubien. 2001. Phenology is a major determinant of tree species range. *Ecology Letters* **4**:500-510.
- Chuine, I., and P. Cour. 1999. Climatic determinants of budburst seasonality in four temperate-zone tree species. *New Phytologist* **143**:339-349.
- Chuine, I., P. Cour, and D. D. Rousseau. 1998. Fitting models predicting dates of flowering of temperate-zone trees using simulated annealing. *Plant, Cell and Environment* **21**:455-466.
- Chuine, I., P. Cour, and D. D. Rousseau. 1999. Selecting models to predict the timing of flowering of temperate trees: implications for tree phenology modelling. *Plant, Cell and Environment* **22**: 1-13.
- Chuine, I., K. Kramer, and H. Hanninen. 2003. Plant development models. *Phenology: an Integrative Environmental Science* **39**:217-235.
- Cleland, E. E., I. Chuine, A. Menzel, H. A. Mooney, and M. D. Schwartz. 2007. Shifting plant phenology in response to global change. *Trends in Ecology & Evolution* **22**:357-365.
- Crawley, M. J., and M. Akhteruzzaman. 1988. Individual variation in the phenology of oak trees and its consequences for herbivorous insects. *Functional Ecology* **2**:409-415.
- Crick, H. Q. P. 2004. The impact of climate change on birds. *Ibis* **146**:48-56.
- Davi, H., E. Dufrene, C. Francois, G. Le Maire, D. Loustau, A. Bosc, S. Rambal, A. Granier, and E. Moors. 2006. Sensitivity of water and carbon fluxes to climate changes from 1960 to 2100 in European forest ecosystems. *Agricultural and Forest Meteorology* **141**:35-56.
- Davis, M. B., and R. G. Shaw. 2001. Range shifts and adaptive responses to Quaternary climate change. *Science* **292**:673-679.
- de Jong, G. 1995. phenotypic plasticity as a product of selection in a variable environment. *American Naturalist* **145**:493-512.
- de Jong, G. 2005. Evolution of phenotypic plasticity: patterns of plasticity and the emergence of ecotypes. *New Phytologist* **166**:101-117.
- Deans, J. D., and F. J. Harvey. 1995. Phenologies of sixteen European provenances of sessile oak growing in Scotland. *Forestry* **68**:265-273.
- Deans, J. D., and F. J. Harvey. 1996. Frost hardiness of 16 European provenances of sessile oak growing in Scotland. *Forestry* **69**:5-11.
- Debat, V., and P. David. 2001. Mapping phenotypes: canalization, plasticity and developmental stability. *Trends in Ecology & Evolution* **16**:555-561.
- Defila, C. 2001. Change in growing periods in Switzerland? *Obst- und Weinbau* **137**:553-555.
- Defila, C., and B. Clot. 2001. Phytophenological trends in Switzerland. *International Journal of Biometeorology* **45**:203-207.

- Delpierre, N., E. Dufrêne, K. Soudani, E. Ulrich, S. Cecchini, J. Boé, and C. François. 2009. Modelling interannual and spatial variability of leaf senescence for three deciduous tree species in France. *Agricultural and Forest Meteorology*, in Press.
- Delpierre, N., S. K., C. Francois, B. köstner, J. Y. Pontailier, E. Nikinmaa, I. Misson, M. Aubinet, C. Bernhofer, A. Granier, T. Grünwald, B. Heinesch, B. Longdoz, J.-M. Ourcival, S. Rambal, T. Vesala, and E. Dufrêne. In Press. Exceptional carbon uptake in European forests during the warm spring of 2007: a data-model analysis (p). *Global Change Biology* **In Press**.
- Delzon, S., and D. Loustau. 2005. Age-related decline in stand water use: sap flow and transpiration in a pine forest chronosequence. *Agricultural and Forest Meteorology* **129**:105-119.
- Denk, T., G. Grimm, K. Stogerer, M. Langer, and V. Hemleben. 2002. The evolutionary history of *Fagus* in western Eurasia: Evidence from genes, morphology and the fossil record. *Plant Systematics and Evolution* **232**:213-236.
- Derory, J. 2005. *Génomique et diversité du débourrement chez les chênes*. Université Bordeaux I, Bordeaux.
- Derory, J., P. Leger, V. Garcia, J. Schaeffer, M. T. Hauser, F. Salin, C. Luschign, C. Plomion, J. Glossl, and A. Kremer. 2006. Transcriptome analysis of bud burst in sessile oak (*Quercus petraea*). *New Phytologist* **170**:723-738.
- Dittmar, C., and W. Elling. 2006. Phenological phases of common beech (*Fagus sylvatica* L.) and their dependence on region and altitude in Southern Germany. *European Journal of Forest Research* **125**:181-188.
- Doi, H., and M. Takahashi. 2008. Latitudinal patterns in the phenological responses of leaf colouring and leaf fall to climate change in Japan. *Global Ecology and Biogeography* **17**:556-561.
- Dormann, C. F. 2007. Promising the future? Global change projections of species distributions. *Basic and Applied Ecology* **8**:387-397.
- Douguedroit, A., and M.-F. Saintignon. 1984. Les gradients de températures et de précipitations en montagne. *Revue de géographie alpine*:228-240.
- Ducousso, A., J. P. Guyon, and A. Kremer. 1996. Latitudinal and altitudinal variation of bud burst in western populations of sessile oak (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.). *Annales des Sciences Forestières* **53**:775-782.
- Edwards, M., and A. J. Richardson. 2004. Impact of climate change on marine pelagic phenology and trophic mismatch. *Nature* **430**:881-884.
- Elliott, G. P., and W. L. Baker. 2004. Quaking aspen (*Populus tremuloides* Michx.) at treeline: a century of change in the San Juan Mountains, Colorado, USA. *Journal of Biogeography* **31**:733-745.
- Epstein, P. R., H. F. Diaz, S. Elias, G. Grabherr, N. E. Graham, W. J. M. Martens, E. Mosley-Thompson, and J. Susskind. 1998. Biological and physical signs of climate change: Focus

- on mosquito-borne diseases. *Bulletin of the American Meteorological Society* **79**:409-417.
- Eriksson, E., I. Ekberg, and C. D. 2006. *An introduction to Forest Genetics*, Uppsala, Sweden.
- Estrella, N., and A. Menzel. 2006. Responses of leaf colouring in four deciduous tree species to climate and weather in Germany. *Climate Research* **32**:253-267.
- Falusi, M., and R. Calamassi. 1990. Bud dormancy in beech (*Fagus sylvatica* L.). Effect of chilling and photoperiod on dormancy release of beech seedlings. *Tree Physiology* **6**:429-438.
- Falusi, M., and R. Calamassi. 2003. Dormancy of *Fagus sylvatica* L. buds III. Temperature and hormones in the evolution of dormancy in one-node cuttings. *Plant Biosystems* **137**:185-191.
- Faust, M., A. Erez, L. J. Rowland, S. Y. Wang, and H. A. Norman. 1997. Bud dormancy in perennial fruit trees: Physiological basis for dormancy induction, maintenance, and release. *Hortscience* **32**:623-629.
- Foden, W., G. F. Midgley, G. Hughes, W. J. Bond, W. Thuiller, M. T. Hoffman, P. Kaleme, L. G. Underhill, A. Rebelo, and L. Hannah. 2007. A changing climate is eroding the geographical range of the Namib Desert tree *Aloe* through population declines and dispersal lags. *Diversity and Distributions* **13**:645-653.
- Foley, J. A., S. Levis, I. C. Prentice, D. Pollard, and S. L. Thompson. 1998. Coupling dynamic models of climate and vegetation. *Global Change Biology* **4**:561-579.
- French, D. D., G. R. Miller, and R. P. Cummins. 1997. Recent development of high-altitude *Pinus sylvestris* scrub in the Northern Cairngorm mountains, Scotland. *Biological Conservation* **79**:133-144.
- Frewen, B. E., T. H. H. Chen, G. T. Howe, J. Davis, A. Rohde, W. Boerjan, and H. D. Bradshaw, Jr. 2000. Quantitative trait loci and candidate gene mapping of bud set and bud flush in *Populus*. *Genetics* **154**:837-845.
- Fryer, J. H., and F. T. Ledig. 1972. Microevolution of the photosynthetic temperature optimum in relation to the elevational complex gradient. *Canadian Journal of Botany* **50**:1231-1235.
- Fuchigami, L. H., and C. C. Nee. 1987. Degree growth stage model and rest-breaking mechanisms in temperate woody perennials. *Hortscience* **22**:836-845.
- Garcia-Gil, M. R., M. Mikkonen, and O. Savolainen. 2003. Nucleotide diversity at two phytochrome loci along a latitudinal cline in *Pinus sylvestris*. *Molecular Ecology* **12**:1195-1206.
- Garcia, D., R. Zamora, J. M. Gomez, P. Jordano, and J. A. Hodar. 2000. Geographical variation in seed production, predation and abortion in *Juniperus communis* throughout its range in Europe. *Journal of Ecology* **88**:436-446.
- Garcia, D., R. Zamora, J. A. Hodar, and J. M. Gomez. 1999. Age structure of *Juniperus*

- communis* L. In the Iberian peninsula: Conservation of remnant populations in Mediterranean mountains. *Biological Conservation* **87**:215-220.
- Garcialuis, A., M. Kanduser, P. Santamarina, and J. L. Guardiola. 1992. Low-temperature influence on flowering in citrus - The separation of inductive and bud dormancy releasing effects. *Physiologia Plantarum* **86**:648-652.
- Gardner, A. S., and M. Fisher. 1996. The distribution and status of the montane juniper woodlands of Oman. *Journal of Biogeography* **23**:791-803.
- Gessler, A., C. Keitel, M. Nahm, and H. Rennenberg. 2004. Water shortage affects the water and nitrogen balance in central European beech forests. *Plant Biology* **6**:289-298.
- Ghalambor, C. K., J. K. McKay, S. P. Carroll, and D. N. Reznick. 2007. Adaptive versus non-adaptive phenotypic plasticity and the potential for contemporary adaptation in new environments. *Functional Ecology* **21**:394-407.
- Goulden, M. L., J. W. Munger, S. M. Fan, B. C. Daube, and S. C. Wofsy. 1996. Exchange of carbon dioxide by a deciduous forest: Response to interannual climate variability. *Science* **271**:1576-1578.
- Grabherr, G., M. Gottfried, and H. Pauli. 1994. Climate effects on mountain plants. *Nature* **369**:448-448.
- Gu, L., P. J. Hanson, W. Mac Post, D. P. Kaiser, B. Yang, R. Nemani, S. G. Pallardy, and T. Meyers. 2008. The 2007 eastern US spring freezes: Increased cold damage in a warming world? *Bioscience* **58**:253-262.
- Guedon, Y., and J. M. Legave. 2008. Analyzing the time-course variation of apple and pear tree dates of flowering stages in the global warming context. *Ecological Modelling* **219**:189-199.
- Guisan, A., and W. Thuiller. 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters* **8**:993-1009.
- Guisan, A., and N. E. Zimmermann. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling* **135**:147-186.
- Hakkinen, R., T. Linkosalo, and P. Hari. 1998. Effects of dormancy and environmental factors on timing of bud burst in *Betula pendula*. *Tree Physiology* **18**:707-712.
- Hampe, A. 2004. Bioclimate envelope models: what they detect and what they hide. *Global Ecology and Biogeography* **13**:469-471.
- Hampe, A. 2005. Fecundity limits in *Frangula alnus* (Rhamnaceae) relict populations at the species' southern range margin. *Oecologia* **143**:377-386.
- Hampe, A., and R. J. Petit. 2005. Conserving biodiversity under climate change: the rear edge matters. *Ecology Letters* **8**:461-467.
- Hamrick, J. L. 2004. Response of forest trees to global environmental changes. *Forest Ecology and Management* **197**:323-335.

- Hanninen, H. 1990. Modelling bud dormancy release in trees from cool and temperate regions. Page 47 pp. *Acta Forestalia Fennica*.
- Hanninen, H. 1991. Does climatic warming increase the risk of frost damage in northern trees? *Plant, Cell and Environment* **14**:449–454.
- Hanninen, H. 1996. Effects of climatic warming on northern trees: Testing the frost damage hypothesis with meteorological data from provenance transfer experiments. *Scandinavian Journal of Forest Research* **11**:17-25.
- Hanninen, H. 2006. Climate warming and the risk of frost damage to boreal forest trees: identification of critical ecophysiological traits. *Tree Physiology* **26**:889-898.
- Hanninen, H., and K. Kramer. 2007. A framework for modelling the annual cycle of trees in boreal and temperate regions. *Silva Fennica* **41**:167-205.
- Hanninen, H., M. Slaney, and S. Linder. 2007. Dormancy release of Norway spruce under climatic warming: testing ecophysiological models of bud burst with a whole-tree chamber experiment. *Tree Physiology* **27**:291-300.
- Hari, P., M. Leikola, and P. Räsänen. 1970. A dynamic model of the daily high increment of plants. *Annales Botanici Fennici* **7**:375-378.
- Harrington, R., I. Woiwod, and T. Sparks. 1999. Climate change and trophic interactions. *Trends in Ecology & Evolution* **14**:146-150.
- Heide, O. M. 1993a. Daylength and thermal time responses of budburst during dormancy release in some northern deciduous trees. *Physiologia Plantarum* **88**:531-540.
- Heide, O. M. 1993b. Dormancy Release in Beech Buds (*Fagus-Sylvatica*) Requires Both Chilling and Long Days. *Physiologia Plantarum* **89**:187-191.
- Heide, O. M. 2003. High autumn temperature delays spring bud burst in boreal trees, counterbalancing the effect of climatic warming. *Tree Physiology* **23**:931-936.
- Hewitt, G. M. 2004. A climate for colonization. *Heredity* **92**:1-2.
- Ho, C. H., E. J. Lee, I. Lee, and S. J. Jeong. 2006. Earlier spring in Seoul, Korea. *International Journal of Climatology* **26**:2117-2127.
- Hopkins, A. D. 1920. The bioclimatic law. *Monthly Weather Review* **48**:355-355.
- Horvath, D. P., J. V. Anderson, W. S. Chao, and M. E. Foley. 2003. Knowing when to grow: signals regulating bud dormancy. *Trends in Plant Science* **8**:534-540.
- Howe, G. T., S. N. Aitken, D. B. Neale, K. D. Jermstad, N. C. Wheeler, and T. H. H. Chen. 2003a. From genotype to phenotype: unraveling the complexities of cold adaptation in forest trees. Pages 1247-1266 in *Meeting on Plant and Microbe Adaptations to Cold* (PMAC 2003), Quebec City, Canada.
- Howe, G. T., S. N. Aitken, D. B. Neale, K. D. Jermstad, N. C. Wheeler, and T. H. H. Chen. 2003b. From genotype to phenotype: unraveling the complexities of cold adaptation in

- forest trees. *Canadian Journal of Botany-Revue Canadienne de Botanique* **81**:1247-1266.
- Howe, G. T., and A. M. Brunner. 2005. An evolving approach to understanding plant adaptation. *New Phytologist* **167**:1-5.
- Howe, G. T., P. Saruul, J. Davis, and T. H. H. Chen. 2000. Quantitative genetics of bud phenology, frost damage, and winter survival in an F-2 family of hybrid poplars. *Theoretical and Applied Genetics* **101**:632-642.
- Huey, R. B., G. W. Gilchrist, M. L. Carlson, D. Berrigan, and L. Serra. 2000. Rapid evolution of a geographic cline in size in an introduced fly. *Science* **287**:308-309.
- Hughes, L. 2000. Biological consequences of global warming: is the signal already apparent? *Trends in Ecology & Evolution* **15**:56-61.
- Hunter, A. F., and M. J. Lechowicz. 1992. Predicting the time of budburst in temperate trees. *Journal of Applied Ecology* **29**:597-604.
- Huntley, B. T., and T. Webb III. 1988. Webb III edition. Kluwer Academic, Dordrecht, Netherlands.
- IPCC. 2007. *Climate Change 2007: Impacts, Adaptation and Vulnerability*. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA., Cambridge.
- Jackson, S. T., J. T. Overpeck, T. Webb, S. E. Keatts, and K. H. Anderson. 1997. Mapped plant-macrofossil and pollen records of late quaternary vegetation change in eastern North America. *Quaternary Science Reviews* **16**:1-70.
- Jackson, S. T., R. S. Webb, K. H. Anderson, J. T. Overpeck, T. Webb, J. W. Williams, and B. C. S. Hansen. 2000. Vegetation and environment in Eastern North America during the Last Glacial Maximum. *Quaternary Science Reviews* **19**:489-508.
- Jacobson, G., T. Webb III, and E. C. Grimm. 1987. Pages 277-299 *in* E. Ruddiman and H. E. Wright, editors. *North America and Adjacent Oceans During the Last Deglaciation*. Geological Society of America, Boulder.
- Jeltsch, F., K. A. Moloney, F. M. Schurr, M. Kochy, and M. Schwager. 2008. The state of plant population modelling in light of environmental change. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics* **9**:171-189.
- Jensen, J. S., and J. D. Deans. 2004. Late autumn frost resistance of twelve north European provenances of *Quercus* species. *Scandinavian Journal of Forest Research* **19**:390-399.
- Jensen, J. S., and J. K. Hansen. 2008. Geographical variation in phenology of *Quercus petraea* (Matt.) Liebl and *Quercus robur* L. oak grown in a greenhouse. *Scandinavian Journal of Forest Research* **23**:179-188.
- Jermstad, K. D., D. L. Bassoni, K. S. Jech, G. A. Ritchie, N. C. Wheeler, and D. B. Neale. 2003. Mapping of quantitative trait loci controlling adaptive traits in coastal Douglas fir. III. Quantitative trait loci-by-environment interactions. *Genetics* **165**:1489-1506.

- Johnstone, J. F., and F. S. Chapin. 2003. Non-equilibrium succession dynamics indicate continued northern migration of lodgepole pine. *Global Change Biology* **9**:1401-1409.
- Jolly, W. M., R. Nemani, and S. W. Running. 2005. A generalized, bioclimatic index to predict foliar phenology in response to climate. *Global Change Biology* **11**:619-632.
- Jongejans, E., O. Skarpaas, and K. Shea. 2008. Dispersal, demography and spatial population models for conservation and control management. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics* **9**:153-170.
- Joshi, J., B. Schmid, M. C. Caldeira, P. G. Dimitrakopoulos, J. Good, R. Harris, A. Hector, K. Huss-Danell, A. Jumpponen, A. Minns, C. P. H. Mulder, J. S. Pereira, A. Prinz, M. Scherer-Lorenzen, A. S. D. Siamantziouras, A. C. Terry, A. Y. Troumbis, and J. H. Lawton. 2001. Local adaptation enhances performance of common plant species. *Ecology Letters* **4**:536-544.
- Jump, A. S., J. M. Hunt, J. A. Martinez-Izquierdo, and J. Penuelas. 2006. Natural selection and climate change: temperature-linked spatial and temporal trends in gene frequency in *Fagus sylvatica*. *Molecular Ecology* **15**:3469-3480.
- Jump, A. S., and J. Penuelas. 2005. Running to stand still: adaptation and the response of plants to rapid climate change. *Ecology Letters* **8**:1010-1020.
- Karlsson, P. S., H. Bylund, S. Neuvonen, S. Heino, and M. Tjus. 2003. Climatic response of budburst in the mountain birch at two areas in northern Fennoscandia and possible responses to global change. *Ecography* **26**:617-625.
- Kawecki, T. J., and D. Ebert. 2004. Conceptual issues in local adaptation. *Ecology Letters* **7**:1225-1241.
- Keeling, C. D., J. F. S. Chin, and T. P. Whorf. 1996. Increased activity of northern vegetation inferred from atmospheric CO₂ measurements. *Nature* **382**:146-149.
- Keskitalo, J., G. Bergquist, P. Gardestrom, and S. Jansson. 2005. A cellular timetable of autumn senescence. *Plant Physiology* **139**:1635-1648.
- Kikuzawa, K. 1991. A cost-benefit-analysis of leaf habit and leaf longevity of trees and their geographical pattern. *American Naturalist* **138**:1250-1263.
- Kikuzawa, K. 1995. Leaf Phenology as an Optimal Strategy for Carbon Gain in Plants. *Canadian Journal of Botany-Revue Canadienne de Botanique* **73**:158-163.
- Kitano, J., D. I. Bolnick, D. A. Beauchamp, M. M. Mazur, S. Mori, T. Nakano, and C. L. Peichel. 2008. Reverse evolution of armor plates in the threespine stickleback. *Current Biology* **18**:769-774.
- Klein, D. R., H. H. Bruun, R. Lundgren, and M. Philipp. 2008. Climate change influences on species interrelationships and distributions in high-Arctic Greenland. Pages 81-100 *Advances in Ecological Research*, Vol 40.
- Koike, T. 1990. Autumn coloring, photosynthetic performance and leaf development of deciduous broad-leaved trees in relation to forest succession. *Tree Physiology* **7**:21-32.

- Korner, C. 2003. *Alpine plant life: functional plant ecology of high mountain ecosystems*. Springer-Verlag , Berlin, Heidelberg, New York.
- Korner, C. 2007. The use of 'altitude' in ecological research. *Trends in Ecology & Evolution* **22**:569-574.
- Kramer, K. 1994. Selecting a model to predict the onset of growth of *Fagus sylvatica*. *Journal of Applied Ecology* **31**:172-181.
- Kramer, K. 1995a. Modelling comparison to evaluate the importance of phenology for the effects of climate change on growth of temperate-zone deciduous trees. *Climate Research* **5**:119-130.
- Kramer, K. 1995b. Phenotypic plasticity of the phenology of seven European tree species in relation to climatic warming. *Plant, Cell and Environment* **18**:93-104.
- Kramer, K., A. Friend, and I. Leinonen. 1996. Modelling comparison to evaluate the importance of phenology and spring frost damage for the effects of climate change on growth of mixed temperate-zone deciduous forests. *Climate Research* **7**:31-41.
- Kramer, K., I. Leinonen, and D. Loustau. 2000. The importance of phenology for the evaluation of impact of climate change on growth of boreal, temperate and Mediterranean forests ecosystems: an overview. *International Journal of Biometeorology* **44**:67-75.
- Kremer, A. 1994. Genetic diversity and phenotypic variability of forest trees *Genetics Selection Evolution* **26**:S105-S123.
- Kuiper, D., and P. J. C. Kuiper. 1988. Phenotypic plasticity in a physiological perspective. *Acta Oecologica, Oecologia Plantarum* **9**:43-59.
- Kullman, L. 2002. Rapid recent range-margin rise of tree and shrub species in the Swedish Scandes. *Journal of Ecology* **90**:68-77.
- Lang, G. A., J. D. Early, G. C. Martin, and R. L. Darnell. 1987. Endo-, para-, and ecodormancy: physiological terminology and classification for dormancy research. *Hortscience* **22**:371-377.
- Lavergne, S., J. Molina, and M. Debussche. 2006. Fingerprints of environmental change on the rare Mediterranean flora: a 115-year study. *Global Change Biology* **12**:1466-1478.
- Lavergne, S., W. Thuiller, J. Molina, and M. Debussche. 2005. Environmental and human factors influencing rare plant local occurrence, extinction and persistence: a 115-year study in the Mediterranean region. *Journal of Biogeography* **32**:799-811.
- Lebourgeois, F., J.-C. Pierrat, V. Perez, C. Piedallu, S. Cecchini, and E. Ulrich. 2008. Déterminisme de la phénologie des forêts tempérées françaises : étude sur les peuplements du réseau RENECOFOR. *Revue forestière française* **60**:323-343.
- Lechowicz, M. 1984. Why do temperature deciduous trees leaf out at different times? *Adaptation and ecology of forest communities. American Naturalist* **124**:821-842.
- Lee, D. W., J. O'Keefe, N. M. Holbrook, and T. S. Feild. 2003. Pigment dynamics and

- autumn leaf senescence in a New England deciduous forest, eastern USA. *Ecological Research* **18**:677-694.
- Leinonen, I. 1996. A simulation model for the annual frost hardiness and freeze damage of Scots pine. *Annals of Botany* **78**:687-693.
- Leinonen, I., and K. Kramer. 2002. Applications of phenological models to predict the future carbon sequestration potential of boreal forests. *Climatic Change* **55**:99-113.
- Lendzion, J., and C. Leuschner. 2008. Growth of European beech (*Fagus sylvatica* L.) saplings is limited by elevated atmospheric vapour pressure deficits. *Forest Ecology and Management* **256**:648-655.
- Lenoir, J., J. C. Gegout, P. A. Marquet, P. de Ruffray, and H. Brisse. 2008. A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century. *Science* **320**:1768-1771.
- Lers, A. 2007. Environmental regulation of leaf senescence. *Senescence processes in plants*. Blackwell.
- Lesica, P., and B. McCune. 2004. Decline of arctic-alpine plants at the southern margin of their range following a decade of climatic warming. *Journal of Vegetation Science* **15**:679-690.
- Liepe, K. 1993. Growth-chamber trial on frost hardiness and field trial on flushing of sessile oak (*Quercus petraea* Liebl). *Annals of Forest Science* **50**:208-214.
- Lim, P. O., H. J. Kim, and H. G. Nam. 2007. Leaf senescence. *Annual Review of Plant Biology* **58**:115-136.
- Linderholm, H. W. 2006. Growing season changes in the last century. *Agricultural and Forest Meteorology* **137**:1-14.
- Linkosalo, T., T. R. Carter, R. Hakkinen, and P. Hari. 2000. Predicting spring phenology and frost damage risk of *Betula* spp. under climatic warming: a comparison of two models. *Tree Physiology* **20**:1175-1182.
- Linkosalo, T., R. Hakkinen, and H. Hanninen. 2006. Models of the spring phenology of boreal and temperate trees: is there something missing? *Tree Physiology* **26**:1165-1172.
- Linkosalo, T., H. K. Lappalainen, and P. Hari. 2008. A comparison of phenological models of leaf bud burst and flowering of boreal trees using independent observations. *Tree Physiology* **28**:1873-1882.
- Lloyd, A. H., and C. L. Fastie. 2003. Recent changes in treeline forest distribution and structure in interior Alaska. *Ecoscience* **10**:176-185.
- Loik, M. E., and P. S. Nobel. 1993. Freezing tolerance and water relations of *Opuntia fragilis* from Canada and the United States. *Ecology* **74**:1722-1732.
- Lortie, C. J., and L. W. Aarssen. 1996. The specialization hypothesis for phenotypic plasticity in plants. *International Journal of Plant Sciences* **157**:484-487.

- Lortie, C. J., R. W. Brooker, P. Choler, Z. Kikvidze, R. Michalet, F. I. Pugnaire, and R. M. Callaway. 2004. Rethinking plant community theory. *Oikos* **107**:433-438.
- Lortie, C. J., E. Ellis, A. Novoplansky, and R. Turkington. 2005. Implications of spatial pattern and local density on community-level interactions. *Oikos* **109**:495-502.
- Loustau, D., A. Bosc, A. Colin, H. Davi, C. François, E. Dufrêne, M. Déqué, E. Cloppet, D. Arrouays, C. Le Bas, N. Saby, G. Pignard, N. Hamza, A. Granier, N. Breda, P. Ciais, N. Viovy, J. Ogée, and J. Delage. 2005. Modelling the climate change effects on the potential production of French plains forests at the sub regional level. *Tree Physiology* **25**:813-823.
- Malanson, G. P. 2001. Complex responses to global change at alpine treeline. *Physical Geography* **22**:333-342.
- Manos, P. S., J. J. Doyle, and K. C. Nixon. 1999. Phylogeny, biogeography, and processes of molecular differentiation in *Quercus* subgenus *Quercus* (Fagaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **12**:333-349.
- Matsumoto, K., T. Ohta, M. Irasawa, and T. Nakamura. 2003. Climate change and extension of the *Ginkgo biloba* L. growing season in Japan. *Global Change Biology* **9**:1634-1642.
- Matyas, C. 1993. Modeling climate-change effects with provenance test data. Pages 797-804 *in* International Workshop on Ecophysiology and Genetics of Trees and Forests in a Changing Environment, Viterbo, Italy.
- Matyas, C. 1995. Climatic adaptation of trees: Rediscovering provenance tests. Pages 45-54 *in* XIV EUCARPIA Congress on Adaptation in Plant Breeding, Jyväskylä, Finland.
- Meagher, T. R., and L. F. Delph. 2001. Individual flower demography, floral phenology and floral display size in *Silene latifolia*. *Evolutionary Ecology Research* **3**:845-860.
- Menzel, A. 1997. Phenology of forest trees under changing climatic conditions - assessment of observations in the International Phenological Gardens and the possibilities of modelling pheno-data. Page 147 pp. *Forstliche Forschungsberichte Munchen*.
- Menzel, A. 2003. Plant phenological anomalies in Germany and their relation to air temperature and NAO. *Climatic Change* **57**:243-263.
- Menzel, A., N. Estrella, and P. Fabian. 2001. Spatial and temporal variability of the phenological seasons in Germany from 1951 to 1996. *Global Change Biology* **7**:657-666.
- Menzel, A., and P. Fabian. 1999. Growing season extended in Europe. *Nature* **397**:659.
- Menzel, A., T. H. Sparks, N. Estrella, E. Koch, A. Aasa, R. Ahas, K. Alm-Kubler, P. Bissolli, O. Braslavskaya, A. Briede, F. M. Chmielewski, Z. Crepinsek, Y. Curnel, A. Dahl, C. Defila, A. Donnelly, Y. Filella, K. Jatczka, F. Mages, A. Mestre, O. Nordli, J. Penuelas, P. Pirinen, V. Remisova, H. Scheffinger, M. Striz, A. Susnik, A. J. H. Van Vliet, F. E. Wielgolaski, S. Zach, and A. Züst. 2006. European phenological response to climate change matches the warming pattern. *Global Change Biology* **12**:1969-1976.
- Meshinev, T., I. Apostolova, and E. Koleva. 2000. Influence of warming on timberline rising: a case study on *Pinus peuce* Griseb. in Bulgaria. *Phytocoenologia* **30**:431-438.

- Michalet, R., J.-P. Pagès, P. Saccone, and J.-J. Brun. 2008. Les interactions entre espèces d'arbres dans les mélanges illustrées par le cas des feuillus et des conifères dans les forêts de montagne. *Revue forestière française* **2**:139-153.
- Michalet, R., C. Rolland, D. Joud, D. Gafta, and R. M. Callaway. 2003. Associations between canopy and understory species increase along a rainshadow gradient in the Alps: habitat heterogeneity or facilitation? *Plant Ecology* **165**:145-160.
- Migliavacca, M., E. Cremonese, R. Colombo, L. Busetto, M. Galvagno, L. Ganis, M. Meroni, E. Pari, M. Rossini, C. Siniscalco, and U. M. di Cella. 2008. European larch phenology in the Alps: can we grasp the role of ecological factors by combining field observations and inverse modelling? *International Journal of Biometeorology* **52**:587-605.
- Miner, B. G., S. E. Sultan, S. G. Morgan, D. K. Padilla, and R. A. Relyea. 2005. Ecological consequences of phenotypic plasticity. *Trends in Ecology & Evolution* **20**:685-692.
- Mitton, J. B. 2001. Adaptation and natural selection: overview.
- Moen, J., K. Aune, L. Edenius, and A. Angerbjorn. 2004. Potential effects of climate change on treeline position in the Swedish mountains. *Ecology and Society* **9**:11.
- Morecroft, M. D., V. J. Stokes, and J. I. L. Morison. 2003. Seasonal changes in the photosynthetic capacity of canopy oak (*Quercus robur*) leaves: the impact of slow development on annual carbon uptake. *International Journal of Biometeorology* **47**:221-226.
- Morgenstern, E. K. 1996. *Geographic Variation in Forest Trees: Genetic Basis and Application of Knowledge in Silviculture*. UBC Press, Vancouver.
- Morin, X. 2006. *Biogéographie des espèces d'arbres européens et nord-américains : déterminisme et évolution sous l'effet du changement climatique*. Thesis. Université Montpellier II.
- Morin, X., C. Augspurger, and I. Chuine. 2007. Process-based modeling of species' distributions: What limits temperate tree species' range boundaries? *Ecology* **88**:2280-2291.
- Morin, X., M. J. Lechowicz, C. Augspurger, J. O'Keefe, D. Viner, and I. Chuine. 2009. Leaf phenology in 22 North American tree species during the 21st century. *Global Change Biology* **In press**.
- Morin, X., D. Viner, and I. Chuine. 2008. Tree species range shifts at a continental scale: new predictive insights from a process-based model. *Journal of Ecology* **96**:784-794.
- Murray, M. B., M. G. R. Cannell, and R. I. Smith. 1989. Date of budburst of fifteen tree species in Britain following climatic warming. *Journal of Applied Ecology* **26**:693-700.
- Myneni, R. B., C. D. Keeling, C. J. Tucker, G. Asrar, and R. R. Nemani. 1997. Increased plant growth in the northern high latitudes from 1981 to 1991. *Nature (London)* **386**:698-702.
- Naor, V., J. Kigel, Y. Ben-Tal, and M. Ziv. 2008. Variation in endogenous gibberellins,

- abscisic acid, and carbohydrate content during the growth cycle of colored *Zantedeschia* spp., a tuberous geophyte. *Journal of Plant Growth Regulation* **27**:211-220.
- Niort, J. 2008. Reconstitution de l'histoire de la recolonisation du chêne et du hêtre dans les Pyrénées. Master degree. Université Bordeaux 1.
- Nogues-Bravo, D., M. B. Araujo, M. P. Errea, and J. P. Martinez-Rica. 2007. Exposure of global mountain systems to climate warming during the 21st Century. *Global Environmental Change-Human and Policy Dimensions* **17**:420-428.
- Nooden, L. D., J. J. Guiamet, and I. John. 1997. Senescence mechanisms. *Physiologia Plantarum* **101**:746-753.
- Nooden, L. D., S. Singh, and D. S. Letham. 1990. Correlation of xylem sap cytokinin levels with monocarpic senescence in soybean. *Plant Physiology* **93**:33-39.
- Norby, R. J., J. S. Hartz-Rubin, and M. J. Verbrugge. 2003. Phenological responses in maple to experimental atmospheric warming and CO₂ enrichment. *Global Change Biology* **9**:1792-1801.
- Ofir, M., and J. Kigel. 1998. Abscisic acid involvement in the induction of summer-dormancy in *Poa bulbosa*, a grass geophyte. *Physiologia Plantarum* **102**:163-170.
- Ogren, E. 2001. Effects of climatic warming on cold hardiness of some northern woody plants assessed from simulation experiments. *Physiologia Plantarum* **112**:71-77.
- Ohlemuller, R., B. J. Anderson, M. B. Araujo, S. H. M. Butchart, O. Kudrna, R. S. Ridgely, and C. D. Thomas. 2008. The coincidence of climatic and species rarity: high risk to small-range species from climate change. *Biology Letters* **4**:568-572.
- Oleksyn, J., J. Modrzynski, M. G. Tjoelker, R. Zytowskiak, P. B. Reich, and P. Karolewski. 1998. Growth and physiology of *Picea abies* populations from elevational transects: common garden evidence for altitudinal ecotypes and cold adaptation. *Functional Ecology* **12**:573-590.
- Orshan, G. 1989. Plant pheno-morphological studies in Mediterranean type ecosystems. Kluwer Academic, Dordrecht.
- Osborne, C. P., I. Chuine, D. Viner, and F. I. Woodward. 2000. Olive phenology as a sensitive indicator of future climatic warming in the Mediterranean. *Plant, Cell and Environment* **23**:701-710.
- Ozenda, P. 1985. La végétation de la chaîne alpine dans l'espace montagnard européen. Masson, Paris.
- Pangtey, Y. P. S., R. S. Rawal, N. S. Bankoti, and S. S. Samant. 1990. Phenology of high-altitude plants of kumaun in central himalaya, india. *International Journal of Biometeorology* **34**:122-127.
- Parmesan, C. 2006. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* **37**:637-669.

- Parmesan, C., N. Ryrholm, C. Stefanescu, J. K. Hill, C. D. Thomas, H. Descimon, B. Huntley, L. Kaila, J. Kullberg, T. Tammaru, W. J. Tennent, J. A. Thomas, and M. Warren. 1999. Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming. *Nature* **399**:579-583.
- Parmesan, C., and G. Yohe. 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* **421**:37-42.
- Parolo, G., and G. Rossi. 2008. Upward migration of vascular plants following a climate warming trend in the Alps. *Basic and Applied Ecology* **9**:100-107.
- Penuelas, J., and M. Boada. 2003. A global change-induced biome shift in the Montseny mountains (NE Spain). *Global Change Biology* **9**:131-140.
- Penuelas, J., and I. Filella. 2001. Phenology - Responses to a warming world. *Science* **294**:793-+.
- Penuelas, J., I. Filella, and P. Comas. 2002. Changed plant and animal life cycles from 1952 to 2000 in the Mediterranean region. *Global Change Biology* **8**:531-544.
- Persson, B. 1998. Will climate change affect the optimal choice of *Pinus sylvestris* provenances? *Silva Fennica* **32**:121-128.
- Petit, R. J., I. Aguinagalde, J. L. de Beaulieu, C. Bittkau, S. Brewer, R. Cheddadi, R. Ennos, S. Fineschi, D. Grivet, M. Lascoux, A. Mohanty, G. M. Muller-Starck, B. Demesure-Musch, A. Palme, J. P. Martin, S. Rendell, and G. G. Vendramin. 2003. Glacial refugia: Hotspots but not melting pots of genetic diversity. *Science* **300**:1563-1565.
- Petit, R. J., S. Brewer, S. Bordacs, K. Burg, R. Cheddadi, E. Coart, J. Cottrell, U. M. Csaikl, B. van Dam, J. D. Deans, S. Espinel, S. Fineschi, R. Finkeldey, I. Glaz, P. G. Goicoechea, J. S. Jensen, A. O. Konig, A. J. Lowe, S. F. Madsen, G. Matyas, R. C. Munro, F. Popescu, D. Slade, H. Tabbener, S. G. M. de Vries, B. Ziegenhagen, J. L. de Beaulieu, and A. Kremer. 2002. Identification of refugia and post-glacial colonisation routes of European white oaks based on chloroplast DNA and fossil pollen evidence. *Forest Ecology and Management* **156**:49-74.
- Piao, S. L., P. Ciais, P. Friedlingstein, P. Peylin, M. Reichstein, S. Luyssaert, H. Margolis, J. Y. Fang, A. Barr, A. P. Chen, A. Grelle, D. Y. Hollinger, T. Laurila, A. Lindroth, A. D. Richardson, and T. Vesala. 2008. Net carbon dioxide losses of northern ecosystems in response to autumn warming. *Nature* **451**:49-U43.
- Piao, S. L., P. Friedlingstein, P. Ciais, N. Viovy, and J. Demarty. 2007. Growing season extension and its impact on terrestrial carbon cycle in the Northern Hemisphere over the past 2 decades. *Global Biogeochemical Cycles* **21**:11.
- Piersma, T., and A. Lindstrom. 1997. Rapid reversible changes in organ size as a component of adaptive behaviour. *Trends in Ecology & Evolution* **12**:134-138.
- Pigliucci, M., C. J. Murren, and C. D. Schlichting. 2006. Phenotypic plasticity and evolution by genetic assimilation. *Journal of Experimental Biology* **209**:2362-2367.
- Pigott, C. D., and S. Pigott. 1993. Water as a determinant of the distribution of trees at the

- boundary of the mediterranean zone. *Journal of Ecology* **81**:557-566.
- Premoli, A. C. 2003. Isozyme polymorphisms provide evidence of clinal variation with elevation in *Nothofagus pumilio*. *Journal of Heredity* **94**:218-226.
- Press, W. H., B. B. Flannery, S. A. Teukolsky, and W. T. Vetterling. 1992. "Numerical Recipes in C". Cambridge University Press.
- Price, T. D., A. Qvarnstrom, and D. E. Irwin. 2003. The role of phenotypic plasticity in driving genetic evolution. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* **270**:1433-1440.
- Purves, D. W., M. A. Zavala, K. Ogle, F. Prieto, and J. M. R. Benayas. 2007. Environmental heterogeneity, bird-mediated directed dispersal, and oak woodland dynamics in Mediterranean Spain. *Ecological Monographs* **77**:77-97.
- Quirino, B. F., Y. S. Noh, E. Himelblau, and R. M. Amasino. 2000. Molecular aspects of leaf senescence. *Trends in Plant Science* **5**:278-282.
- Rameau, J.-C., D. Mansion, and G. Dumé. 1993. *Flore Forestière Française, Guide écologique illustré*, volume 2: Montagnes.
- Rathcke, B., and E. P. Lacey. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* **16**:179-214.
- Raven, P., R. Evert, S. Eichhorn, and J. Bouharmont. 2003. *Biologie végétale*. Boeck Université edition. De Boeck Université, Paris.
- Réaumur, R. A. F. d. 1735. Observations du thermomètre, faites à Paris durant l'année 1735, comparées avec celles qui ont été faites sous la ligne, à l'isle de France, à Alger et quelques unes de nos isles de l'Amérique. *Mémoires de l'Académie des Sciences de Paris*.
- Rehfeldt, G. E. 1988. Ecological genetics of *Pinus contorta* from the Rocky Mountains (USA): a synthesis. *Silvae Genetica* **37**:131-135.
- Rehfeldt, G. E. 1993. Genetic-variation in the ponderosae of the southwest American *Journal of Botany* **80**:330-343.
- Rehfeldt, G. E. 1994. Genetic-structure of western red cedar populations in the interior west *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne de Recherche Forestière* **24**:670-680.
- Rehfeldt, G. E., and L. A. Gallo. 2001. Introduction of ponderosa pine and Douglas-fir to Argentina - Using quantitative traits for retrospective identification and prospective selection of provenances. *New Forests* **21**:35-44.
- Rehfeldt, G. E., N. M. Tchebakova, Y. I. Parfenova, W. R. Wykoff, N. A. Kuzmina, and L. I. Milyutin. 2002. Intraspecific responses to climate in *Pinus sylvestris*. *Global Change Biology* **8**:912-929.
- Rehfeldt, G. E., W. R. Wykoff, and C. C. Ying. 2001. Physiologic plasticity, evolution, and impacts of a changing climate on *Pinus contorta*. *Climatic Change* **50**:355-376.

- Richards, C. L., O. Bossdorf, N. Z. Muth, J. Gurevitch, and M. Pigliucci. 2006. Jack of all trades, master of some? On the role of phenotypic plasticity in plant invasions. *Ecology Letters* **9**:981-993.
- Richardson, A. D., A. S. Bailey, E. G. Denny, C. W. Martin, and J. O'Keefe. 2006. Phenology of a northern hardwood forest canopy. *Global Change Biology* **12**:1174-1188.
- Rohde, A., and R. P. Bhalerao. 2007. Plant dormancy in the perennial context. *Trends in Plant Science* **12**:217-223.
- Root, T. L., J. T. Price, K. R. Hall, S. H. Schneider, C. Rosenzweig, and J. A. Pounds. 2003. Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature* **421**:57-60.
- Rotzer, T., R. Grote, and H. Pretzsch. 2004. The timing of bud burst and its effect on tree growth. *International Journal of Biometeorology* **48**:109-118.
- Ruiz, D., J. A. Campoy, and J. Egea. 2007. Chilling and heat requirements of apricot cultivars for flowering. *Environmental and Experimental Botany* **61**:254-263.
- Rweyongeza, D. M., N. K. Dhir, L. K. Barnhardt, C. Hansen, and R. C. Yang. 2007a. Population differentiation of the lodgepole pine (*Pinus contorta*) and jack pine (*Pinus banksiana*) complex in Alberta: growth, survival, and responses to climate. *Canadian Journal of Botany-Revue Canadienne de Botanique* **85**:545-556.
- Rweyongeza, D. M., R. C. Yang, N. K. Dhir, L. K. Barnhardt, and C. Hansen. 2007b. Genetic variation and climatic impacts on survival and growth of white spruce in Alberta, Canada. *Silvae Genetica* **56**:117-127.
- Saenz-Romero, C., R. R. Guzman-Reyna, and G. E. Rehfeldt. 2006. Altitudinal genetic variation among *Pinus oocarpa* populations in Michoacan, Mexico - Implications for seed zoning, conservation, tree breeding and global warming. *Forest Ecology and Management* **229**:340-350.
- Sand-Jensen, K. 2007. How to write consistently boring scientific literature. *Oikos* **116**:723-727.
- Sarvas, R. 1972. Investigations on the annual cycle of development of forest trees. Active period. *Communicationes Instituti Forestalis Fenniae* **76(3)**:110.
- Savolainen, O., F. Bokma, R. Garcia-Gil, P. Komulainen, and T. Repo. 2004. Genetic variation in cessation of growth and frost hardiness and consequences for adaptation of *Pinus sylvestris* to climatic changes. *Forest Ecology and Management* **197**:79-89.
- Savolainen, O., T. Pyhajarvi, and T. Knurr. 2007. Gene flow and local adaptation in trees. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* **38**:595-619.
- Saxe, H., M. G. R. Cannell, O. Johnsen, M. G. Ryan, and G. Vourlitis. 2001. Tree and forest functioning in response to global warming. *New Phytologist* **149**:369-400.
- Schaber, J., and F. W. Badeck. 2003. Physiology-based phenology models for forest tree species in Germany. *International Journal of Biometeorology* **47**:193-201.

- Schieber, B. 2006. Spring phenology of European beech (*Fagus sylvatica* L.) in a submountain beech stand with different stocking in 1995-2004. *Journal of Forest Science* (Prague) **52**:208-216.
- Schlesinger, W. H. 1991. *Biogeochemistry: an analysis of global change*. Academic Press, San Diego, US.
- Schlichting, C. D., and D. A. Levin. 1984. Phenotypic plasticity of annual *Phlox*: tests of some hypotheses. *American Journal of Botany* **71**:252-260.
- Schlichting, C. D., and M. Pigliucci. 1993. Control of phenotypic plasticity via regulatory genes. *American Naturalist* **142**:366-370.
- Schlichting, C. D., and M. Pigliucci. 1998. *Phenotypic Evolution: A Reaction Norm Perspective*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Schmalhausen, I. I., I. Dordick, and T. Dobzhansky. 1949. *Factors of Evolution. The Theory of Stabilizing Selection*. University of Chicago Press.
- Schmidtling, R. C. 1993. Use of provenance tests to predict response to climatic-change - loblolly-pine and norway spruce. Pages 805-817 *in* International Workshop on Ecophysiology and Genetics of Trees and Forests in a Changing Environment, Viterbo, Italy.
- Schueler, S., K. Schlunzen, and F. Scholz. 2005. Viability and sunlight sensitivity of oak pollen and its implications for pollen-mediated gene flow. *Trees-Structure and Function* **19**:154-161.
- Schwartz, M. D. 1998. Green-wave phenology. *Nature* **394**:839-840.
- Schwartz, M. D. 1999. Advancing to full bloom: planning phenological research for the 21st century. *International Journal of Biometeorology* **42**:113-118.
- Schwartz, M. D. 2003. *PHENOLOGY: An Integrative Environmental Science*. Kluwer Academic Publishers, Netherlands.
- Schwartz, M. D., and B. E. Reiter. 2000. Changes in North American spring. *International Journal of Climatology* **20**:929-932.
- Schwartz, M. W., L. R. Iverson, A. M. Prasad, S. N. Matthews, and R. J. O'Connor. 2006. Predicting extinctions as a result of climate change. *Ecology* **87**:1611-1615.
- Shutova, E., F. E. Wielgolaski, S. R. Karlsen, O. Makarova, N. Berlina, T. Filimonova, E. Haraldsson, P. E. Aspholm, L. Flo, and K. A. Hogda. 2006. Growing seasons of Nordic mountain birch in northernmost Europe as indicated by long-term field studies and analyses of satellite images. *International Journal of Biometeorology* **51**:155-166.
- Smart, C. M. 1994. Gene-expression during leaf senescence. *New Phytologist* **126**:419-448.
- Smith-Gill, S. J. 1983. Developmental Plasticity: Developmental Conversion versus Phenotypic Modulation. *American Zoologist* **23**:47-55.

- Sogaard, G., O. Johnsen, J. Nilsen, and O. Junttila. 2008. Climatic control of bud burst in young seedlings of nine provenances of Norway spruce. *Tree Physiology* **28**:311-320.
- Solomon, A. M., and A. P. Kirilenko. 1997. Climate change and terrestrial biomass: what if trees do not migrate! *Global Ecology and Biogeography Letters* **6**:139-148.
- Sparks, T. H., and P. D. Carey. 1995. The responses of species to climate over 2 centuries - an analysis of the Marsham phenological record, 1736-1947. *Journal of Ecology* **83**:321-329.
- Sparks, T. H., P. D. Carey, and J. Combes. 1997. First leafing dates of trees in Surrey between 1947 and 1996. *The London Naturalist* **76**:15-20.
- Sparks, T. H., P. J. Croxton, N. Collinson, and P. W. Taylor. 2005. Examples of phenological change, past and present, in UK farming. *Annals of Applied Biology* **146**:531-537.
- Sparks, T. H., and A. Menzel. 2002. Observed changes in seasons: an overview. *International Journal of Climatology* **22**:1715-1725.
- Stearns, S. C., M. Kaiser, and T. J. Kawecki. 1995. The differential genetic and environmental canalization of fitness components in *drosophila-melanogaster*. *Journal of Evolutionary Biology* **8**:539-557.
- Stessman, D., A. Miller, M. Spalding, and S. Rodermel. 2002. Regulation of photosynthesis during *Arabidopsis* leaf development in continuous light. *Photosynthesis Research* **72**:27-37.
- Stockli, R., and P. L. Vidale. 2004. European plant phenology and climate as seen in a 20-year AVHRR land-surface parameter dataset. *International Journal of Remote Sensing* **25**:3303-3330.
- Studer, S., C. Appenzeller, and C. Defila. 2005. Inter-annual variability and decadal trends in alpine spring phenology: A multivariate analysis approach. *Climatic Change* **73**:395-414.
- Sturm, M., C. Racine, and K. Tape. 2001. Climate change - Increasing shrub abundance in the Arctic. *Nature* **411**:546-547.
- Sultan, S. E. 1995. Phenotypic plasticity and plant adaptation. *Acta Botanica Neerlandica* **44**:363-383.
- Sultan, S. E. 2000. Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. *Trends in Plant Science* **5**:537-542.
- Sykes, M. T., I. C. Prentice, and W. Cramer. 1996. A bioclimatic model for the potential distributions of north European tree species under present and future climates. *Journal of Biogeography* **23**:203-233.
- Tamura, F., K. Tanabe, and A. Itai. 2002. Regulation of endodormancy in Japanese pear. *Acta Horticulturae*:325-336.
- Tardieu, F., M. Reymond, B. Muller, C. Granier, T. Simonneau, W. Sadok, and C. Welcker. 2005. Linking physiological and genetic analyses of the control of leaf growth under changing environmental conditions. *Australian Journal of Agricultural Research* **56**:937-

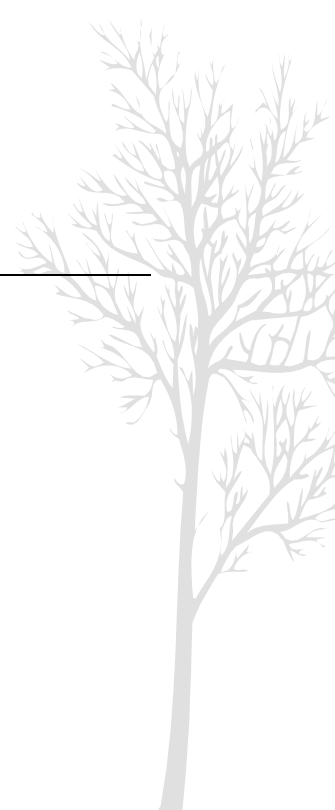
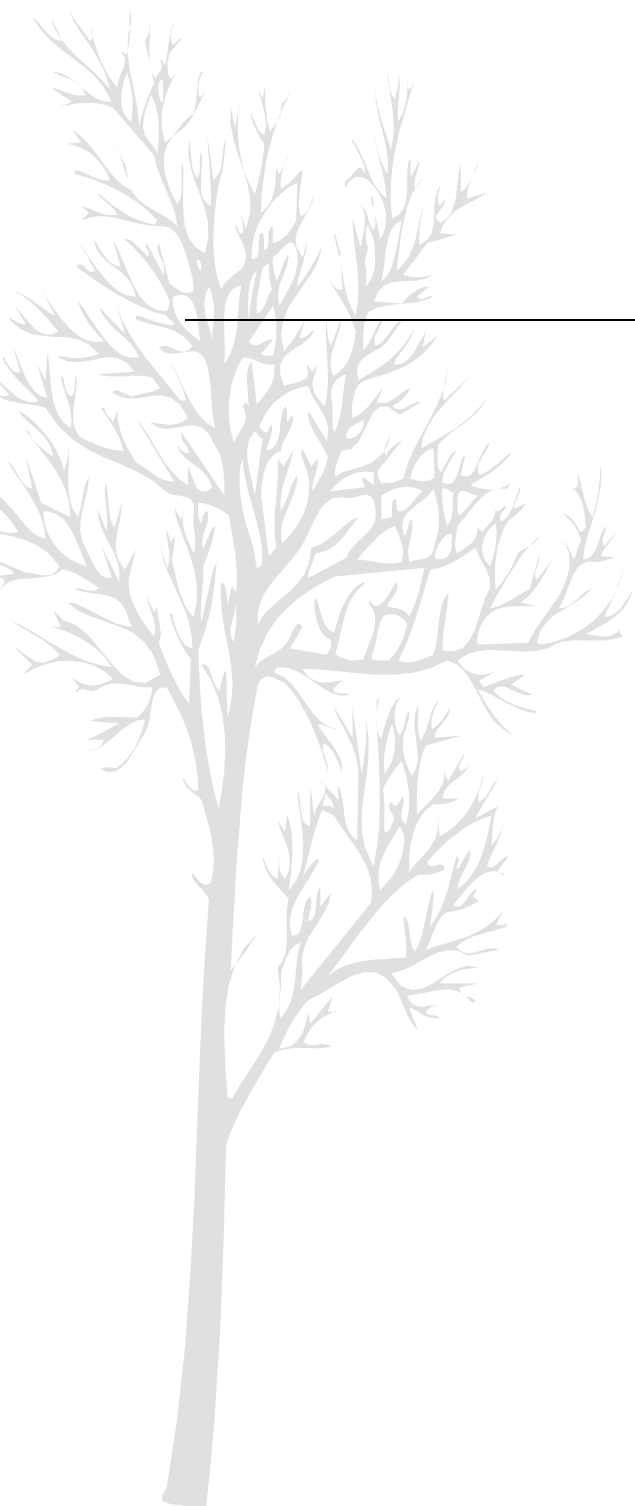
946.

- Tebaldi, C., K. Hayhoe, J. M. Arblaster, and G. A. Meehl. 2006. Going to the extremes. *Climatic Change* **79**:185-211.
- Thomas, C. D., A. Cameron, R. E. Green, M. Bakkenes, L. J. Beaumont, Y. C. Collingham, B. F. N. Erasmus, M. F. de Siqueira, A. Grainger, L. Hannah, L. Hughes, B. Huntley, A. S. van Jaarsveld, G. F. Midgley, L. Miles, M. A. Ortega-Huerta, A. T. Peterson, O. L. Phillips, and S. E. Williams. 2004. Extinction risk from climate change. *Nature* **427**:145-148.
- Thomas, C. D., A. M. A. Franco, and J. K. Hill. 2006. Range retractions and extinction in the face of climate warming. *Trends in Ecology & Evolution* **21**:415-416.
- Thomas, C. D., and J. J. Lennon. 1999. Birds extend their ranges northwards. *Nature* **399**:213-213.
- Thompson, R., and R. M. Clark. 2008. Is spring starting earlier? *Holocene* **18**:95-104.
- Thuiller, W. 2004. Patterns and uncertainties of species' range shifts under climate change. *Global Change Biology* **10**:2020-2027.
- Thuiller, W., C. Albert, M. B. Araujo, P. M. Berry, M. Cabeza, A. Guisan, T. Hickler, G. F. Midgely, J. Paterson, F. M. Schurr, M. T. Sykes, and N. E. Zimmermann. 2008. Predicting global change impacts on plant species' distributions: Future challenges. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics* **9**:137-152.
- Tikkanen, O. P., and R. Julkunen-Tiitto. 2003. Phenological variation as protection against defoliating insects: the case of *Quercus robur* and *Operophtera brumata*. *Oecologia* **136**:244-251.
- Tsarouhas, V., U. Gullberg, and U. Lagercrantz. 2003. Mapping of quantitative trait loci controlling timing of bud flush in *Salix*. *Hereditas (Lund)* **138**:172-178.
- Tucker, C. J., D. A. Slayback, J. E. Pinzon, S. O. Los, R. B. Myneni, and M. G. Taylor. 2001. Higher northern latitude normalized difference vegetation index and growing season trends from 1982 to 1999. *International Journal of Biometeorology* **45**:184-190.
- Valladares, F., E. Gianoli, and J. M. Gomez. 2007. Ecological limits to plant phenotypic plasticity. *New Phytologist* **176**:749-763.
- Valladares, F., D. Sanchez-Gomez, and M. A. Zavala. 2006. Quantitative estimation of phenotypic plasticity: bridging the gap between the evolutionary concept and its ecological applications. *Journal of Ecology* **94**:1103-1116.
- van Asch, M., and M. E. Visser. 2007. Phenology of forest caterpillars and their host trees: The importance of synchrony. *Annual Review of Entomology* **52**:37-55.
- van Kleunen, M., and M. Fischer. 2005. Constraints on the evolution of adaptive phenotypic plasticity in plants. *New Phytologist* **166**:49-60.
- van Staden, J., E. L. Cook, and L. D. Nooden. 1988. Cytokinins and senescence. Pages 281-

- 328 *in* L. D. Nooden and A. C. Leopold, editors. Senescence and aging in plants. Academic Press, San Diego (USA).
- Via, S., R. Gomulkiewicz, G. Dejong, S. M. Scheiner, C. D. Schlichting, and P. H. Vantienderen. 1995. Adaptive phenotypic plasticity - consensus and controversy. *Trends in Ecology & Evolution* **10**:212-217.
- Viers, G. 1990. *Elément de climatologie*. Nathan, Poitiers.
- Visser, M. E., and L. J. M. Holleman. 2001. Warmer springs disrupt the synchrony of oak and winter moth phenology. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* **268**:289-294.
- vonWuehlisch, G., D. Krusche, and H. J. Muhs. 1995. Variation in temperature sum requirement for flushing of beech provenances. *Silvae Genetica* **44**:343-346.
- Vucetich, J. A., and T. A. Waite. 2003. Spatial patterns of demography and genetic processes across the species' range: Null hypotheses for landscape conservation genetics. *Conservation Genetics* **4**:639-645.
- Walther, G. R. 2004. Plants in a warmer world. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics* **6**:169-185.
- Walther, G. R., S. Berger, and M. T. Sykes. 2005. An ecological 'footprint' of climate change. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **272**:1427-1432.
- Walther, G. R., E. Post, P. Convey, A. Menzel, C. Parmesan, T. J. C. Beebee, J. M. Fromentin, O. Hoegh-Guldberg, and F. Bairlein. 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature (London)* **416**:389-395.
- Wang, E. L., and T. Engel. 1998. Simulation of phenological development of wheat crops. *Agricultural Systems* **58**:1-24.
- White, M. A., and A. R. Nemani. 2003. Canopy duration has little influence on annual carbon storage in the deciduous broad leaf forest. *Global Change Biology* **9**:967-972.
- White, M. A., S. W. Running, and P. E. Thornton. 1999. The impact of growing-season length variability on carbon assimilation and evapotranspiration over 88 years in the eastern US deciduous forest. *International Journal of Biometeorology* **42**:139-145.
- White, M. A., P. E. Thornton, and S. W. Running. 1997. A continental phenology model for monitoring vegetation responses to interannual climatic variability. *Global Biogeochemical Cycles* **11**:217-234.
- Whitham, T. G., W. P. Young, G. D. Martinsen, C. A. Gehring, J. A. Schweitzer, S. M. Shuster, G. M. Wimp, D. G. Fischer, J. K. Bailey, R. L. Lindroth, S. Woolbright, and C. R. Kuske. 2003. Community and ecosystem genetics: A consequence of the extended phenotype. *Ecology* **84**:559-573.
- Willi, Y., J. Van Buskirk, and A. A. Hoffmann. 2006. Limits to the adaptive potential of small populations. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* **37**:433-458.

- Williams, J. L., H. Auge, and J. L. Maron. 2008. Different gardens, different results: native and introduced populations exhibit contrasting phenotypes across common gardens. *Oecologia* **157**:239-248.
- Wilson, R. J., D. Gutierrez, J. Gutierrez, D. Martinez, R. Agudo, and V. J. Monserrat. 2005. Changes to the elevational limits and extent of species ranges associated with climate change. *Ecology Letters* **8**:1138-1146.
- Wingler, A., A. v. Schaewen, R. C. Leegood, P. J. Lea, and W. P. Quick. 1998. Regulation of leaf senescence by cytokinin, sugars, and light. Effects on NADH-dependent hydroxypyruvate reductase. *Plant Physiology* **116**:329-335.
- Woltereck, R. 1909. Weitere experimentelle Untersuchungen über Artveränderung, speziell über Wesen quantitativer Artunterschiede bei Daphniden. *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft* **19**:110-192.
- Woodward, F. I. 1992. predicting plant-responses to global environmental-change. *New Phytologist* **122**:239-251.
- Woodward, F. I., M. R. Lomas, and C. K. Kelly. 2004. Global climate and the distribution of plant biomes. Pages 1465-1476 *in* Discussion Meeting on Plant Phylogeny and the Origin of Major Biomes, London, England.
- Woodward, F. I., and B. G. Williams. 1987. Climate and plant-distribution at global and local scales. *Vegetatio* **69**:189-197.
- Worrall, J. 1983. Temperature - bud-burst relationships in amabilis and subalpine fir provenance tests replicated at different elevations. *Silvae Genetica* **32**:203-209.
- Worrall, J. 1993. Temperature effects on bud-burst and leaf-fall in subalpine larch. *Journal of Sustainable Forestry* **1**:1-18.
- Yoshida, S. 2003. Molecular regulation of leaf senescence. *Current Opinion in Plant Biology* **6**:79-84.
- Zhou, L. M., C. J. Tucker, R. K. Kaufmann, D. Slayback, N. V. Shabanov, and R. B. Myneni. 2001. Variations in northern vegetation activity inferred from satellite data of vegetation index during 1981 to 1999. *Journal of Geophysical Research-Atmospheres* **106**:20069-20083.

ANNEXES



— ANNEXE A1 —

Article 6 **Are plant pathogen populations adapted for encounter with their host? A case study of phenological synchrony between oak and an obligate fungal parasite along an altitudinal gradient**

Marie-Laure Desprez-Loustau, Yann Vitasse, Sylvain Delzon, Xavier Capdevielle, Benoît Marçais and Antoine Kremer

Soumis à *Journal of evolutionary biology*

Are plant pathogen populations adapted for encounter with their host? A case study of phenological synchrony between oak and an obligate fungal parasite along an altitudinal gradient

Marie-Laure Desprez-Loustau^{1*}, Yann Vitasse², Sylvain Delzon², Xavier Capdevielle¹, Benoît Marçais³ and Antoine Kremer⁴

1 INRA, UMR1202 BIOGECO, Pathologie forestière, rue Edouard Bourlaux, F33140 Villenave d'Ornon

2 Université Bordeaux 1, UMR1202 BIOGECO, Ecologie des communautés, Bâtiment B8, Avenue des Facultés, F33400 Talence

3 INRA, UMR1136 Interactions Arbres-Microorganismes, F54240 Champenoux, France

4 INRA, UMR1202 BIOGECO, Génétique, Domaine de l'Hermitage, Pierroton, F33610 Cestas

Abstract

Evolutionary studies of plant-pathogen interactions have mostly considered traits related to physiological compatibility, i.e. resistance and infectivity. However, traits related to the possibility of contact between hosts and pathogens could be determinant in some types of interaction and might be affected by environmental changes. We investigated the patterns and causes of variation in host-pathogen phenological synchrony (co-occurrence of host susceptible and pathogen infective stages) in the oak-powdery mildew pathosystem, a major disease in natural ecosystems. Phenotypic variation in spring phenology of the powdery mildew fungus and of oak trees was characterized along an altitudinal gradient, representing a wide range of temperature conditions. Both ascospore production (pathogen infective stage) and oak flushing (host susceptible stage) were delayed with increasing elevation. However, the two species showed a significantly different sensitivity (3.1 and 0.9 days per 100 m increase, for oak and fungus, respectively) resulting in a variable host-pathogen synchrony along the gradient. In particular, early leafing trees avoided infections at low elevations whereas first ascospores were trapped before the beginning of the susceptibility window at high elevations. In addition, results from a common garden experiment showed that phenotypic variation in fungal phenology among populations located at different altitudes could be more likely explained by a plastic response rather than genetic adaptation. Phenological adaptation of the fungus to its host cannot be ruled out but would rather occur at a fine geographical scale (tree level) than at stand (population) level.

Keywords: phenology, synchrony, climate warming, local adaptation, plant pathogen, disease avoidance, *Quercus*, *Erysiphe alphitoides*

Introduction

Plants are constantly challenged by other organisms. Their ability to convert inorganic molecules into a carbohydrate source of energy makes them an attractive target to parasitic species, especially fungi. In their long-lasting and complex dialogue, plants and parasites have evolved mechanisms which determine the outcome of their interaction. To explain parasite success on a potential host, Combes (2001) proposed a conceptual framework based on two “filters”: the encounter filter and the compatibility filter. The encounter filter determines whether and to what extent the parasite can find the host. This may include overlap between geographical distributions of host and parasite (at different spatial scales), temporal match or behaviours. The compatibility filter determines infection and reproduction success of the parasite once it makes contact with the host. This includes molecules produced by either parasite or host linked to pathogenicity/virulence or defense/resistance. Both parasites and hosts “try to open or close the filters” by modifying their behaviour to chase or avoid each other and their constitutive and inducible molecules to attack or resist each other. The opening of filters is not only determined by host and parasite genotypes but also by environmental factors. The two filters also do not act independently: high encounter rates can produce selection for host resistance

(Ovaskainen and Laine 2006). The degree of opening of both filters eventually determines the occurrence and extent of parasitic exploitation. In this view, the encounter and compatibility filters explain the range of species that parasites are able to exploit but also differences in parasite performance in different host populations or subpopulations.

Research on plant-fungal pathogen interactions and their evolutionary dynamics has mainly focused on the so-called compatibility filter, i.e. pathogenicity / virulence and defense / resistance traits. The understanding of the molecular dialogue between plants and their pathogens has greatly improved in recent years (see Jones and Dangl 2006, Bent & Mackey 2007, Egan & Talbot 2008 for reviews). A substantial body of information, at gene and population levels, supports the existence of reciprocal selection processes where plant resistance and pathogen virulence undergo continual adaptation in response to each other (de Meaux & Mitchell-Olds 2003, Meyers et al. 2005, Tiffin and Moeller 2006, Salvaudon et al 2008). In particular, local adaptation of parasites to their host plants has been investigated in different systems and shown to occur in most of them, as expected from theoretical considerations (Gandon and Michalakis 2002, Greischar and Koskella 2007). In these studies, the fitness traits characterizing adaptation were mostly host exploitation ability and resistance/defense,

i.e. traits related to host-pathogen physiological compatibility, both in theoretical (Kaltz and Shykoff 1998) and in experimental approaches, especially by using cross-inoculations (Greischar and Koskella 2007, Sicard et al 2007).

Comparatively little has been described related to the encounter filter in plant-pathogen interactions. Burdon (1987) defined disease avoidance as a set of mechanisms under the genetic control of the host which minimize contact with the pathogen. These mechanisms have been neglected in plant breeding but may play an important role in natural populations where they would be selectively favoured by pathogen pressure (Burdon 1987). Such mechanisms have been well studied in the model pathosystem *Silene latifolia*-*Microbotryum violaceum*, the anther-smut disease, where flower phenology and morphology were shown to be important traits explaining variation in disease through the probability of pathogen contact (e.g. in Alexander et al 1993, Elmquist et al 1993, Thrall and Jarosz 1994, Biere and Antonovics 1996, Biere and Honders 1996, Shykoff et al 1997). In particular, sexual dimorphism related to flowering behaviour could explain sex-biased infection rates in *Silene latifolia* (Thrall and Jarosz 1994, Biere and Antonovics 1996, Biere and Honders 1996, Kaltz and Shykoff 2001). Variation in infection linked to synchrony between host

plant phenology and pathogen activity has been reported for some other diseases, such as pine twisting rust (Desprez-Loustau & Dupuis 1994), mummy berry disease of blueberry (Penman and Annis 2005), or sudden oak death (Dodd et al. 2008). From the fungus side, the encounter filter may not be critical for many species that are able to sustain saprotrophic growth in the absence of the host and/or to infect a broad host range. Conversely, the encounter filter is expected to be crucial for obligate biotroph pathogens, especially with narrow host range, such as rust and powdery mildew agents. For these pathogens the encounter filter at infra specific level can include a temporal component when susceptible stages of the host occur only during a limited period of time. This is typically the case when susceptible organs are young leaves or shoots in temperate regions with a strong seasonality of growth. Plant pathogens are then expected to synchronize their phenology with that of their host in order to maximize their fitness. Little attention has been paid to the selection pressure exerted by plant phenology on pathogenic fungi (but see Lehman and Oudemans 1997). Conversely, this has been investigated in several tree-insect interactions, where local phenological adaptation of insect herbivores to their host trees has been demonstrated (van Asch and Visser 2007).

A better understanding of the

ecological and evolutionary forces underlying host-pathogen phenological synchrony is of particular interest in the context of the ongoing climate change, especially climate warming. Temperature has been shown to be a major driving factor for plant phenology (Cannell & Smith 1983, Hanninen 1995, Chuine & Cour 1999) and is also likely to be important for fungal phenology (Desprez-Loustau et al. 1998, Scherm et al. 2001, Rossi et al. 2008). However, responses are likely to differ among species, which will affect phenological match between associated species (Memmott et al. 2007). Indeed, synchrony expected through natural selection does not necessarily imply that the same mechanisms related to the use of environmental cues are used by plants and their associated organisms (van Asch and Visser 2007). For example, the recent change in temperature patterns has been considered as the main reason for the increased mistiming in the winter moth-oak system (Visser and Holleman 2001). More generally, disentangling plastic from evolutionary responses of populations for coping with environmental changes is an important current scientific issue (Gienapp et al 2008).

Altitudinal gradients, with sharp variations in environmental factors (especially temperature) provide a good opportunity to study the effect of differential long-term selection regimes in promoting

population differentiation for adaptive traits, such as phenology. In the case of plant-pathogen systems, pathogen populations will evolve on highly spatially heterogeneous hosts for phenology along the gradient. Do patterns of local phenological adaptation of pathogen populations, such as those hypothesized and observed for the compatibility filter, occur for the encounter filter? If so, which among the different adaptive processes hypothesized by Gandon and van Zandt (1998) can be observed: plastic behaviour, generalist or specialist strategy of parasite adaptation to the host phenology?

We explore these questions in the present study, focusing on oak powdery mildew, caused by the Ascomycete fungus *Erysiphe alphitoides*. This major disease of oaks in Europe (Butin 1995) presents characteristics in the strategy and life-cycle of the pathogen and in the host-pathogen interaction suggesting the importance of the encounter filter, which is also supported by field observations (unpublished results). Our objective was to investigate the patterns and causes of variation in host-parasite phenological synchrony along a transect in the Pyrenees mountains. The following specific questions were addressed:

(1) What is the extent of phenotypic variation in the spring phenology (timing of infective stage) of the powdery mildew populations, and does it match that of oak

(timing of susceptible stage) along the altitudinal gradient (phenological synchrony)?

(2) Can the observed patterns of phenotypic variation between populations of the pathogen be explained by genetic differentiation or/and by environmental factors ?

(3) Does the level of host-pathogen synchrony, determining the encounter rate, actually result in higher infection, therefore potentially affect host and pathogen fitness?

Materials and methods

1 Study system

Erysiphe alphitoides is an obligate biotroph parasite on oaks, mainly *Quercus robur* and *Q. petraea* in Europe. The fungus develops its mycelium on the surface of leaves and differentiates infection structures in the epidermal cells of the susceptible hosts. Haustoria serve as absorptive organs from which the fungus derives host metabolism for its own nutrition. Infection results in the production of huge numbers of conidiospores at the leaf surface, leading to the white covering typical of powdery mildews. All stages of the host, from seedlings to mature trees can be infected. However, oaks exhibit ontogenic resistance toward powdery mildew resulting in a narrow susceptibility window of leaves: only young expanding leaves are receptive to the disease

(Edwards and Ayres, 1982). The fungus is also affected by seasonality. Annual epidemics of oak powdery mildew are initiated each spring by ascospores, which constitute the primary inoculum. Ascospores are released from chasmothecia, the fruiting bodies resulting from the sexual reproduction of the fungus, in which asci are differentiated. Chasmothecia are produced in late summer on infected leaves and serve as the overwintering form of the fungus. Successful initiation of epidemics therefore requires the co-occurrence of susceptible leaves and ascospores.

Erysiphe alphitoides was described in 1911, as the causal agent of the new epidemics affecting oaks in Europe, but the origin of the species is still unclear (Mougou et al 2008). Recent studies using ITS polymorphism demonstrated the occurrence of several cryptic species, beside *E. alphitoides*, causing oak powdery mildew symptoms (Mougou et al 2008). In this study, more than 95% of colonies obtained from chasmothecia from all sites and years were identified as *E. alphitoides* (Mougou-Hamdane et al., 2009). Genetic markers for within-species population studies are currently under development but are not yet available (unpublished results).

2 Study area and sites

The study was conducted along an altitudinal gradient from 130 m to 1630 m ASL in the

Pyrénées mountains (southern France, latitude from 42°47'N to 43°45'N; longitude from 00°25'W to 00°01'E). This region is characterized by a temperate oceanic climate, with a mean annual temperature of 12°C and mean annual precipitation of 1079 mm (1946-2001) at low elevation (Tarbes, 43°11'N, 00°00'W, 360 m ASL, Météo France). We selected five natural mature stands dominated by sessile oak at different elevations: 131 m, 427 m, 803 m, 1235 m and 1630 m, on a South-facing slope (Table 1). Stands were located several kilometres apart from each other with no continuous oak forest cover between them; they were therefore assumed to represent distinct populations with no massive gene flow between them. The altitudinal gradient provided a temperature range around 5°C.

3 Fungus phenology monitoring

Phenological observations were focused on ascospore release in spring, using oak seedlings as specific spore traps. Trap seedlings were produced in the greenhouse, where sulphur burners were used to prevent powdery mildew contaminations. Since oak susceptibility to powdery mildew is highly dependent on ontogenic stage (Edwards and Ayres, 1982), acorns of *Q. robur* were sown every 10-days during the whole season and trap seedlings were carefully selected among the greenhouse grown material according to their phenological stage. Only seedlings

highly receptive to powdery mildew, i.e. with young and non fully developed leaves, were used as traps. Seedlings were sprayed with water until dripping to remove sulphur before use. A set of 13 trap-seedlings (representing a target surface area of approximately 200 cm²) was brought to each of the five stands along the altitudinal gradient each ten-days from early April to the end of June, in 2006 and 2007, to allow them to be exposed to natural inoculum. The thirteen seedlings were put in a tray and hanged in a tree within the stand. For practical reasons, only one lot per altitude could be used at each date. We assumed that this single spore trap gave an estimate of the local inoculum in the oak stand since Roslin et al. (2007) demonstrated highly efficient dispersal of *E. alphitoides* over several hundred meters. After the 10-days exposure, the lot was taken back to the laboratory and replaced by another healthy trap lot. Seedlings which had been exposed to natural inoculum and taken back from the field were incubated in a growth chamber (18/22°C, 8/16h night-day photoperiod) during ten days to reveal ascospore-derived infections. At the end of the incubation period, the overall number of powdery mildew colonies, visible as white spots, was scored on the 13 seedlings. This number was related to the medium date of the exposure period to express the time-course of phenology.

Table 1. Main features of oak population sites in the Pyrénées and of common garden (Villenave d'Ornon).*T_a* corresponds to the mean annual temperature, DBH to the mean Diameter at Breast Height of the population.

<i>T_a corresponds to the mean annual temperature, DBH to the mean Diameter at Breast Height of the population.</i>							
Site	Altitude (m)	Latitude	Longitude	Aspect	DBH (m)	T _a (°C)	
						2006	2007
<i>In situ</i>							
Laveyron	131	43°45' N	00°13' W	flat	1.65	13.5	12.6
Adé	427	43°08' N	00°00' W	south	1.41	13.1	12.0
Chèze	803	42°55' N	00°02' W	south	0.63	11.9	10.7
Gèdre	1235	42°47' N	00°01' E	south	1.37	10.7	9.5
Péguère	1630	42°52' N	00°07' W	south	0.67	8.6	7.4
<i>Common garden</i>							
Villenave d'Ornon	22	44° 46' N	00° 33' W	flat	-	14.1	13.5

To discriminate environmental from genetic determinants of phenology in powdery mildew populations along the altitudinal gradient, chasmothecia phenology was also studied under “common garden” conditions. In late September 2005 and 2006, each powdery mildew population corresponding to each of the five oak stands was sampled by collecting strongly infected leaves from 4-5 oak trees scattered in the stand. These infected leaves were examined for the presence of chasmothecia under a binocular microscope in the laboratory. Leaves exhibiting a large number of chasmothecia were put in Nylon mesh bags with an opening size of 50 µm, allowing water to pass freely but preventing chasmothecia to be lost. One bag with approximately 250 leaves was prepared for each collection site. All bags were placed on 0.80 m-high horizontal wire mesh frames installed outdoors at the research station, Villenave d'Ornon, for overwintering (Table 1). Chasmothecia phenology was monitored in spring 2006 and 2007 by using trap oak seedlings as explained before. In order to prevent contaminations from local oak mildew inoculum while allowing chasmothecia to be exposed to ambient temperature and rain, wire-mesh frames were included in cages made of nonwoven fabric (Fiberweb agryl P30) in late March of each year. Each cage contained one bag of chasmothecia bearing leaves from one site. From the beginning of April to the end of June, trap seedlings were exposed to the chasmothecia in the cages for periods of 10 days, with 12 seedlings per exposure period and cage, incubated and scored as previously described.

4 Oak phenology monitoring

In each population, spring budburst was monitored on 20 to 34 mature individuals of comparable height assumed to be a representative sample of the population variation for phenology. Each site was visited every ten days from 15 March to 31 May to record flushing dates events on all selected individuals in 2006 and 2007. Observations were made using binoculars (magnifying power: 10 x), always by the same observer,

approximately at 15 m distance from the tree. The development stage was recorded from bud dormancy to leaf unfolding, using a 5-stage scale (see a full description of the method in Vitasse et al. 2009a), and the percentage of buds that were at the unfolding stage (i.e. with at least one of their leaves fully unfolded) was visually evaluated. The flushing date of a tree was determined when 50 % of the buds had reached the unfolding stage. This date was estimated, for each selected tree, by linear regression between two measurement campaigns.

5 Oak infection

In each site, oak infection was assessed in late June 2007. Eight to twelve trees per site were chosen to represent a wide range of phenological variation. Infection for each tree was assessed as follows. Four branches in each of the four cardinal directions were cut from the crown at 4-8 m high, using a pole pruner. Only first flush shoots were present in all trees. From each branch, 2 current-year shoots were taken and the leaves in 2nd and 5th position on each shoot were scored for the percentage of leaf area infected by oak powdery mildew. The infection of each tree was considered as the mean of infection on the 16 leaves.

6 Data analysis

Oak–fungus synchrony was studied at the population level in both years.

To estimate the receptive period of oaks to powdery mildew in each of the five populations, we considered that the beginning of the receptive period was given by the mean flushing date of the 25% earliest trees, i.e. in the first quartile. The end was calculated by adding 15 days to the flushing date of the 25% latest trees, i.e. in the last quartile. A value of 15 days was taken to account for the time when leaves remain receptive to powdery mildew after unfolding (Edwards and Ayres 1992, personal observations); we assumed that the development of leaves had similar rates among altitudes because it took place at rather similar temperatures occurring at delayed dates with elevation (Vitasse et al. 2009a). Anyhow, the end of the receptive period of the first flush is of limited importance for synchrony with powdery mildew since several flushes occur during the season.

The beginning of the period of ascospore production was determined as the day of year when the first ten ascospores were estimated to be trapped, based on log interpolation using observations of colonies on the trap seedlings, for each stand and year (see below, Figure 1). Since contaminations of trap seedlings by various sources of inoculum cannot be totally ruled out, we tested other indicators presumably less affected by contaminations (e.g. 50 or 100 spores, based on later trapping). All

indicators (calculated by linear or log-linear regressions, in absolute or relative values of spore counts) were highly correlated and resulted in parallel curves for their relationship with altitude. Therefore, the estimated threshold of ten ascospores was retained.

Statistical analyses were performed with SAS 9.1 software (SAS Institute, Cary, NC, USA). The homogeneity of slopes in regressions between phenology and altitude for oak and fungus species was tested by performing a covariance analysis with altitude as the covariate and species the categorical variable (GLM procedure).

Results

Altitudinal trends in powdery mildew and oak phenology, and host-pathogen synchrony

A similar altitudinal trend in powdery mildew phenology was observed in both years, with ascospore detection (as derived infections) starting and peaking earlier at lower altitudes (Figure 1). Ascospores were first detected in mid April at low altitudes but not until early May at the highest altitude. The amplitude of phenological variation across the gradient was approximately 20 days at all dates during the increasing phase of infection progress curve in 2006. The amplitude was slightly smaller at early stages and greater at later stages in 2007. Little difference in the temporal dynamics of

infection was observed between the two years at each site.

An altitudinal trend was also clearly observed on oak flushing dates: populations at high elevations flushed at later dates than low elevation populations, in both years (Table 2). Oak populations showed large amplitude in flushing date between the lowest and highest populations: approximately 40 days on average between the lowest and highest populations and 60 days between the earliest and the latest individuals in both years (Table 2). The greatest within-population variation was observed at the lowest elevations, with a maximum amplitude of about one month for population located at 400 m (Table 2). Flushing occurred a few days later in 2007 than in 2006 at all elevations.

Although both powdery mildew and oak responded with a delayed phenology to increasing altitude, their responses significantly differed in their amplitude, as shown by the highly significant interaction between species and altitude in the covariance analysis (Table 3). While the onset of leaf flushing was delayed by 3.1 days for every 100 m increase in elevation, the slope was much lower (0.9 days per 100 m on average) for the beginning of sporulation in the two years. This resulted in differences in host-parasite synchrony along the gradient (Figure 2). At low altitudes, earliest trees flushed at a time when no or

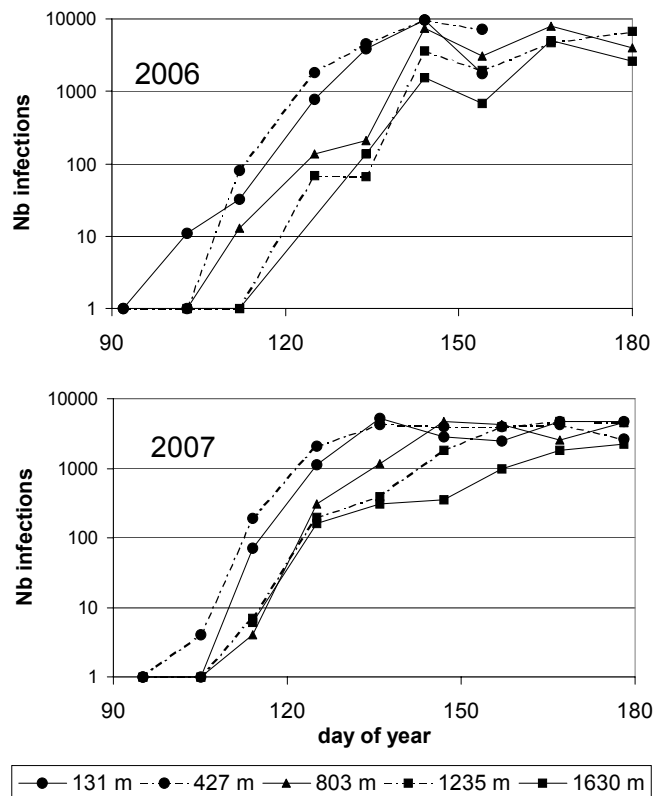


Figure 1. Spring phenology of oak powdery mildew along the altitudinal gradient, monitored as primary infections on trap seedlings

Table 2. Flushing dates (in Day of Year) of oak trees recorded in each site in 2006 and 2007.

FD_{min} , the earliest flushing date recorded; FD_{max} , the latest flushing date recorded; FD_{mean} , the mean of the flushing dates for the whole population; CV, coefficient of variation (%); n, number of individuals monitored in the population.

Site	Altitude	2006				2007				n
		FD_{min}	FD_{max}	FD_{mean}	CV	FD_{min}	FD_{max}	FD_{mean}	CV	
Laveyron	131	91.3	111.3	98.7	7.0	87.4	115.5	100.6	8.2	20
Adé	427	89.8	120.3	103.5	10.8	95.0	119.2	118.1	7.8	34
Chèze	803	105.3	125.0	114.9	4.9	116.4	131.0	121.7	3.4	23
Gèdre	1235	120.6	133.4	124.4	2.9	119.2	139.0	128.5	3.2	27
Péguère	1630	130.5	146.1	139.3	4.1	136.4	148.1	142.6	3.4	24

Table 3. Analysis of covariance with spring phenology (expressed in DOY) as the dependent variable and altitude (covariate), year, species (oak vs. fungus), and interactions as explaining variables.

For oaks, the phenological variable was the mean date of leaf unfolding for the 25% earliest trees. For the powdery mildew fungus, the phenological variable was the date when the first ten ascospores were trapped.

Source of variation	df	Sum of Squares	F	P
Altitude	1	2299.7	179.3	< 0.0001
Year	1	25.5	2.0	0.18
Species (oak vs. fungus)	1	548.5	42.8	< 0.0001
Species * Year	1	19.1	1.5	0.24
Species * Altitude	1	757.7	43.9	< 0.0001
Error	14	179.6		

few ascospores could be detected with the trap seedlings. Conversely, at high altitudes, ascospores were trapped several days before the earliest trees flushed. Finally, the best phenological match was observed at intermediate altitudes where ascospores started to be disseminated at the time when oaks started to flush.

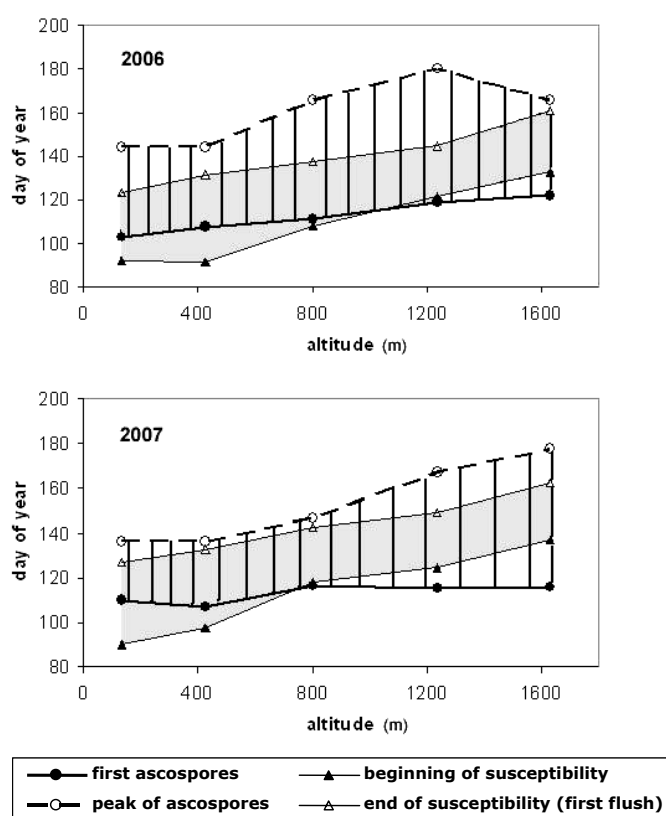


Figure 2. Phenological synchrony between oaks and *E. alphitoides* populations along the altitudinal gradient.

The grey area is the receptive period of trees (lower and higher curves = date of occurrence of first susceptible stages in earliest trees and date of occurrence of end of susceptible stages in latest trees, respectively); the hatched area is the period of sporulation by the fungus (lower and higher curves = estimated date of occurrence of first ascospores and date of occurrence of the peak of ascospore emissions, respectively).

Phenology of oak powdery mildew populations in a common garden

The five populations of powdery mildew collected at different elevations in the Pyrénées exhibited very similar curves of ascospore release after overwintering under

common garden conditions in Villenave d'Ornon (Figure 3). First ascospores were trapped in mid-April; a peak was observed one month later, followed by a decreasing phase, corresponding to exhaustion of ascospores in chasmothecia.

When comparing phenology of primary infections between *in situ* and common garden conditions, the ascending phases almost perfectly coincided for populations from low altitude Pyrenean sites. Conversely, phenology was slightly or strongly delayed for populations from intermediate and high altitudes, respectively (Figure 4). It has to be noted that no exhaustion of inoculum was observed under natural conditions (see also Figure 1), contrary to observations in the cages. In oak stands, conidia produced by primary infections can initiate secondary cycles of infection after the period of ascospore release whereas inoculum in cages is restricted to that produced from chasmothecia.

Oak infection and relationship with phenology

Very low infection severity (<10% of leaf area infected, on average) was observed for trees located at the lowest and highest elevations, contrary to intermediate elevations (20-30%) (Table 4; $F_{4,44} = 5.56$, $p = 0.001$).

No general trend between oak phenology and infection was observed along

the gradient (Table 4). At the lowest altitude, the five earliest trees (flushing date < 101) showed almost no infection (< 1%), whereas later flushing trees showed 4 to 10% leaf area infected, the highest value being observed for the last flushing tree. The same trend of more severe infections in late-flushing trees was observed at 400 m and 1200 m elevation. Conversely, no relationship was observed at 800 m and 1600 m (Table 4).

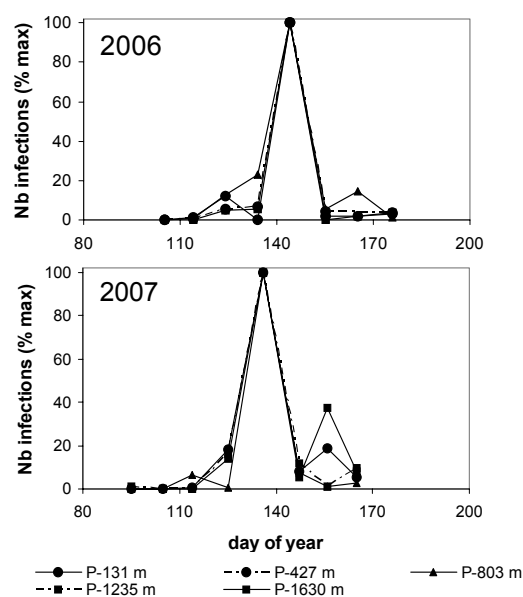


Figure 3. Spring phenology of oak powdery mildew populations collected along the altitudinal gradient and overwintered in a common garden, monitored as primary infections obtained from chasmothecia on trap seedlings.

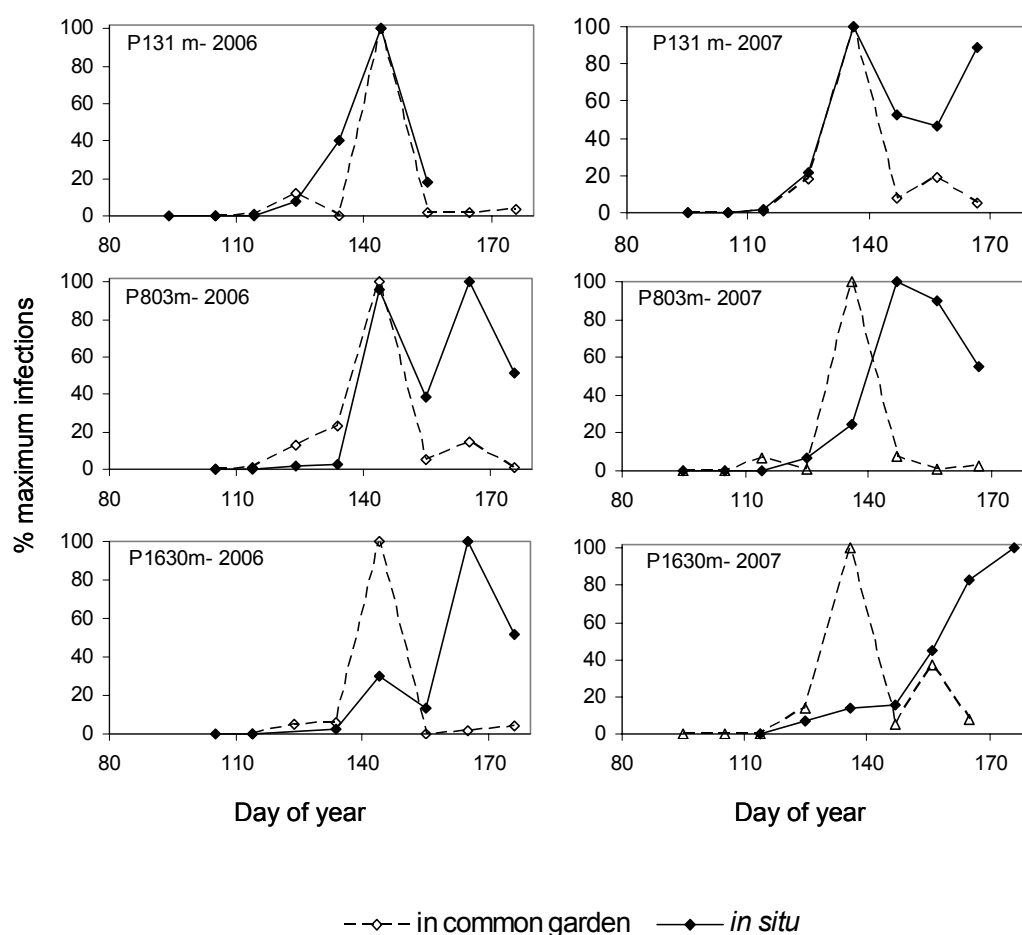


Figure 4. Comparative spring phenology of oak powdery mildew populations observed *in situ* (Pyrenean transect) and in the common garden. Phenology was monitored by counting infections on trap seedlings, derived from natural inoculum in the Pyrénées, and from ascospore released from chasmothecia in the common garden.

Table 4. Powdery mildew infection of oaks trees (percentage of leaf area infected) and relationship between individual tree phenology (expressed as number of days from 1 January to leaf unfolding) and infection at the different altitudes

Elevation (m)	Number of studied trees	Leaf area infected (%) Mean (standard deviation)	Phenology-infection r_{Pearson} (P)
131	10	3.1 (3.5)	0.87 (0.001)
427	11	28.5 (25.4)	0.53 (0.094)
803	8	26.8 (18.6)	-0.16 (0.70)
1235	9	19.3 (9.9)	0.60 (0.089)

Discussion

The powdery mildew-oak interaction offers an interesting model where co-adaptations for encounter/avoidance are expected to occur and to be affected by environmental changes. Although sessile oak has a large distribution range and oak powdery mildew is a major forest disease in Europe, also present in America and Asia, the biology and genetics of this pathosystem are still poorly known.

A striking result of our study was the differential response of oak and fungus populations to environmental variation (especially temperature) along the altitudinal gradient in their respective and interacting life stages. Whereas oak leaf phenology was strongly delayed at high altitudes, a relatively low sensitivity of *E. alphitoides* phenology to altitude was observed in the two years of our experiment. The slight cline observed is of the same order of magnitude as that found in a latitudinal gradient between Bordeaux and Nancy (Marçais et al. 2009), when expressed in days of delay per °C decrease, considering annual temperatures (approximately 3 days/°C). The differential response between the two species resulted in an important

variation in the phenological match between host and pathogen along the elevation gradient. Using Combes' framework, it can be said that the encounter filter was most widely open at intermediate elevations. Conversely, a significant proportion of trees (the earliest) avoided infections at lower altitudes and a significant proportion of spores could not find susceptible tissues at high altitude.

A second important finding was the lack of support from the common garden experiment of genetic differences explaining the phenotypic variation in fungus phenology between populations.

Thus, contrary to expectations, our results suggest a low level of adaptation of oak powdery mildew populations to their host for the encounter filter. A closer examination of phenotypic patterns and possible selective forces at work might explain these observations.

From the fungus side, only the population level could be considered. In agreement with Marçais et al. (2009), our investigation showed that environmental factors explained the largest part of variation in powdery mildew phenology across the Pyrenean transect. The date of primary

infections was dependent on the site of overwintering but not on the origin of chasmothecia (Figures 1, 3, 4). In particular, chasmothecia originating from high altitudes showed substantial changes in their phenology when transferred to low altitude, resulting in roughly the same dynamics of ascospore production as low altitude populations. Conversely, phenology of populations from low altitudes in the Pyrenean gradient was very similar *in situ* and in the common garden, which can be explained by similar weather, especially temperature, conditions (Table 1 and data not shown). Overall, these results are suggestive of a great plasticity for fungus phenology. Although few studies explored this particular trait, high phenotypic plasticity is considered as a general characteristic of fungi (Andrews 1992). The genetic control of phenology in fungi has received little attention so far. A notable exception is *Monilinia vaccinii-corymbosi*, a pathogen of blueberry, for which a differentiation between populations and a significant heritability for the timing of apothecium development were demonstrated (Lehman & Oudemans 2000, Scherm et al. 2001). This may question the lack of genetic differentiation for phenology among oak powdery mildew populations, as suggested in our study. A prerequisite of any adaptation process is genetic variation. Since the geographic origin of *E. alphitoides* is still unclear, a low genetic diversity resulting

from an introduction bottleneck, and especially affecting phenological traits, cannot be ruled out (Dlugosch & Parker 2008). On the other hand, the introduction, if any, is old (more than one century) and powdery mildews show high level of asexual reproduction, generating huge populations (Glawe 2008); moreover, our results confirming the role of ascospores, are consistent with an effective sexual recombination every year. A second factor determining the extent of adaptive genetic differentiation between populations is the balance between migration and natural selection (Lenormand 2002). A likely hypothesis for the lack of genetic differentiation between populations of oak powdery mildew could be an insufficient selection pressure on fungus phenology to counteract gene flow. Due to the great variation in oak phenology within stands, the fungus populations would not experiment a strong directional selection on phenology. The actual range of variation in oak phenology might be even larger than that observed since only mature trees of *Q. petraea* were taken into account in our sampling. Phenology of juveniles in many canopy trees in temperate regions predates that of mature trees (Augsburger and Bartlett 2003). The receptive window for the powdery mildew fungus will therefore remain large in each site. Finally, phylogenetic constraints and conflicting

selective forces acting on the pathogen, including compatibility with the host or resistance to hyperparasites such as *Ampelomyces quisqualis* (Kiss 1998), might also explain the apparent lack of genetic differentiation for phenology at population level in oak powdery mildew.

From the tree side, genetic factors had previously been shown to account for a significant part of the phenological variation within and between populations of *Q. petraea* (Ducousso et al. 1996, Jensen & Hansen 2008, Vitasse et al. 2009b) and the related species *Q. robur* (Scotti-Saintagne et al. 2004). Our study demonstrated that oak phenology could be a strong determinant of infection in individual oak trees, therefore the possibility that parasitism acts as a selective force on tree phenology. This was best observed at low altitudes, where earliest trees avoided infections whereas late trees showed a significantly higher percentage of leaf area infected (assumed to be negatively correlated with fitness). Herbivory has also been considered as an important selective force acting on plant phenology (Boege and Marquis 2005, Fenner 1998). Phenological variation among tree individuals within a population was shown to be an effective mechanism for protecting trees against high foliage predation (Tikkanen and Julkunen-Tiitto, 2003).

However, besides biotic selective forces, abiotic factors are also thought of as a

major determinant in tree phenological adaptation. The timing of leafing can be seen as the best local compromise between maximising the growing season and the avoidance of frost damage (Kramer 1995). The timing of flushing in temperate trees, and more generally plant phenology, is thus generally assumed to be the result of an adaptive strategy in response to various biotic and abiotic selective pressures (Rathcke & Lacey 1985, Fenner 1998). The relative contribution of these selective forces may vary with altitude. One may also suspect that the type of selection may vary according to biotic or abiotic drivers resulting in either directional, stabilizing or even disruptive selection. At high elevations, a stronger directive selection by freezing temperatures might be expected to occur (Agrawal et al. 2004). Conversely, oak mildew pressure might be lower than at lower altitudes, making host-parasite synchrony less critical. Both host and climatic factors (lower tree and foliage densities, shorter growing season, lower temperatures) are *a priori* less favourable to powdery mildew development than at lower elevations (Glawe 2008). This might explain the low overall infection observed at 1600 m (Table 4) although all trees flushed at a time when inoculum was present at relatively large amounts (Figure 1 and 2).

In conclusion, our study demonstrated no consistent pattern of host-parasite

synchrony at population level along an altitudinal gradient. In addition, our results showed that phenotypic plasticity could be an important component of the parasite population response to changing environmental conditions. A recent review by Gienapp et al (2008) pointed to the conclusion that plastic responses to climate change could be more frequent than microevolutionary adaptations, contrary to what was often hypothesized. This does not preclude that there are no reciprocal adaptations in the oak-mildew pathosystem. For the trees, the important variation in phenology within populations can be viewed as the result of the diversity of selective forces, among which the parasite could be involved. In turn, the important variation in host phenology encountered by the parasite might explain why no adaptative differentiation could be observed at the scale of each fungal population. For a number of phytophagous insects, it has been shown that adaptive evolution can occur at very fine spatial scales, e.g. at individual tree level within a tree population (Du Merle 1983). In these interactions, phenology has been considered as a major factor in adaptive deme formation (Mopper et al. 2000, van Asch and Visser 2007). A recent investigation also suggested local adaptation of oak mildew populations at individual tree level for infectiveness, in spite of apparently extensive efficient gene flow among local

mildew populations (Roslin et al. 2007). The oak-powdery mildew pathosystem therefore provides an interesting model to further investigate the roles of plasticity and adaptation at different spatial and genetic scales and taking into account both the encounter and compatibility filters. Furthermore, the study could be expanded to a three-level nested system, including the fungal parasites. The phenology of powdery mildew fungi was suggested to act as a selective force on their *Ampelomyces* mycoparasites (Szentivanyi et al 2005).

Acknowledgements

We thank Jean-Marc Louvet, Maïa Lafargue and Mélanie Nunez for technical help. The Régions Aquitaine and Midi-Pyrénées provided financial support for this study.

References

- Agrawal, A. A., J. K. Conner, and J. R. Stinchcombe. 2004. Evolution of plant resistance and tolerance to frost damage. *Ecology Letters* 7:1199-1208.
- Alexander, H.M., Antonovics, J. & Kelly, A.W. (1993) Genotypic variation in plant disease resistance – physiological resistance in relation to field disease transmission. *Journal of Ecology*, 81, 325–333.
- Andrews, J. H. 1992. Fungal life history strategies. Pages 119-145 in G. C. Carroll

- and D. T. Wicklow, editors. The fungal community: Its Organization and role in the Ecosystem (2nd edition). Marcel Dekker Inc., New York, USA.
- Augsburger, C. K., and E. A. Bartlett. 2003. Differences in leaf phenology between juvenile and adult trees in a temperate deciduous forest. *Tree Physiology* **23**:517-525.
- Bent, A. F., and D. Mackey. 2007. Elicitors, Effectors, and R Genes: The New Paradigm and a Lifetime Supply of Questions. *Annual Review of Phytopathology* **45**: 399-436.
- Biere, A. & Antonovics, J. (1996) Sex-specific costs of resistance to the fungal pathogen *Ustilago violacea* (*Microbotryum violaceum*) in *Silene alba*. *Evolution*, 50, 1098–1110.
- Biere, A., and S. Honders. 1996. Impact of flowering phenology of *Silene alba* and *S. dioica* on susceptibility to fungal infection and seed predation. *Oikos* **77**:467-480.
- Boege, K., and R. J. Marquis. 2005. Facing herbivory as you grow up: the ontogeny of resistance in plants. *Trends in Ecology and Evolution* **20**: 441-448.
- Burdon J.J. 1987. Diseases and plant population biology. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Butin, H. H. 1995. Tree diseases and disorders: causes, biology, and control in forest and amenity trees. Oxford University, Oxford, UK.
- Cannell, M.G. R., and R. I. Smith. 1983. Thermal time, chill days and prediction of budburst in *Picea sitchensis*. *Journal of Applied Ecology* **20**:951-963.
- Chuine, I., and P. Cour. 1999. Climatic determinants of budburst seasonality in four temperate-zone tree species. *New Phytologist* **143**:339-349.
- Combes, C., 2001. Ecology and Evolution of Intimate Interactions, Chicago University Press, Chicago, USA.
- de Meaux, J. and T. Mitchell-Olds. 2003. Evolution of plant resistance at the molecular level: Ecological context of species interactions. *Heredity* **91**:345-352.
- Desprez-Loustau, M.-L., and F. Dupuis. 1994. Variation in the phenology of shoot elongation between geographic provenances of maritime pine (*Pinus pinaster*) - Implications for the synchrony with the phenology of the twisting rust *Melampsora pinitorqua*. *Annals of Forest Science* **51**:553-568.
- Desprez-Loustau, M.-L., G. Capron and F. Dupuis. 1998. Relating germination dynamics of *Melampsora pinitorqua* teliospores to temperature and rainfall during overwintering. *European Journal of Forest Pathology* **28**:335-347.
- Dlugosch, K. M. and I. M. Parker. 2008. Founding events in species invasions:

- genetic variation, adaptive evolution, and the role of multiple introductions. *Molecular Ecology* **17**: 431-449.
- Dodd, R. S., D. Hüberli, W. Mayer, T. Y. Harnik, Z. Afzal-Rafii, and M. Garbelotto. 2008. Evidence for the role of synchronicity between host phenology and pathogen activity in the distribution of Sudden Oak Death canker disease? *New Phytologist* **179**:505-514.
- Ducousso, A., J.-P. Guyon, and A. Kremer. 1996. Latitudinal and altitudinal variation of bud burst in western populations of sessile oak (*Quercus petraea* (Matt) Liebl). *Annals of Forest Science* **53**:775-782.
- Du Merle, P. 1983. Comparative phenology of pubescent oak, holly oak and *Tortrix viridana* L. (Lep., Tortricidae). Evidence for two sympatric populations of the insect each adapted to one of the oaks. *Acta Oecologica, Oecologia Applicata* **4**:55-74.
- Edwards, M. C. and P. G. Ayres. 1982. Seasonal changes in resistance of *Quercus petraea* (sessile oak) leaves to *Microsphaera alphitoides*. *Transactions of the British Mycological Society* **78**:569-571.
- Egan, M. J. and N. J. Talbot. 2008. Genomes, free radicals and plant cell invasion: recent developments in plant pathogenic fungi. *Current Opinion Plant Biology* **11**:367-372.
- Elmqvist, T., Liu, D., Carlsson, U. & Giles, B. (1993) Anthrsmut infection in *Silene dioica*: variation in floral morphology and patterns of spore deposition. *Oikos*, **68**, 207–216.
- Fenner, M. 1998. The phenology of growth and reproduction in plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **1**:78–91.
- Gandon, S. & Michalakis, Y. (2002). Local adaptation, evolutionary potential and host–parasite coevolution: interactions between migration, mutation, population size and generation time. *J. Evol. Biol.*, **15**, 451–462.
- Gandon, S. & Van Zandt, P. A. (1998). Local adaptation and host-parasite interactions. *Trends in Ecology and Evolution* **13**: 214-216.
- Gienapp, P., C. Teplitsky, J.S. Alho, J.A. Mills and J. Merila. 2008. Climate change and evolution: disentangling environmental and genetic responses. *Molecular Ecology* **17**: 167-178.
- Glawe, D. A. 2008. The powdery mildews: A review of the world's most familiar (yet poorly known) plant pathogens. *Annual Review of Phytopathology* **46**: 27-51.
- Greischar, M.A. & Koskella, B. 2007. A synthesis of experimental work on parasite local adaptation. *Ecol. Lett.* **10**: 418-434.

- Hanninen, H. 1995. Effects of climatic change on trees from cool and temperate regions: an ecophysiological approach to modelling of budburst phenology. *Canadian Journal of Botany* **73**:183-199.
- Jensen, J. S. and J. K. Hansen. 2008. Geographical variation of phenology of *Quercus petraea* (Matt.) Liebl and *Q. robur* L. oak grown in a greenhouse. *Scandinavian Journal of Forest Research* **23**:179-188.
- Jones, J. D. G. and J. L. Dangl. 2006. The plant immune system. *Nature* **444**:323–329.
- Kaltz, O., Shykoff, J. A. (1998). Local adaptation in host-parasite systems. *Heredity*, **81**, 361–370.
- Kaltz, O. and J. A. Shykoff. 2001. Male and female *Silene latifolia* plants differ in per-contact risk of infection by a sexually transmitted disease. *Journal of Ecology* **89**:99-109.
- Kiss, L. 1998. Natural occurrence of *Ampelomyces* mycoparasites in mycelia of powdery mildew fungi. *New Phytologist* **140**:709-714.
- Kramer, K. 1995. Phenotypic plasticity of the phenology of seven European tree species, in relation to climatic warming. *Plant, Cell and Environment* **18**:93-104.
- Lehman, J. S. and P. V. Oudemans. 2000. Variation and heritability of phenology in the fungus *Monilinia vaccinii-corymbosi* on blueberry. *Phytopathology* **90**:390-395.
- Lenormand, T. 2002. Gene flow and the limits to natural selection. *Trends in Ecology & Evolution* **17**:183-189.
- Marçais B., M. Kavkova, and M.-L. Desprez-Loustau. 2009. Phenotypic variation in the phenology of ascospore production between European populations of oak powdery mildew. *Annals of Forest Science* (in press).
- Memmott, J., P. G. Craze, N. M. Waser, and M.V. Price. 2007. Global warming and the disruption of plant-pollinator interactions. *Ecology Letters* **10**:710-717.
- Meyers, B. C., K. Kaushik, and Nandety, R. S. 2005. Evolving disease resistance genes. *Current Opinion in Plant Biology* **8**:129-134.
- Mopper, S., P. Stiling, K. Landau, D. Simberloff, and P. van Zandt. 2000. Spatiotemporal variation in leafminer population structure and adaptation to individual oak trees. *Ecology* **81**: 1577-1587.
- Mougou, A., C. Dutech, and M.-L. Desprez-Loustau. 2008. New insights into the identity and origin of the causal agent of oak powdery mildew in Europe. *Forest Pathology* **38**:275-287.
- Mougou-Hamdane, A., X. Giresse, C. Dutech, and M.-L. Desprez-Loustau. 2009. Spatial distribution of lineages of

- oak powdery mildew fungi in France, using quick molecular detection methods (submitted).
- Ovaskainen, O. and A.-L. Laine. 2006. Inferring evolutionary signals from environmental data in a plant-pathogen metapopulation. *Ecology* **87**:880-891.
- Penman, L. N., and S. L. Annis. 2005. Leaf and flower blight caused by *Monilinia vaccinii-corymbosi* on lowbush blueberry: effects on yield and relationship to bud phenology. *Phytopathology* **95**:1174-1182.
- Rathcke, B. and E. P. Lacey. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* **16**:179-214.
- Roslin, T., A.-L. Laine, and S. Gripenberg. 2007. Spatial population structure in an obligate plant pathogen colonizing oak *Quercus robur*. *Functional Ecology* **21**:1168–1177.
- Rossi, V., T. Caffi, R. Bugiani, F. Spanna, and D. Della Valle, 2008. Estimating the germination dynamics of *Plasmopara viticola* oospores using hydro-thermal time. *Plant Pathology* **57**:216–226.
- Salvaudon, L., Giraud, T., Shykoff, J. 2008. Genetic diversity in natural populations: A fundamental component of plant-microbe interactions. *Curr. Op. Plant Biology* **11**, 135-143.
- Scherm, H., A. T. Savelle, and L. P. Pusey. 2001. Interactions between chill-hours and degree-days affect carpogenic germination in *Monilinia vaccinii-corymbosi*. *Phytopathology* **91**:77-83.
- Scotti-Saintagne, C., C. Bodénès, T. Barreneche, E. Bertocchi, C. Plomion, and A. Kremer 2004. Detection of quantitative trait loci controlling bud burst and height growth in *Quercus robur* L. *Theoretical and Applied Genetics* **109**:1648:1659.
- Shykoff, A., Bucheli, E., Kaltz, O. 1997. Anther smut disease in *Dianthus sylvestris* (Caryophyllaceae): natural selection on floral traits. *Evolution* **5**, 383-392.
- Sicard, D., Pennings, P.S., Grandclément, C., Acosta, J., Kaltz, O. and Shykoff, J. A. (2007). Specialization and local adaptation of a fungal parasite on two host species as revealed by two fitness traits. *Evolution* **61**, 27-41.
- Szentiványi, O., Kiss, L., Russell, J.C., Kovács, G.M., Varga, K., Jankovics, T., Lesemann, S., Xu, X.M. & Jeffries, P. 2005. *Ampelomyces* mycoparasites from apple powdery mildew identified as a distinct group based on single-stranded conformation polymorphism analysis of the rDNA ITS region. *Mycological Research* **109**: 429-438.
- Thrall PH and Jarosz AM. 1994. Host-pathogen dynamics in experimental populations of *Silene alba* and *Ustilago*

- violacea*. I. Ecological and genetic determinants of disease spread. *Ecology* **82**: 549-559.
- Tiffin P., and D. A. Moeller 2006. Molecular evolution of plant immune system genes. *Trends in Genetics* **22**:662-70.
- Tikkanen, O.-P., and R. Julkunen-Tiitto. 2003. Phenological variation as protection against defoliating insects: the case of *Quercus robur* and *Operophtera brumata*. *Oecologia* **136**:244-251.
- Van Ash, M., and M. E. Visser. 2007. Phenology of forest caterpillars and their host trees: the importance of synchrony. *Annual Review of Entomology* **52**:37-55.
- Visser, M. E., and L. J. M. Holleman. 2001. Warmer springs disrupt the synchrony of oak and winter moth phenology. *Proceedings of the Royal Society London Series B* **268**:89-94.
- Vitasse, Y., S. Delzon, E. Dufrêne, J.-Y. Pontailier, J.-L. Louvet, A. Kremer, and R. Michalet. 2009a. Leaf phenology sensitivity to temperature in European trees: Do within-species populations exhibit similar responses? *Agricultural and Forest Meteorology* **149**:735-744.
- Vitasse, Y., S. Delzon, C. C. Bresson, R. Michalet and A. Kremer. 2009b. Altitudinal differentiation in growth and phenology among populations of temperate tree species growing in a common garden *Canadian Journal of Forest Research* (in press).

— ANNEXE A2 —

CARACTERISTIQUES DES ESPECES ETUDIEES

L'ERABLE SYCOMORE

Règne: Plantae

Phylum: Magnoliophyta

Classe: Magnoliopsida

Ordre: Sapindales

Famille: Aceraceae

Genre: Acer

Espèce: *Acer pseudoplatanus* L.

Caractéristiques générales

L'érable sycomore est une espèce caducifoliée, à longévité importante d'environ 300 à 500 ans. Sa croissance juvénile est rapide et adulte, il peut mesurer jusqu'à 30 m. L'érable sycomore se distingue par des feuilles grandes, légèrement cordiformes à la base, vert sombre dessus, vert mat dessous avec 5 lobes peu aigus mais des sinus aigus. L'écorce est d'abord lisse, puis fissurée en plaques caduques irrégulières, ce qui le distingue de l'espèce voisine *Acer platanoides*. Les fleurs apparaissent après le débourrement vers le début du mois de mai en plaine, en grappes pendantes. Les fruits sont des doubles samares en « U » (angle de 90°).

Répartition naturelle

L'érable sycomore est natif d'Europe et d'Asie de l'ouest, sa distribution géographique est large, il est particulièrement représenté en Europe du

Nord et de l'Ouest et s'étend de la Belgique et la Pologne jusqu'en Sicile et en Grèce (Figure 8-12). Il est considéré comme invasif sur la zone est des Etats-Unis où il a été introduit. En montagne, on le trouve de l'étage collinéen à l'étage subalpin jusqu'à 1800 m.

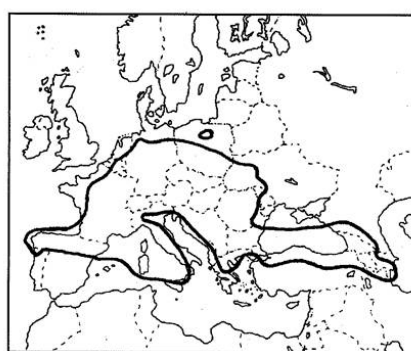


Figure A-1 : Aire naturelle de répartition d'*Acer pseudoplatanus* (extrait de Arbez and Lacaze 1998).

Ecologie

C'est une espèce de climat frais à humidité atmosphérique assez élevée que l'on trouve de la plaine à l'étage subalpin, jusqu'à la limite de la forêt. Il affectionne particulièrement les forêts de ravin, les hêtraies mélangées et les ripisylves. C'est une espèce colonisatrice, supportant l'ombre et préférant les sols frais à humides filtrants, riches en éléments nutritifs et en bases, moyennement ou très profonds. Rameau qualifie cette espèce de postpionnière nomade.

LE FRENE ELEVE

Règne: Plantae

Phylum: Magnoliophyta

Classe: Magnoliopsida

Ordre: Scrophulariales

Famille: Oleaceae

Genre: Fraxinus

Espèce: *Fraxinus excelsior* L.

Caractéristiques générales

Le frêne élevé est une espèce caducifoliée, à longévité moyenne d'environ 150 à 200 ans. C'est une espèce monoïque qui a la particularité de fleurir avant la feuillaison au mois d'avril en plaine. Le houppier est étroit et allongé en forêt, l'écorce est d'abord lisse puis verdâtre devenant grisâtre et assez profondément fissurée. Les feuilles sont opposées, composées et pennées à 7-15 folioles ovales, lancéolées, dentées et glabres. Les fleurs sont en bouquets denses à l'extrémité des rameaux. Les fruits sont des samares disposées en grappes marcescentes.

Répartition naturelle

Le frêne élevé existe à l'état spontané dans une grande partie de l'Europe. Sa limite septentrionale s'étend au nord des îles britanniques et remonte le long des côtes norvégiennes jusqu'au 63^{ème} degré de latitude Nord. Plus à l'est, il ne dépasse guère la latitude de 60° nord (Figure 8-13).

Dans le Sud-Est de l'Europe, ainsi qu'en région méditerranéenne, on ne le trouve plus que le long des rivières et des fleuves ou dans les massifs montagneux humides. En France il est présent à peu près partout en plaine et très fréquent en moyenne montagne.



Figure A-2 : Aire naturelle de répartition de *Fraxinus excelsior* (extrait d'Arbez and Lacaze, 1998).

Ecologie

Le frêne élevé est une essence de pleine lumière, très exigeante en ce qui concerne l'alimentation en eau. Il est généralement représenté dans des sols calcaires frais et drainant, meuble et fertile, ou en sol limoneux, profond et humide. On le trouve donc sur des sols ayant une bonne réserve utile en eau ou bien sous climat montagnard, la forte pluviométrie venant dans ce cas compenser un éventuel déficit hydrique estival. C'est une espèce qui supporte l'ombre et qui affectionne en particulier les ripisylves, les forêts de ravins et les pentes rocailleuses. Rameau qualifie cette espèce de postpionnière nomade.

LE HETRE EUROPEEN

Règne: Plantae

Phylum: Magnoliophyta

Classe: Magnoliopsida

Ordre: Fagales

Famille: Fagaceae

Genre: *Fagus*

Espèce: *Fagus sylvatica* L.

Caractéristiques générales

Le hêtre européen est une espèce caducifoliée, à longévité moyenne de 150 à 300 ans et pouvant atteindre jusqu'à 40 m de hauteur. C'est une espèce monoïque dont la floraison a lieu en même temps que la feuillaison vers la fin du mois d'Avril ou le début du mois de Mai, en plaine. Son écorce est mince, lisse et grise. Les bourgeons sont fusiformes, longs et pointus. Les feuilles sont alternes, ovales à bord entier (cilié à l'état jeune) et courtement pétiolée. Les fleurs mâles sont en chatons globuleux pendant à la base des jeunes rameaux. Les fleurs femelles sont groupées par 2 dans une capsule verdâtre et situées à l'extrémité des rameaux. Les fruits sont des cupules ligneuses hérissées à 3 ou 4 valves contenant 3 ou 4 fânes trigones.

Répartition naturelle

Il est présent dans toute l'Europe sauf dans le Sud-Est et s'étend de la Norvège

jusqu'à la Mer Noire. A la limite sud de son aire de répartition, il est présent localement dans les montagnes en Grèce, en Sicile et au centre de l'Espagne. Au nord de son aire, c'est une espèce de plaine, tandis qu'au sud, il occupe l'étage collinéen et montagnard parfois à la base de l'étage subalpin jusqu'à 1700 m d'altitude.

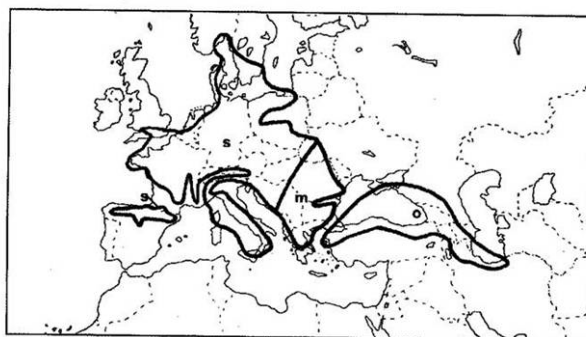


Figure A-3 : Aire naturelle de répartition de *Fagus sylvatica* (s), *Fagus orientalis* (o) et *Fagus moesiaca* (m) (extrait d'Arbez and Lacaze, 1998).

Ecologie

C'est une espèce qui supporte les sols peu profonds en raison de son enracinement superficiel. Il forme des peuplements dans divers types de forêts ; en sols pauvres ou riches en calcaire, aérés, frais et filtrant, légèrement argileux et à bilan hydrique et éléments nutritifs équilibrés. C'est une espèce sciaphile ayant besoin de précipitation supérieure à 750 mm et qui est favorisée par une humidité atmosphérique élevée. Rameau qualifie cette espèce de dryade.

LE CHENE SESSILE

Règne: Plantae

Phylum: Magnoliophyta

Classe: Magnoliopsida

Ordre: Fagales

Famille: Fagaceae

Genre: *Quercus*

Espèce: *Quercus petraea* Lieb

Caractéristiques générales

Le chêne sessile est une espèce caducifoliée, à longévité importante de 500 à 1000 ans et pouvant atteindre jusqu'à 40 m de hauteur. C'est une espèce monoïque dont la floraison a lieu en même temps que la feuillaison, au mois d'avril en plaine. Son écorce est mince, d'abord lisse et verdâtre puis grisâtre et fissurée longitudinalement et peu profondément. Le houppier est ample mais assez clair. Les bourgeons sont ovoïdes, pointus, bruns et un peu poilus sur le bord des écailles. Les feuilles sont alterbes, nettement pétiolées et planes. Les fleurs sont unisexuées et régulières : les mâles en longs chatons pendant à la base des pousses de l'année, les femelles minuscules, par 2-5 à l'aisselle des feuilles des pousses de l'année. Les fruits sont des glands sessiles

Répartition naturelle

Le chêne sessile couvre une majeure partie de l'Europe. Son aire naturelle s'étend de l'Irlande à l'ouest de l'Ukraine, du nord-

ouest de la péninsule Ibérique au sud de la Scandinavie. Des petites populations se rencontrent en Turquie, en Crimée et dans le Caucase. Son aire de répartition est incluse dans celle du pédonculé. Cette espèce est présente dans tous les départements français. Il est toutefois plus rare dans le Sud-Est et la Corse. Il se rencontre depuis le niveau de la mer jusqu'à 1650 m d'altitude.

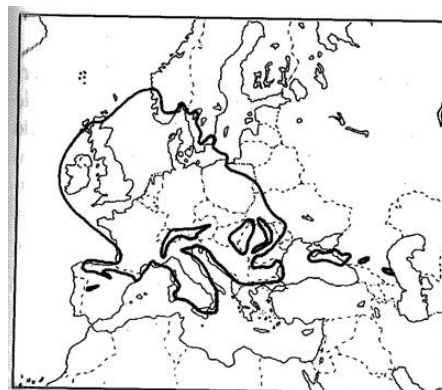


Figure A-4 : Aire naturelle de répartition de *Quercus petraea* (extrait d'Arbez and Lacaze, 1998).

Ecologie

Cette espèce a une préférence pour les climats doux et humides, les sols meubles, bien drainés et même relativement secs même si c'est une espèce à large amplitude écologique. Par opposition à l'espèce de plaine qu'est le chêne pédonculé, le chêne sessile est l'arbre des collines, des plateaux et des contreforts montagneux. Rameau qualifie cette espèce de postpionnière.

LE SAPIN PECTINE

Règne: Plantae

Phylum: Pinophyta

Classe: Pinopsida

Ordre: Pinales

Famille: Pinaceae

Genre: *Abies*

Espèce: *Abies alba* Mill.

Caractéristiques générales

Le sapin pectiné est une espèce sempervirente, à longévité moyenne de 200 à 300 ans pouvant atteindre une hauteur de 55 m. C'est une espèce monoïque. La floraison a lieu au mois de mai. C'est une espèce au port d'abord conique puis ovaoïde et enfin tabulaire. L'écorce est lisse, gris argenté et présentant des crevasses longitudinales chez l'adulte. Les bourgeons sont brun châtain et non résineux. Les aiguilles (longue de 15 à 30 mm) paraissent disposées sur 2 rangs dans un plan sur les rameaux stériles (sur les rameaux fertiles, elles sont disposées en brosse). Les fruits sont des cônes dressés sur les rameaux de la cime et qui se désarticulent sur l'arbre à maturité.

Répartition naturelle

C'est une espèce qui forme des forêts dans les montagnes d'Europe centrale et méridionale. Sa limite Sud Ouest se trouve dans les Pyrénées espagnoles (dans cette

étude, le sapin est donc proche de sa limite Sud Ouest de répartition). En Europe, son aire comprend la Forêt Noire, les montagnes de Bohême, les Tatras, les Carpathes, les Apennins, les Alpes dinariques et le Rhodope. C'est un arbre originaire de l'étage montagnard. On peut cependant le trouver de 400 m dans l'étage collinéen jusqu'à 1800 m dans l'étage subalpin.

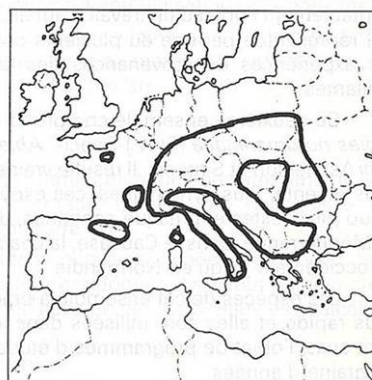


Figure A-5 : Aire naturelle de répartition de *Abies alba* (extrait d'Arbez and Lacaze, 1998).

Ecologie

C'est une espèce qui exige une humidité atmosphérique élevée et constante tout au long de l'année (intolérante à la sécheresse estivale). Il résiste très bien au froid mais ses bourgeons sont très sensibles aux gelées tardives printanières. Il tolère l'ombre surtout dans ses dix premières années. C'est une espèce assez indifférente à la richesse chimique du sol, mais il craint les sols compacts ou hydromorphes et affectionne les sols profonds. Rameau qualifie cette espèce de dryade.

LE HOUX

Règne: Plantae

Phylum: Magnoliophyta

Classe: Magnoliopsida

Ordre: Celastrales

Famille: Aquifoliaceae

Genre: Ilex

Espèce: *Ilex aquifolium* L.

Ecologie

C'est une espèce océanique de demi-ombre voire sciaphile qui recherche des conditions hygrométriques favorables. Le houx possède une très large amplitude écologique mais préfère les sols limoneux généralement sablonneux et pierreux. Rameau qualifie cette espèce de dryade.

Caractéristiques générales

Le Houx est une espèce sempervirente, à longévité moyenne (jusqu'à 300 ans) et pouvant atteindre 15 m de hauteur. C'est une espèce à croissance lente. Les fleurs sont toujours unisexuées par régression de l'un des sexes et la floraison a lieu de mai à juin. C'est une espèce à l'écorce jaune verdâtre, lisse et finement crevassée. Les feuilles sont alternes, vert sombre et luisantes dessus, coriaces, courtement pétiolées, ovales lancéolées et épineuses. Les fleurs sont régulières unisexuées et blanches et se transforment après pollinisation en drupes rouges contenant 3 à 4 graines.

Répartition naturelle

C'est une espèce présente en Europe de l'Ouest et du Sud, étendue au Nord jusqu'en Norvège et à Est jusqu'en Autriche. Le houx colonise les étages collinéen et montagnard. On peut le trouver jusqu'à 2000 m d'altitude.

—ANNEXE A3 —

LES TRANSFORMATIONS DU CLIMAT PAR
L'ALTITUDE ET LE RELIEF

LES TRANSFORMATIONS DU CLIMAT PAR L'ALTITUDE ET LE RELIEF

■ Evolution de la pression atmosphérique

De manière géophysique, lorsque l'altitude augmente il y a une décroissance de la pression atmosphérique totale ainsi que des pressions partielles de tous les autres gaz (dont l'O₂ et le CO₂ qui sont capitaux pour les plantes). Tous les 1000 m d'altitude, la pression atmosphérique (et la pression partielle des autres gaz) diminue d'environ 11% (Korner 2007). Cette diminution de la pression atmosphérique a un impact sur la respiration et les échanges gazeux des plantes. Les plantes sont capables de compenser cette réduction en pression partielle de CO₂ en augmentant leur efficacité photosynthétique ce qui conduit parfois à des adaptations locales importantes (Oleksyn et al. 1998, Korner 2003).

■ Gradient et amplitude thermique

Le niveau et le régime thermiques des montagnes résultent de nombreux facteurs parfois antagonistes qui diversifient très fortement les climats locaux et créent des topoclimats très contrastés dans une même région. La température décroît avec l'altitude avec une moyenne de $-0.55^{\circ}\text{C} / 100 \text{ m}$ mais cette valeur peut considérablement varier. D'une façon générale, ces variations suivent un rythme journalier et saisonnier comme suivant :

Le gradient est plus fort le jour que la nuit, ce qui correspond aux observations dans l'atmosphère à la verticale d'une station de plaine.

Aux latitudes moyennes, le gradient est maximal au printemps et minimal à la fin de l'automne et début de l'hiver, suivant relativement bien le rythme de l'insolation (Figure A-6). A ces latitudes, le gradient est généralement compris entre -0.5 et $-0.6^{\circ}\text{C} / 100 \text{ m}$ en été et entre -0.4 et $-0.5^{\circ}\text{C} / 100 \text{ m}$ en hiver (Viers 1990). L'amplitude maximum observée au printemps est en partie due à la neige qui absorbe le rayonnement solaire entraînant sa fusion sans que la température de l'air en bénéficie. Par conséquent, la montagne enneigée reste froide quand la plaine est déjà réchauffée. La quantité de neige accumulée durant l'hiver a donc également une conséquence sur l'amplitude thermique qui régnera le long du gradient altitudinal au début du printemps. Dans les pays secs, ce gradient est encore plus fort et dans les grands déserts, il approcherait $1^{\circ}\text{C} / 100\text{m}^{-1}$. Cependant dans les montagnes de climat

tempéré, ce gradient peut varier considérablement en fonction de la continentalité, de l'exposition et des effets d'abris (Douguedroit and Saintignon 1984, Michalet et al. 2003). Enfin, l'amplitude thermique journalière et saisonnière est toujours plus faible en montagne qu'en plaine (Viers 1990, Michalet et al. 2003).

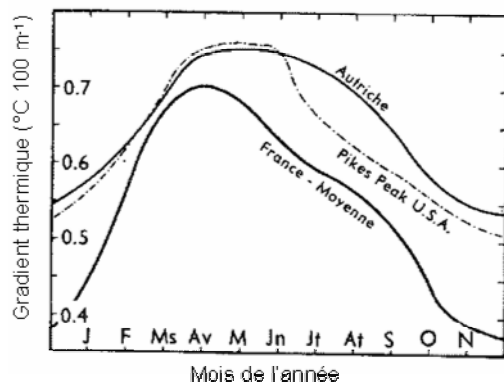


Figure A-6 : Variation saisonnière du gradient thermique en montagne en France, aux Etats-Unis et en Autriche. (Extrait de Viers, 1990)

Il existe cependant des périodes où le gradient thermique lié à l'altitude n'est pas respecté voir inversé. En effet, les inversions de températures sont des phénomènes très fréquents en montagne. On parle d'inversion relative lorsque la température relevée en altitude est inférieure à celle de la plaine, mais qu'une fois corrigée par l'effet de l'altitude, elle devient supérieure à celle de la plaine. On parle d'inversion absolue lorsque la température réelle relevée en altitude est supérieure à celle de la plaine. Il existe trois types principaux d'inversion thermique (pour plus de détails voir Encadré A-1), et de manière générale, c'est en saison froide que les inversions sont les plus fréquentes. Ces inversions pouvant être importantes, il est indispensable de mesurer la température lorsqu'on étudie la variations de traits phénotypiques le long d'un gradient altitudinal.

Les variations thermiques qui s'opèrent avec le relief et l'altitude ont un impact important sur la sélection naturelle des plantes et par conséquent conditionnent fortement la structuration génétique des populations. Par exemple, il a été montré en milieu tempéré que la température optimale pour la photosynthèse chez des arbres de plaine était de 23°C, alors qu'elle atteint 16°C proche de la limite altitudinale supérieure pour ces mêmes espèces d'arbres (Korner 2007).

■ Influence de l'exposition et de la pente

L'exposition et la pente font fortement varier la quantité totale de chaleur offerte aux plantes. Le rôle de l'exposition est capital aux latitudes moyennes. Les adrets (ou soulanes dans les Pyrénées) reçoivent plus de rayonnement direct et de chaleur, ils s'assèchent d'autant plus vite, et la neige y fond rapidement. Lorsque le soleil est bas, ils reçoivent d'autant plus de chaleur que la pente est plus raide. Ce n'est qu'en été que les adrets très pentus reçoivent moins de chaleur car lorsque le soleil est haut, les fortes pentes offrent un angle peu favorable par rapport au rayonnement incident. A l'inverse, les ubacs (ou ombrée dans les Pyrénées) subissent des températures bien plus basses, en particulier durant la journée, et sont caractérisés par une longue période d'enneigement (Ozenda 1985). L'exposition, de par son influence sur les minima et maxima de température journalière mais aussi sur l'humidité de l'air, est un facteur essentiel en montagne dans la structuration spatiale des espèces et des communautés (Michalet et al. 2003). Par exemple, dans notre zone d'étude, le hêtre qui est une espèce sensible au déficit de vapeur d'eau de l'air (Vapour Pressure Deficit, VPD) plus abondant en ombrée qu'en soulane alors que le chêne sessile, par exemple, affectionne plus particulièrement les soulanes.

■ Evolution du rayonnement solaire, de la nébulosité et des précipitations avec l'altitude

A condition que le ciel soit dégagé, le rayonnement solaire incident augmente avec l'altitude du fait de la diminution de la turbidité et de la densité atmosphérique (augmentation de la transmissibilité). Cependant, il n'existe pas de tendances globales qui montrent empiriquement que le rayonnement solaire augmente avec l'altitude, tant il existe une multiplicité de facteurs qui interagissent entre eux (nuages, brouillard, etc...).

Les montagnes exercent une forte influence sur la nébulosité (condensation) et sur les précipitations à cause des ascendances qu'elles déterminent pour des raisons dynamiques (ascendances forcées) et pour des raisons thermiques (ascendances liées aux brises) (Douguedroit and Saintignon 1984). Les nuages d'origine thermique sont de deux sortes : les panaches d'ascendance formés de cumulus qui se développent par temps chaud dans les grands reliefs, et les mers de nuages qui caractérisent les temps calmes à forte inversion thermique. La combinaison des deux phénomènes (panaches d'ascendance et mers de nuages)

fait qu'il existe sur les grands versants un étage intermédiaire à forte nébulosité moyenne où se développe une végétation hygrophile (mousses, fougères, épiphytes en climat tropical, etc...). Les nuages d'origine dynamique dépendent de la vitesse et de la stabilité du vent. On peut distinguer les nuages au vent et les nuages sous le vent. Les précipitations en montagne vont dépendre de la fréquence de ces deux catégories de nuages et des ascendances frontales. En effet, les ascendances thermiques, liées aux brises donnent des précipitations orageuses localisées sur les grands reliefs. Comme elles se produisent surtout quand le beau temps est général, elles augmentent de beaucoup le nombre de jours de précipitations sur les hauts sommets, en particulier en été. Les ascendances forcées arrosent les reliefs au vent sauf si l'air est très stable, les précipitations sont abondantes même en l'absence de toute perturbation ou front vigoureux proche. Enfin, les ascendances frontales sont exagérées et prolongées par le fait des reliefs. Le coincement de l'air froid antérieur au pied d'une chaîne de montagne donne les pluies préfrontales. Ce phénomène explique la pluviosité souvent importante de certains piémonts et de plaines bordières comme celle des Landes de Gascogne. Dans le cas d'un front froid, le soulèvement de l'air chaud antérieur se fait sur deux faces, ce qui entraîne des précipitations surabondantes et violentes. Enfin, les reliefs peuvent engendrer des occlusions stagnantes quand l'air froid est à l'abri d'une chaîne. D'abondantes précipitations neigeuses se produisent ainsi presque chaque hiver au Nord des Pyrénées au contact de l'air froid qui occupe l'Aquitaine et de l'air humide méditerranéen qui passe par-dessus les crêtes.

Bien qu'il existe des effets orographiques locaux qui perturbent fortement la répartition altitudinale des précipitations, en particulier à cause des effets de continentalité (Michalet et al. 2003), on sait aujourd'hui qu'il existe une tendance générale d'augmentation de la pluviométrie avec l'altitude, en particulier à partir de 900 m à 1600 m d'altitude (Ozenda 1985). Dans les Pyrénées Atlantiques, ce gradient est autour de 0.9 mm m^{-1} (Viers 1990).

Nous avons vu que l'altitude imposait des variations climatiques importantes ce qui contraint fortement ce milieu pour le développement des êtres vivants. C'est pourquoi, les gradients altitudinaux sont parmi les terrains « d'expérimentations naturelles » les plus « performants » pour tester les réponses écologiques et évolutives de la faune et de la flore vis-à-vis des influences géophysiques comme les basses températures (Korner 2007). Les zones montagneuses constituent ainsi des endroits privilégiés pour étudier l'impact du réchauffement climatique sur les écosystèmes car de très fortes variations thermiques sont présentes sur des distances très courtes.

Encadré A-1 : Les trois types principaux d'inversion thermiques**1. Les inversions anticycloniques**

Généralement, ces inversions s'établissent la nuit par temps calme ou en hiver quand les brises de montagnes sont fortes. A basse altitude, l'air refroidi en hauteur se réchauffe adiabatiquement en redescendant vers le sol, mais en même temps cède beaucoup de calories au sol froid et, par conséquent, se refroidit. Finalement, l'air froid s'accumule dans les vallées et plus encore dans les dépressions intramontagnardes ou sur le piémont. Au contraire, près des sommets, il n'y a pas d'air stagnant puisqu'il « s'écoule » le long des versants, il ne se refroidit donc pas par le contact avec le sol. Ces types d'inversions peuvent conduire à une atténuation du gradient thermique (inversion relative) ou à une légère inversion (inversion absolue). Par exemple le 25 février 1953, dans la vallée d'Ossau (Pyrénées Atlantiques) où se trouve par ailleurs une partie des populations d'arbres étudiées pour ce travail de recherche, la température enregistrée au lever du jour est de -2.6°C à Arudy (303 m), -1.5°C à l'usine d'Artouste (1142 m) et -1.0°C au lac d'Artouste (1990 m). Avec le même type de temps anticyclonique, en hiver, les inversions peuvent se prolonger et s'amplifier dans la journée si la plaine et les vallées sont en dessous d'un brouillard d'inversion haute (mer de nuages).

2. Les inversions en début de foehn

Elles ont lieu au début du foehn et sont souvent très fortes. Elles peuvent se manifester le même jour que les inversions anticycloniques. Ces inversions s'opèrent quand dans la vallée stagne encore une masse d'air froid tandis qu'en altitude, mais déjà sous le niveau des crêtes, s'écoule l'air chaud du foehn.

3. Les inversions frontales

Ces inversions sont du même type que les précédentes mais durent moins longtemps. Dans ce cas, le sommet se trouve dans l'air chaud, et la vallée ou la plaine dans l'air froid antérieur souvent coincé par les reliefs bordiers. Dans le flux d'Ouest des pays tempérés, ce sont des situations assez banales. Par exemple, le 13 novembre 1961, la température matinale au sommet du pic du Midi de Bigorre (2863 m) dans les Hautes Pyrénées était de 0°C comme à Pau (188 m).

■ Conséquences biogéographiques du gradient climatique altitudinal

Ces fortes variations météorologiques le long des gradients altitudinaux déterminent une succession verticale de climats et conduisent à un étagement de la végétation, caractérisé en partie par les espèces forestières (Figure A-7).

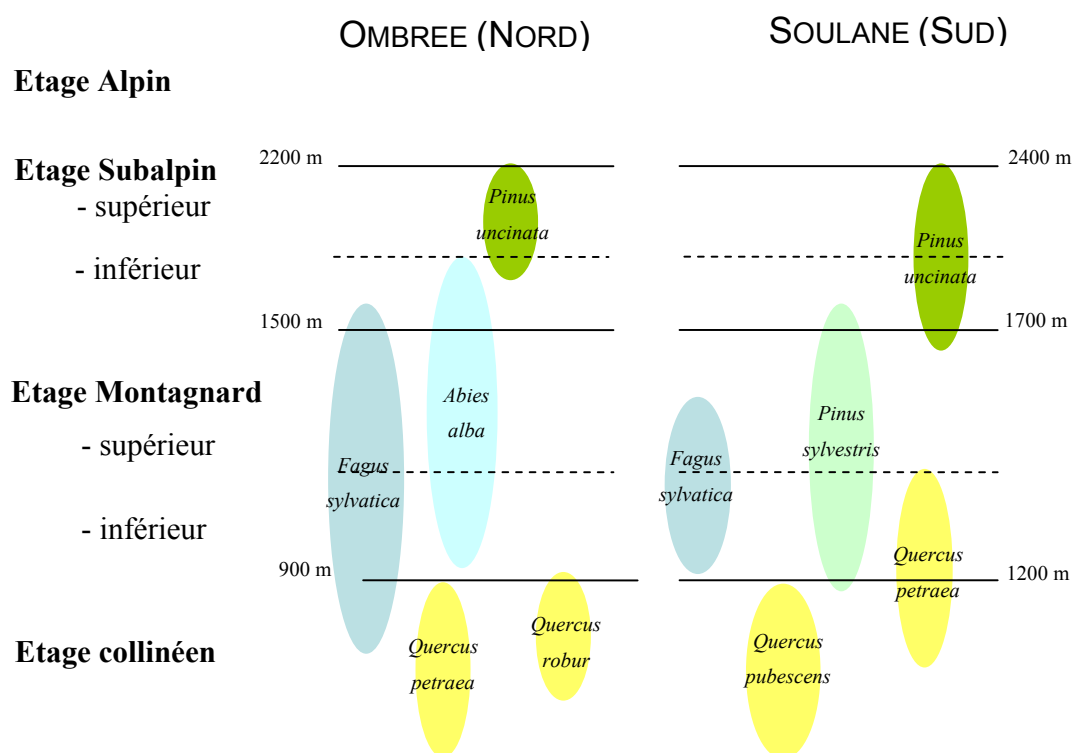


Figure A-7 : Exemple de répartition altitudinale de différentes espèces forestières dans les Pyrénées centrales. (Adapté de Rameau et al. 1993 et Ozenda 1985)

Ainsi, dans les Pyrénées, nous retrouvons de manière très schématique et en suivant le gradient altitudinal (Rameau et al. 1993):

- **L'étage collinéen**, du niveau de la mer à 1000 m environ en versant sud et 800 m en versant nord. Cet étage est caractérisé par une température annuelle moyenne de 8 à 12°C et une période de végétation supérieure à 200 jours. C'est l'étage largement dominé par les chênes. Dans les Pyrénées, on retrouve *Q. robur*, *Q. petraea*, *Q. pubescens*, *Q. pyrenaica*, ainsi que *Q. ilex* et *Q. faginea* sur le versant espagnol.

- **L'étage montagnard**, jusqu'à environ 1900 m en versant sud et 1700 m en versant nord. Cet étage est caractérisé par une température moyenne annuelle qui oscille entre 4 et 8°C et une période de végétation qui reste au dessus de 200 jours. Il présente néanmoins des modalités très différentes selon les conditions mésoclimatiques. Dans les Pyrénées, c'est le domaine du **hêtre** et du **sapin** en versant nord, et du **pin sylvestre** en versant sud. C'est une zone caractérisée par des précipitations, une humidité atmosphérique, et une nébulosité importantes.
- **L'étage subalpin**, jusqu'à environ 2600 m en versant sud et 2300 m en versant nord. Cet étage est caractérisé par une température moyenne annuelle de -2 à +4°C et une période de végétation variant entre 100 et 200 jours. C'est le royaume du **Pin à crochets**. Il forme des forêts claires, associées à des landes à rhododendrons, raisins d'ours ou genévriers. La limite supérieure correspond à la disparition du Pin à crochet, appelées " estives " aux dépends du Pin. En ombrée, l'étage subalpin inférieur peut être occupé par des sapinières.
- **L'étage alpin**, jusqu'à 3000 m environ. Cet étage présente une température moyenne annuelle inférieure à 0°C et une période de végétation inférieure à 100 jours. Il est caractérisé par des **pelouses à la végétation rase**, des **zones rocheuses** et des **éboulis à végétation clairsemée** où quelques arbrisseaux " nanifiés " par les conditions climatiques extrêmes subsistent encore.
- Enfin, **l'étage nival** au-delà de 3000 m où les neiges éternelles et le froid empêchent la végétation de se développer hormis des lichens et mousses.

Pour ce travail de recherche la zone d'étude recouvre l'étage collinéen et montagnard puisque nous avons travaillé du niveau de la mer jusqu'à environ 1700 m d'altitude où les espèces étudiées sont présentes.

—ANNEXE A4 —
RAPPORT DE FIN DE MONITORAT

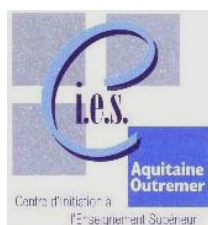
26 juin 2008

Rapport de fin de monitorat

01/09/2006 - 31/09/2008

Section CNU 67

Yann Vitasse



Avant propos

Avant de parler strictement du monitorat et des bénéfices qu'il m'a apporté, j'ai souhaité replonger quelques années en arrière pour comprendre comment et pourquoi je suis devenu moniteur. Dans cet objectif, je propose une première partie ponctuée par mes expériences personnelles et professionnelles qui ont eu une influence majeure sur mon choix d'être moniteur au sein du CIES au cours de ma thèse, et une deuxième partie centrée sur la période du monitorat. Nous analyserons ensuite comment j'ai été intégré au sein du personnel enseignant de l'université ainsi que les principales difficultés que j'ai pu rencontrer pour exercer ma fonction de moniteur. Enfin, je ferai une synthèse des bénéfices apportés par cette expérience dans le cadre de mon projet professionnel.

Avant le monitorat...

Au cours de mon cursus universitaire, j'ai souhaité très tôt partager et transmettre à autrui une part des connaissances scientifiques acquises au travers de ma formation. Dans cet objectif, j'ai effectué dès mon Master 1 un tutorat de biologie cellulaire destiné à des étudiants en Licence 1 de Biologie générale. Ce tutorat permettait, via des supports informatiques très pédagogiques, d'illustrer et de mettre en pratique le cours magistral de biologie cellulaire. L'année suivante, durant mon Master 2, j'ai réitéré l'expérience au travers cette fois-ci d'un tutorat de « méthodologie », toujours enseigné pour des étudiants en Licence 1 de Biologie. Ce tutorat avait pour ambition de fournir aux étudiants des méthodes de travail aboutissant à la réalisation d'un exposé oral et écrit sur un thème de leur choix. Ce dernier tutorat avait donc la particularité, non pas d'apporter un supplément de connaissances sur un sujet précis, mais de transmettre des méthodes de rédaction et de présentation orale acquises personnellement au cours de ma formation et de mes stages antérieurs.

Ces deux tutorats furent pour moi mes premières expériences d'enseignement et de contact avec les étudiants avec une relation « professeur / étudiant ». De par la faible différence d'âge, les étudiants étaient très proches de moi et osaient poser des questions qui leur semblaient à priori inutiles, voire ineptes, mais qui s'avéraient pourtant être très souvent à l'origine de leur blocage pour comprendre certains processus biologiques détaillés dans le cours magistral. De plus, cette proximité au niveau de la formation universitaire entre les étudiants et moi-même (les étudiants avaient seulement 3 années universitaires de moins) leur permettait de voir concrètement ce qu'ils pouvaient attendre de leur formation à venir et nous amenait à discuter des débouchés professionnels possibles offerts via l'université.

Deux autres expériences professionnelles se sont ajoutées à celles-ci que je trouve important de mentionner dans ce rapport, car même si elles ont eu lieu en dehors du cadre universitaire, elles ont largement contribué à renforcer et influencer mes motivations pour l'enseignement. La première expérience a été d'endosser le rôle de guide naturaliste dans une réserve naturelle de Gironde pendant 3 semaines, au

cours des étés 2003 et 2004. La deuxième expérience qui a influencé mes choix futurs, a été celle d'exercer le métier d'animateur scientifique durant toute l'année universitaire de mon master 2 (2004/2005) au travers d'une exposition concernant l'alimentation (« l'alimentation en question », organisée par Cap Science). Dans les 2 cas, l'objectif était de transmettre des connaissances à un public très varié, allant d'enfants ou d'adolescents en apprentissage scolaire (classes primaire, collèges...), de personnes spécialisées dans le domaine (étudiants BTS diététique ou environnement ou des adultes ayant un métier relié), jusqu'à des personnes extérieures dites « large public ».

Dans les deux expériences, la difficulté principale était donc d'adapter son discours et sa pédagogie à l'auditoire. J'ai beaucoup appris de ces deux expériences et ma motivation à vulgariser des connaissances scientifiques, à priori opaques ou peu abordables, s'est retrouvé nettement renforcée. Je crois que c'est à partir de ces deux expériences que j'ai ressenti la nécessité de transmettre des connaissances et de les partager avec autrui.

Le monitorat s'est ainsi inscrit dans la continuité de mes motivations et expériences personnelles.

Au cours du monitorat

Introduction

J'ai été moniteur durant 2 années universitaires, de 2006 à 2008. Durant ces 2 années, j'ai effectué des enseignements très variés, tant au niveau du contenu (botanique, écophysiologie, cycle des algues et des champignons...), de la forme (TD, TP et cours), ou du niveau des étudiants concernés (Licence 1, 2, et 3 et Master 1 et 2) (voir annexe 1). Je commencerai par évoquer le contexte social dans lequel j'ai effectué ces deux années de monitorat, c'est-à-dire les relations avec mon tuteur pédagogique et plus généralement avec le personnel pédagogique de l'université. J'insisterai ensuite sur le « vécu » c'est-à-dire les principales difficultés que j'ai pu rencontrer et comment je ressentais le déroulement d'un TD depuis sa phase de préparation jusqu'à l'évaluation des connaissances transmises aux étudiants.

Relation avec le personnel de l'université

Effectuant ma thèse dans un laboratoire universitaire où la grande majorité des membres permanents sont maîtres de conférence, « trouver » les heures d'enseignements n'a pas été un problème, et dans ce contexte il m'a même été possible de choisir pleinement quels enseignements je souhaitais effectuer. Pour les mêmes raisons, j'ai intégré tout naturellement une partie du réseau des enseignants universitaires de ma discipline. Néanmoins, le monitorat m'a permis d'élargir mes contacts avec les responsables de formation et d'engager des collaborations pédagogiques au sein de l'université. En effet, la majorité des travaux pratiques auxquels j'ai participé s'effectuaient avec deux encadrants et j'étais très souvent avec un maître de conférence extérieur à mon laboratoire. Outre les relations au sein du réseau d'enseignant, le statut de moniteur permet également d'endosser des responsabilités et une confiance vis à vis des autres enseignants avec par exemple la participation aux commissions pour évaluer et juger l'année scolaire des étudiants « à rattraper », qui sont juste en dessous de la moyenne. Dans cet exemple, je pense que le moniteur a pleinement sa place car le moniteur est bien souvent assez

proche des étudiants pour avoir suivi leur travail dans des groupes restreints de TD. Un autre exemple de relation de confiance et d'expérience enrichissante avec le personnel enseignant de l'université, est la préparation des examens et la correction des copies. En effet, dans le cas de la préparation d'un examen en commun avec un enseignant, une relation très étroite de confiance doit être établie et il est particulièrement intéressant de discuter et partager les difficultés rencontrées lors de la correction des copies avec des personnes plus expérimentées. Le contexte social dans lequel j'ai effectué mon monitorat était par conséquent très favorable. J'ai entretenu d'excellentes relations de travail et de confiance tant avec mon tuteur pédagogique, dont les qualités d'enseignement m'ont positivement influencées, qu'avec les autres enseignants avec qui j'ai collaboré.

Mon « vécu »

De manière générale, j'ai beaucoup apprécié le monitorat et de par l'importance que je lui attribuais, j'y ai consacré beaucoup d'énergie pour l'exercer de la manière la plus sérieuse et responsable possible. Ma motivation principale était de fournir à l'étudiant des outils et des connaissances accessibles et surtout réutilisables ultérieurement. Dans cette partie, je parlerai dans un premier temps des difficultés que j'ai rencontré dans l'exercice de moniteur, et dans un second temps je relaterai le déroulement classique d'un TD dispensé, de sa préparation jusqu'à la correction des copies, en insistant sur mon ressenti au cours de chaque étape.

1. Les difficultés rencontrées

Pour ma part, la principale difficulté au début du monitorat a été d'intégrer de manière aussi soudaine la responsabilité que l'on a face à l'étudiant (contenu des cours, correction des copies...). Autrement dit, de passer d'un statut d'étudiant à un rôle d'enseignant, passer de « l'autre côté »... En effet, je pense qu'intervenir dans la formation d'un étudiant est une responsabilité très importante car le devenir professionnel de l'étudiant dépend de la formation qu'il a reçue et ses motivations sont, en partie, influencées par la façon dont les disciplines lui auront été enseignées. Cependant, l'intégration de cette responsabilité s'est accrue au fur et à

mesure des enseignements que j'ai dispensé et une certaine assurance face à cette difficulté s'est progressivement installée.

Plus spécifiquement, j'ai établi sous forme de liste les principales difficultés rencontrées au cours de mon monitorat (par ordre décroissant de difficulté) :

- Difficulté d'intervenir dans des travaux pratiques dont le thème ne nous est pas particulièrement familier. Dans mon cas, il s'agissait d'intervenir dans des TP de systématique et reproduction des algues et des champignons. Il m'a fallu beaucoup de travail de préparation pour acquérir le vocabulaire spécifique requis, assurer un encadrement de qualité et surtout, me sentir en confiance devant les étudiants.
- Difficulté à gérer le temps imparti pour le déroulement du TD/TP. La difficulté est de savoir doser la quantité d'informations que l'on souhaite faire passer sans être trop rapide pour que les étudiants aient le temps d'intégrer au fur et à mesure, et non qu'ils prennent des notes de manière passive. Lors de mon premier TD devant des étudiants de Master 1, cette gestion du temps a été une des principales difficultés et j'avais prévu trop de connaissances à transmettre. Cette expérience m'a donc appris à adapter le contenu à dispenser à la vitesse d'intégration des informations des étudiants (qui dépend par ailleurs du niveau de formation). L'année suivante, j'ai dispensé le même TD en gérant le temps plus efficacement.
- Difficulté à accepter le fait l'on ne pourra certainement pas répondre à toutes les questions et attentes des étudiants, spécialement pour des TD dispensés à des étudiants de haut niveau (Master 1) ou des TD/TP dans des sujets qui nous sont moins familiers (voir 1^{er} point). Il faut accepter le fait que l'enseignant n'est pas infailible. Je pense qu'il faut garder une certaine « marge de sécurité », c'est-à-dire en savoir toujours plus que ce que l'on donne aux étudiants de manière à être le plus clair et le plus compréhensible possible. Cette stratégie permet par ailleurs de pouvoir répondre aux étudiants particulièrement intéressés qui demandent à en savoir davantage.

➤ Difficulté à gérer et intégrer son travail de recherche à celui d'enseignement.

En effet, gérer l'enseignement et la recherche est une tâche qui est loin d'être facile. Pour mes travaux de recherche, j'ai effectué beaucoup de terrain qui m'obligeait à partir plusieurs jours très régulièrement ce qui entraînait quelques contraintes au niveau de l'organisation des cours. Néanmoins, c'est une difficulté très constructive car elle apprend à savoir mieux s'organiser, planifier et ordonner ses priorités, ce qui est une excellente préparation au métier de maître de conférence.

➤ Enfin, la dernière difficulté a été de proposer et d'organiser des examens de

TD/TP. J'inclus également dans ce point la correction des copies qui m'a semblé être une tâche difficile la première fois. Cependant, cette tâche m'a beaucoup intéressé par la suite, car elle permet d'avoir un retour indirect des étudiants sur son propre cours pour éventuellement remettre en question la façon dont le cours a été dispensé (si par exemple les principaux points n'ont pas été assimilés ou s'il y a une confusion récurrente entre deux notions distinctes). Cette difficulté a été d'autant plus facile à surmonter que j'étais très bien entouré par l'équipe pédagogique (voir paragraphe concernant les relations avec le personnel de l'université).

2. Déroulement d'un TD classique

La première étape est celle de la préparation du TD. Au cours de mon monitorat, je commençais généralement cette étape un mois avant le jour du TD. La première chose à faire est de contacter le responsable de l'unité pour discuter et se renseigner sur le contenu des cours magistraux que le TD est censé illustrer. C'est une étape cruciale car il faut comprendre les attentes de l'enseignant pour construire en conséquence le TD, et véritablement illustrer le cours sans redondance. Généralement, le TD existait déjà (mais pas toujours) et l'enseignant responsable de l'unité fournissait les documents des précédents TD. Ensuite, j'effectuais des recherches complémentaires pour en savoir davantage sur le sujet en question, en utilisant les ressources de la bibliothèque universitaire et internet. Enfin, j'essayais d'organiser le déroulement du TD par ordre croissant de difficulté et surtout

j'essayais de répartir le mieux possible mon temps d'intervention par rapport au temps imparti et au temps d'intégration des étudiants (une des principales difficultés rencontrées, voir paragraphe antérieur).

La deuxième étape est de dispenser le TD en question. C'est une tâche qui demande beaucoup de concentration et d'écoute et qui fait appel à toutes nos expériences antérieures y compris les stages offerts par le CIES (voir paragraphe suivant). Malgré le stress procuré par cette intervention, j'ai toujours beaucoup apprécié cet exercice et je pense avoir appris à établir un bon contact avec les étudiants tout en gardant la distance nécessaire dans une relation enseignant / étudiant. Dans le cadre de TP, j'essayais de rendre le message à faire passer le plus attractif possible en le reliant à des choses concrètes de la vie quotidienne (comme par exemple, associer des recettes de cuisines aux plantes à connaître en TP de botanique...).

La troisième étape est de contrôler les connaissances que les étudiants sont censés acquérir pendant les TD/TP. L'organisation des examens ne m'a jamais véritablement posé de problème grâce à l'étroite relation que j'avais établie avec le corps enseignant. La correction des copies est une tâche à laquelle j'attribuais beaucoup d'importance de par la responsabilité qu'elle implique pour l'étudiant. J'ai donc appris, après discussion avec d'autres enseignants, une certaine méthode de correction que j'effectuais avec beaucoup de sérieux et de concentration. J'accordais également beaucoup d'importance aux résultats des étudiants car la correction des copies est en quelque sorte « un miroir » qui reflète son propre cours, ses qualités et ses défauts. Il m'est ainsi arrivé d'être très déçu en corrigeant des copies de Master 1 ce qui m'a permis de remettre en question la façon dont j'ai dispensé le TD et de le restructurer l'année suivante. De la même manière, il est très gratifiant de corriger de très bonnes copies ou d'avoir des retours positifs d'étudiants d'une année sur l'autre.

Stages et apports des formations du CIES

Au cours de ce monitorat, j'ai réalisé 3 stages de formation proposés par le CIES (voir annexe 2). De manière générale, ces stages sont l'occasion de partager sa propre expérience avec d'autres moniteurs de d'autres disciplines. Cette rencontre est très constructive, car on s'aperçoit que tous moniteurs perçoivent les mêmes difficultés (pas de lien avec sa discipline comme on veut souvent le croire...) et c'est ainsi une occasion unique de partager ses astuces pour les surmonter.

Pour chacun des 3 stages, je détaillerai non pas le contenu (annexe 2) mais les bénéfices que j'ai pu en tirer pour l'enseignement au cours du monitorat et plus largement pour mon projet professionnel.

🔗 Le stage « voix et geste » m'a été très utile car il permet d'acquérir quelques bases sur la « forme » du cours à adopter, c'est-à-dire la présentation générale (geste, stature, prononciation, etc...) pour mieux présenter le « fond », c'est-à-dire le contenu du cours. En effet, je pense que savoir bien enseigner s'apprend mais que malheureusement au cours du cursus aboutissant au métier de maître de conférence, il n'existe pas de formation pour apprendre à dispenser un cours. Ce stage permet donc d'acquérir quelques bases indispensables pour une audition devant un public. Je me suis rendu compte de l'importance de la voix (puissance, débit et intonation) et de l'articulation face à des étudiants pour qu'ils puissent comprendre du premier coup un vocabulaire qui ne leur est pas forcément familier. Ce stage m'a permis de connaître mes principaux défauts à corriger, comme l'intonation trop souvent monotone ou encore la posture pas forcément droite et assurée. Même si ce stage est arrivé un peu tard au cours de mon monitorat et que je n'ai eu que très peu de temps pour apprécier et mettre en œuvres les bénéfices de cette formation au profit d'un cours, je suis convaincu qu'il me servira dans le cadre de ma thèse et de mon projet professionnel (conférence, concours, prise de parole, etc...)

🔗 Le stage « CV entretien » m'a principalement permis de mieux connaître les pratiques de recrutement du monde professionnel et d'envisager une ouverture vers ce milieu. En effet, lorsqu'on réalise une thèse en milieu universitaire, on est parfois très loin du monde de l'entreprise et l'on ne se rend pas forcément compte de toutes les compétences que l'on a acquises par le simple fait de réaliser une thèse, et qui pourraient être mises à profit au sein d'une entreprise. Ce stage m'a également permis, grâce à des exercices centrés sur soi même, à mieux connaître mes points faibles et mes atouts et donc de mieux pouvoir me « vendre ». Comme le précédent, ce stage m'a sans aucun doute apporté des outils pour affronter des situations qui dépassent le cadre de la thèse comme par exemple des concours de recrutement à des postes de recherche.

🔗 Enfin, le dernier stage intitulé « conduite de projets » se situe dans la lignée du précédent et m'a permis d'appréhender les rudiments du management. Car de la même manière qu'il n'existe pas de formation pour apprendre à être enseignant, il n'existe pas de formation en management pour devenir chercheur. Ainsi, savoir conduire un projet n'est pas enseigné pour devenir chercheur alors que c'est une compétence spécifique à ce métier qui a tendance à prendre de plus en plus d'importance à l'heure actuelle.

En conclusion, ces stages m'ont été particulièrement constructifs. Ils m'ont permis d'une part d'acquérir des compétences utiles pour le métier d'enseignant chercheur que je souhaiterais exercer, et d'autre part, m'ont offert une certaine ouverture sur le monde professionnel, une meilleure connaissance de mes atouts et faiblesse, ainsi qu'un certain recul sur mon travail de thèse et sur moi même.

L'après monitorat et l'après thèse...

Le monitorat a été pour moi une occasion unique d'expérimenter une partie des enseignements qui peuvent être dispensés par un maître de conférence (TD et TP). Avant tout, cette expérience m'a conforté dans le choix de mon projet professionnel. En effet, mon projet est de pouvoir concilier la recherche et l'enseignement, en mettant un maximum de connexions entre ces deux activités. Le métier de maître de conférence me paraît donc tout à fait dans la continuité de mes expériences passées et surtout de ma motivation personnelle. Ainsi, en complémentarité de ma thèse, j'ai perçu le monitorat comme une formation essentielle pour commencer à exercer de manière confiante ce métier. L'intégration au sein d'un réseau d'enseignants universitaires m'a permis également d'élargir ma vision sur ce métier et de mieux en comprendre le fonctionnement.

J'ai bien conscience que les bénéfices acquis tout au long de cette expérience de monitorat sont de précieux atouts dans le cadre de la recherche d'un poste d'enseignant chercheur ou de chargé de recherche. Quel que soit le succès de la réalisation de mon projet professionnel, ces atouts très polyvalents seront mis à profit dans mes activités futures.

A cours terme, je viens de recevoir une réponse positive pour exercer la fonction d'ATER (Attaché Temporaire d'Enseignement et de Recherche) pour l'année 2008/2009 à l'université Bordeaux 1. Cette fonction concrétise mon souhait d'enseigner et renforce mon objectif de mieux me préparer au métier d'enseignant chercheur.

Enseignements exercés au cours du monitorat

-  **L2 BOR 403** : 16 heures de TD réparties sur 4 groupes. Objectif : évaluer les étudiants à l'oral au cours d'un exposé sur un thème imposé en écologie. Après chaque exposé, je devais apporter des compléments d'informations. Préparation d'un examen sur les notions abordées au cours de ces TD.
-  **L2 BOR 403** : 14 heures de TP sur la systématique des algues et des champignons. Correction des comptes rendus de TP.
-  **L2 BOR 401** : 12 heures de TP sur la reproduction des champignons. Préparation de coupes transversales de champignons à observer au microscope. Correction des comptes rendus de TP.
-  **L3 SVI 621** : 18 heures de TP de botanique. Reconnaissance, détermination et diagnose florale. Correction des comptes rendus et des examens de TP.
-  **M1 SEC 703** : 36 heures correspondant à 4 sorties sur le terrain pour initier les étudiants à des mesures écophysiologicals (mesure de potentiel hydrique foliaire, poromètre, etc...). Correction des comptes rendus de sortie.
-  **M1 SEC 703** : 4 heures de TD (2 TD de 2h) en écophysiological. Illustration du cours et exercices pratiques. Préparation d'un examen de TD/TP.
-  **M2 EVI 932** : 3 heures de TD sur la phénologie. Synthèse des connaissances sur la phénologie des arbres, modélisation, adaptations locales au climat et conséquences dans le cadre du changement climatique. Présentation des principaux résultats de ma thèse.

Participation à des stages de formation organisés par le CIES

Voix et Gestes (2007, 3 jours) dispensé par C. Antoniazzi

- 1^{er} jour Se présenter, travail sur l'articulation et l'intonation
- 2^{ème} jour Travail sur les gestes et la posture
- 3^{ème} jour Exercices de présentation en situation de TD

Emploi - CV - Entretien (Janvier 2008, 5 jours) dispensé par S. Desqué

- 1^{er} jour Etre candidat ? Enjeux et étapes du recrutement, méthodes employées par les recruteurs.
- 2^{ème} jour Evaluer ses compétences. Evaluation personnelle : auto-bilan
- 3^{ème} jour Intéresser les recruteurs. Construire l'argumentaire sur 20 thèmes et présenter son parcours en 8 min.
- 4^{ème} jour Répondre aux questions et objections. Convaincre les recruteurs. Gérer l'empathie et l'affectivité.
- 5^{ème} jour Maîtriser les situations difficiles. Gérer les difficultés de la situation. Maîtriser l'affectivité et le stress.

Conduite de projets (Février 2008, 4 jours), dispensé par A. Labruffe

- 1^{er} jour Définir et **Evaluer les compétences** pour choisir les participants
- 2^{ème} jour Utiliser les outils de la **démarche qualité**
- 3^{ème} jour **Animer** les réunions de travail et **motiver** les participants
- 4^{ème} jour **Monter et diriger un projet**



« Congratulation, you are now capable of writing technical, impersonal and boring papers like myself and the other gentleman – Welcome to Academia.»

Drawing by Sverre Stein Nielsen in Sand-Jensen, 2007.

Résumé

Afin d'appréhender la réponse des forêts au changement climatique, la phénologie de six espèces d'arbres a été étudiée de 2005 à 2007 à la fois le long d'un gradient altitudinal (fournissant un gradient thermique d'environ 7°C), et en tests de provenances disposés à différentes altitudes. L'objectif était (i) de quantifier les variations phénotypiques des dates de débourrement et de sénescence *in situ*, (ii) de déterminer les variables climatiques à l'origine de ces patrons, notamment à l'aide de modèles phénologiques, et (iii) d'évaluer la variabilité génétique et la plasticité phénotypique de ces deux événements phénologiques.

Nos résultats montrent que la température printanière affecte différenciellement les dates de débourrement des six espèces (de -1.9 jours /°C à -6.5 jours /°C respectivement pour le hêtre et le chêne) mais pas entre les populations d'une espèce. Concernant les dates de sénescence, nous avons mis en évidence que la température induit un fort décalage de cet événement chez le chêne et le hêtre (> 5 jours /°C), alors qu'aucun cline n'est détecté chez l'érable et le frêne. L'allongement de la saison de végétation en réponse à une augmentation de la température est ainsi principalement la conséquence d'une avance des dates de débourrement pour toutes les espèces, à l'exception du hêtre qui présente une plus forte sensibilité pour la sénescence.

Les modèles phénologiques utilisés soulignent l'importance des températures printanières affectant les bourgeons en phase de quiescence, tandis que les températures froides hivernales susceptibles de lever la dormance des bourgeons ne semblent pas significativement influencer l'occurrence du débourrement. Concernant la sénescence foliaire, les modèles ont mis en évidence le rôle prépondérant de la température chez le chêne sessile et le hêtre, tandis que la photopériode et d'autres facteurs pourraient être impliqués chez le frêne et l'érable. Ainsi, les modèles prédisent que la durée de saison de croissance du chêne va augmenter plus rapidement que celle du hêtre dans les prochaines décennies, et que l'équilibre compétitif entre ces deux espèces en terme phénologique est susceptible d'évoluer vers des altitudes plus élevées.

Enfin, nous avons mis en évidence que les différentes populations échantillonnées présentaient de fortes adaptations pour la phénologie et la croissance malgré leur proximité géographique. De plus, les normes de réaction obtenues démontrent, d'une part, l'existence d'une forte plasticité phénologique des espèces, et d'autre part que cette plasticité semble être une caractéristique intrinsèque de l'espèce. Ces résultats révèlent que les arbres ont des capacités adaptatives importantes concernant les traits phénologiques qui pourraient leur permettre, dans une certaine mesure, de faire face au réchauffement du climat.

Mots clés : *phénologie, changement climatique, gradient altitudinal, plasticité, adaptation*

Abstract

To assess the response of forests to climate change, the phenology of six tree species was monitored from 2005 to 2007 both along an altitudinal gradient (providing a thermal gradient of about 7 ° C), and in provenance trials at various altitudes. The aim was (i) to characterize phenological patterns of leaf unfolding and leaf senescence timings *in situ*, (ii) to determine climatic variables responsible for these patterns, in particular using phenological models, and (iii) to assess the genetic variability and phenotypic plasticity of these phenological events.

Our results showed that spring temperature differentially affected the leaf unfolding dates of the six species, with significant disparity in responses among species (from -1.9 days / ° C to -6.5 days / ° C for beech and oak, respectively) but not between the populations of a given species. Regarding the dates of senescence, we highlighted that temperature induced a strong shift of this event for oak and beech (> 5 days / ° C), while no cline was detected for sycamore and ash. The lengthening the growing season in response to an increase in temperature is thus mainly the result of an advance in flushing dates for all species except beech, whose growing season length changes were greatly resulting from shifts in senescence.

Phenological models stressed the importance of forcing temperatures (effective during bud quiescence period), while the chilling temperatures (effective during dormancy) did not appear to significantly influence the occurrence of leaf unfolding. Concerning senescence variations, the models highlighted the role of temperature for sessile oak and beech, while the photoperiod and other factors could be involved in the ash and maple. Thus, for oak, the models predicted that the length of growing season will extend faster than the one for beech in the coming decades, and that the phenological competitive balance between these two species will likely to evolve towards higher altitudes.

Finally, we showed that the sampled populations showed strong adaptations in phenology and growth in spite of their geographical proximity. Moreover, the reaction norms indicated, first, the existence of a strong phenological plasticity of species, and second, that this plasticity seemed to be an intrinsic characteristic of the species. These results underline that trees have consequent inherent adaptive capacities in phenological traits which may enable them to cope with global warming. However, the differences in phenological sensitivities among species suggest that global warming will significantly affect the competitive balance of species.

Key words: *phenology, climate change, altitudinal gradient, plasticity, adaptation*