

THÈSE

PRÉSENTÉE A

L'UNIVERSITÉ BORDEAUX 1

ÉCOLE DOCTORALE : SCIENCES ET ENVIRONNEMENTS

Par

Morgane URLI

POUR OBTENIR LE GRADE DE

DOCTEUR

SPÉCIALITÉ : Ecologie évolutive, fonctionnelle et des communautés

REPONSES DES ARBRES FORESTIERS AUX CHANGEMENTS GLOBAUX

APPROCHES BIOGEOGRAPHIQUE ET ECOPHYSIOLOGIQUE

Soutenue le 15 février 2013

Encadrée par : Annabel J. PORTE (CR INRA Bordeaux) et Antoine KREMER (DR INRA Bordeaux)

Devant la commission d'examen formée de :

M. Arndt HAMPE
M^{me} Alexia STOKES
M. Damien BONAL
M^{me} Cécile VINCENT-BARBAROUX
M. Miguel A. ZAVALA
M^{me} Annabel PORTE

DR INRA Bordeaux
DR INRA Montpellier
DR INRA Nancy
MCU LBLGC Orléans
Professeur Université d'Alcala
CR INRA Bordeaux

Président du Jury
Rapporteur
Rapporteur
Examineur
Examineur
Directrice de thèse

A mon grand-père Gaston

Enraciné mais non prisonnier

Voyageur de l'infini présent

Capable de rêver l'espace

D'observer dans ma chair

Les vibrations du ciel

D'entendre gronder en moi

Le souffle de la terre

Jean Lavoué, L'enfance des arbres (2010)

AVANT-PROPOS

Cette thèse a été financée sur une durée de 3 ans par la Fondation AXA Research Fund et a été conduite au sein de l'UMR BIOGECO (INRA-Université Bordeaux 1).

Ce document est rédigé sous forme de thèse sur publications. Il est donc composé de parties rédigées en anglais (résultats principaux rédigés au format d'articles scientifiques dans les chapitres 1.1, 1.2, 2.1 et 2.2) et de parties rédigées en français (introductions et synthèses de mes travaux dans les chapitres 1.3 et 2.3). Dans un souci de clarté, le résumé de chaque article scientifique est également disponible en français en début de chapitre.

REMERCIEMENTS

On dirait que c'est la fin des trois années et demie les plus excitantes, passionnantes et éprouvantes de ma vie jusqu'à présent. Elles n'auraient pas été les mêmes sans toutes les personnes qui ont contribué de près ou de loin à cette thèse.

Un grand merci, tout d'abord, à mes parents. (Ah bah oui, sans eux, vous n'auriez jamais eu ce manuscrit entre vos mains !). Merci de m'encourager dans tout ce que j'entreprends de la thèse au permis moto, de m'avoir fait découvrir ce qui m'entoure à travers votre regard curieux et bienveillant et surtout d'avoir très vite remarqué que je trouvais magique tout ce qui concerne la nature et les arbres en particulier! Et surtout merci à vous deux pour l'oreille attentive toujours présente surtout lors des moments plus difficiles et pour les innombrables relectures de ce manuscrit !!

Simon, merci d'avoir toujours répondu présent aux demandes de conseils informatiques de ta sœur, non sans râler. Mais on est bien d'accord que ça serait beaucoup moins marrant sans une bonne dose de ronchonnement de notre part à tous les deux !!

Annabel et Sylvain, merci pour tout ce que vous m'avez appris en plus de 5 ans de collaboration entre mes stages de master et la thèse. Difficile de tout lister ici. Sachez juste que ce qui m'aura le plus marqué et ce que j'ai adoré, c'est votre approche passionnée avec laquelle vous abordez la recherche. Lors des réunions au sein desquelles des millions d'idées diverses et variées d'ordre scientifique, ou pratique pour mettre en place une manip, on a l'impression que tout est possible. « On peut essayer d'installer un tupperware sur une canne à pêche pour faire un système de poulie entre le haut et bas de dune. On pourra prélever les feuilles en haut de dune, et les faire descendre dans le tupperware jusqu'en bas de dune pour mesurer les potentiels hydriques et les échanges gazeux, là où le terrain est stable pour installer le matos. » Même si on se calme après pour revenir à ce qui est réalisable en terme de temps, d'argent... (Oui, le système de poulie n'était pas réalisable au final mais on a pris un JB Lamy qui court vite à la place !). Je tiens quand même à prévenir les actuels et futurs thésards du duo infernal, que vous vous embarquez dans un manège à sensation géant qui ne s'arrête qu'au bout de 3 ans. L'expérience est enrichissante mais jouez des coudes de temps en temps pour vous faire une place entre ces deux fortes personnalités !

Antoine, un grand merci d'avoir accepté de participer à ce travail avec un regard bienveillant.

Elsa, que dire d'autre que j'ai rencontré une amie ! Merci pour les conseils, l'oreille attentive et le soutien !

Elena, malgré nos caractères diamétralement opposés, on s'est découvert pas mal de points communs au cours de cette thèse. J'ai adoré nos conversations diverses et variées !

JB, toi qui a le premier travaillé sur Hourtin, merci pour nos discussions scientifiques sans fin, ton aide pour les stats et les astuces sous SAS. Ton seul gros défaut : me piquer ma part de pâtes sur le terrain ! Rrrr !

Régis, merci d'avoir assuré la technique, d'avoir toujours pris du temps pour répondre à mes questions d'hydraulique et d'avoir manipulé dans les dunes (je n'oublierai pas le jour où nous avons réussi à ensabler le 4x4 !). Yann, si je me souviens bien, tu as fait tes premières armes dans le labo en installant mes enclos sur le terrain, la partie la plus physique de ma thèse ! Merci à tous les deux pour toutes ces heures passées sur le terrain ou dans le labo en compagnie de chênes pédonculé et de chênes vert !

Virgil, l'autre ch'ti du labo ! Merci de m'avoir fait partager ton approche de la recherche, de m'avoir prodigué autant de bons conseils et pour ton sens de l'humour !

Un grand merci à tous les thésards, JP, Lilian, Brice, Caro, Cassandre, Pim, Sacha, Elsa, Elena, Hassan, Max et Pauline pour leur bonne humeur et les bons moments passés ensemble. Un coucou à tous les gens du labo que je n'ai pas cités et avec qui j'ai partagé un repas ou une pause autour d'un thé.

Merci à Chantal pour avoir géré l'administratif d'une main de maître.

Miguel et Raül, merci de m'avoir accueillie en Espagne pendant mon stage de Master 2 et pour la collaboration qui en a suivi durant ma thèse. Arndt, merci beaucoup pour cet après-midi de discussion qui m'a été très enrichissante.

Je tiens également à dire un grand merci à tous les membres de l'Unité Expérimentale de l'Hermitage sans qui mes expérimentations n'auraient pas été réalisables. Je remercie tout particulièrement Henri pour son incroyable énergie et entrain et Luc pour m'avoir accompagnée tant de fois sur le terrain.

Merci aussi à mes Morganettes, sans elles pas d'expérimentation en serre possible. Emilie, Elsa et Catherine, vous avez toutes les trois assuré dans la serre !

Merci à tous les gens de l'ONF et notamment à Pierre pour son hospitalité, David pour nous avoir sauvés lors de l'ensablement du 4 x 4 et Jean-Pierre pour avoir amené le matos en haut de dune lors de l'installation des enclos. Fabrice pour toutes les informations que tu m'as apportées quant au site d'Hourtin, pour l'aide concernant la logistique des sorties terrains. Je remercie également Bruno Cochet pour son accueil à Nantes et pour m'avoir donné accès aux archives de l'ONF.

Au cours de l'apprentissage de l'utilisation de cette machine diabolique qu'est le Xyl'em, j'ai rencontré Hervé, Tété et Christian. Merci à eux pour leurs conseils. J'en profite pour remercier Hervé, Tété et Hendrick pour avoir participé à mon comité de thèse.

Je remercie également les membres du Jury d'avoir accepté d'évaluer ce travail.

Et enfin, un grand merci aux copains, Hélène, Greg, Yves, Nathalie, Valentine, Antoine, Aurélie, Fred, Sophie et tous les autres pour les bonnes bouffes, parties de rigolades, promenades et autres. Un grand merci tout particulier à Hélène, qui m'a supportée pendant mes années de master et la première année de ma thèse dans le même appartement. Tu pensais pouvoir souffler en déménageant, hein, avoue ! Raté, nous avons réussi à déménager à 5 minutes l'une de l'autre ! Bref, merci pour tout, nos discussions, ton soutien, ces magnifiques illustrations,...

Et pour finir, un coucou à la petite fille qui serrait dans ses bras les arbres il y a une vingtaine d'année. « Tu as vu, ce n'est pas trop mal pour l'instant, et attends de voir la suite ! »

TABLE DES MATIERES

AVANT-PROPOS	vii
REMERCIEMENTS	ix
TABLE DES MATIERES	xiii
TABLE DES ARTICLES	xv

INTRODUCTION : CHANGEMENTS GLOBAUX ET AIRES DE REPARTITION DES ARBRES : LES ENJEUX 1

I-1 Les arbres forestiers au cœur des préoccupations écologiques, sociétales et économiques actuelles	3
I-2 Les arbres pourront-ils faire face à des changements globaux rapides ?	11
I-3 L'extirpation comme conséquence de l'échec de l'adaptation des populations d'arbres	22

OBJECTIFS 39

PARTIE 1 : APPROCHES BIOGEOGRAPHIQUES DES CAPACITES MIGRATOIRES DES ARBRES 45

CHAPITRE 1.1 : Déplacements altitudinaux de la distribution des arbres	47
CHAPITRE 1.2 : Colonisation du Chêne vert en limite Nord d'aire de répartition	79
CHAPITRE 1.3 : Synthèse des migrations altitudinales et latitudinales	107

PARTIE 2 : REPONSES ECOPHYSIOLOGIQUES DES ARBRES A LA SECHERESSE 99

CHAPITRE 2.1 : Dysfonctionnement hydraulique chez les arbres angiospermes	101
CHAPITRE 2.2 : Stratégies hydrauliques et répartition locale	127
CHAPITRE 2.3 : Distribution des arbres en fonction de leur stratégie hydraulique	195

CONCLUSIONS ET PERPECTIVES 217

BIBLIOGRAPHIE	225
ANNEXES	251
ANNEXE 1 : Développements statistiques	253
ANNEXE 2 : Historique des forêts dunaires situées en limite Nord d'aire de répartition du Chêne vert	261
RESUME / ABSTRACT	277/278

TABLE DES ARTICLES

ARTICLE 1 _____ 57

Inferring shifts in tree species distribution from asymmetric distribution curves: a case study in the Iberian mountains.

Urli M., Delzon S., Eyermann A., Couallier V., Garcia Valdez R., Zavala M.A. and Porté A.

Publié dans *Journal of Vegetation Science* en 2013 (doi:10.1111/jvs.12079).

ARTICLE 2 _____ 89

Field evidence of colonization by Holm oak, at the northern margin of its distribution range, during the Anthropocene period.

Delzon S., Urli M., Samalens J.-C., Lamy J.-B., Lischke H., Zimmermann N., Sin F. and Porté A.J.

En révision dans *Proceedings of the Royal Society B*.

ARTICLE 3 _____ 139

Xylem embolism threshold for catastrophic hydraulic failure in angiosperm trees.

Urli M., Porté A., Cochard H., Guengant Y., Burlett R. and Delzon S.

Publié dans *Tree Physiology* en 2013 (doi:10.1093/treephys/tpt030).

ARTICLE 4 _____ 167

Searching for the hydraulic strategies behind the local distribution patterns.

Urli M., Lamy J.-B., Sin F., Burlett R., Delzon S. and Porté A.

En préparation.

ARTICLE 5 _____ 255

Intervalles de confiance pour une fonction implicite d'un modèle : application au calcul de l'altitude optimale de présence d'espèces végétales dans une chaîne montagneuse.

Couallier V., Eyermann A., Porté A. and Urli M.

43ème journée de statistiques, Société Française de Statistiques, 23-27 mai 2011,

Gammarth Tunisia

INTRODUCTION :

CHANGEMENTS GLOBAUX ET

AIRES DE REPARTITION DES

ARBRES : LES ENJEUX

I-1 LES ARBRES FORESTIERS AU CŒUR DES PREOCCUPATIONS ECOLOGIQUES, SOCIETALES ET ECONOMIQUES ACTUELLES

Les forêts recouvrent plus de 31% de la surface de la Terre (Bonan 2008, Secrétariat de la Convention sur la diversité biologique 2010), soit environ 42 millions de km² (Bonan 2008). Elles jouent un rôle clé dans la régulation de nombreux cycles biogéochimiques notamment celui de l'eau et du carbone, renferment une biodiversité impressionnante avec plus de deux tiers des animaux et végétaux terrestres, procurent à l'homme des ressources forestières, alimentaires, pharmaceutiques ou encore de l'eau potable et rendent également de nombreux services culturels (Bonan 2008, Secrétariat de la Convention sur la diversité biologique 2010, Engelbrecht 2012). Or, le climat global de la planète se réchauffe, la distribution des précipitations sur Terre subit de nombreuses modifications et les modèles prédisent des sécheresses et des canicules de plus en plus fréquentes et intenses (Meehl et Tebaldi 2004, Schar *et al.* 2004, Burke *et al.* 2006, Engelbrecht 2012). De plus, de nombreuses autres menaces anthropiques pèsent sur les forêts comme la déforestation, la surexploitation ou l'invasion d'espèces exotiques entre autres (Secrétariat de la Convention sur la diversité biologique 2010).

Les arbres forestiers sont les espèces clés structurant ces écosystèmes. Un changement dans leur composition et/ou abondance affectera l'ensemble d'un écosystème forestier, de sa biodiversité à ses facteurs abiotiques (conditions climatiques et édaphiques). Or, les arbres sont des espèces longévives et rencontrent donc plus de changements environnementaux et notamment des événements climatiques extrêmes au cours de leur vie que des espèces possédant une plus courte durée de vie (Gutschick et BassiriRad 2003, Petit et Hampe 2006). De plus, la question quant à leur capacité d'adaptation face à des changements globaux rapides se pose pour ces espèces possédant des temps de générations longs (Aitken *et al.* 2008, Lindner *et al.* 2010). En effet, de nombreux événements de mortalité de populations d'arbres causés, entre autres, par une augmentation des températures et une diminution des précipitations ont, d'ores et déjà, été recensés à travers le monde (Allen *et al.* 2010). Choat *et al.* (2012) ont montré que 70% de 226 espèces d'arbres forestiers étudiés risquent une diminution de leur productivité et de leur survie face à des causes similaires. Ces changements de conditions environnementales ont également pour conséquence le déplacement des espèces au sein de gradients latitudinaux ou altitudinaux. Ainsi, Lenoir *et al.* (2008) et Kelly et Goulden (2008) ont détecté une remontée altitudinale de différents arbres au sein de montagnes de l'ouest de l'Europe et de Californie respectivement. Des événements de colonisation vers les hautes latitudes ou

altitudes ont également été mis en évidence pour différentes espèces d'arbres comme *Ilex aquifolium*, *Picea glauca*, *Acer saccharum*, *Betula alleghaniensis*, *Larix sibirica* entre autres (Lloyd et Fastie 2003, Walther *et al.* 2005, Shiyatov *et al.* 2005, Kapralov *et al.* 2006, Danby et Hik 2007, Shiyatov *et al.* 2007, Devi *et al.* 2008, Beckage *et al.* 2008).

Ainsi, la vulnérabilité des arbres face aux changements globaux affecte leur aire de répartition via des événements de mortalité mais également des événements de colonisation de nouveaux habitats en réponse à un changement de leur environnement abiotique et/ou biotique (Encart I-1). L'impact écologique, économique et social des modifications d'aire de répartition des arbres forestiers placent ces espèces au cœur des préoccupations sociétales actuelles. De par le passé, les arbres ont déjà fait face à des changements de leur habitat. Quelles en ont été les réponses et dans quel contexte ont eu lieu ces changements environnementaux passés ?

Encart I-1 Mécanismes de colonisation d'un nouvel habitat chez les espèces végétales

Une espèce végétale doit remplir deux conditions *sine qua non* pour coloniser un nouvel environnement : (i) être capable de se déplacer vers de nouveaux habitats et (ii) établir des populations viables dès son arrivée (Lomolino *et al.* 2010, Hampe 2011).

(i) La dispersion de diaspores (graines, spores, fruits ou autres propagules) permet aux plantes de s'éloigner de leur plants parents et par conséquent de voyager vers de nouveaux milieux. Contrairement aux animaux dont la dispersion est active, cette dispersion se produit de manière passive (Lomolino *et al.* 2010) et est rendue possible grâce au vent (espèces anémochores), aux animaux (espèces zoochores) ou encore à l'eau (espèces hydrochores).

(ii) L'établissement de populations viables sous entend l'implication de différents processus : la survie des graines dispersées dans un nouvel environnement abiotique et biotique (Nathan 2006, Hampe 2011), leur germination, la survie et la croissance des semis aboutissant à des arbres adultes capable de se reproduire (Clark *et al.* 1999), une reproduction suffisante des individus de la population nouvellement installée lui permettant une croissance positive (Gaston 2009). Le succès de ces différents processus dépend donc de l'histoire de vie de l'espèce concernée incluant notamment sa durée de vie, l'âge de sa maturité sexuelle ou son taux de fécondité (Aitken *et al.* 2008, Hampe 2011, Nathan *et al.* 2011).

I-1.1 Une fenêtre sur le passé pour anticiper le futur

De nombreuses études paléo-écologiques ont mis en évidence les déplacements passés d'aire de répartition des arbres liés au cycle des glaciation-déglaciation du Pléistocène (2,6 millions d'années – 10 000 ans BP¹) (Birks 1989, Davis et Shaw 2001, Brewer *et al.* 2002, Petit *et al.* 2002a, Petit *et al.* 2002b, Magri *et al.* 2006). L'aire de répartition actuelle de nombreuses espèces d'arbres est la conséquence à long terme de ces migrations post-glaciaires à partir de petites zones géographiques appelées « refuges » au sein desquelles des populations d'arbres persistaient durant les glaciations grâce à des conditions microclimatiques plus favorables (Stewart et Lister 2001, Petit *et al.* 2002a, Lopez de Heredia *et al.* 2007). L'étude de données palynologiques (cartes d'isochrones²) (Figure I-1a, b) ainsi que l'analyse de l'ADN mitochondrial ou chloroplastique³ de différentes populations réparties sur l'aire de répartition d'une espèce (Figure I-1c) constituent des approches complémentaires permettant de retracer les différentes voies de migration qu'ont empruntées les espèces d'arbres au cours de leur histoire (Petit *et al.* 2002b, Magri *et al.* 2006).

Prenons l'exemple de la recolonisation du genre *Quercus* en Europe après la dernière glaciation du Würm (115 000 – 10 000 ans BP) qui a fait l'objet de nombreuses études basées sur des données palynologiques et/ou génétiques (Brewer *et al.* 2002, Petit *et al.* 2002a, Petit *et al.* 2002b). Cette dernière s'est déroulée en deux temps de par les oscillations du climat. Lors de la fin de la période glaciaire du Würm, plus précisément entre 13 000 et 11 000 ans BP, les populations de *Quercus* spp. subsistant au sein de trois refuges principaux situés au sein de la Péninsule ibérique, de l'Italie et des Balkans ont migré jusqu'à des zones montagneuses situées plus au nord (Pyrénées, Alpes, Carpates) suite à un rapide réchauffement du climat. Ces montagnes ont servi de refuges secondaires ou temporaires aux chênes lors de courtes périodes plus froides marquées par la diminution des précipitations à la fin du Pléistocène (Figure I-1a, b, Figure I-2). Un taux de précipitations plus élevé dû à l'effet orographique a probablement permis la survie de petites populations d'arbres (Brewer *et al.* 2002).

¹ BP : « before present » ou « avant le présent » en français est utilisé pour compter des âges dans le passé à partir de l'année 1950. Cette mention s'applique généralement à des âges établis par des méthodes de datation absolue comme le carbone 14.

² Les isochrones lient tous les sites au sein desquels des événements similaires déterminés sur un diagramme pollinique se sont déroulées au même moment (Birks 1989). Dans ce propos, les isochrones représentent sur une seule carte les variations temporelles et spatiales des premières arrivées de pollen de *Quercus* spp. au sein de l'Europe.

³ Le génome des mitochondries et des chloroplastes est hérité de la mère d'où leur utilité dans la compréhension de l'histoire des espèces d'arbres.

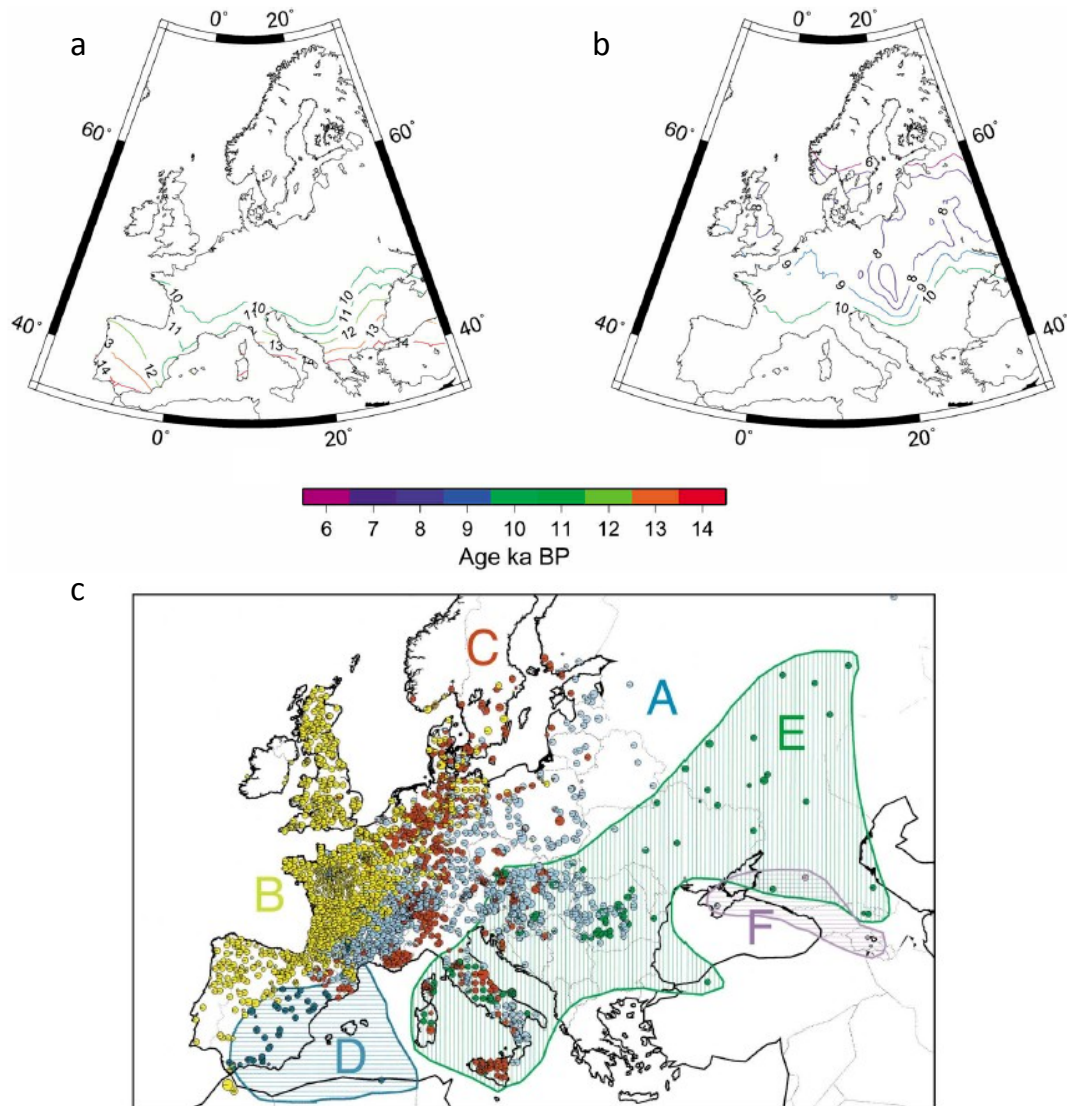


Figure I-1 Cartes illustrant deux méthodes complémentaires (basées sur (a) des données palynologiques ou (b) des marqueurs moléculaires) pour retracer les voies de migration de *Quercus* spp. après la dernière glaciation du Würm. Cartes représentant les dates de la première arrivée du genre *Quercus* établie grâce à l'analyse de diagramme pollinique (isochrones) (a) pendant la fin de la dernière période glaciaire (15-10 ka BP) et (b) pendant l'Holocène (10 ka BP jusqu'à aujourd'hui). Source : Brewer *et al.* (2002). (c) Cartes de six lignées (A-F) d'ADN chloroplastique de *Quercus* spp. en Europe avec l'indication de la limite de leur distribution pour trois d'entre eux. Source : Petit *et al.* (2002b).

Après 10 000 ans BP, au début de l'Holocène (10 000 ans BP jusqu'à aujourd'hui), une seconde phase de recolonisation a eu lieu, *Quercus* spp. s'étendant rapidement vers le nord-ouest et plus lentement vers le nord-est gêné dans son expansion par des barrières physiques comme des massifs montagneux (Figure I-1b) (Brewer *et al.* 2002, Petit *et al.* 2002a). Il atteint le sud de l'Angleterre vers 9 500 ans BP et atteint son expansion maximale au nord vers 6 000 BP en formant notamment de grandes forêts au nord de l'Ecosse (Figure I-1, Figure I-2) (Birks 1989, Brewer *et al.* 2002, Petit *et al.* 2002a). Cette deuxième phase de

colonisation serait liée à un climat favorable aux espèces caduques comme *Quercus* spp. mais serait également fortement contrôlée par la compétition entre espèces, la topographie ainsi que les facteurs édaphiques expliquant une vitesse d'expansion plus faible que lors de la recolonisation à la fin de la période glaciaire du Würm (Brewer *et al.* 2002).

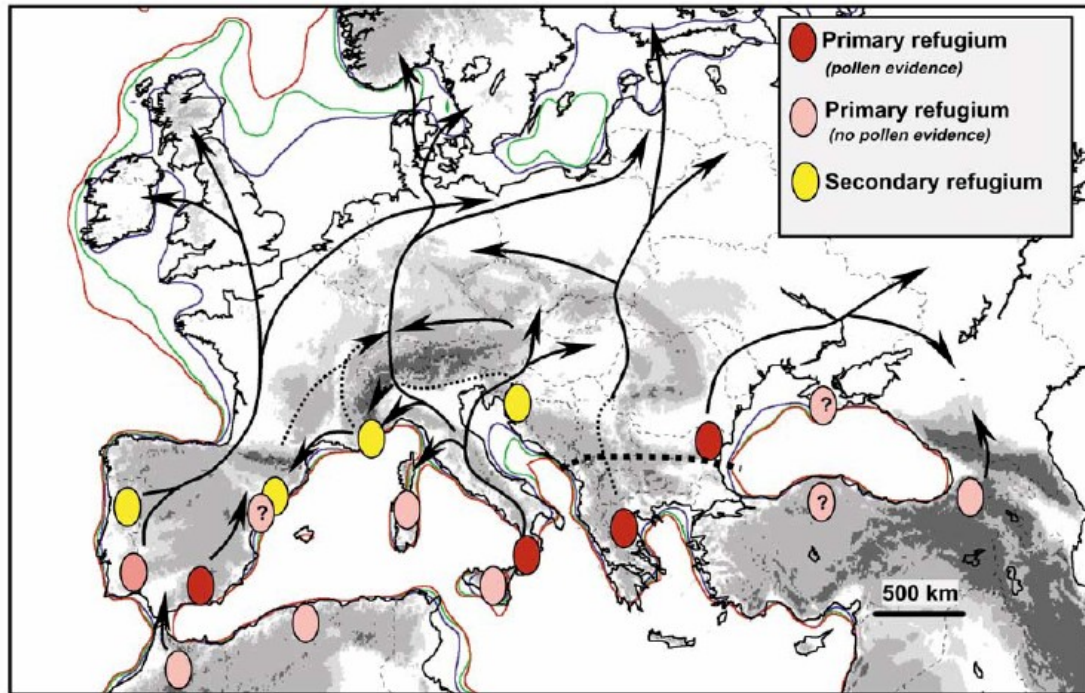


Figure I-2 Répartition schématique des refuges primaires et secondaires de *Quercus* spp. et migrations post-glaciaires. Les niveaux antérieurs de la mer sont indiqués par les lignes de couleur à 21 ka BP, 15 ka BP et 12 ka BP. Source : Petit *et al.* (2002a).

L'aire de répartition des arbres a donc évolué suite aux changements climatiques passés. Cependant, à l'heure actuelle, le contexte dans lequel les arbres font face à ces changements est très différent. Le changement du bioclimat des espèces d'arbres n'est pas le seul facteur impliqué dans la modification de leur habitat actuel. Les surfaces nues ou occupées par des systèmes herbacés qu'ont colonisées les espèces du genre *Quercus* spp. après la dernière glaciation sont aujourd'hui recouvertes par une multitude d'écosystèmes différents, des forêts aux surfaces agricoles en passant par les zones urbaines fragmentant ainsi et appauvrissant souvent leur habitat (Davis et Shaw 2001, Travis 2003, Aitken *et al.* 2008). Les interactions biotiques, les possibilités de dispersion et d'établissement des arbres ne sont donc en aucune mesure comparables avec celles ayant existé de par le passé. Dans quel contexte écologique précisément, les arbres font-ils face aux changements de leur bioclimat ?

I-1.2 Facteurs anthropiques influençant l'aire de répartition des arbres

Les filtres biogéographiques impliqués dans la répartition des espèces (Encart I-2) évoluent constamment et sont influencés par l'Homme (Lambers *et al.* 2000) qui, à travers le développement de l'agriculture, l'industrie, le commerce international, la pêche, etc. bouleverse les cycles biogéochimiques terrestres, le climat, la biodiversité et modifie l'usage des terres entre autres (Figure I-3) (Vitousek *et al.* 1997, Rockstrom *et al.* 2009). L'expression « changements globaux » désigne toutes ces modifications de notre environnement. Ces changements sont d'une telle ampleur que l'Anthropocène peut être définie comme une nouvelle ère ayant débuté vers 1800, au moment de la Révolution industrielle et au sein de laquelle les actions de l'Homme constituent le premier moteur des changements globaux (Rockstrom *et al.* 2009). L'Homme exerce donc une influence directe sur la distribution des végétaux à travers la fragmentation de leur habitat, l'utilisation des sols, la modification des interactions biotiques mais également de manière indirecte par le changement climatique. Ce dernier ainsi que l'usage des terres forment à eux deux un « cocktail anthropique mortel » pour les espèces d'après l'expression de Travis (2003).

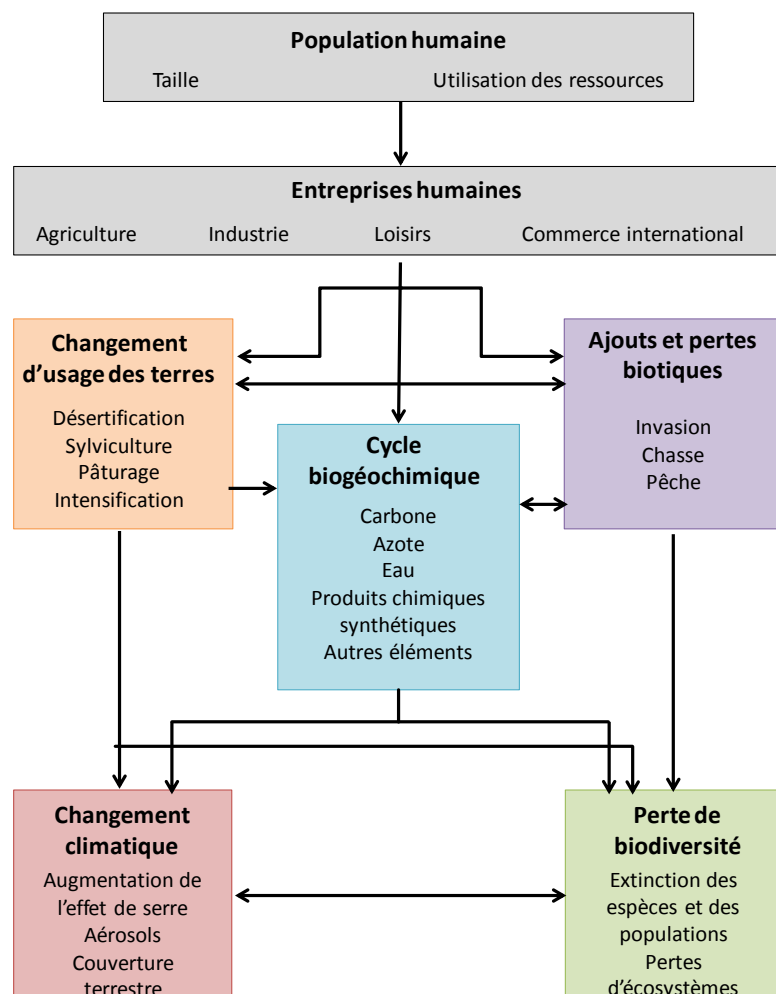


Figure I-3 Schéma conceptuel décrivant les conséquences directes et indirectes des actions humaines sur la Terre. *Source : Vitousek et al. (1997).*

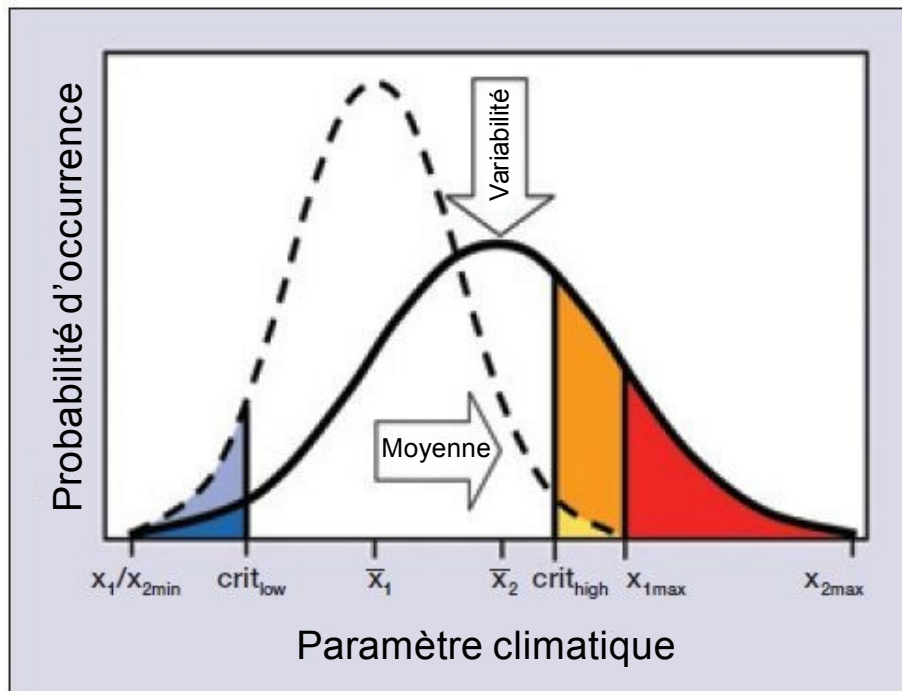


Figure I-4 Changements attendus de la probabilité d'occurrence d'événements climatiques extrêmes pour un paramètre climatique donné (e.g. précipitation, température). En passant du scénario A (ligne en pointillé, aujourd'hui) au scénario B (ligne pleine, année 2050), la valeur moyenne passant de x_1 à x_2 et la variabilité totale (écart-type ou largeur de la courbe) augmentent. La probabilité des situations excédant un seuil critique ($crit_{low}$ et $crit_{high}$) change fortement ; par exemple, la probabilité des situations excédant $crit_{high}$ est représentée par l'aire jaune aujourd'hui alors qu'en 2050 elle sera représentée par les aires jaune, orange et rouge. Des événements extrêmes jamais connus (aire rouge) se produiront puisqu'un nouveau maximum est atteint passant de x_{1max} à x_{2max} . D'un autre côté, les minimums actuels deviendront moins probables (passant de l'aire bleu clair à bleu foncé) avec un déplacement progressif des paramètres climatiques. *Source : Jentsch et al. (2007).*

L'augmentation actuelle des températures causée par le réchauffement climatique est très rapide, de l'ordre de $0,74 \pm 0,18^\circ\text{C}$ entre 1906 et 2005 (GIEC 2007). De plus, de nombreuses études prédisent des événements climatiques extrêmes comme les sécheresses, canicules, inondations, etc. de plus en plus intenses et fréquents (Figure I-4) (Meehl et Tebaldi 2004, Schar et al. 2004, Burke et al. 2006, Jentsch et al. 2007). Ainsi, les modèles prédisent le doublement du nombre de sécheresses extrêmes au cours du siècle prochain ainsi qu'une augmentation significative de leur durée (Burke et al. 2006). Le changement d'usage des terres, quant à lui, implique une perte d'habitat pour les arbres, quand des terres sont transformées en surfaces agricoles ou urbaines, ce qui représente 39 à 50% des terres à la surface de notre planète (Vitousek et al. 1997).

Encart I-2 Facteurs influençant l'aire de répartition des espèces végétales

La présence d'une espèce végétale dans un lieu donné est conditionnée par de nombreux facteurs organisés en une série de trois filtres agissant à des échelles et sur des mécanismes de colonisation différents (Figure I-5).

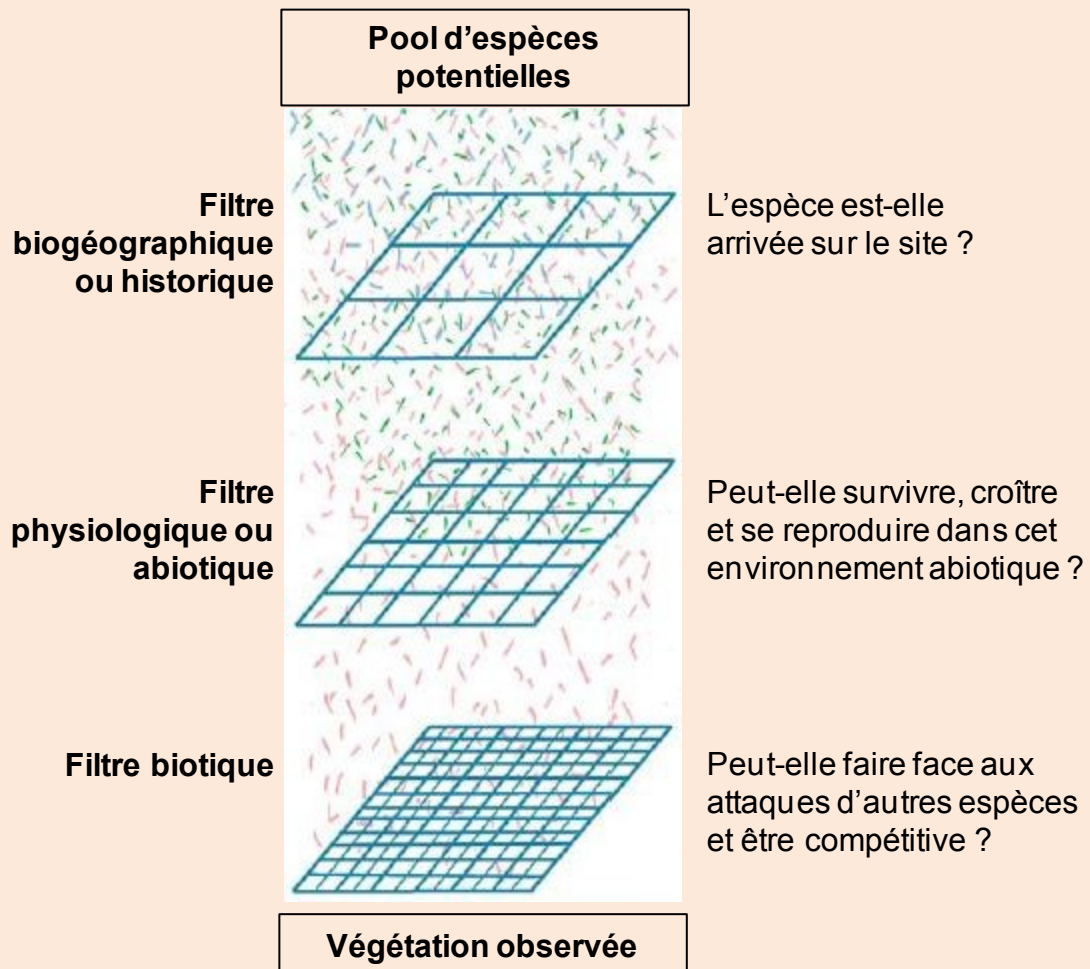


Figure I-5 Filtres historique, physiologique et biotique déterminant la composition de la végétation dans un site donné. *Source : Lambers et al. (2000).*

Le filtre historique ou biogéographique s'applique à l'échelle de la planète et pose la question de l'arrivée de cette espèce dans un site donné (Lambers *et al.* 2000). Les barrières physiques comme les montagnes, océans, lacs, rivières, déserts, etc. ou les événements géologiques (glaciations, éruptions volcaniques,...) représentent autant d'obstacles naturels à la dispersion des diaspores (Gaston 2003). Ce filtre dépend donc de processus fortement stochastiques.

Les filtres suivants dépendent de processus plus déterministes et agissent sur la réussite ou non de l'établissement de l'espèce dans son nouvel habitat. Cet habitat est

caractérisé par une combinaison de différents facteurs abiotiques (climatiques, topographiques, pédologiques,...) qui lui est propre. Les facteurs climatiques dont la température, les précipitations ou encore la force du vent sont, sans nul doute, les premiers impliqués dans le contrôle de la distribution des espèces terrestres (Gaston 2003, Parmesan 2006, Lomolino *et al.* 2010) incluant les espèces végétales (Woodward 1987, Stephenson 1990, Walther *et al.* 2005). Leur rôle dans la limitation des aires de répartition est depuis longtemps étudié (e.g. (Merriam 1894, Grinnell 1917, Hutchinson 1918) et de nombreuses coïncidences entre les limites de distributions d'espèces et des combinaisons de facteurs climatiques ont été mises en évidence (Iversen 1944, Gaston 2003, Walther *et al.* 2005, Danby et Hik 2007, Devi *et al.* 2008). La pédologie ainsi que de nombreux autres facteurs liés à l'habitat abiotique de l'espèce comme l'hydromorphologie revêt également une grande importance dans la répartition des espèces végétales. (Bertrand *et al.* 2012, Shankman *et al.* 2012). Ainsi, le filtre physiologique ou abiotique élimine les espèces présentes sur le site ne possédant pas les traits physiologiques nécessaires à leur survie, leur croissance ou à leur reproduction dans cet environnement abiotique (Lambers *et al.* 2000). Enfin, la distribution des plantes est également limitée par les interactions biotiques comprenant notamment la prédation, la présence de pathogènes, le parasitisme, la mychorization ou encore la compétition pour des ressources ou de l'espace. Ces facteurs forment le filtre biotique. Ces trois filtres déterminent ainsi la distribution observée des espèces.

I-2 LES ARBRES POURRONT-ILS FAIRE FACE A DES CHANGEMENTS GLOBAUX RAPIDES ?

Les arbres disposent de deux options pour faire face à la rapidité des changements globaux actuels : la migration vers des conditions environnementales et notamment climatiques plus favorables et/ou l'adaptation à un nouvel environnement. Si ces deux options sont vouées à l'échec, l'extirpation⁴ voire l'extinction constitue la troisième réponse des espèces d'arbres face aux changements globaux (Davis et Shaw 2001, Aitken *et al.* 2008, Maggini *et al.* 2011). La migration et l'adaptation s'intègrent dans des dimensions différentes. L'espèce répond à un changement de son habitat en modifiant sa répartition (dimension spatiale) dans le cas de la migration. L'adaptation a lieu à des dimensions

⁴ L'extirpation d'une espèce est définie comme l'extinction locale de populations de cette espèce en un lieu donné. Lorsque l'extirpation est généralisable à toute l'aire de répartition d'une espèce, nous assistons alors à son extinction.

différentes, l'espèce peut adapter son phénotype⁵ à de nouvelles conditions environnementales avec, d'une part, l'apparition de nouveaux traits adaptés à la sécheresse par exemple (dimension environnementale) ou en retardant ou avançant certains événements de phénologie⁶ comme son débourrement, sa floraison ou encore sa fructification (dimension temporelle) (Figure I-6) (Maggini *et al.* 2011).

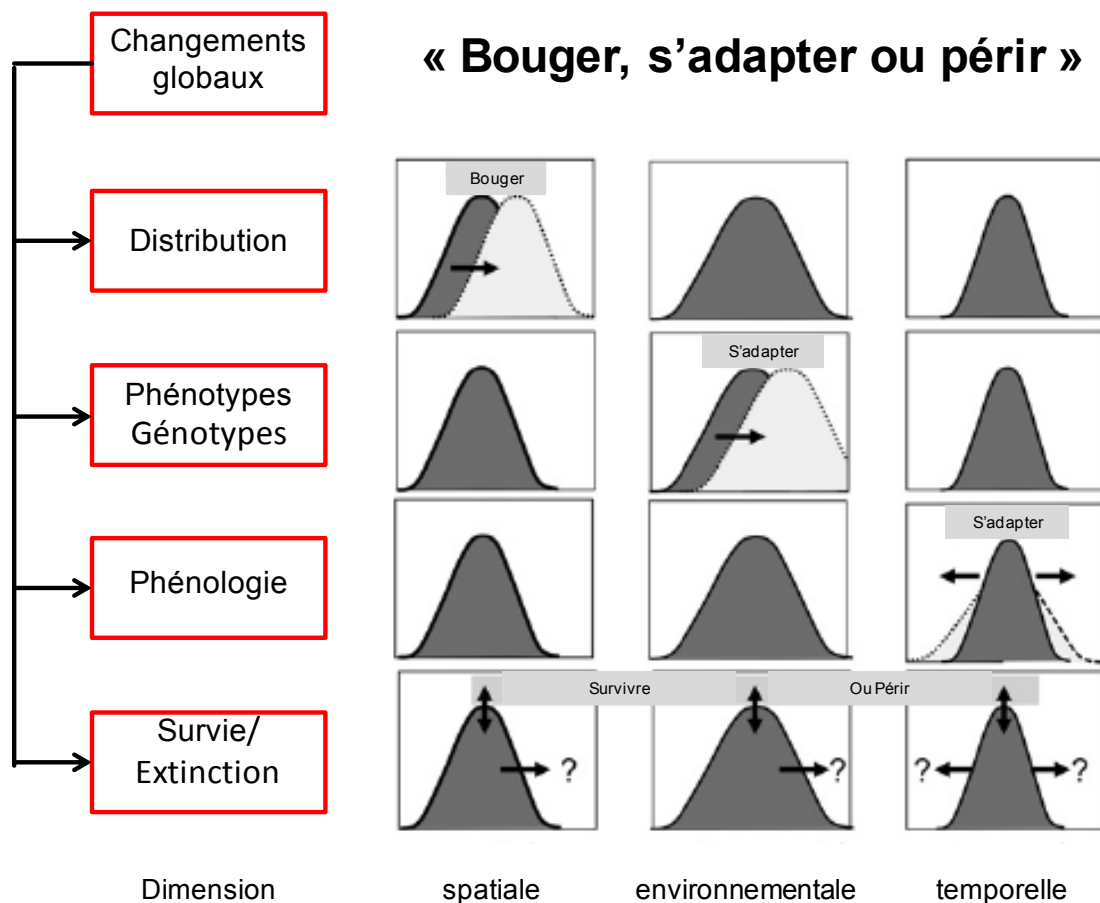


Figure I-6 « Bouger, s'adapter ou périr ». Les espèces répondent aux changements globaux en déplaçant leur répartition géographique (dimension spatiale) ou en adaptant son phénotype à de nouvelles conditions environnementales ou en décalant temporellement des événements de phénologie comme le débournement, la fructification, etc. Les populations incapables de s'adapter vers l'une de ces trois dimensions ou de s'adapter assez vite risquent de s'extirper et de voir leur espèce s'éteindre à terme. *Source : Maggini et al. (2011).*

Avant d'appréhender ces différentes réponses à l'échelle de l'aire de répartition, intéressons nous à la notion d'aire de répartition d'une espèce. Elle est formée d'une zone

⁵ Le phénotype d'un individu est défini comme la somme de ses caractères observables (morphologiques, physiologiques, reproductrices, phénologiques, etc.).

⁶ La phénologie est l'étude d'événements biologiques périodiques. Chez les arbres, il peut s'agir du débournement des feuilles, de la floraison, de la sénescence foliaire entre autres.

de distribution continue bornée par des zones périphériques souvent marginales de par des conditions environnementales stressantes, spatialement diverses, temporellement instables et dans tous les cas très différentes de celles existant au cœur d'aire de répartition (Gaston 2003, Hardie et Hutchings 2010). Ces zones constituant les limites de l'aire de répartition de l'espèce sont fortement mobiles, se déplacent constamment vers le nord ou le sud, les hautes ou basses altitudes (Brown *et al.* 1996, Davis et Shaw 2001, Gaston 2003, Sexton *et al.* 2009). Malgré le rôle de multiples facteurs dans le contrôle de la position de ces limites, il est possible d'en distinguer certains d'entre eux de par l'influence importante qu'il exerce au sein des limites des basses et hautes latitudes et altitudes.

Les marges froides -limites de hautes latitudes et altitudes- sont appelées bord d'attaque (Figure I-7) car elles constituent un front de colonisation et sont majoritairement contrôlées par les températures froides (MacArthur 1972, Hewitt 2000, Hampe et Petit 2005). Walther *et al.* (2005) a montré que la distribution passée et présente du Houx (*Ilex aquifolium*) en limite Nord de son aire de répartition est fortement corrélée à l'isocline 0°C au mois de janvier. Les conditions climatiques et plus particulièrement l'occurrence d'évènements climatiques extrêmes influencent la survie des individus présents à ces marges. Outre la survie, le froid empêche le plus souvent la réalisation du cycle de vie complet de l'espèce et plus particulièrement lors de la reproduction (Gaston 2003). Ainsi, Morin *et al.* (2007) ont montré que ces marges froides seraient limitées par le nombre de degrés-jour⁷ pour la floraison et la maturation des fruits chez les arbres tempérés. Pigott and Huntley (1981), quant à eux, ont mis en évidence que la température minimale nécessaire à une croissance assez rapide du tube pollinique du Tilleul (*Tilia cordata*) pour permettre la réalisation de la fertilisation n'est généralement pas atteinte en limite Nord de son aire de répartition.

Les populations existant au sein de marges chaudes, c'est-à-dire aux limites de basses latitudes et altitudes, sont nommées bord de fuite⁸ de par leur érosion progressive lors de changements climatiques (Hampe et Petit 2005, Jump *et al.* 2009). Les interactions biotiques sont souvent considérées comme étant les facteurs principaux contrôlant la position du bord de fuite des espèces (MacArthur 1972, Brown *et al.* 1996). Cependant, à l'échelle de la répartition des espèces d'arbres (*i.e.* continentale), le climat et plus

⁷ Le nombre de degrés-jour représente la somme des écarts à 0°C des températures positives d'une journée du début du mois d'avril à la fin du mois d'août dans cette étude.

⁸ Il est intéressant de noter que ces expressions imagées de bord d'attaque (« leading edge ») et bord de fuite (« rear edge ») ont pour origine des termes techniques d'aviation retranscrivant les réponses des espèces aux conditions singulières des limites d'aire de répartition par analogie à la réponse de l'air au contact d'une aile d'avion : le bord d'attaque forme la première partie de l'aile en contact avec l'air avant sa séparation en deux écoulements au dessus et au dessous de celle-ci tandis que le bord de fuite est la partie arrière de l'aile où se rejoignent les deux écoulements d'air en une trainée aérodynamique.

particulièrement la disponibilité en eau seraient impliqués dans la position de la limite Sud (Figure I-7) (Castro *et al.* 2004, Hampe et Petit 2005, Jump et Penuelas 2005, Morin *et al.* 2007) tandis que les interactions biotiques joueraient également un rôle non négligeable mais à une échelle régionale ou locale (Morin *et al.* 2007). La sécheresse influe sur la croissance des arbres ainsi que leur reproduction et l'établissement des semis. Ainsi, Macias *et al.* (2006) ont mis en évidence une augmentation de l'impact du stress hydrique sur la diminution de la croissance radiale des populations de Sapin pectiné (*Abies alba*) situées en marges chaudes d'aire de répartition lors de la seconde moitié du XX^{ème} siècle. Les populations d'arbres situées au sein des marges chaudes de leur aire de répartition présentent souvent des problèmes de régénération causés par des sécheresses estivales. Selon les espèces concernées, la viabilité et la production de graines produites (e.g Garcia *et al.* 1999, Hampe 2005) ainsi que la survie des semis (Castro *et al.* 2004) sont impliqués dans l'échec de la régénération de ces populations. Par exemple, Castro *et al.* (2004) ont mis en évidence que la sécheresse était responsable de 50 à 75% de la mortalité des semis de populations marginales de Pin sylvestre (*Pinus sylvestris*) situées au Sud de l'Espagne.

Les populations vivant à ces limites chaudes et froides jouent un rôle primordial dans la migration et l'adaptation des espèces face aux changements globaux. Dans la suite de ce propos, nous nous focaliserons sur les arbres vivant au sein de l'hémisphère Nord. Ainsi, les limites de hautes et basses latitudes seront respectivement appelées limite Nord et Sud.

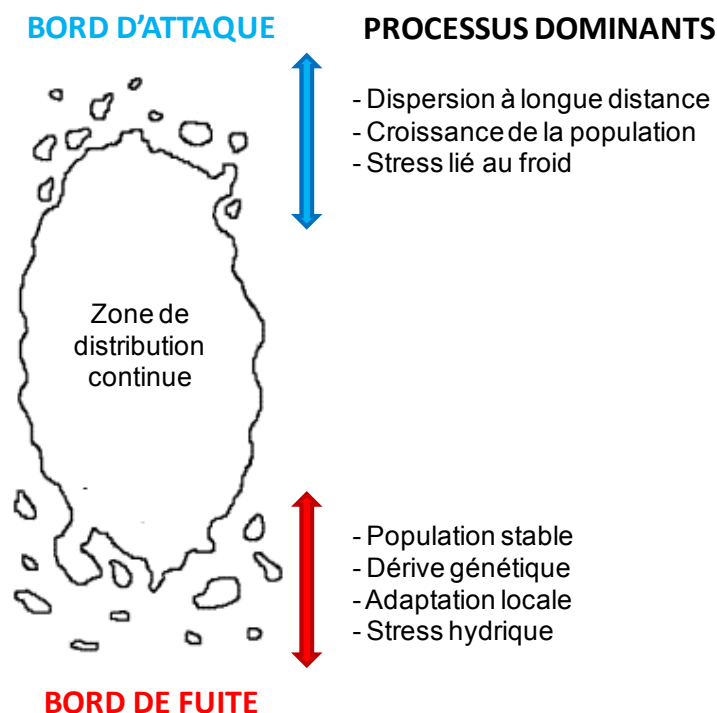


Figure I-7 Représentation schématique d'une aire de répartition et processus dominant au bord d'attaque et bord de fuite. *Source : Hampe et Petit (2005).*

I-2.1 La migration : survivre en suivant le déplacement de son bioclimat

Depuis les dernières décennies, il est communément admis que les populations des marges froides participent majoritairement à la colonisation de nouveaux habitats (Figure I-7) (Hewitt 2000, Petit *et al.* 2002a, Hampe et Petit 2005, Thuiller *et al.* 2008). La vitesse de colonisation passée de populations d'arbres en bord d'attaque a été estimée entre 100 et 1 500 mètres par an grâce à des études palynologiques (Davis et Shaw 2001, Pearson 2006). Ces vitesses apparaissent comme très élevées au regard de nos connaissances sur la démographie et les capacités de dispersion des arbres (Clark *et al.* 1998, Pearson 2006). Cette invraisemblance appelée le « paradoxe de Reid sur la migration rapide des plantes » fut formulée la première fois par Clement Reid lors de son étude de la recolonisation postglaciaire des arbres en grande Bretagne⁹ (Reid 1899).

Deux hypothèses sont aujourd'hui avancées pour expliquer ce paradoxe : (i) la localisation de refuges à de plus hautes latitudes et (ii) les événements de dispersion à longue distance.

(i) La première a été montrée grâce à différents travaux se basant sur des données moléculaires et des macrofossiles : des refuges contenant des populations d'espèces d'arbres de faibles densités à des latitudes élevées auraient existé en concomitance des refuges localisés plus au sud (Stewart et Lister 2001, McLachlan *et al.* 2005, Petit *et al.* 2008) diminuant ainsi la vitesse réelle de migration des arbres (inférieure à 100 mètres par an, (McLachlan *et al.* 2005, Petit *et al.* 2008) mais gonflant la vitesse estimée par les méthodes palynologiques.

(ii) Malgré la dispersion passive des arbres (Davis et Shaw 2001, Nathan 2006, Lomolino *et al.* 2010), la possibilité d'événements de migration à longue distance (« jump dispersal ») peuvent également expliquer ces vitesses de migration élevées (LeCorre *et al.* 1997, Clark *et al.* 1998, Nathan 2006). Ces derniers résultent d'une dispersion non gaussienne des graines mais d'une dispersion suivant une loi leptokurtique (Figure I-8) : la probabilité de dispersion à courtes distances est élevée tandis que les événements de dispersion à longue distance sont rares et fortement stochastiques mais possèdent tout de

⁹ « The oak, to gain its present most northerly position in North Britain after being driven out by the cold probably had to travel fully six hundred miles, and this without external aid would take something like a million year. (Reid 1899)

même une probabilité non négligeable¹⁰ (Kot *et al.* 1996, Clark *et al.* 1998, Clark *et al.* 2001, Higgins *et al.* 2003, Nathan 2006). Par exemple, dans le cas des chênes, il a été montré que de nombreux glands tombent près de leurs parents mais que, quelques autres sont transportés à plusieurs centaines de mètres de leurs géniteurs grâce aux geais (*Garrulus glandarius*) (Figure I-8) (Clark *et al.* 2001).

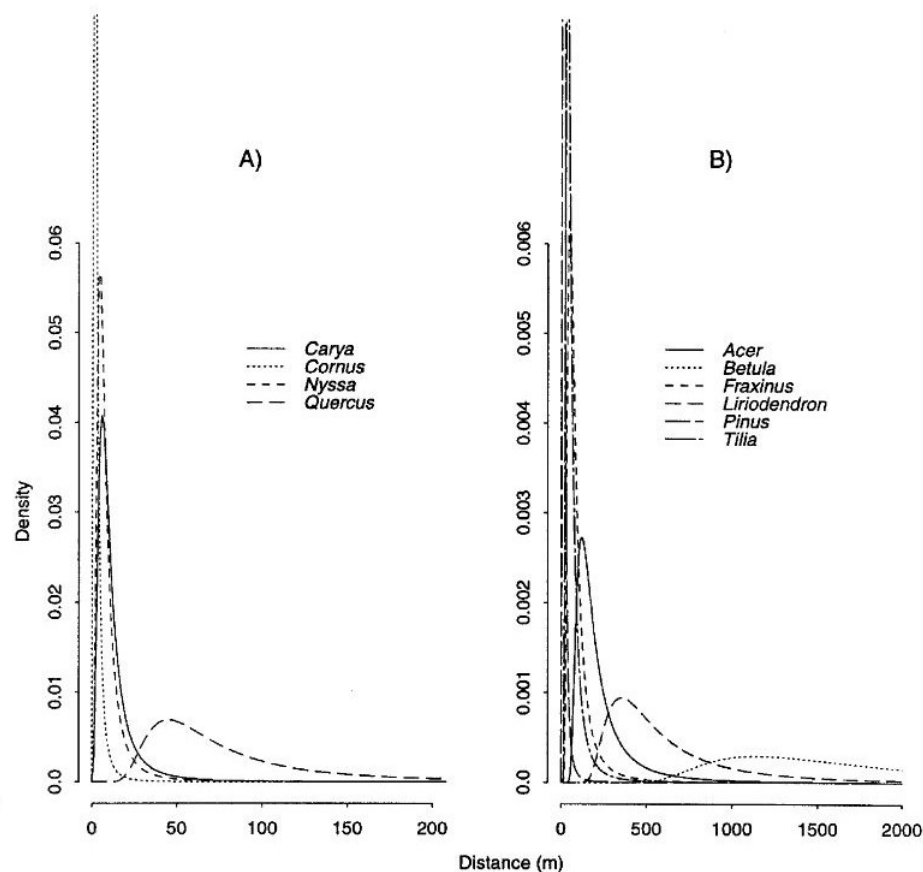


Figure I-8 Distributions de densité de graines en fonction de la distance à la source pour des espèces zoochores (A) et anémochores (B) déterminées à partir de modèles de type leptokurtique. *Source : Clark et al. (2001).*

Les capacités de dispersion des arbres mais aussi l'établissement des populations pionnières jouent un rôle primordial dans le déplacement de leur bord d'attaque et ainsi de leur aire de répartition en réponse aux changements climatiques (Gaston 2003, Aitken *et al.* 2008, Hampe 2011). Le nombre de facteurs impliqués dans la direction et la vitesse de déplacement des aires de répartition est élevé d'où la difficulté de prédire les réponses des arbres face aux changements globaux. Néanmoins, la modélisation est un outil couramment

¹⁰ En effet, même si ces événements de dispersion à longue distance aboutissant au recrutement d'un individu viable dans un nouvel habitat sont rares et se raréfient d'autant plus avec la distance, la rareté de cet événement n'implique pas son absence d'importance (Nathan 2006).

utilisé pour prévoir l'évolution des aires de répartition des arbres. Malgré la multitude de modèles existant basés sur des théories et hypothèses différentes, il est toutefois possible de les classer en deux grands types de modèles (Thuiller *et al.* 2008) : les modèles d'enveloppe bioclimatique (« niche-based model ») et les modèles basés sur des processus écologiques (« process-based model »).

Les premiers sont des modèles empiriques, basés sur le concept d'enveloppe bioclimatique, et établissent ainsi une relation statistique entre des observations de terrain (présence, présence/absence, abondance, etc. de l'espèce) et des variables climatiques prédictives (Chuine *et al.* 2004, Guisan et Thuiller 2005). L'hypothèse sous-jacente à ces modèles est que le climat détermine la répartition des plantes à large échelle (Woodward 1987, Sykes *et al.* 1996). Thuiller *et al.* (2003, 2005) ont développé un modèle bioclimatique nommé BIOMOD grâce auquel ils ont montré que plus de la moitié de 1350 plantes européennes pourraient devenir vulnérables ou menacées en 2080 d'après les critères de la liste rouge de l'IUCN¹¹. Les auteurs de ces études mettent également en évidence que certaines régions devraient faire face à une perte plus conséquente de biodiversité que d'autres. En effet, peu d'extirpation d'espèces sont attendues au sein des régions boréales mais ces régions seraient colonisées, au contraire, par de nouvelles espèces. A l'opposé, les territoires formant une transition entre les régions Eurosibérienne et Méditerranéenne risquent de voir de nombreuses espèces s'extirper. Ainsi, une majorité d'espèces comme le Chêne sessile (*Quercus petraea*) verraient leur bioclimat se déplacer vers le Nord ayant pour conséquence l'apparition de nouveaux habitats présentant un environnement favorable au Nord et une perte d'habitat au Sud de leur aire de répartition (Figure I-9).

Les modèles basés sur des processus écologiques, quant à eux, simulent des processus écologiques en réponse aux changements environnementaux *via* des équations mathématiques. Ils se fondent donc sur une approche réductionniste et mécanistique et nécessitent une bonne connaissance des processus décrits dans le modèle ; ces derniers étant acquis par résultats d'expériences (Chuine *et al.* 2004). STASH et CASTANEA, par exemple, sont tous les deux axés sur le processus de croissance. STASH est un modèle de croissance simple basé sur des indices de températures et de sécheresses (Cheaib *et al.* 2012). CASTANEA, quant à lui, modélise la répartition des espèces *via* la simulation des flux de carbone, d'énergie et d'eau et de la croissance des forêts (Dufrene *et al.* 2005). PHENOFIT, même s'il se base sur la probabilité de survie et de reproduction de l'espèce face aux différentes conditions climatiques et non sur un processus en tant que tel, peut également être considéré comme appartenant à cette catégorie de modèles. Il se base sur le

¹¹ IUCN : Union Internationale de la Conservation de la Nature

principe que l'adaptation des espèces d'arbres aux conditions environnementales dépend fortement de la synchronisation du temps de développement –donc de la phénologie¹²– de l'espèce aux variations climatiques saisonnières (Morin *et al.* 2008). Grâce à l'utilisation de ce modèle, Morin *et al.* (2008) ont simulé la distribution de 16 espèces d'arbres vivant en Amérique du Nord durant le XXI^{ème} siècle et ont montré une perte d'habitat au Sud d'aire de répartition ainsi qu'une colonisation vers le Nord pour de nombreuses espèces.

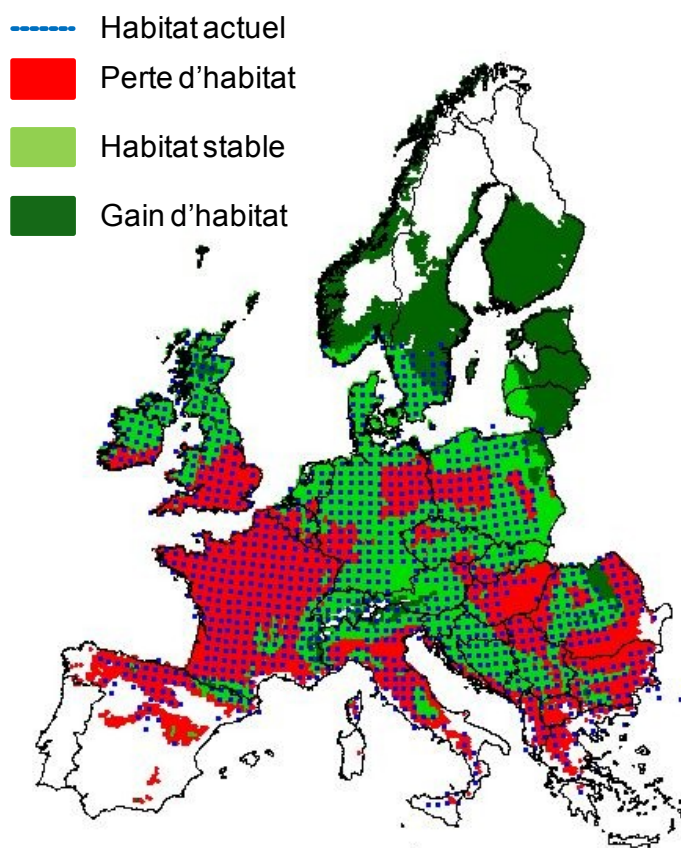


Figure I-9 Modélisation de l'enveloppe bioclimatique du Chêne sessile (*Quercus petraea*) en 2080 grâce au modèle BIOMOD. Source : Thuiller *et al.* (2003 2005).

La migration des espèces vers le nord de leur aire de répartition reflète le patron général suggéré par plus de la moitié des modèles quel que soit leur type (Box *et al.* 1999, Lassiter *et al.* 2000, Iverson et Prasad 2001, Shafer *et al.* 2001, Bakkenes *et al.* 2002, Malcolm *et al.* 2002, Thuiller *et al.* 2005, Benito Garzon *et al.* 2008, Iverson *et al.* 2008, Morin *et al.* 2008) comme illustré sur la Figure I-9. Cependant, les résultats des modèles sont variables quant à la direction et la vitesse du déplacement des espèces et peuvent être en

¹² Dans le cas de ce modèle, il s'agit plus précisément de l'étude des phénophases suivantes : débourrement, floraison, fructification et sénescence des feuilles.

total contradiction dans le cas de certaines espèces (e.g le Hêtre commun (*Fagus sylvatica*), Figure I-10) (Cheaib *et al.* 2012). Les modèles d'enveloppe bioclimatique tendent à prédire de plus forts taux d'extirpation et de migration que les modèles basés sur des processus écologiques (Cheaib *et al.* 2012) avec notamment des vitesses de déplacement du bioclimat prédites supérieures à 1 000 mètres par an et pouvant atteindre 12 000 mètres par an (Malcolm *et al.* 2002, Kaplan et New 2006). Cette diversité de réponses est notamment liée à l'importance du rôle des variables climatiques dans le contrôle des limites d'aire de répartition. Par exemple, l'augmentation du CO₂ n'a que peu d'influence sur la répartition de l'espèce lorsque le rôle d'une variable climatique comme la tolérance au froid est important. Dans ce cas, les limites d'aire de répartition prédites grâce à des modèles d'enveloppe bioclimatique sont les plus proches de la réalité. A l'opposé si les limites sont plus contrôlées par la croissance et la productivité de l'espèce, le CO₂ peut également jouer un rôle prépondérant d'où les différences entre les modèles bioclimatiques et ceux basés sur des processus écologiques (Figure I-10) (Cheaib *et al.* 2012). Enfin, la simulation d'aire de répartition d'espèces d'arbres gérées par l'homme pose également problème. De par leur principe étant basé sur l'établissement de relations statistiques entre la présence de l'espèce et les variables climatiques, les modèles bioclimatiques prennent implicitement en compte la gestion de l'espèce, alors que ce n'est pas le cas pour les modèles basés sur des processus écologiques. Les modèles bioclimatiques nous fournissent, par exemple, des prédictions plus proches de la réalité de la répartition actuelle française du Hêtre commun (Figure I-10) (Cheaib *et al.* 2012).

L'utilité de ces différents modèles n'est pas à démontrer. Cependant, gardons à l'esprit que les informations qu'ils nous fournissent résultent de simplifications de la réalité et sont donc à interpréter en connaissance de cause. Par exemple, l'évolution du bioclimat des espèces est trop souvent assimilée à celle de son aire de répartition future lors de l'interprétation de modèles bioclimatiques. De plus, même lorsque ces modèles prennent en compte d'autres facteurs que le climat comme les capacités de dispersion des espèces ou encore le degré de fragmentation de leur habitat, les résultats dépendent de la formalisation des paramètres utilisés dans l'écriture du modèle. Par exemple, la majorité des modèles prenant en compte les capacités de dispersion des espèces classent les plantes en deux catégories n'ayant aucune pertinence dans la réalité : les espèces pouvant migrer à une distance infinie et celles n'ayant aucune capacité de migration (Hampe 2004). Enfin, les modèles font également l'objet d'autres critiques dont font partie les problèmes de calibration et de validation -deux étapes clé dans l'étape de modélisation- pour les modèles bioclimatiques (voir détails dans Hampe 2004, Morin *et al.* 2007).

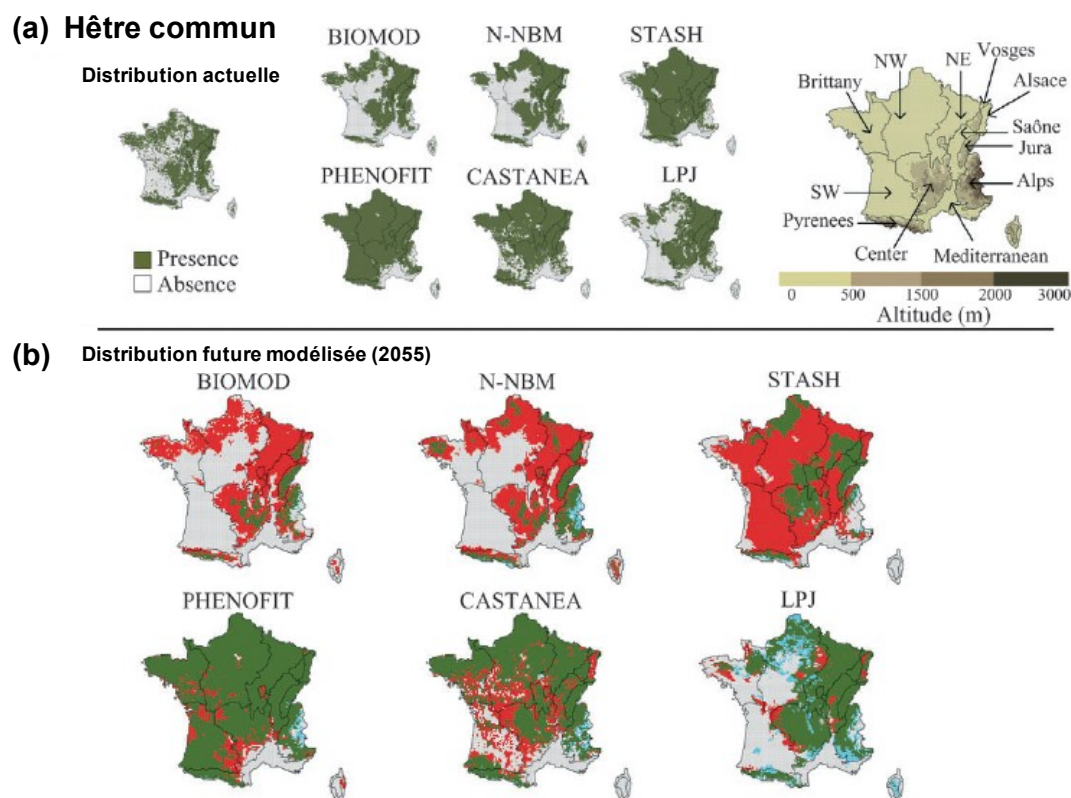


Figure I-10 Modélisation de la répartition française du Hêtre commun : (a) aire de répartition actuelle simulée par les modèles et observée (données de l'Inventaire Forestier National) et (b) changements de répartition du Hêtre en 2055 par rapport à aujourd'hui (Rouge : simulée comme présente sous les conditions climatiques actuelles (CCA) mais absente en 2055 ; bleu : simulée comme absente sous les CCA mais présentes en 2055 ; vert : simulée comme présente sous les CCA et en 2055). *Source : Cheaib et al. (2012).*

Les vitesses de déplacement du bioclimat des arbres déterminées grâce aux modèles bioclimatiques excèdent celles de recolonisation post glaciaire et il est fort probable qu'un décalage temporel ait lieu entre le déplacement du bioclimat des espèces et celui de leurs aires de répartition (Davis 1989, Bertrand *et al.* 2011). Ce décalage temporel conduira probablement à de nouveaux assemblages d'espèces mais aussi à des extirpations voire des extinctions d'espèces tout autour du globe (Bertrand *et al.* 2011, Jump *et al.* 2011). Ainsi qu'en est-il des capacités réelles de migrations des arbres ? Des études basées sur l'analyse de données d'observations de terrain mettent en évidence des déplacements altitudinaux et latitudinaux des marges froides et chaudes ainsi que des positions optimales des espèces d'arbre au sein de leur aire de répartition en réponse aux changements globaux (e.g. Kullman 2002, Penuelas et Boada 2003, Walther *et al.* 2005, Kelly et Goulden 2008, Lenoir *et al.* 2008, Crimmins *et al.* 2011, Zhu *et al.* 2012). La majorité d'entre elles suggèrent un déplacement vers les plus hautes altitudes et/ou vers les pôles mais peu de données de vitesses de migration réelles ont été calculées. De plus, les vitesses de migration réelles

sont généralement calculées le long de gradients altitudinaux. Par exemple, Lenoir *et al.* (2008) et Kelly et Goulden (2008) ont relevé une remontée moyenne de l'altitude optimale de la répartition des espèces étudiées de 29 m (171 plantes forestières) et de 22.7 m (10 espèces dominantes sur 140 plantes) par décennie. De plus, certaines études d'observations font figure d'exceptions comme celle de Crimmins *et al.* (2011) mettant en évidence un déplacement moyen vers les plus basses altitudes de 64 plantes étudiées dans des montagnes californiennes entre 1930 et aujourd'hui. Ainsi, beaucoup de prédictions issues des modèles existent mais peu d'études basées sur des observations vérifient l'adéquation entre les simulations des modèles et les directions et vitesses de migration réelles des espèces d'arbres.

I-2.2 L'adaptation : survivre sous de nouvelles conditions environnementales

L'environnement biotique et abiotique des espèces d'arbres évoluent en réponse aux changements globaux. Ainsi, l'habitat d'une espèce peut évoluer au sein d'un même site et cette dernière devra s'adapter à de nouvelles conditions environnementales. Les capacités adaptatives des arbres dépendent (i) de leur diversité génétique favorisant l'adaptation locale mais également (ii) de leur plasticité phénotypique. Si la diversité génétique ainsi que la plasticité phénotypique sont suffisamment importantes alors les populations d'arbres pourront se maintenir dans le contexte actuel des changements globaux (Davis et Shaw 2001, Hamrick 2004).

(i) La plasticité phénotypique peut être définie comme la variabilité d'un phénotype exprimé par un génotype donné le long d'un gradient environnemental (Pigliucci 2001). Une plante plastique peut avoir l'avantage de s'ajuster aux modifications de son environnement et ainsi voir l'augmentation de sa valeur sélective¹³. Par exemple, Vitasse *et al.* (2010) ont montré que *Q. petraea* et *F. sylvatica* présentaient une plasticité phénotypique élevée de la phénologie foliaire en réponse à une augmentation de température le long d'un gradient altitudinal dans les Pyrénées et en concluent que ces espèces répondront très rapidement aux variations de température avec une augmentation probable de la saison de végétation aux altitudes moyennes à élevées en réponse au réchauffement climatique. La plasticité phénotypique peut également être vue comme un tampon face aux changements globaux et peut assister l'adaptation en agissant comme une sorte de relais au sein de petites populations isolées dont la diversité génétique est faible en attendant l'apport de nouveaux

¹³ La valeur sélective (« fitness ») est un concept désignant le succès d'un génotype et est souvent mesurée par le nombre de descendants viables et fertiles de l'individu porteur du génotype.

gènes (Aitken *et al.* 2008). Cependant, suite à un changement environnemental, la plasticité phénotypique peut également être « maladaptative » si les individus produisent des phénotypes défavorables ou neutres (Ghalambor *et al.* 2007).

(ii) Les populations peuvent également s'adapter en réponse aux changements de leur habitat. Cette adaptation nécessite une diversité génétique suffisante déjà présente au sein de la population ou réalisable grâce aux flux de gènes (Kremer *et al.* 2012). De plus pour que la sélection agisse, la taille efficace¹⁴ de la population doit être suffisamment grande et/ou les flux de gènes doivent être non négligeables pour éviter l'isolement de la population et donc des effets de dérive génétique¹⁵ (Davis et Shaw 2001, Jump et Penuelas 2005, Aitken *et al.* 2008). L'adaptation locale aurait un rôle important à jouer au sein des populations situées en périphérie d'aire de répartition. Cependant, de par la longévité des arbres, il est raisonnable de penser –comme pour la migration- que le taux d'adaptation n'est pas aussi élevé que la variation des variables environnementales de leur habitat.

L'anticipation de l'adaptation est un domaine de recherche en soi, visant à comprendre comment la sélection peut réellement agir compte tenu de l'importance de la dérive génétique ainsi que de l'efficacité et de l'importance des flux de gènes. Dans mes travaux, je ne me suis pas intéressée à ces mécanismes génétiques de l'adaptation.

I-3 L'EXTIRPATION COMME CONSEQUENCE DE L'ECHEC DE L'ADAPTATION DES POPULATIONS D'ARBRES

Dans la littérature scientifique, l'extirpation de populations d'arbres est souvent exposée comme étant la troisième et dernière réponse des espèces face aux changements globaux. Or, il serait plus juste de caractériser l'extirpation comme l'absence ou l'échec des réponses mises en œuvre par les populations d'arbres face aux modifications de leurs habitats car elle résulte de la mortalité d'un grand nombre d'individus. Il est donc crucial de se demander comment la mort survient chez un arbre et quels sont les facteurs impliqués afin de mieux comprendre les mécanismes sous-jacents à ces événements d'extirpation et ainsi d'acquérir les connaissances nécessaires en vue de leurs prédictions.

¹⁴ La taille efficace de la population représente le nombre d'individus reproducteurs au sein de cette population.

¹⁵ La dérive génétique est la fixation de certains allèles en conséquence de l'échantillonnage aléatoire des allèles entre les générations. Ce processus est particulièrement important au sein des populations de petite taille.

I-3.1 La mortalité chez les arbres et les facteurs impliqués

La mortalité chez les arbres est peut-être l'un des processus les moins compris dans la dynamique des forêts. C'est un processus complexe, souvent progressif, faisant intervenir de nombreux facteurs interagissant entre eux (Wang *et al.* 2012). La probabilité de mortalité d'un arbre dépend essentiellement de différents agents ainsi que du statut de l'arbre (âge, taille, stade de développement,...) (Keane *et al.* 2001). Nous aborderons ici rapidement les trois différents types de mortalités utilisés principalement dans des approches expérimentales et de modélisation et classées en fonction de ces différents agents et de l'échelle à laquelle elle se produit : (i) la mortalité intrinsèque se rapporte à l'individu, (ii) la mortalité dépendante de la croissance de l'arbre est un processus se déroulant à l'échelle de la parcelle tandis que (iii) la mortalité exogène s'exprime à l'échelle du paysage (Botkin 1993 in Keane *et al.* 2001, Cailleret 2011).

(i) La mortalité intrinsèque de l'arbre se produit dans un environnement favorable et est provoquée par des événements aléatoires très localisées comme le foudroiement, l'infection par des pathogènes ou encore un chablis (Botkin 1993 in Keane *et al.* 2001).

(ii) La mortalité dépendante de la croissance de l'arbre (régulière) est souvent causée par la compétition pour les ressources et atteint les arbres dont la croissance est faible. En effet, il est supposé que les arbres possédant les taux de croissance les plus faibles seraient moins capables de se défendre efficacement contre des attaques d'insectes ou les maladies ou de survivre face à des perturbations abiotiques (tempête, sécheresse, limitations de nutriments (Botkin 1993 in Keane *et al.* 2001) (*e.g.* Bigler *et al.* 2007). Cependant, des arbres morts peuvent présenter des taux de croissance élevés dans le passé, bien avant leur mort (Black *et al.* 2008, Bigler et Veblen 2009, Cailleret 2011). En effet, un compromis entre la survie et la croissance est bien connu dans le cadre de la tolérance à l'ombre chez les arbres (Valladares et Niinemets 2008) et existerait également dans le cadre de la tolérance à la sécheresse à l'échelle inter- et intra-spécifique (Cailleret 2011).

Selon Manion (1981), trois facteurs joueraient des rôles différents dans la mortalité dépendante de la croissance de l'arbre. Les **facteurs prédisposants**, comme le climat, la présence de pathogènes (insectes, plantes parasites,...), l'environnement direct (type de sol, situation topographique,...), réduiraient la croissance de l'arbre, l'affaiblissant et le rendant vulnérable aux **facteurs déclenchants**. Ces derniers constituent les facteurs induisant la mortalité de l'arbre et peuvent prendre la forme d'agents abiotiques (sécheresse, canicule, froid, salinité ou concentration de polluants trop élevées) ou biotiques (insectes défoliateurs, ravageurs) et se déroulent souvent sur une courte période de temps. Les arbres possédant

une faible vitalité seront incapables de retrouver un équilibre après cet événement extrême (résilience). Enfin, les **facteurs aggravants** représentent les agents biotiques (vers, insectes, champignons opportunistes) et abiotiques (sécheresses répétées) contribuant à la mortalité des arbres stressés. Les différents agents abordés ici peuvent donc tour à tour être considérés comme prédisposants, incitants ou aggravants et sont très difficiles à différencier lors d'une perte rapide de vitalité de l'arbre.

(iii) La mortalité exogène est provoquée par un événement aléatoire externe se produisant sur de larges surfaces comme le feu, une invasion d'insectes pathogènes ou une tempête.

Les changements globaux en modifiant le climat et par conséquent, le nombre et la fréquence des sécheresses, le cycle de vie de pathogènes, la concentration des polluants dans l'atmosphère, etc. jouent un rôle important dans l'augmentation des événements de mortalité d'arbres observée depuis les dernières décennies (Allen 2009). Dans le cadre de ce travail, nous nous intéresserons plus particulièrement aux événements de mortalité d'arbres liés à la sécheresse car cette dernière est la variable climatique principale associée à la mortalité des arbres (Allen *et al.* 2010, McDowell 2011, Choat *et al.* 2012). Il est important de noter toutefois que les attaques de pathogènes constituent souvent des agents de mortalité en interaction avec la sécheresse (Jactel *et al.* 2012).

I-3.2 La mortalité induite par la sécheresse

Le terme général de sécheresse recouvre des notions différentes. Nous distinguons ici un manque d'eau ponctuel (sécheresse) d'un déficit d'eau structurel (aridité). La sécheresse définit un déficit de pluviométrie non systématique, et est caractérisée par l'intensité de sa déviation par rapport aux valeurs moyennes ou normales de pluviométrie, avec des éléments quantitatifs indiquant : la durée, l'intensité et la saisonnalité. Deux types de sécheresse peuvent être décrits : la sécheresse du sol et la sécheresse de l'air. La sécheresse du sol survient lorsque le contenu en eau du sol chute sous un seuil induisant des restrictions pour la croissance et la transpiration des végétaux (Breda *et al.* 2006). Le type de sol et sa texture jouent considérablement dans la disponibilité en eau du sol pour les plantes (Sperry et Hacke 2002, Bhaskar et Ackerly 2006). En plus de la disponibilité en eau du sol, le statut hydrique des plantes est également influencé par le climat et plus particulièrement par la sécheresse de l'air. En effet, le déficit de pression de vapeur (D)

entre l'air et la feuille crée le gradient de force menant à une perte en eau à travers les stomates (Bhaskar et Ackerly 2006).

Le changement climatique va accentuer l'intensité et la fréquence des sécheresses dans de nombreuses régions et particulièrement au sein de l'hémisphère Nord (IPCC 2001). Ainsi des épisodes de canicule et de sécheresse extrême comme celui connu en 2003 seront de plus en plus fréquents dans le futur (Breda *et al.* 2006).

I-3.2.1 Evidences d'évènements de mortalité induits par la sécheresse

Allen *et al.* (2010) ont recensé 150 études montrant 88 événements de mortalité des arbres induits par des événements de sécheresse et de hautes températures depuis 1970. Ce recensement montre que les forêts sont de plus en plus vulnérables aux hautes températures et à la sécheresse même si quelques événements de mortalité épisodiques non expliqués par les changements climatiques existent (Allen *et al.* 2010). Ces événements de mortalité induits par des épisodes de sécheresse extrême se situent dans des zones connues pour leur aridité mais aussi dans des lieux ne présentant a priori aucun déficit d'eau structurel (Figure I-11, Figure I-13)¹⁶ (Allen *et al.* 2010).

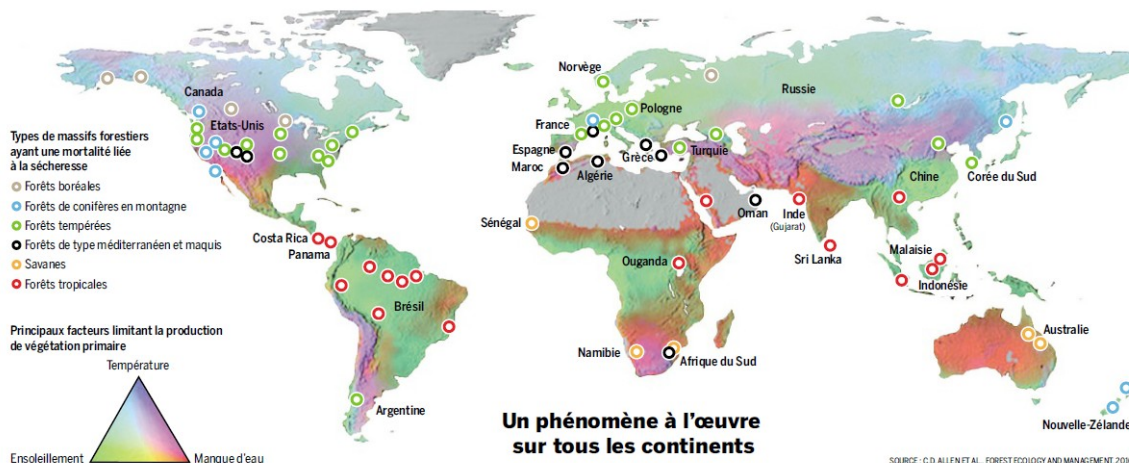


Figure I-11 Les points indiquent les lieux où des événements de mortalité d'arbres induits par la sécheresse et des hautes températures ont été recensés. Les mortalités induites par la sécheresse et les hautes températures sont souvent liées aux régions sèches (rouge/orange et rose) mais se produisent également en dehors de ces régions. *Source : Le Monde (2012), adaptée Allen et al. (2010).*

¹⁶ Il est important de noter que les auteurs de ce papier précisent que leur recensement est certainement plus complet pour l'Amérique du Nord, l'Europe et l'Australie que pour d'autres parties du monde, notamment la Russie et l'Asie.

Les sécheresses extrêmes sont connues pour altérer la croissance des arbres (Waring 1987, Ciais *et al.* 2005, Bigler *et al.* 2006, Hogg *et al.* 2008, Michaelian *et al.* 2011, Eilmann et Rigling 2012, Sanchez-Salguero *et al.* 2012) mais aussi leur survie (Pockman et Sperry 2000) (Breshears *et al.* 2005, Bigler *et al.* 2006, Gitlin *et al.* 2006, van Mantgem et Stephenson 2007, Hogg *et al.* 2008, Galiano *et al.* 2010, Michaelian *et al.* 2011). Elles influencent, par conséquent, l'aire de répartition des arbres à travers des événements de mortalité de populations d'arbres de grande importance (Mueller *et al.* 2005, Allen *et al.* 2010) provoquant l'extirpation de ces populations. Soulignons ici l'importance du terme « extrême ». L'impact des changements d'intensité, de fréquence et de durée des sécheresses extrêmes (« effet de l'évènement ») sera différent de celui causé par l'augmentation de la valeur moyenne de la sécheresse (« effet de la tendance ») (Jentsch *et al.* 2007). Les évènements climatiques extrêmes comme les sécheresses sévères peuvent être létaux pour les écosystèmes ou provoquer un déséquilibre de l'écosystème tel que ce dernier change de trajectoire écosystémique en altérant les interactions entre les plantes et modifiant la succession de l'écosystème en réduisant l'inertie du système (Figure I-12) (Jentsch *et al.* 2007).

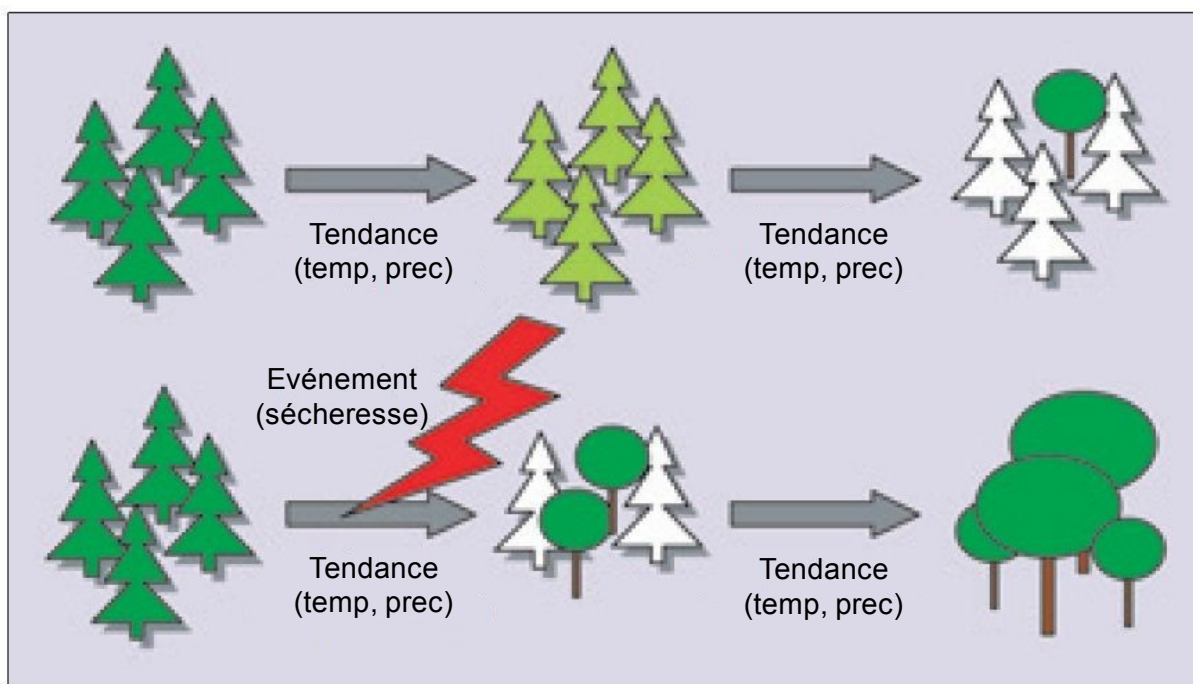


Figure I-12 Les événements climatiques peuvent accélérer les changements de l'écosystème en réduisant l'inertie existant pour des organismes à longue durée de vie, lors de l'équilibre compétitif ou la reproduction clonale. L'évolution de la moyenne des paramètres climatiques comme la température ou les précipitations, peuvent amener à des changements dans la composition des espèces d'un système donné. L'introduction d'un événement extrême peut amener le système vers un nouvel équilibre dans des conditions climatiques nouvelles. *Source : Jentsch et al. (2007).*

Ces événements d'extirpation induits par des sécheresses se produisent fréquemment en limite Sud d'aire de répartition ou au sein d'écotones car ces populations situées en marge chaude d'aire de répartition sont supposées plus vulnérables à ces changements (Carnicer *et al.* 2011). Le stress hydrique joue donc un rôle essentiel dans le maintien ou l'extirpation des populations au sein de ces marges chaudes (Iverson et Prasad 2001, Parmesan 2006, Crawford 2008). Plusieurs études ont, par exemple, montré le dépérissement des forêts de *Pinus sylvestris* en limite Sud de son aire de répartition causé par des sécheresses sévères dans toute l'Europe : Espagne, Suisse (Figure I-13), France, Italie, Autriche (Bigler *et al.* 2006, Allen *et al.* 2010, Giuggiola *et al.* 2010). Les écotones entre les forêts semi-arides de pin et des forêts de pin-genévrier sont également très étudiés de par les forts taux de mortalité observés chez deux espèces de pins (*Pinus ponderosa* ou *Pinus edulis*) (Allen et Breshears 1998, Breshears *et al.* 2005, Mueller *et al.* 2005, Adams *et al.* 2009, Breshears *et al.* 2009). Allen et Breshears (1998) ont montré le rôle de la mortalité du Pin ponderosa suite à un épisode de sécheresse extrême dans les années 1950 au nord du Nouveau Mexique dans le déplacement rapide d'au moins 400 mètres par an de l'écotone forêt de pin/forêt pin-genévrier (Figure I-14). Le déplacement de cet écotone est continu comme l'ont montré Mueller *et al.* (2005) en quantifiant la mortalité du pin au sein des forêts mixtes de pin-genévrier suite à six années de sécheresse, de 1996 à 2002, qu'a connues l'Arizona du Nord (Figure I-14). Le déclin du pin provoque également de grandes modifications de la communauté de ces forêts de par le nombre élevé d'espèces associées aux pins (oiseaux associés à la dispersion des graines, mycorhizes et plantes nurses (Mueller *et al.* 2005)).

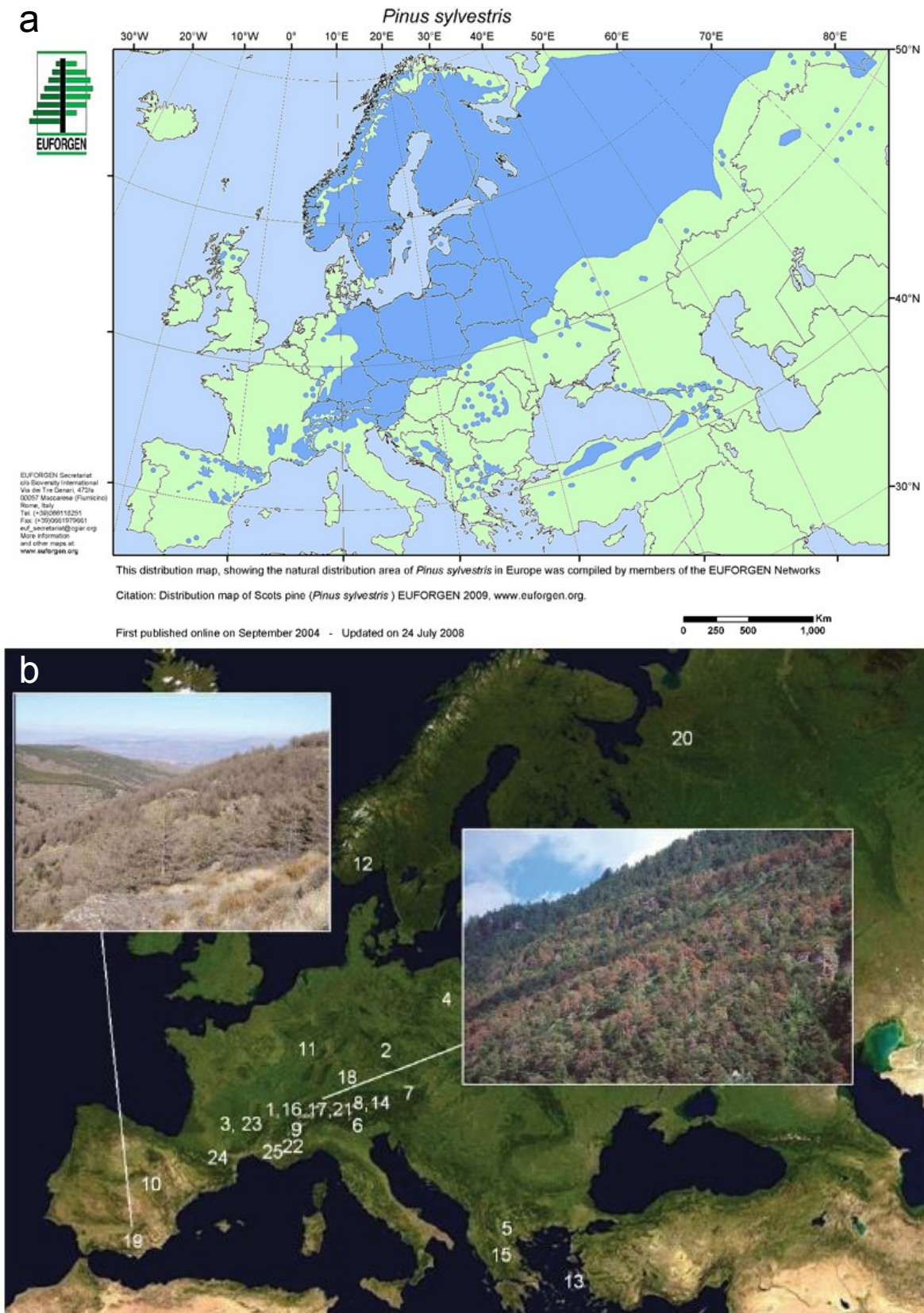


Figure I-13 (a) Aire de répartition de *Pinus sylvestris*. Source : www.euforgen.org et (b) cartes présentant les localisations d'évènements de mortalité chez les arbres incluant les évènements 17 et 19 présentant le dépérissement de *Pinus sylvestris* en limite sud d'aire de répartition. Source : Allen et al. (2010).

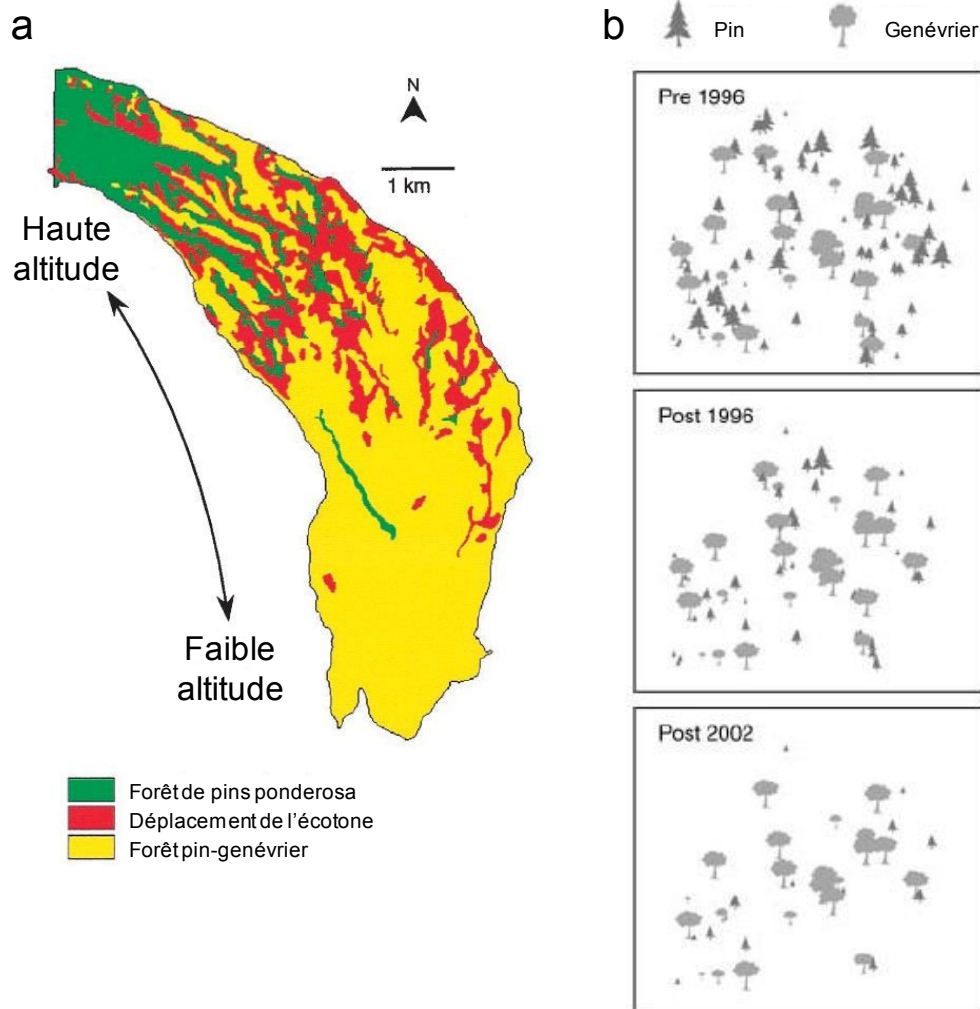


Figure I-14 (a) Changement de la couverture végétale entre 1954 et 1963 montrant les forêts de Pin ponderosa et de pin-genévrier persistantes ainsi que la zone de déplacement de l'écotone au sein de laquelle la forêt de pins devient une forêt mixte de pin-genévrier. *Source : Allen et Breshears (1998).* (b) Mortalité des grands arbres de pins ayant pour conséquence une forêt dominée par le genévrier. Chaque cadre représente la composition de la végétation de la même parcelle mesurant 50 x 50 m avant et après la sécheresse de 1996 et après celle de 2002. *Source : Mueller et al. (2005).*

Les sécheresses extrêmes seront de plus en plus longues et sévères (Meehl et Tebaldi 2004, Burke *et al.* 2006, Jentsch *et al.* 2007). Ces événements de mortalité et donc d'extirpation des arbres sont contrôlés par la sensibilité différente des espèces à la sécheresse (Mueller *et al.* 2005, Hoffmann *et al.* 2011). C'est pourquoi il est nécessaire de mieux comprendre les mécanismes impliqués dans la mortalité des arbres causés par la sécheresse afin de mieux appréhender ces modifications de répartition.

I-3.2.2 Les mécanismes impliqués dans la mortalité des arbres causée par la sécheresse

Deux principales hypothèses font actuellement débat dans la littérature scientifique : le dysfonctionnement hydraulique et l'épuisement des ressources carbonées (McDowell *et al.* 2008, Adams *et al.* 2009, Sala 2009, McDowell 2011, Galiano *et al.* 2011, Anderegg *et al.* 2012, Plaut *et al.* 2012). Le dysfonctionnement hydraulique se produit quand le transfert de l'eau est interrompu dans de nombreux vaisseaux embolisés ayant pour conséquence la dessiccation des tissus de la plante. La fermeture des stomates permet à la plante de réduire ses pertes en eau, mais provoque également la diminution de l'assimilation de carbone par photosynthèse. Or, le métabolisme de la plante demande un apport constant en carbohydrates. Par conséquent, la fermeture stomatique mène la plante à l'épuisement de ses ressources carbonées. Le dysfonctionnement hydraulique ainsi que l'épuisement des ressources carbonées sont tous deux étayés dans différentes études. Anderegg *et al.* (2012) ont testé ces deux hypothèses. Ils ont mis en évidence qu'un dysfonctionnement hydraulique des racines et des tiges de *Populus tremuloides*, et non pas une diminution des réserves de carbohydrates, explique le patron de mortalité de trembles causée par la sécheresse observée dans des forêts d'Amérique du Nord. Au contraire, Galiano *et al.* (2011) ont montré une relation positive entre la diminution de réserves en carbone et la mortalité induite par la sécheresse grâce à l'analyse de la résilience du Pin sylvestre quatre ans après une sécheresse extrême dans le nord-ouest de l'Espagne. Ce débat accentue la nécessité d'une meilleure compréhension des mécanismes impliqués dans la mortalité des arbres causée par la sécheresse.

Ces deux mécanismes pourraient tous deux avoir un rôle mais à deux échelles de temps différentes et selon l'intensité et la durée de la sécheresse (McDowell *et al.* 2008, Galiano *et al.* 2011) : le dysfonctionnement hydraulique aurait lieu à court terme lorsque l'intensité de la sécheresse est forte tandis que l'épuisement des ressources carbonées se réaliserait à plus long terme lorsque l'intensité de la sécheresse est plus faible mais que sa durée est plus importante (Figure I-15) (McDowell *et al.* 2008).

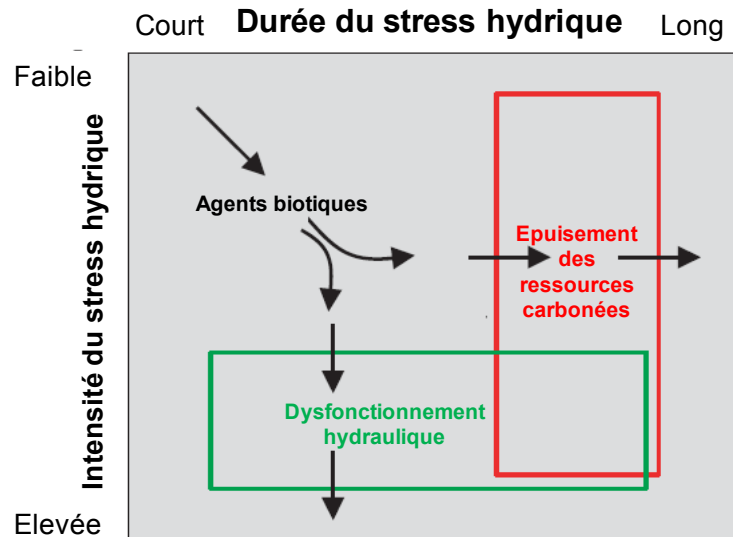


Figure I-15 Relation théorique entre la durée de la sécheresse, son intensité et les hypothèses quant aux mécanismes induisant la mortalité. Source : McDowell *et al.* (2008).

I-3.2.2.1 Le dysfonctionnement hydraulique

Le transport de l'eau du sol vers l'atmosphère à travers l'arbre est possible grâce au continuum sol-plante-atmosphère qui permet un mouvement d'une colonne d'eau continue. L'eau circule du sol vers l'atmosphère grâce à un gradient de potentiels hydriques existant au sein de ce continuum. Le moteur de cette circulation, et par conséquent de la transpiration, est la faible pression de vapeur d'eau de l'air par rapport à celle existant dans la chambre sous-stomatique qui est à saturation. Ainsi plus cette différence est élevée, plus l'écart entre les potentiels hydriques foliaires et racinaires est grand et plus les tensions au sein du xylème sont fortes (Lambers *et al.* 2000). Quand ces tensions sont trop importantes, de par une sécheresse atmosphérique et/ou édaphique¹⁷, de l'air ou de la vapeur d'eau apparaissent dans un vaisseau¹⁸, nucléé par l'entrée d'air à travers la membrane d'un pore du vaisseau. L'entrée de bulles d'air ou de vapeur d'eau dans un vaisseau (phénomène de cavitation, Encart I-3) empêche le transport de l'eau dans ce dernier qui devient embolisé. L'augmentation du nombre de ces conduits embolisés provoque la diminution de la conductance hydraulique du xylème (Encart I-3) et par conséquent diminue l'approvisionnement en eau des parties (branches ou racines) de l'arbre connectées à ces vaisseaux embolisés. Cependant, les travaux mettant en évidence une relation directe entre la mortalité des arbres induite par la sécheresse et la cavitation sont rares (Tyree *et al.* 2002,

¹⁷ Lors d'une sécheresse édaphique, l'eau du sol est moins disponible et de plus fortes tensions sont donc nécessaires pour l'extraire.

¹⁸ J'emploie ici le terme de vaisseau et non de trachéide car j'étudierai ce phénomène sur des Angiospermes et non des Conifères.

Tyree *et al.* 2003, Brodribb et Cochard 2009, Kursar *et al.* 2009, Brodribb et Feild 2010). Brodribb *et al.* (2009, 2010) ont étudié cette relation sur sept espèces de conifères de l'hémisphère Sud et ont ainsi déterminé que le seuil de 50% d'embolie dans la tige induit la mort des conifères. Une telle relation n'a jamais été étudiée chez les Angiospermes bien que ce taxon comprend des espèces économiquement importantes. Seuls Tyree *et al.* (2002, 2003) et Kursar *et al.* (2009) ont suggéré, grâce à l'analyse de mesures d'embolie native réalisées sur des plants d'espèces tropicales sévèrement desséchés que la mort des plants se produirait à un seuil de 80% de perte de conductance hydraulique dans la tige.

Encart I-3 Vulnérabilité du xylème à la cavitation

En physique, la cavitation désigne le passage de l'eau liquide à l'état de vapeur par le biais d'une chute de pression. Bien que le xylème soit également vulnérable à la cavitation induite par le gel, nous nous attacherons à décrire ici le mécanisme de cavitation induite par le stress hydrique chez les Angiospermes.

Il est aujourd'hui admis que la cavitation serait hétérogène chez les arbres, c'est-à-dire que ce mécanisme implique une perte d'adhésion entre l'eau et la paroi des vaisseaux. Cette nucléation peut se produire par perte d'adhésion au niveau de la paroi mais également à travers des pores existant au sein de cette paroi appelée ponctuations (Cochard 2006). Cette dernière appelée théorie du « germe d'air » serait la plus probable (Crombie *et al.* 1985, Cochard *et al.* 1992, Sperry *et al.* 1996, Cochard *et al.* 2009, Delzon *et al.* 2010). En effet, la paroi des plantes est poreuse ce qui permet à la sève de passer d'un vaisseau à un autre. Or certains de ces vaisseaux sont remplis d'air (l'embolie native n'est jamais nulle chez les arbres), tandis que d'autres sont remplis de sève. Ces ponctuations font donc normalement office de barrières contre l'entrée d'air dans le vaisseau plein de sève. Il y a formation d'un ménisque air-eau en équilibre. En effet, la différence de pression entre la pression atmosphérique du conduit rempli d'air et la tension du conduit plein de sève est compensée par la pression capillaire due au rayon de courbure du ménisque. Le ménisque cède lorsque la tension hydrostatique du liquide devient supérieure à la pression maximale du pore (Figure I-16) amenant à l'embolie du vaisseau. Cette théorie du « germe d'air » a été proposée la première fois par Zimmerman en 1983 (Cochard et Granier 1999, Cruziat *et al.* 2003) et a été vérifiée plus récemment chez les conifères par Cochard *et al.* (2009) et Delzon *et al.* (2010). Chez les Angiospermes, le risque d'embolie serait lié à la surface totale des pores dans un vaisseau qui dépend du nombre et de la taille de ces pores. En effet, plus

les pores sont nombreux dans un vaisseau, plus la probabilité de présence d'un pore à large diamètre est grande, et plus la nucléation d'une bulle d'air au niveau de ce pore sera aisée. Cette théorie est appelée « pit area hypothesis » (Wheeler *et al.* 2005).

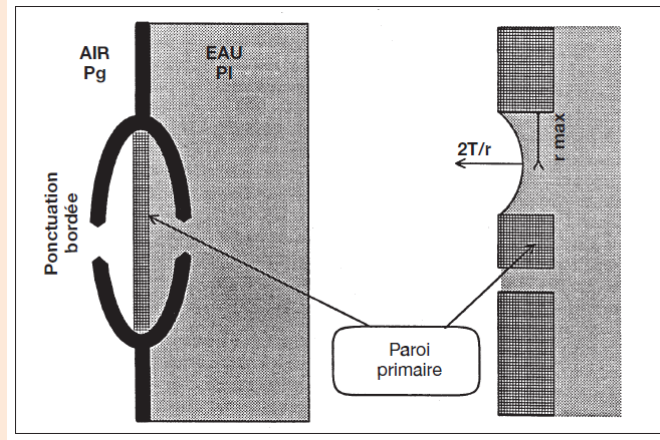


Figure I-16 Mécanisme de formation de l'embolie. Il y a une rupture du ménisque air-eau dans un pore de la paroi primaire d'une ponctuation lorsque la tension hydrostatique dans le liquide devient supérieure à la pression capillaire maximale du pore. Source : Cochard et Granier (1999).

L'embolie empêche le flux d'eau à travers les vaisseaux. Ainsi, la conductance hydraulique diminue (K , $\text{kg.s}^{-1}.\text{MPa}^{-1}$). Cette diminution de conductance par embolie peut être évaluée grâce à la détermination du pourcentage de perte de conductance (PLC) :

$$PLC = 100 \left(1 - \frac{K}{K_{max}} \right)$$

où K_{max} est la conductance hydraulique maximale (en l'absence totale d'embolie).

La vulnérabilité d'une espèce à la cavitation induite par le stress hydrique peut être évaluée en établissant la relation entre la PLC et la pression du xylème (P_x). Cette relation appelée courbe de vulnérabilité présente une forme sigmoïde et suit l'équation suivante :

$$PLC = 100 \frac{1}{1 + e^{\frac{S}{25}(P_x - P_{50})}}$$

où P_{50} représente la pression induisant 50% de perte de conductance hydraulique et S , la pente de la tangente au point d'inflexion (Figure I-17). Ces deux paramètres sont spécifiques aux espèces et des variations considérables existent entre elles avec des espèces très résistantes à la cavitation avec des P_{50} inférieures à -10 MPa contrairement à d'autres sensibles à la cavitation (Cochard 2006).

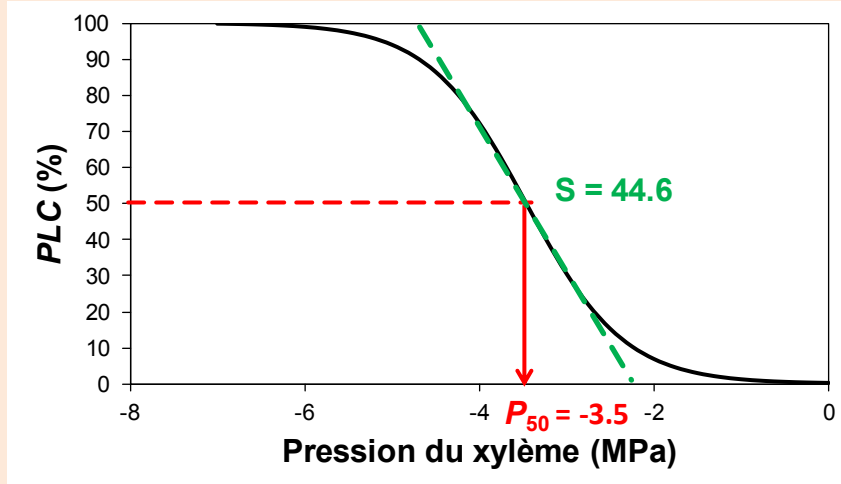


Figure I-17 Exemple de courbe de vulnérabilité. La pression du xylème induisant 50% de perte de conductance (P_{50}) en rouge et la pente (S) en vert y sont représentées.

I-3.2.2.2 L'épuisement des ressources carbonées

Cette hypothèse est basée sur le fait que les arbres ferment leurs stomates pour éviter une chute de leur potentiel hydrique trop grande et diminuer ainsi leur perte en eau. Lors d'une sécheresse, la croissance est le processus le plus sensible au stress hydrique et diminue donc rapidement après le début de la sécheresse, puis vient ensuite la diminution de la photosynthèse et de la conductance stomatique puis de la respiration. Dans un premier temps, le pool de carbohydrates augmente car la photosynthèse reste supérieure à la respiration totale de par la chute importante de la croissance de l'arbre. Puis, le pool de carbohydrates diminue à son tour quand la photosynthèse devient inférieure à la respiration. Au cours de la sécheresse, la respiration de croissance est minimale et seule reste la respiration de maintenance. Si la sécheresse est longue, seul le pool de carbohydrates assure la demande en carbone nécessaire à la respiration de maintenance (McDowell 2011). Ce prélèvement dans les réserves et l'absence d'assimilation de carbone amènerait à l'épuisement des ressources carbonées et réduirait également la capacité des arbres à se défendre contre les attaques de pathogènes et d'herbivores car ils deviennent incapables de produire des composés carbonés secondaires de défense (McDowell *et al.* 2008).

Adams *et al.* (2009) ont transplanté des arbres matures de *Pinus edulis* au sein d'un environnement contrôlé afin de les faire croître à température ambiante pour les uns et à des températures supérieures à la normale ($\approx 4^{\circ}\text{C}$) pour les autres. Puis ils ont appliqué une sécheresse identique sur les plants des deux traitements en arrêtant l'irrigation jusqu'à la mort de tous les plants. Ils ont montré que les arbres s'étant développés sous les températures élevées présentaient de plus grandes pertes de carbone par respiration et que

leur mort survenait plus tôt que les arbres ayant crû sous des températures ambiantes. Ils ont donc conclu que l'hypothèse de l'épuisement des ressources carbonées corroborait leurs résultats. Toutefois, la diminution des réserves de carbone mobile de la plante n'a jamais été mesurée dans cette étude. Or, les arbres matures stockeraient assez de carbone mobile pour compenser les pertes de carbone par respiration de maintenance nécessaire à la survie des tissus (Sala 2009). De plus, la diminution de la disponibilité en eau serait associée à l'accumulation plutôt qu'à la diminution du stockage de carbone mobile (Korner 2003, Sala 2009) montrent que le pool de carbohydrates reste positif (apport en carbone supérieur à la demande) lors de périodes où la croissance est réduite voire nulle.

Les cycles de l'eau et du carbone étant couplés, la mortalité induite par la sécheresse serait plus vraisemblablement causée par un ou plusieurs dysfonctionnements au sein de ces cycles comme le dysfonctionnement hydraulique, l'épuisement en ressources carbonées mais d'autres hypothèses peuvent être soulevées comme un problème lors de la mobilisation du carbone au sein de l'arbre (Figure I-19) (pour plus de détails voir Wang *et al.* 2012).

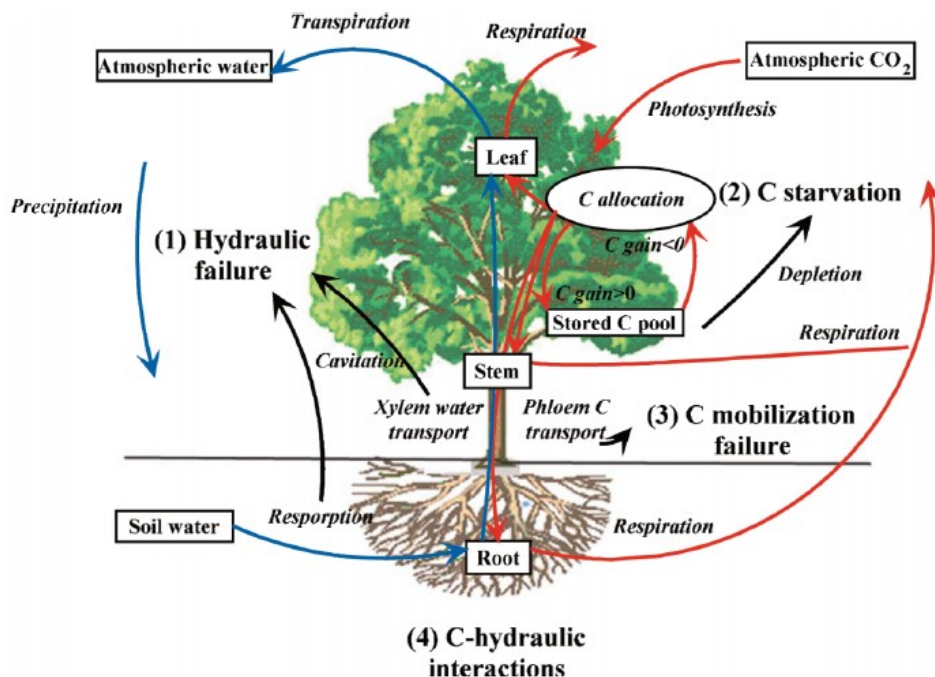


Figure I-18 Diagramme conceptuel de la mortalité des arbres induite par les sécheresses, basé sur de multiples mécanismes non exclusifs : (1) dysfonctionnement hydraulique, (2) l'épuisement des ressources carbonées, (3) l'échec de la mobilisation du carbone et (4) les interactions eau-carbone. Les flèches rouges et bleues représentent les cycles du carbone et de l'eau au sein des écosystèmes forestiers ; les flèches noires représentent la mort de l'arbre causée par deux ou trois mécanismes. Source : Wang *et al.* (2012).

I-3.2.2.3 Les stratégies hydrauliques des espèces d'arbres face à la sécheresse

Les différentes stratégies hydrauliques rencontrées chez les arbres pourraient être à l'origine des différentes causes de mortalité. Bien que les plantes fassent l'expérience d'un large gradient de potentiels hydriques foliaires et qu'une large gamme de capacités différentes existent chez les plantes dans le but de réguler leur perte en eau par transpiration, deux stratégies hydrauliques sont décrites pour diviser ce continuum en deux larges catégories (Larcher 1980). Certaines plantes ferment rapidement leurs stomates pour préserver une valeur relativement constante de potentiel hydrique de leur xylème lors de l'augmentation du stress hydrique (espèces isohydriques, Figure I-19). Ainsi, nous observons que l'écart entre le potentiel de base et de midi diminue avec la sécheresse (Tardieu et Simonneau 1998). D'autres espèces, à l'opposé, montrent une plus faible régulation stomatique en réponse au déficit de pression de vapeur de l'air et à l'humidité du sol, leur potentiel hydrique de midi décrivant ainsi de plus larges variations (espèces anisohydriques, Figure I-19) (Larcher 1980).

Les limites entre ces différentes stratégies restent floues (Franks *et al.* 2007, Quero *et al.* 2011) introduisent une nouvelle notion décrivant la régulation du potentiel hydrique appelée « isohydrodynamique » et qui est caractérisée par une différence constante entre le potentiel de base et de midi (Figure I-19). Pour *Q. ilex*, par exemple, Limousin *et al.* (2009) ont montré qu'il présentait une stratégie intermédiaire entre l'anisohydrie et l'isohydrie de part sa résistance élevée à la cavitation et sa régulation stomatique rapide.

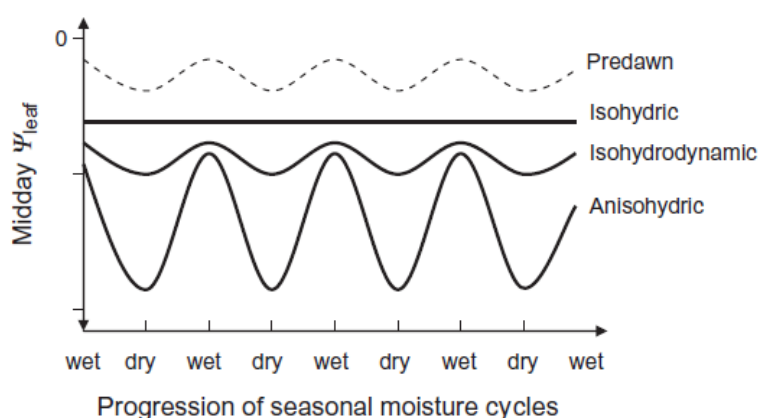


Figure I-19 Représentation schématisée des deux formes classiques de régulation du statut hydrique chez les plantes vasculaires (isohydrie vs. anisohydrie) ainsi qu'une troisième forme appelée isohydrodynamique. Les potentiels hydriques de midi sont représentés par des lignes pleines et sont liés au même potentiel hydrique de base (ligne en pointillés). La position relative verticale des potentiels hydriques de midi les uns par rapport aux autres est arbitraire. Chez les plantes isohydriques, le potentiel hydrique de midi est relativement constant malgré les fluctuations du potentiel de base. Chez les plantes anisohydriques, les différences entre les potentiels de base et de midi sont généralement plus élevées durant les périodes sèches. La forme isohydrodynamique se réfère à une différence relativement constante entre les potentiels de base et de midi le long des cycles d'humidité. Source : Franks *et al.* (2007).

Enfin, ces stratégies hydrauliques peuvent être vues comme des stratégies de tolérance (anisohydrie) ou de régulation/évitement (isohydrie). Pour évaluer ces stratégies, les études se basent sur l'analyse de plusieurs variables permettant d'évaluer les échanges gazeux entre la plante et l'atmosphère, les propriétés hydrauliques de l'arbre et les ajustements morphologiques (Quero *et al.* 2011). Les espèces peuvent différer dans leur architecture hydraulique (Bhaskar et Ackerly 2006). Un xylème résistant à la cavitation élevée constitue une caractéristique hydraulique permettant aux arbres de tolérer la sécheresse. En effet, comme évoqué précédemment, un xylème résistant à la sécheresse permet à une espèce d'adopter une stratégie de tolérance (anisohydrie). D'autres stratégies de tolérance, à l'échelle de la plante, existent comme les capacités à résorber l'embolie des vaisseaux (Cochard *et al.* 2001), notamment dans les aiguilles (Cochard *et al.* 2004) ou encore à rejeter de souche (Lu *et al.* 2010). Une capacitance hydraulique élevée, des racines profondes, la capacité d'ajuster sa surface foliaire par rapport à la surface d'aubier permettent de réguler ou d'éviter la sécheresse. En effet, Meinzer *et al.* (2003) ont mis en évidence que les espèces d'une forêt tropicale à saison sèche du Panama présentant de plus forte capacitance hydraulique possédaient des potentiels hydriques de midi moins négatifs que leurs espèces co-occurrentes présentant de plus faibles valeurs de capacitances mais des valeurs similaires de potentiels de base. La réduction de la surface foliaire évite, quant à elle, une diminution trop forte des potentiels hydriques et réduit ainsi le risque de cavitation (Quero *et al.* 2011). Une meilleure compréhension de toutes ces stratégies pourrait permettre de mieux appréhender la probabilité de survie des espèces d'arbres en vue de modifications de leurs habitats causés par les changements globaux.

OBJECTIFS

La compréhension et la prévision des réponses des espèces forestières face aux changements globaux constituent non seulement un défi scientifique mais relève aussi d'un problème sociétal important avec des choix complexes comme la prise de décision d'assister ou non la migration des arbres ou encore la gestion de cette migration assistée (Lindner *et al.* 2010, Vitt *et al.* 2010). Les mécanismes impliqués dans ces réponses se déroulent sur plusieurs niveaux d'organisation biologique (du gène jusqu'à l'espèce, *via* la cellule, l'individu et la population), sur plusieurs échelles spatio-temporelles et dépendent donc de nombreux domaines complémentaires comme la génétique des populations, la dynamique des populations, l'écologie de la dispersion, l'écophysiologie, la biogéographie, la paléoécologie, etc. (Gaston 2003, Gaston 2009, Hampe 2011, Nogues-Bravo et Rahbek 2011).

L'originalité de cette thèse réside dans l'association de deux approches complémentaires et inter-disciplinaires, la biogéographie et l'écophysiologie, dans le but de mieux comprendre les réponses des arbres face aux changements globaux. Cette association articule ce travail de thèse en deux parties autour des objectifs suivants :

1. Les vitesses de déplacement du bioclimat des espèces forestières sont importantes et supérieures aux vitesses de migrations passées après la dernière glaciation du Würm. **De plus, les vitesses de migration prédites étant très variables d'un modèle à l'autre, il est aujourd'hui urgent de les quantifier à partir de données d'observations de terrain afin de vérifier la pertinence de ces résultats. Pour cela, nous avons conduit deux études indépendantes en Europe :**
 - i. l'estimation de la migration altitudinale des arbres (*Fagus sylvatica*, *Quercus petraea*, *Quercus faginea*, *Quercus ilex* et *Quercus suber*) sur une période de dix ans (entre 1986-1996 et 1997-2007) en limite Sud et au cœur de leur aire de répartition au sein de deux chaînes de montagnes (les Pyrénées espagnoles et le Système Ibérique) (**Chapitre 1.1**),
 - ii. l'estimation de la colonisation du Chêne vert (*Quercus ilex*) en limite Nord de son aire de répartition au sein des dunes littorales atlantiques françaises au cours du XX^{ème} siècle (**Chapitre 1.2**).
2. Le stress hydrique et plus particulièrement les sécheresses extrêmes ont un impact sur l'aire de répartition des arbres à travers des événements de mortalité massive de populations, notamment en limite Sud d'aire de répartition. **Les mécanismes induisant la mort par sécheresse chez les Conifères sont connus alors que**

ceux existant chez les Angiospermes n'ont que très peu été étudiés. La connaissance de ces mécanismes ainsi que des stratégies hydrauliques des espèces d'arbres est primordiale dans le but de pouvoir prédire les événements d'extirpation dus aux sécheresses et leurs impacts sur l'aire de répartition des espèces d'arbres (Xu *et al.* 2010, Engelbrecht 2012). C'est pourquoi, nous nous sommes questionnés sur :

- i. l'importance du dysfonctionnement hydraulique dans la mortalité des espèces ligneuses d'Angiospermes face à un stress hydrique extrême ainsi que sur la valeur seuil d'embolie native induisant la mort chez les Angiospermes (Cette valeur seuil est-elle identique à celle des Conifères ?) (**Chapitre 2.1**),
- ii. le rôle des stratégies hydrauliques de deux espèces d'arbres co-occurentes (*Quercus ilex* et *Quercus robur*) dans leur répartition locale au sein de la forêt littorale d'Hourtin de la côte aquitaine atlantique. (**Chapitre 2.2**)

Pour répondre à ces objectifs, deux approches méthodologiques ont été utilisées. La première s'appuie sur des études d'observations *in situ* grâce à l'analyse de bases de données historiques de grande taille (inventaires forestiers espagnols et plans d'aménagement de l'Office Nationale des Forêts) (**Chapitres 1.1 et 1.2**). Ces études basées sur des observations de changements biologiques sur le terrain permettent l'acquisition de données empiriques nécessaires à l'amélioration des modèles et nous donnent également la possibilité de tester les hypothèses quant aux réponses des espèces d'arbres face aux changements globaux (Parmesan 2006). L'étude expérimentale en conditions contrôlées forme la deuxième approche employée dans cette thèse à travers l'étude des stratégies hydriques de cinq espèces d'Angiospermes (*Populus tremula*, *Quercus robur*, *Quercus petraea*, *Fagus sylvatica* et *Quercus ilex*) lors d'une expérimentation de stress hydrique extrême en serre (**Chapitre 2.1**). L'étude écophysiological *in situ* (**Chapitre 2.2**) a permis d'acquérir des données empiriques concernant la stratégie et le fonctionnement des espèces sur le terrain dans le but de mieux comprendre leur répartition locale.

PARTIE 1 : APPROCHES BIOGEOGRAPHIQUES DES CAPACITES MIGRATOIRES DES ARBRES

COMMENT EVALUER LES CHANGEMENTS D'AIRE DE REPARTITION DES ARBRES ?

L'acquisition de données de vitesses de migration réelles est primordiale pour évaluer la capacité des espèces à retrouver des conditions environnementales favorables en réponse aux changements globaux et ainsi améliorer la prédiction des modèles de distribution d'espèces. Mais où et comment acquérir ces données ?

Les vitesses de déplacements du bioclimat des espèces ainsi que les changements anthropiques ne sont pas uniformes à l'échelle de la planète (Sala *et al.* 2000). En effet, Loarie *et al.* (2009) ont montré que les vitesses de déplacements des températures à la surface de la Terre sont variables selon le biome étudié. Par exemple, les températures de surface des forêts boréales se déplaceront plus rapidement vers le nord (430 m.an^{-1}) que celles des forêts tempérées (350 m.an^{-1}) ou encore des forêts méditerranéennes (260 m.an^{-1}) (Figure 1-1). De même, les changements d'usage des terres sont contrastés à l'échelle du globe. La couverture forestière, par exemple, diminue à un rythme alarmant en zone tropicale suite à la déforestation tandis qu'elle augmente en zone tempérée suite à son expansion naturelle et à l'existence de projets à grandes échelles de reboisement (Secrétariat de la Convention sur la diversité biologique 2010). Les espèces d'arbres vont répondre aux changements de leurs habitats, soit en s'adaptant à ces nouvelles conditions environnementales, soit en migrant pour retrouver des milieux plus favorables. Les modifications d'habitats étant très diverses à la surface du globe, il est nécessaire d'acquérir des données empiriques de vitesses de migration pour un nombre toujours croissant d'espèces d'arbres localisées dans des milieux très différents.

Concrètement, un changement d'aire de répartition implique une modification de la distribution spatiale de présence des individus de l'espèce étudiée entre un temps t_0 et t_1 . Il paraît ainsi évident d'étudier les changements d'aire de répartition sur un plan latitudinal. Cependant, la localisation d'un individu d'une espèce n'est pas seulement définie par sa latitude et sa longitude mais aussi par son altitude. Les montagnes constituent des îlots possédant des caractéristiques environnementales adaptées à la survie et au développement de certaines espèces, alors que les plaines aux mêmes latitudes sont défavorables à leur développement. Les montagnes forment ainsi des hotspots de biodiversité renfermant de nombreuses espèces endémiques qui ne peuvent que migrer vers de plus hautes altitudes (si elles existent) pour suivre le déplacement de leur bioclimat. Les écosystèmes montagnards sont donc particulièrement menacés par les changements

globaux (Nogués-Bravo *et al.* 2007, Loarie *et al.* 2009). Les gradients altitudinaux correspondent à un fort gradient de température sur une courte distance comparés aux gradients latitudinaux et sont ainsi adaptés pour analyser les réponses des arbres au réchauffement climatique (Beckage *et al.* 2008).

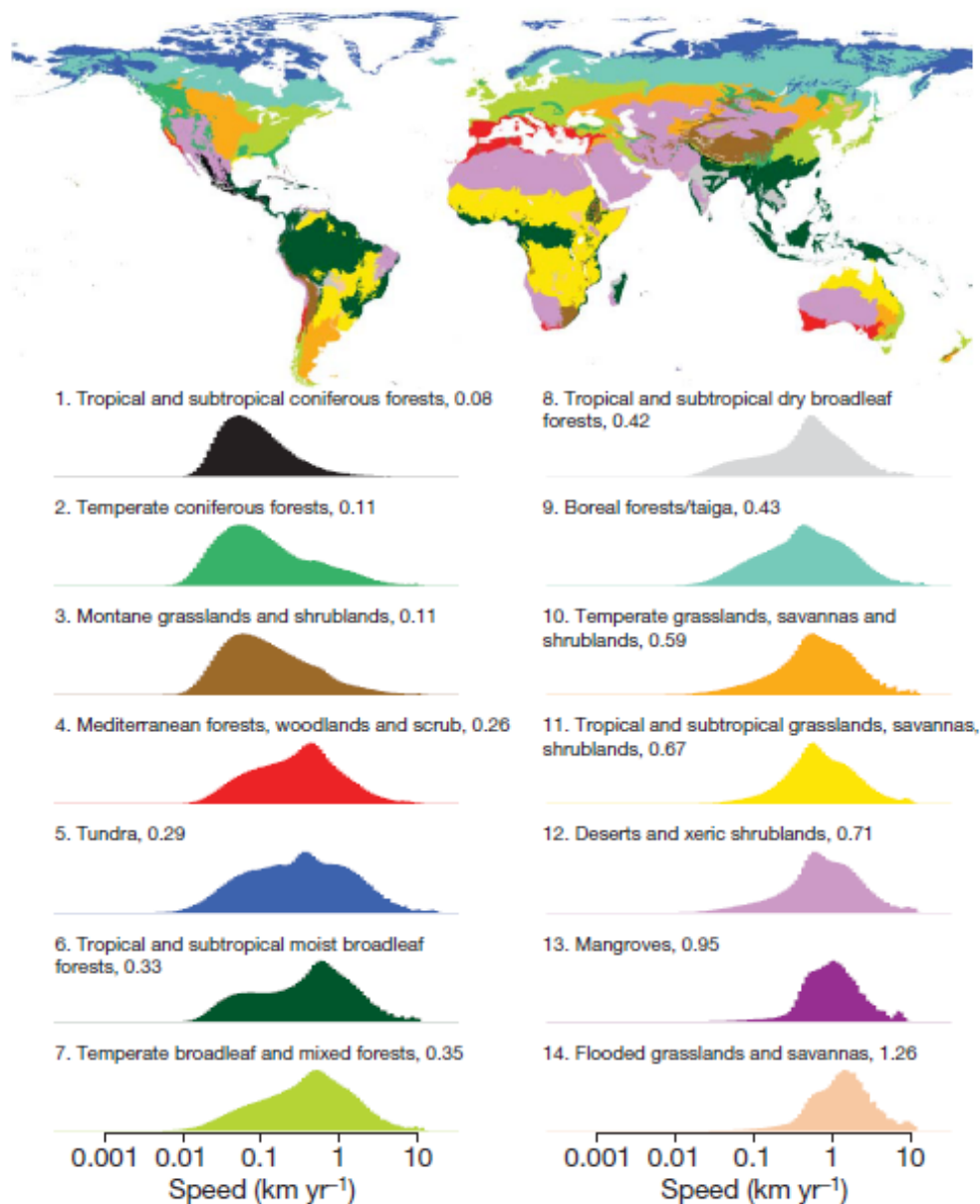


Figure 1-1 Vitesses de déplacements des températures de surface de la Terre selon le biome étudié : carte des biomes et histogrammes associés des vitesses de changements de températures au sein de chaque biome. Les histogrammes sont ordonnés par ordre croissant d'augmentation de vitesse selon leur moyenne géométrique. Source : Loarie *et al.* (2009).

D'autre part, l'étude d'une aire de répartition complète d'une espèce sur le plan latitudinal requiert généralement une coopération entre plusieurs équipes et pays et demande une logistique très lourde pour mener des analyses à terme sur de telles échelles d'étude (Jump *et al.* 2009). Cependant les déplacements altitudinaux peuvent être étudiés au regard de la position latitudinale de la montagne au sein de l'aire de répartition globale de l'espèce. De plus, sachant qu'une augmentation de 1°C correspond à 167 m en altitude et à 145 km en latitude (Figure 1-2), il est aussi possible d'approximer des vitesses de migrations latitudinales grâce à des vitesses altitudinales (Jump *et al.* 2009). Connaître les déplacements altitudinaux des espèces d'arbres permet donc d'analyser de façon générale leurs capacités de migration en réponse à des changements de température.

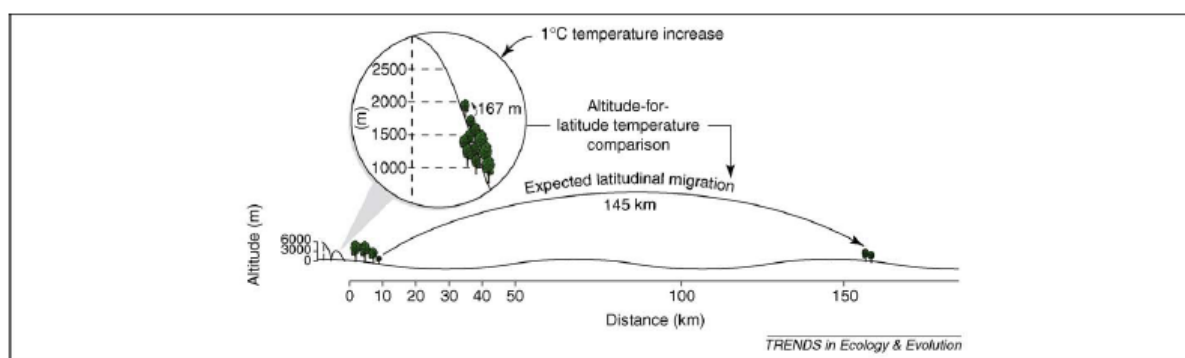


Figure 1-2 Comparaison entre la distance de migration des arbres en régions montagneuses et de plaine en réponse à une augmentation de 1°C basée sur le modèle de similarité des températures entre latitude et altitude. *Source : Jump et al. (2009).*

Une aire de répartition peut être définie entre autres par ses limites (Murphy *et al.* 2010, Zhu *et al.* 2012). Le déplacement de l'aire causé par la présence d'individus nouveaux ou d'évènements de mortalité à ces limites est la preuve directe d'un changement d'aire de répartition. C'est pourquoi, il est primordial d'étudier les déplacements des marges chaudes et/ou froides d'une espèce pour observer un changement d'aire de répartition. De plus, la comparaison des vitesses et des directions de migration aux deux types de marge permet de déterminer la réponse globale de l'aire de répartition face aux changements globaux : stabilité, expansion, contraction ou glissement de l'aire globale (Tableau 1-1, Figure 1-3) (Maggini *et al.* 2011, Zhu *et al.* 2012).

Tableau 1-1 Classification des changements d'une aire de répartition d'une espèce située au sein de l'hémisphère Nord en fonction des réponses aux changements climatiques de ses limites Nord (marge froide) et Sud (marge chaude) : 0 : stabilité, + : expansion et - : rétractation.

Réponse globale de l'aire de répartition	Réponse de la limite Nord	Réponse de la limite Sud
Stabilité	0	0
Expansion	+	+
	+	0
Rétractation	0	+
	-	-
	-	0
	0	-
Glissement	+	-
	-	+

D'autre part, l'étude de l'abondance (ou la probabilité de présence) d'une espèce le long d'un gradient altitudinal ou latitudinal entre un temps t_0 et t_1 permet non seulement d'observer les déplacements des marges mais aussi des déplacements de la position altitudinale ou latitudinale optimale (*i.e.* pour laquelle la probabilité de présence est maximale), des événements de colonisation de l'espèce vers de nouveaux habitats considérés comme plus favorables ou des événements d'extirpation aux endroits devenus inhospitaliers (Murphy *et al.* 2010). Ces changements d'abondance peuvent être quantifiés par l'analyse des modifications de la forme de la distribution de l'espèce comme illustré sur la Figure 1-3. Les patrons a, e et f montrent une augmentation de l'abondance -plus ou moins élevée selon les patrons- entre t_0 (ligne pleine) et t_1 (ligne pointillée) au niveau du bord d'attaque, signature d'événements de colonisation à des altitudes ou latitudes élevées. Les patrons b et f présentent, quant à eux, une diminution de l'abondance entre t_0 et t_1 qui indiquent l'occurrence d'événements d'extirpation au bord de fuite. Ces patrons (a, b, d, e et f) peuvent être considérés comme des stades intermédiaires aboutissant au stade final de glissement de la distribution de l'espèce (patron g). Les patrons a et b marquent le début du processus alors que les patrons e et f représentent des étapes plus avancées avec des changements d'abondance aux deux limites et un glissement de la position optimale de présence. Cette position optimale peut également se déplacer sans que l'on observe pour autant de changements aux limites (patron d). Il est possible également que le stade final ne soit pas le glissement mais une expansion du bord d'attaque et du bord de fuite (patron c) ou encore une rétractation des deux limites (cas non représenté sur la figure). Il est important de noter également que ces patrons se combinent généralement avec le patron h

représentant un changement d'abondance de l'espèce sur l'ensemble du gradient et plus particulièrement au niveau de la position optimale de présence (Figure 1-3) (Maggini *et al.* 2011). Par souci de clarté, ces différents patrons ont été représentés à l'aide de distributions majoritairement symétriques, mais les mêmes patrons existent pour des distributions dissymétriques. Ces dynamiques sont actuellement étudiées et interprétées comme la signature d'une migration (Kelly et Goulden 2008, Lenoir *et al.* 2008, Parolo et Rossi 2008, Lenoir *et al.* 2009, Woodall *et al.* 2009, Crimmins *et al.* 2011).

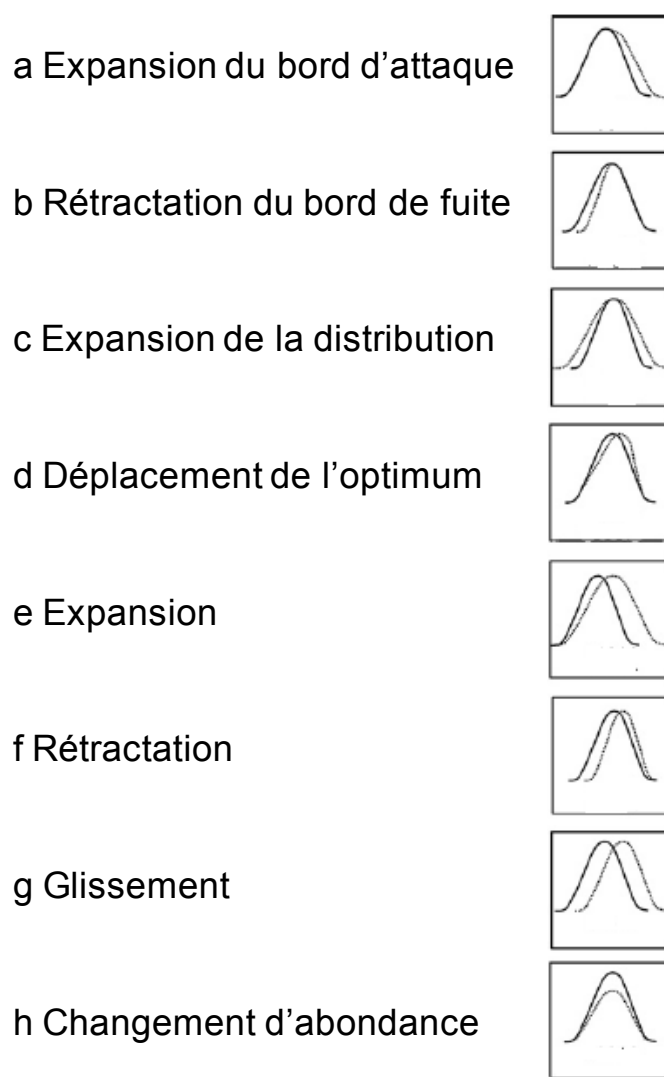
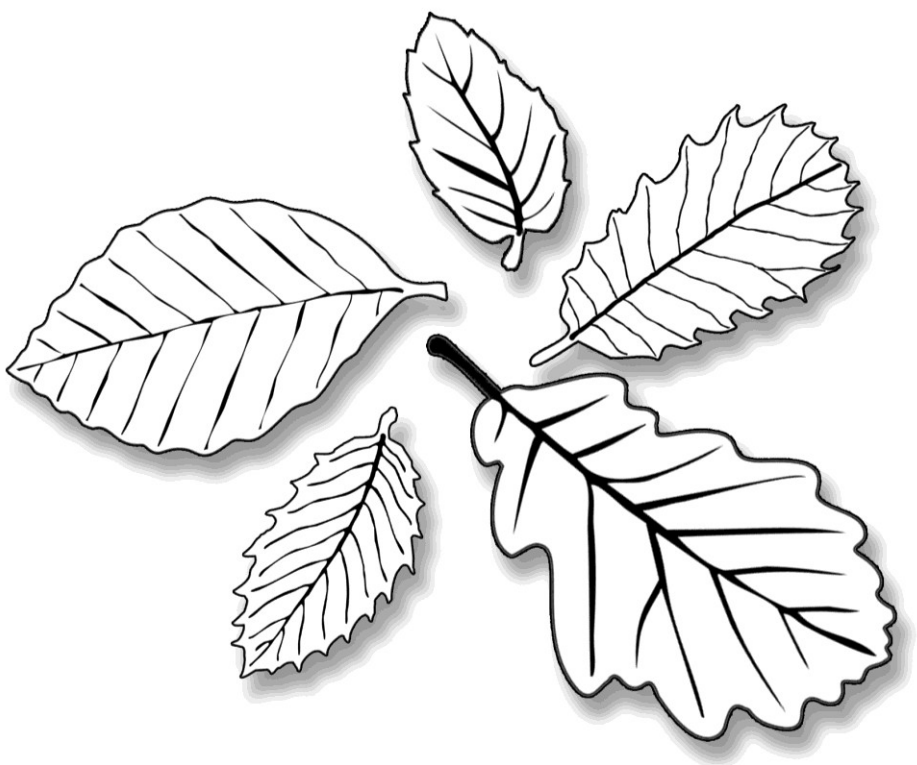


Figure 1-3 Différents patrons possibles de déplacements de la distribution d'une espèce le long d'un gradient. Les lignes pleines et celles en pointillés représentent la distribution initiale de l'espèce à un temps t_0 et celle établie à un temps t_1 respectivement. Dans le cas d'un gradient altitudinal, les bords d'attaque et de fuite correspondent respectivement à la limite altitudinale supérieure ou inférieure. Source : Maggini *et al.* (2011).

CHAPITRE 1.1 : DEPLACEMENTS ALTITUDINAUX DE LA DISTRIBUTION DES ARBRES



Ce chapitre fait l'objet d'un article scientifique, publié dans *Journal of Vegetation Science* en 2013 (doi : 10.1111/jvs.12079). La réalisation de ce travail a également demandé un développement statistique exposé dans l'article scientifique intitulé « Intervalles de confiance pour une fonction implicite des paramètres d'un modèle : application au calcul de l'altitude optimale de présence d'espèces végétales dans une chaîne montagneuse » (Annexe 1).

Les objectifs de cette étude consistaient à examiner les déplacements altitudinaux de la distribution des arbres sur une décennie pour quantifier les capacités migratoires des arbres. Nous avons analysé des données de présence/absence issues de deux relevés successifs de l'Inventaire Forestier Espagnol pour cinq espèces de *Fagaceae* (deux espèces tempérées : *Fagus sylvatica* et *Quercus petraea*, une subméditerranéenne : *Quercus faginea* et deux méditerranéennes : *Quercus suber* et *Quercus ilex*) au sein de deux chaînes de montagnes (les Pyrénées et le Système Ibérique).

La moitié des distributions altitudinales ajustées étaient asymétriques et ont requis l'utilisation d'un modèle asymétrique pour estimer sans biais l'altitude optimale et les changements de probabilité de présence le long d'un gradient altitudinal. Pour chaque espèce et chaîne de montagne, les déplacements de distribution ont été définis comme la réalisation d'une différence significative d'altitude optimale ou de différences dans la probabilité de présence entre les deux relevés montrant l'occurrence d'événements de colonisation ou d'extirpation. Selon les espèces et les chaînes de montagne, les déplacements d'altitude optimale étaient compris entre -34 et +181 m. La distribution altitudinale des espèces méditerranéennes situées au cœur de leur aire de répartition n'a présenté aucun signe de changement. Pour les espèces tempérées et subméditerranéenne, les patrons ont montré l'existence de changements de distribution sur une période de 10 ans. La remontée la plus élevée, bien que non significative, de l'altitude optimale a été observée pour *Q. petraea* dans le Système Ibérique et son patron de distribution a mis en évidence des événements de colonisation aux hautes altitudes. Pour *Q. faginea* dans les Pyrénées, nous avons trouvé le deuxième déplacement le plus élevé de l'altitude optimale qui était ici statistiquement significatif ; il était associé à des larges événements d'extirpation aux faibles altitudes. Aucun déplacement altitudinal n'a été observé pour *F. sylvatica*.

Ce travail a mis en évidence le fait que les changements de distribution altitudinale peuvent avoir lieu sur une période de dix ans pour des espèces localisées en limite Sud d'aire de répartition comme les chênes tempérés et subméditerranéen tandis qu'aucun mouvement n'a été détecté pour les chênes méditerranéens localisés au cœur de leur aire.

Les résultats ont été discutés dans l'optique de dresser des hypothèses quant à l'impact du changement climatique sur la migration potentielle de ces espèces.

INFERRING SHIFTS IN TREE SPECIES DISTRIBUTION USING ASYMMETRIC DISTRIBUTION CURVES: A CASE STUDY IN THE IBERIAN MOUNTAINS

MORGANE URLI, SYLVAIN DELZON, AUDREY EYERMANN, VINCENT COUALLIER,
RAUL GARCIA-VALDES, MIGUEL ANGEL ZAVALA & ANNABEL J. PORTE

ABSTRACT

Questions: The objectives of this study were to examine altitudinal shifts in tree species distributions over one decade to quantify the potential for tree migration.

Location: Spain

Material and methods: We analysed presence-absence data using two successive surveys of the Spanish Forest Inventory in five *Fagaceae* tree species (two temperate: *Fagus sylvatica* and *Quercus petraea*, one sub-Mediterranean: *Q. faginea* and two Mediterranean: *Q. suber* and *Q. ilex*) in two mountain ranges (the Pyrenees and the Iberian system). Half of the fitted altitudinal distributions were skewed and required use of an asymmetric model for unbiased estimates of optimum altitude and changes in the probability of presence along the altitudinal gradient. For each species and mountain range, shifts were considered to have occurred when the difference in optimum altitude was significant or when differences in probability of occurrence between the two surveys demonstrated the occurrence of colonization or extirpation events.

Results: Overall, depending on species and mountain range, shifts in optimum altitude ranged between -34 m and + 181 m. The altitudinal distribution of the Mediterranean species at the core of their latitudinal distribution range presented no sign of change. For the temperate and sub-Mediterranean *Fagaceae* species, the patterns demonstrated the existence of distribution changes over a 10-yr period. The largest, although not statistically significant, upward shift in optimum altitude was observed for *Q. petraea* in the Iberian system. More interestingly, its distribution indicated colonization events at higher altitudes. For *Q. faginea* in the Pyrenees, the shift in optimum altitude was the second largest and statistically significant, and was associated with large extirpation events at the lower altitudes. No evidence of shifts was observed for *F. sylvatica*.

Conclusion: This work demonstrates that changes in altitudinal distribution could occur over a 10-yr time period for tree species located at the southern limit of their distribution, such as some temperate and sub-Mediterranean oaks, whereas no movement were detected for Mediterranean oaks in the core of their distribution area.

Keywords: Altitudinal distribution; *Fagus*; Forest; Model; Optimum; *Quercus*

INTRODUCTION

Rapid anthropogenic global changes, such as climate change, land-use change, nitrogen deposition and invasive species introduction, interfere with many natural ecosystems. A critical issue is to understand how these global changes will impact biodiversity (e.g. Thomas et al. 2004), productivity (Hughes 2000) and species distribution (Bakkenes et al. 2002; Thuiller et al. 2005; Walther et al. 2005). Recent phylogeographic and genetic studies have described examples of tree migration during Quaternary climate changes. For instance, pollen data analysis revealed that spruce (*Picea* spp.) shifted northwards in the eastern part of the USA as the climate warmed at the end of the last glacial period (Davis & Shaw 2001). Petit et al. (2005) analysed the variability of haplotype data in Holm oak (*Quercus ilex*) populations to make inferences about the existence of several migration routes from east to west and then towards northern latitudes around the Mediterranean Basin during the Holocene. However, the current temperature increase is occurring so rapidly that tree species might not be able to track these changes; for instance, Murphy et al. (2010) studied the whole latitudinal abundance distributions of 102 North American trees and showed that 31% of the species presented a distribution skewed towards the southern latitudes of their geographic range, suggesting difficulty in colonizing northern areas and in tracking climate change.

Still, because field monitoring and observations are not feasible at the spatial scale of species distributions and at the time scale of tree migrations, little data exist on tree species migrations. More generally, studies have focused on one of the boundaries rather than the whole species distribution. Many studies showed events of colonization at the altitudinal tree line of the species (Magee & Antos 1992; Meshinev et al. 2000; Danby & Hik 2007; Shiyatov et al. 2007; Devi et al. 2008) or at the northern limits of woody species distributions (Lescop-Sinclair & Payette 1995; Sturm et al. 2001; Johnstone & Chapin 2003; Walther et al. 2005). Re-analysis of surveys carried out during the last century is now increasingly used to assess species movements along altitudinal gradients (Kelly & Goulden 2008; Lenoir et al. 2008;

Parolo & Rossi 2008; Feeley et al. 2011). To our knowledge, few studies using the same datasets (USDA Forest Service's Forest Inventory and Analysis data) have presented analyses over a whole tree species' range (Woodall et al. 2009, 2010; Zhu et al. 2012). Recently, national forest inventories, such as the Spanish inventory, have finally completed successive inventories on the same sites, providing access to data that allow analysis of species range dynamics.

The altitudinal pattern of abundance of shrubs and trees of California's mountains showed an increase in mean altitude over a 30-yr period, related to a decrease in plant cover at lower altitudes and an increase at higher altitudes (Kelly & Goulden 2008). In six mountains of Western Europe, 118 out of 171 forest species shifted upward between 1905-1985 and 1986-2005 (Lenoir et al. 2008), but among woody species only 11 out of 56 presented a shift. Conclusions regarding latitudinal shifts in tree species distribution in the USA are not as straightforward to interpret: by comparing the mean seedling latitude to the mean biomass (tree) latitude, Woodall et al. (2009, 2010) interpreted the differences as a signature of northward tree migration, while comparing latitudes of seedlings and trees and focusing on the northern and southern boundaries of 92 species, Zhu et al. (2012) found no evidence for climate-driven migration. Although these studies demonstrated the reality of tree migrations in response to current global change, they also highlighted that the type and magnitude of the response varied from one species to another. Thus empirical studies on tree species shifts are all the more necessary to increase our knowledge regarding tree species movements in response to global changes.

Furthermore, quantitative information on speed of tree migration rates is still lacking. Climatic envelope models indicated that the suitable climatic niche of the main terrestrial vegetation types would change between several hundred and several thousand meters per year in response to climate change (Malcolm et al. 2002; Kaplan & New 2006; Iverson et al. 2008). Rates inferred from fossil pollen records ranged between 100 and 500 m·yr⁻¹ during the Holocene (Clark et al. 1998; Aitken et al. 2008). In contrast, cpDNA-based studies have reported migration rates <100 m·yr⁻¹ for the same period (McLachlan & Clark 2004; Aitken et al. 2008). Very few studies provide estimates of current tree migration rates. Over an important latitudinal gradient, Woodall et al. (2009) presented migration speeds up to 1000 m·yr⁻¹. Studies on altitudinal tree distributions reported much lower rates, with upward shifts of 20-35 m·decade⁻¹ (Kelly & Goulden 2008; Lenoir et al. 2008; Feeley et al. 2011). Thus, actual tree migration rates seem too slow to successfully track the rates of change of the suitable habitats under current and future climate change.

The aim of our study was to analyse altitudinal tree species distributions in Spain (Pyrenees and Iberian system mountains) to detect evidence of rapid shifts over a single decade using repeated surveys of the Spanish National Forest Inventory. Comparing *Fagaceae* species located in the core of their distribution areas to species located at the southern limit of their ranges, we also aimed to quantify the magnitude of these shifts in order to assess the ability of trees to keep pace with the current changes.

MATERIALS AND METHODS

Study area

Continental Spain (492 173 km²) lies between 36° N and 43.5° N, and 9° W and 3° E. It covers a large altitudinal gradient from sea level up to 3500 meters. Mountains cover 51% of the national surface area, and more than 20% of these mountain areas are forest-covered (Inventario Forestal Nacional 2007). We focused on two mountain ranges in this study: the Pyrenees and the Iberian system. Other Spanish mountain areas were excluded because of methodological failures in the inventories (geolocalization uncertainties, tree planting programmes). Both mountain ranges are located at the southern limit of the temperate climate area and in the core of the Mediterranean climate area. The Pyrenees, located in the northern part of the country, bordering France (42.7° N, 0.79° E), reach >3000 m a.s.l.; the elevations of our studied area were 4-2499 m a.s.l. The Iberian system is in central Spain (41.35° N, -1.62° E), reaching its highest point at 2313 m a.s.l.; our studied area ranged from 40 to 2026 meters a.s.l (Fig. 1).

Mean annual temperature for each mountain range from 1980 to 2000 was calculated as the average obtained from 89 and 98 weather stations for the Pyrenees and the Iberian system, respectively (www.aemet.es). Linear regressions were then fitted to the data (Statistica 8.0, StatSoft Inc, Tulsa, OK, USA).

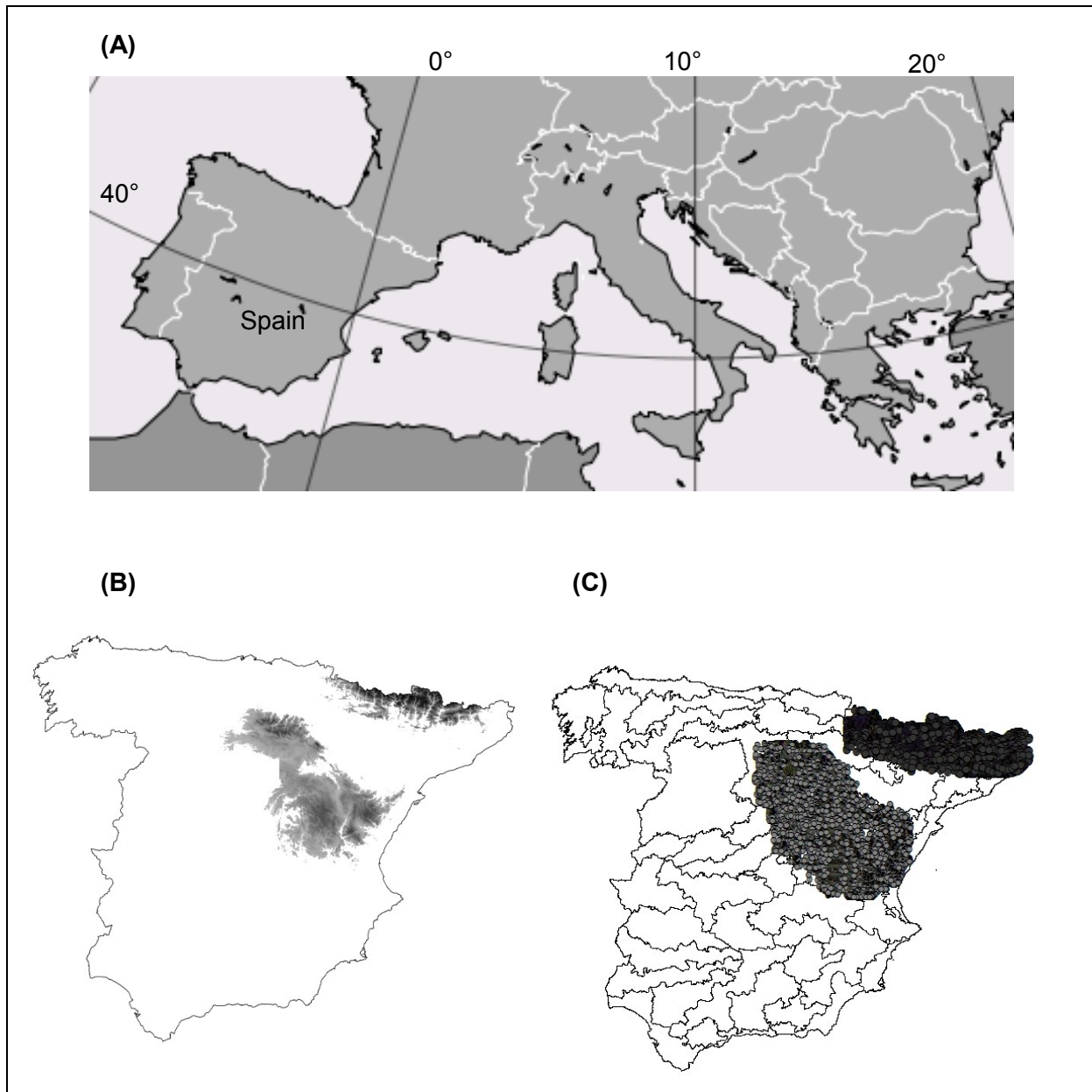


Figure 1. Maps of the studied areas. (A) General map of southern Europe (extracted from Ssolbergj under CC licence BY-SA 3.0) (B) Map of Spain presenting the Pyrenees Mountains and the Iberian System, corresponding to the Spanish mountain ranges used in this study. (C) Map of Spain presenting the location of the plots of the Spanish National Forest Inventory that were used in this study.

Studied species

In order to investigate natural dynamics in species distribution, we selected five hardwood tree species of the Fagaceae and avoided e.g. Pine species, which have been extensively planted. Two of the five species were deciduous temperate species, *Fagus sylvatica* L. and *Quercus petraea* (Matt.) Liebl.; *Quercus faginea* Lam. is a marcescent sub-Mediterranean species; finally we selected two evergreen Mediterranean oaks, *Quercus*

suber L. and *Quercus ilex* L. *F. sylvatica* and *Q. petraea* are distributed throughout Europe and in Spain, both species are located at the south-western limit (rear edge) of their distribution (Benito Garzon et al. 2008). *Q. faginea* is restricted to the Iberian Peninsula and Maghreb (Alia et al. 2009). Sub-Mediterranean areas are considered transitions between Mediterranean and temperate zones in term of climate, and present a specific vegetation type characterized by the abundance of marcescent species (Sanchez de Dios et al. 2009). The distribution area of *Q. suber* is from the Balkans, through southern France to the Iberian Peninsula and Maghreb (Alia et al. 2009). In Spain, it is abundant in the southwest and at lower altitudes in east, such as the Pyrenees and the Iberian system. *Q. ilex* is a typical Mediterranean species expanding around the Mediterranean Basin and is present throughout Iberia (Alia et al. 2009). Thus both *Q. ilex* and *Q. suber* are located at the core of their distribution areas.

Altitudinal distribution of the species

We used tree presence-absence data from two successive forest surveys consisting of a systematic sampling of permanent plots from all Spanish forests; the second survey of the Spanish Forest Inventory (Inventario Forestal Nacional 1995) took place between 1986 and 1996, and the third between 1997 and 2007 (Inventario Forestal Nacional 2007). Return to the same plot between inventories occurred after a 10-yr interval. For the purpose of this paper, we will use the decade of the mean year of the inventory time period in the 1990s and 2000s to refer to the 1986-96 and 1997-2007 inventories, respectively. The same plots were censused in both inventories (A1 plots, Inventario Forestal Nacional 2007) and change in plot number between the second and third inventory corresponds to new plots as well as plots that were removed from the database due to a localization problems (Table S1). Plots (25-m radius) were distributed systematically every 1 km at the intersection of the Universal Transverse Mercator (UTM) coordinates, over all forested areas in Spain. Altitude was extracted from a digital elevation model under GIS (ArcMap 9.2, ESRI, Redlands, CA, USA). We constituted one sample data set per species, mountain range and forest survey (20 data sets). For each data set, we counted the total number of plots (N_{alt}) per altitudinal class (25 classes, from 0 m to 2500 m) and the number of plots per altitudinal class where the species was present (n_{alt}). The probability of occurrence of the species per class of altitude (p_{alt}) was then calculated as:

$$p_{alt} = \frac{n_{alt}}{N_{alt}} \quad (1)$$

Model fit and parameter estimate

In this study, we used three models to fit the altitudinal distribution of species probability of occurrence: the logistic regression, and modalities IV and V of the HOF model (Huisman et al. 1993). For each sample data set, we chose the best model considering goodness-of-fit in terms of (1) ability to represent the symmetry or the skewness of the distribution of probability of occurrence and (2) minimum Akaike criterion. The parameters of the models were estimated by maximizing the likelihood of a Bernoulli distribution (proc NLMIXED, SAS v 9.2; SAS Institute, Cary NC, USA).

Logistic regression is a classical model used to fit symmetric distribution of species probabilities of occurrence (Coudun & Gegout 2006; Lenoir et al. 2008). With this regression, the probability of occurrence is related to the altitudinal class through the following quadratic function using a logit link:

$$\ln\left(\frac{p_{alt}}{1-p_{alt}}\right) = a1 + a2.alt + a3.alt^2 \quad (2)$$

where $a1$, $a2$ and $a3$ are parameters of the logistic regression, p_{alt} is probability of occurrence per altitudinal class and alt is the altitudinal class (m).

For the logistic regression, the optimum altitude ($alt_{opt,t}$) at time t was then calculated as:

$$alt_{opt,t} = \frac{-a2}{2.a3} \quad (3)$$

The IV and V modalities of the HOF distribution models (Huisman et al. 1993) permitted fitting of a symmetrical and skewed distribution, respectively:

$$\text{HOF IV: } p_{alt} = M \frac{1}{1+e^{b1+b2.alt}} \frac{1}{1+e^{b3-b2.alt}} \quad (4)$$

$$\text{HOF V: } p_{alt} = M \frac{1}{1+e^{c1+c2.alt}} \frac{1}{1+e^{c3+c4.alt}} \quad (5)$$

where $b1$, $b2$, $b3$, $c1$, $c2$, $c3$ and $c4$ are the parameters of the distributions; M is a constant equal to the maximum value that can be attained (Huisman et al. 1993), thus $M=1$ since p_{alt} is a probability. For the HOF IV model, the altitude of the optimum was calculated as:

$$alt_{opt,t} = \frac{b3-b1}{2.b2} \quad (6)$$

For the HOF V model, no analytical solution exists to calculate the optimum altitude; knowing the numerical values of the parameters of the HOF V model (Eq. 5), it was thus determined by solving Eq. 7 using optimization methods (proc MODEL, SAS v. 9.2):

$$c2. e^{(c1+c2.alt_{opt,t})} \cdot (1 + e^{(c3+c4.alt_{opt,t})}) + c4. e^{(c3.c4.alt_{opt,t})} \cdot (1 + e^{(c1+c2.alt_{opt,t})}) = 0 \quad (7)$$

The confidence interval on the supplementary parameter corresponding to the optimum altitude i.e. the altitude of the optimum of probability of occurrence ($alt_{opt,t}$, m) was estimated using the delta method (Serfling 1980; Billingsley 1986; Couallier et al. 2011).

Differences in optimum altitude

For each species and mountain range, the shift (m) in altitude of the optimum of the probability of occurrence between $t=1990s$ and $t=2000s$ was calculated as:

$$shift = alt_{opt,2000} - alt_{opt,1990} \quad (8)$$

where $alt_{opt,1990s}$ and $alt_{opt,2000s}$ are the altitude of the optimum of probability of species occurrence for the 1990s and the 2000s forest surveys, respectively.

A bootstrapped t -test is usually used with models of species distribution along an environmental gradient (e.g. Maggini et al. 2011) in order to assess significance of the shifts. However, the resampling of binary data (presence-absence) during the bootstrap increases the variability within the bootstrapped samples compared to that in the original data set (Davison & Hinkley 1997); thus these tests are not suitable for analysing small amplitude shifts such as those we have been investigating. Therefore we abandoned similar permutation tests (data not shown) and simply considered that non-overlapping 95% confidence intervals between the two surveys indicated significant differences in optimum altitude.

Differences in probability of occurrence

We determined the altitudinal distribution of difference in probability of occurrence between the two surveys $pdiff$ as:

$$pdiff_{alt} = p_{alt,2000s} - p_{alt,1990s} \quad (9)$$

where $p_{alt,1990s}$ and $p_{alt,2000s}$ are probability of occurrence per altitudinal class for the 1990s and the 2000s forest surveys, respectively, and $pdiff_{alt}$ is the difference in probability of occurrence between the surveys per altitudinal class. We calculated $pdiff_{alt}$ for each of 1000 altitudinal classes inside the altitudinal range 0-2500 m using the model that best fitted our data (Eqs. 2, 4 or 5).

The area under the curve associated with the *pdiff* function was calculated applying the rectangle method as the sum of the *pdiff_{alt}* multiplied by the altitudinal class interval (2.5 m). Integration of the *pdiff_{alt}* values was performed separating the negative values to quantify extirpation events (*pdiff.ext*) and the positive values to quantify colonization events (*pdiff.col*) (Lenoir et al. 2009). Linear regressions were fitted to the plots of the 2000s probabilities of occurrence vs. the 1990s probabilities of occurrence: a linear regression differing from the 1:1 line indicated significant differences in colonization or extirpation events.

Shifts in tree altitudinal distribution were assessed by the occurrence of a significant shift in optimum altitude and/or occurrence of colonization or extirpation events.

RESULTS

Model fitting and parameter estimates

We fitted twenty distributions of probability of occurrence along an altitudinal gradient, covering five tree species, two mountain ranges and two time periods, using two data sets: A1 plots only and all available plots, in order to make sure the change in some sampling plots between the inventories did not induce bias (Table S1). The fittings and conclusions were the same (average absolute variation in optimum estimate of 14.8 m $\pm$ 8.6 m, $\pm$ SD), therefore we chose to present fittings using all the sampled plots. Overall, the goodness-of-fit was good regardless of the dataset, as it can be assessed with the Akaike criterion (Table S2) and comparing data and models, as illustrated for five altitudinal distributions in the Pyrenees in 1990 (Fig. 2). Ten distributions out of the 20 were symmetric and could be fitted using a classic logistic regression, although sometimes a best fit was obtained using the HOF IV symmetric model (Table 1). However, the other ten distributions were asymmetric (see e.g. *Q. petraea* and *Q. faginea*, Figs 2B, C and 3) and required use of the asymmetric HOF V model (Huisman et al. 1993). When the distributions were skewed, as for *F. sylvatica* and *Q. ilex* in the Iberian system and *Q. petraea* and *Q. faginea* in the Pyrenees, the optimum altitudes of the species were poorly estimated using the classic logistic model, with differences ranging between 10 and 233 m, corresponding to errors of up to 19% (data not shown).

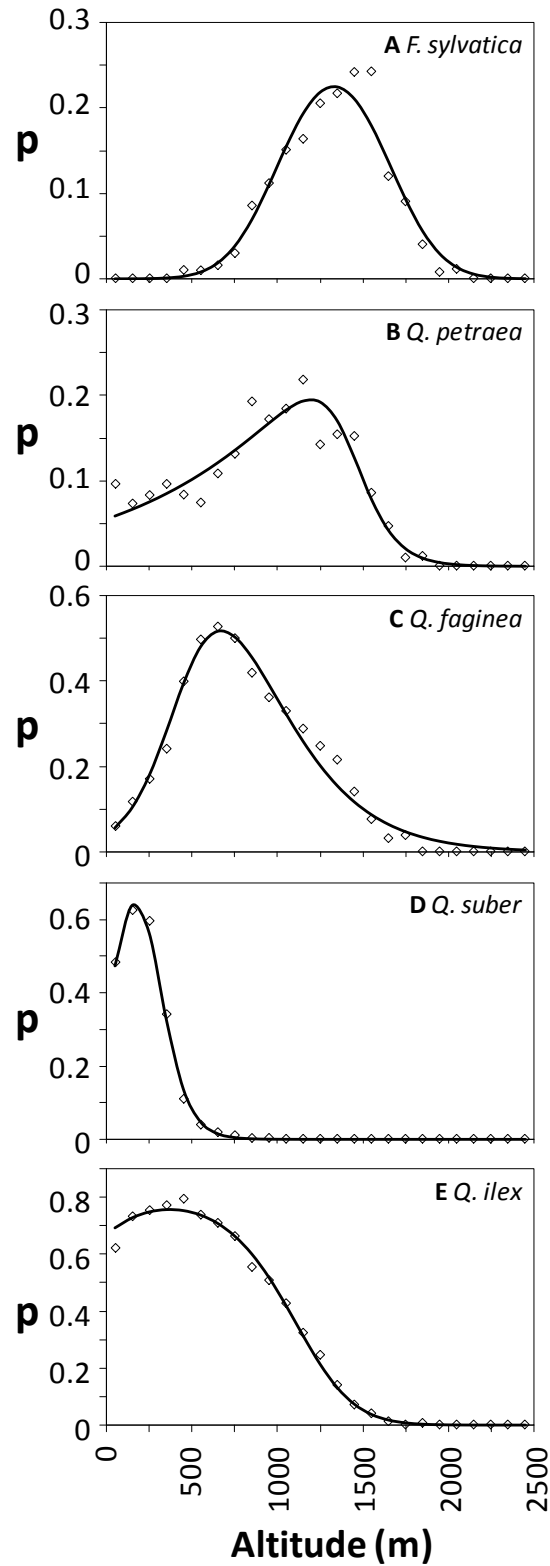


Figure 2. Examples of altitudinal distribution of probability of occurrence (p) in the Pyrenees Mountains for the 1990 forest inventory. Data are represented by open diamonds and fitted models by full lines. (A) *F. sylvatica*, (B) *Q. petraea*, (C) *Q. faginea*, (D) *Q. suber* and (E) *Q. ilex*.

Table 1. Optimum altitude (Alt_{opt}) and shift in optimum (Shift) per species and mountain range.

Species	Mountain area	Period	Model	Alt_{opt} (m)	CI Inf. (m)	CI Sup. (m)	Shift (m)
<i>F. sylvatica</i>	Pyrenees	1990s	Logistic	1330	1304	1357	-34
		2000s	Logistic	1296	1272	1320	
	Ib. System	1990s	HOF V	1528	1492	1564	-1
		2000s	HOF V	1527	1490	1564	
<i>Q. petraea</i>	Pyrenees	1990s	HOF V	1195	1130	1260	+36
		2000s	HOF V	1231	1131	1332	
	Ib. System	1990s	HOF V	1393	1203	1583	+181
		2000s	HOF V	1574	1395	1753	
<i>Q. faginea</i>	Pyrenees	1990s	HOF V	670	646	694	+93
		2000s	HOF V	763	734	793	
	Ib. System	1990s	Logistic	1068	1053	1082	+25
		2000s	Logistic	1094	1080	1108	
<i>Q. suber</i>	Pyrenees	1990s	HOF IV	170	155	186	-3
		2000s	HOF IV	167	151	184	
	Ib. System	1990s	HOF IV	527	471	584	-30
		2000s	HOF IV	496	443	548	
<i>Q. ilex</i>	Pyrenees	1990s	Logistic	370	326	414	+22
		2000s	Logistic	392	348	436	
	Ib. System	1990s	HOF V	927	913	940	+24
		2000s	HOF V	951	937	966	

Altitudes of the optimum of the probability of occurrence for the five studied species (Alt_{opt} , m) and 95% confidence intervals (CI, m), for both years of forest survey (1990s and 2000s) within each mountain area (Pyrenees and Iberian system). The model type is indicated as logistic = symmetric logistic model, HOF IV = HOF symmetric model and HOFV = HOF skewed model (Huisman et al. 1993). Shifts (m) were calculated as differences in Alt_{opt} for each species and mountain range. Bold characters indicate non-overlapping 95%CI.

Altitudinal shift in tree species distribution

Analysis of the altitudinal distribution of five tree species over a 10-yr period (1986-1996 and 1997-2007) demonstrated that a shift occurred in the distribution towards higher

altitudes for two species, *Q. petraea* and *Q. faginea*, whereas the others showed no changes.

Overall, the altitudinal range (maximum - minimum altitude) of the species distributions did not change during the 10-yr period, regardless of species and mountain range (Fig. 3). However, changes in terms of the optimum altitude of species occurrence or probability of occurrence across the altitudinal gradient presented some differences according to species and mountain range. The temperate species did not present the same trend in response. Indeed in the Iberian system, no shift in optimum altitude was observed for *F. sylvatica* (-1 m; Table 1) and nor any change in probability of occurrence (net gain of +2 m over the whole distribution area; Table 2); in the Pyrenees a small non-significant downward shift in optimum altitude was estimated (-34 m), together with a net increase in the probability of occurrence at altitudes close to or slightly lower than the optimum ($pdiff.ext + pdiff.col = +21$ m, Table 2). For *Q. petraea*, the observed patterns demonstrated no significant upward shifts in optimum altitude in both mountain ranges; there was a 36-m shift in the Pyrenees and a substantial but statistically not-significant 181 m upward shift in the Iberian system (Table 1); the altitude of the optimum rising from 1393 m in 1986-1996 to 1574 m in 1997-2007 (Table 1, Fig. 3B). More strikingly, the altitudinal distribution of *Q. petraea* demonstrated a large drop in probability of occurrence at the lowest altitudes during the analysed period in the Pyrenees, as indicated by the magnitude of extirpation events (Fig. 3B, Table 2; $pdiff.ext = -85$ m vs. $pdiff.col = +1$ m). Meanwhile in the Iberian system, the maximum probability of occurrence of this species was more than ten-fold lower than in the Pyrenees, indicating much lower abundance in the southern mountain area where colonization events occurred at the highest altitudes (Fig. 3B, Table 2; $pdiff.col = +5$ m).

For *Q. faginea*, the sub-Mediterranean species (Fig. 3C), our analysis demonstrated a significant upward shift in optimum altitude in the Pyrenees (93 m; Table 1), the optimum varying from 670 m to 763 m (Table 1). Moreover, the probabilities of occurrence demonstrated large drops between the two surveys throughout the altitudinal gradient, with a maximum decreasing from 0.5 to 0.3 (Fig. 3C). These drops resulted in many extirpation events ($pdiff.ext = -204$, Table 2) in the Pyrenees. A moderate non-significant upward shift in optimum altitude was also observed in the Iberian system (25 m; Table 1) and the probability of occurrence indicated colonization events at the higher altitudes (Fig. 3C, Table 2).

Regarding the Mediterranean species, *Q. ilex* and *Q. suber*, their overall distributions remained almost identical over the investigated time period in the Pyrenees, with no changes in the probability of occurrence function ($pdiff.ext + pdiff.col$ equal to +3 and -5, respectively). In the Iberian system, *Q. suber* optimum altitude presented a moderate downward shift (-30

m) and no change in the overall probabilities of occurrence ($pdiff.ext + pdiff.col = +2$, Table 2). For *Q. ilex*, some colonization events were observed, as indicated by $pdiff.col = +38$ throughout the altitudinal gradient (Fig. 3D, E, Table 2).

Table 2 Colonization ($pdiff.col$) and extirpation ($pdiff.ext$) events per species and mountain range.

Species	Mountain area	p_{1990s}	p_{2000s}	$pdiff.col$	$pdiff.ext$
<i>F. sylvatica</i>	Pyrenees	177	197	24	-3
	Ib. System	55	58	3	0
<i>Q. petraea</i>	Pyrenees	209	126	1	-85
	Ib. System	4	8	5	0
<i>Q. faginea</i>	Pyrenees	474	270	0	-204
	Ib. System	164	191	27	0
<i>Q. suber</i>	Pyrenees	221	216	0	-5
	Ib. System	25	27	3	-1
<i>Q. ilex</i>	Pyrenees	812	815	15	-12
	Ib. System	379	417	38	0

p_{1990s} and p_{2000s} (m per prob. units) correspond to the areas under the altitudinal distributions of probability of occurrence (p) for the 1990s and 2000s surveys, respectively. $pdiff.col$ and $pdiff.ext$ (m per prob. units) describe the area under the $pdiff$ curve when $pdiff > 0$ and $pdiff < 0$, respectively. Bold characters indicate significant events.

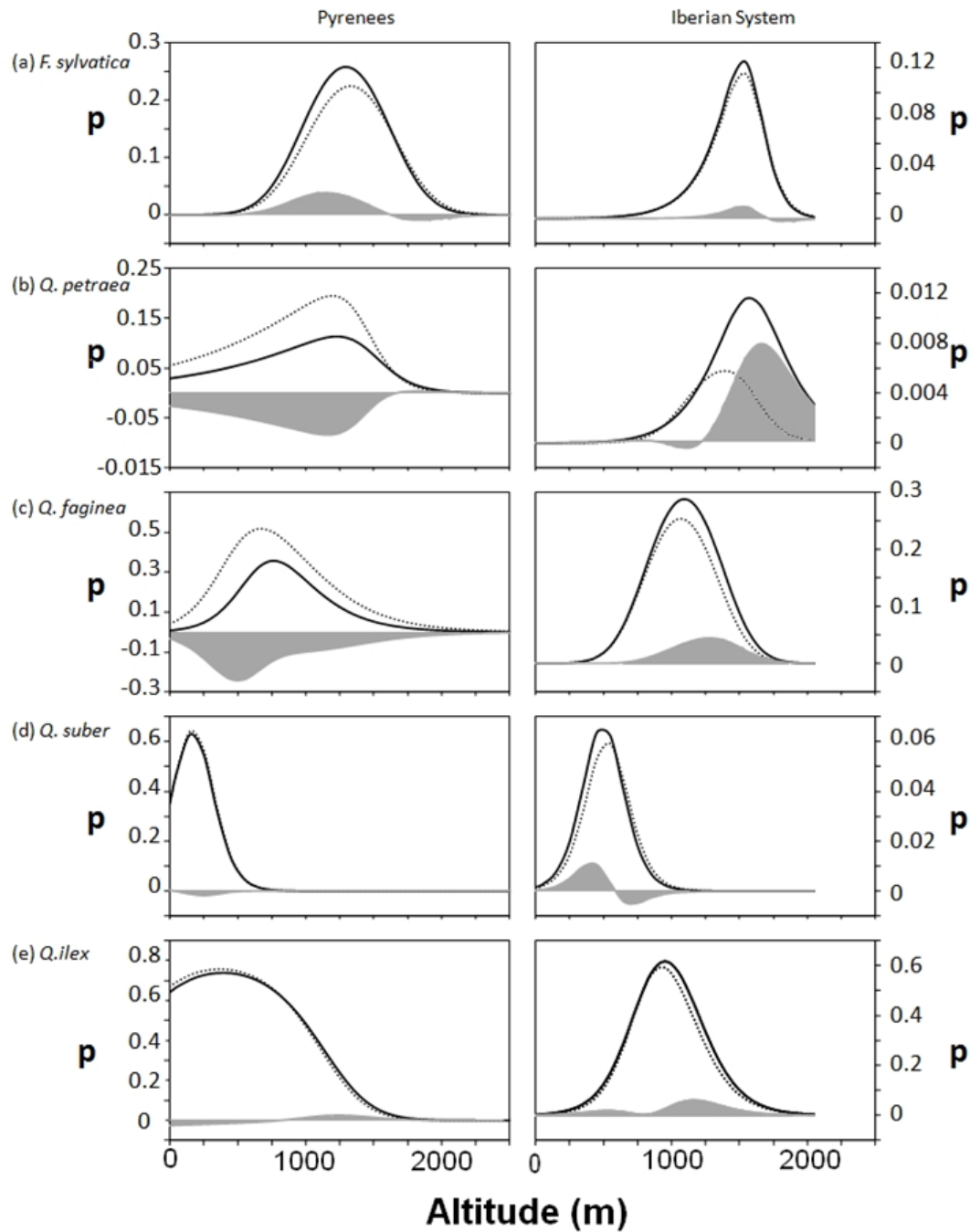


Figure 3. Altitudinal species distributions and difference in species occurrence over a 10-yr period. The lines correspond to the fitted distributions of the probability of occurrence (p) along the altitudinal gradient for the 1990 forest inventory (dotted line) and the 2000 forest inventory (full line) in the Pyrenees Mountains (left panel) and in the Iberian system (right panel) for the five species: (A) *F. sylvatica*, (B) *Q. petraea*, (C) *Q. faginea*, (D) *Q. suber* and (E) *Q. ilex*. Grey areas represent the altitudinal distributions of difference in probability of occurrence between the 2000 and 1990 surveys. Positive values indicate tree colonization event whereas negative values correspond to tree extirpation.

Climatic trends over 20 yr

Both in the Pyrenees and the Iberian system, a significant increase in mean annual temperature was observed, with a 0.38 °C and 0.24 °C increase per decade, respectively (Fig. 4). In the Pyrenees, this phenomenon corresponded to an increase of minimum winter temperature (+0.67 °C·decade⁻¹) and a decrease of maximum summer temperature (-0.42 °C·decade⁻¹). In the Iberian system, minimum temperature increased by 0.45 °C·decade⁻¹, whereas the maximum summer temperature remained even over the considered period (+0.01 °C·decade⁻¹, not significant).

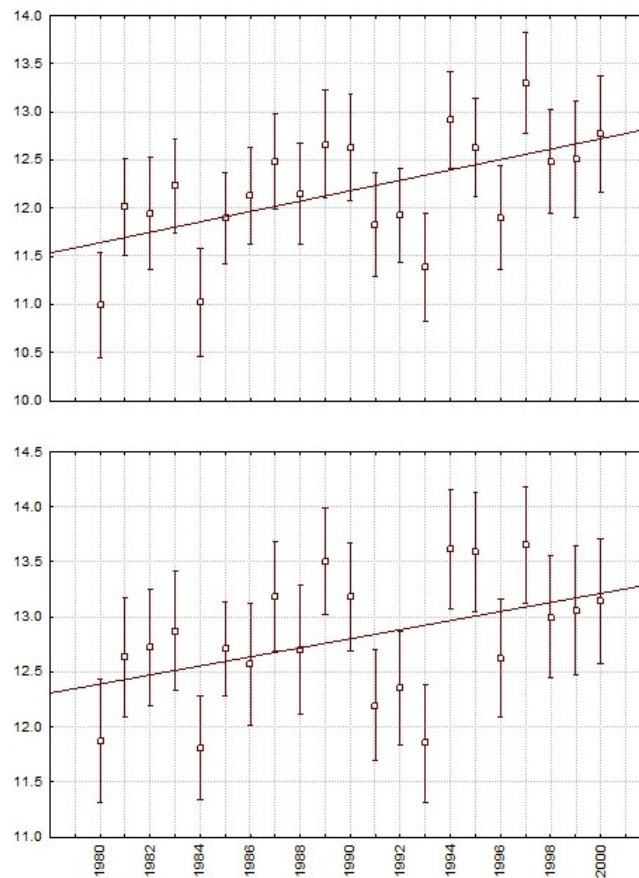


Figure 4. Trends in mean annual temperature between 1980 and 2000 (A) in the Pyrenees mountains (B) in the Iberian System. (A) In the Pyrenees mountains, each square corresponds to the mean of 89 weather stations ($\pm 95\%$ confidence interval). The line indicates the significant tendency: $T = 11.6412 + 0.054 \cdot \text{year}$ ($P = 0.0069$). (B) In the Iberian System, each square correspond to the mean of 98 weather stations ($\pm 95\%$ confidence interval). The line indicates the significant tendency: $T = 12.39 + 0.0412 \cdot \text{year}$ ($P = 0.0414$).

DISCUSSION

Bioclimatic envelope models have predicted that the suitable climatic areas of Mediterranean species such as *Pinus halepensis*, *Quercus coccifera*, *Quercus ilex* and *Juniperus oxycedrus* would expand whereas those of temperate species such as *Abies alba*, *Picea abies*, *Larix deciduas* and *Fagus sylvatica* should risk higher extinction rates (Ohlemüller et al. 2006) in response to current global change. However, field evidence of species distribution shifts in Southern Europe is scarce. We show here that the altitudinal distributions of some sub-Mediterranean and temperate species were substantially altered during the last decade (1990s-2000s), whereas we could not detect any shift for the two Mediterranean species. This comparison suggests that for tree species located at the limit of their distribution area, rapid shifts in altitudinal distribution have occurred, which could be interpreted as signs of extirpation or migration in response to the current global change.

Altitudinal shifts of species distribution

We used two successive National Forest Inventories to investigate the existence or absence of shift over a 10-yr period in tree species, repeating the analysis over two mountain ranges in Spain. Overall, we found an average shift of $+31 \text{ m} \cdot \text{decade}^{-1}$ in optimum altitude, ranging between -34 and $+181 \text{ m} \cdot \text{decade}^{-1}$. Similar to our observations, empirical data-based studies have found that tree species or genus distribution could present shifts of the same magnitude along altitudinal gradients during the last decades or century (Beckage et al. 2008; Kelly & Goulden 2008; Lenoir et al. 2008; Parolo & Rossi 2008; Bertrand et al. 2011; Feeley et al. 2011) in response to global change. Using presence-absence data gathered from six different French mountain ranges, altitudinal shifts varied between -157 m and $+120 \text{ m} \cdot \text{decade}^{-1}$, depending on the species studied ($n=56$; Lenoir et al. 2008). In the Santa Rosa Mountains of California, tree and shrub species shifted upward from 28 to $142 \text{ m} \cdot \text{decade}^{-1}$ (Kelly & Goulden 2008). The upward or downward movements observed in these studies were not always straightforward to interpret. Upward shifts are generally interpreted as a response to climate change, species moving towards milder temperature in response to climate warming (Breshears et al. 2008; Kelly & Goulden 2008). Downward shifts would result either from changes in biotic interactions as a result of land use or climate change (Hampe & Jump 2011). Crimmins et al. (2011) underlined the downward shifts of plant species as inconsistent with current increasing temperatures, and rather as a response to increased water balance at lower elevations. Lenoir et al. (2010) proposed a conceptual

model where climate change would induce release in species competition that could explain climate-inconsistent downward shifts. We observed a general warming of the studied areas between 1980 and 2000 ($0.24\text{ }^{\circ}\text{C}$ and $0.38\text{ }^{\circ}\text{C}\cdot\text{decade}^{-1}$), and models predict a warming of Mediterranean mountains by $0.35\text{ }^{\circ}\text{C}$ to $0.50\text{ }^{\circ}\text{C}\cdot\text{decade}^{-1}$ between 1990 and 2055 (Noguès Bravo et al. 2008). Considering these diverse elements, we thus expected differences in the pattern of altitudinal distribution and change depending on the species type (Mediterranean / sub-Mediterranean, temperate) the mountain area (Pyrenees/ Iberian system) and their sensitivity to the Mediterranean climate.

Sub-Mediterranean and temperate species

Q. petraea and *Q. faginea* were the two species whose distributions presented the most important shifts in the Spanish mountains over the 10-yr period studied. In the Iberian system, *Q. faginea* range did change, either in optimum altitude or in probabilities of occurrence, but the species was already absent at lower altitudes (600-1700 m) compared to this species in the Pyrenees (100-1800 m). The magnitude of the shift in optimum altitude in the Pyrenees ($93\text{ m}\cdot\text{decade}^{-1}$) corresponded to extreme values encountered in the literature (Kelly & Goulden 2008; Lenoir et al. 2008) and a 10-yr period is sufficient to detect such fast-migrating species. This upward shift in optimum altitude resulted primarily from extirpation at the lowest altitudes, as indicated by the large values of *pdiff.ext*. This phenomenon is clearly a signature of a retraction in the species distribution area and could be considered one of the first stages in the response of species distribution to climate change (Maggini et al. 2011). A modelling study investigated the distributions of *Q. faginea* and *Q. ilex* demonstrated a drastic drop in *Q. faginea* presence in response to increases in drought duration, leading to its quasi-disappearance after a 30-d increment of the drought period (Purves et al. 2007). However, as underlined in a recent study on the local dynamics of *Q. faginea* – *Q. ilex* – *J. thurifera* mixed ecosystems, changes in climatic conditions and in land use (e.g. a decrease in cattle pressure) may operate simultaneously, making it difficult to disentangle the role of the two processes (Olano et al. 2012). The sub-Mediterranean climate area is expected to dramatically decrease by 2080 (Sanchez de Dios et al. 2009; Ruiz-Labourdette et al. 2012), and the current distribution pattern and dynamics we observed in both Spanish mountain areas demonstrated extirpation at the lowest altitudes. Thus, we can hypothesize that *Q. faginea* is already experiencing the consequences of living at its rear edge limit under suboptimal climatic conditions, and that its extirpation is likely to accelerate in the years ahead.

For *Q. petraea*, the upward shifts in optimum altitude experienced in both the Pyrenees ($+36 \text{ m} \cdot \text{decade}^{-1}$) and the Iberian system ($+181 \text{ m} \cdot \text{decade}^{-1}$) were not significant. A limited non-significant downward shift in optimum altitude was found ($-28 \text{ m} \cdot \text{decade}^{-1}$) in the French mountains (Lenoir et al. 2008); the same authors (Lenoir et al. 2009) suggested, however, a recent upward shift of the species, as indicated by the seedling optimum of occurrence, which was 346 m higher than for adult trees. Our results could confirm this element, although the future 4th inventory would be necessary to be fully conclusive. In the Iberian system, the occurrence of colonization events at the highest altitudes demonstrated the early stage of upward shifts in patterns (Maggini et al. 2011). Although resulting from different demographic mechanisms, early signs of upward shifts have also been observed for this species in the Pyrenees, with important low-altitude extirpation events – equivalent to a trailing edge retraction (Maggini et al. 2011). In Spain, *Q. petraea* is already located at the rear edge of its latitudinal distribution (Ducousso & Bordacs 2004); its location in the Iberian system already corresponds to the most southern location of this species and we demonstrated that the current shift in the Iberian system is also placing it at the tree line (maximum altitude 1800 m) of the mountain itself (1850-2050 m), making it almost impossible to escape upward in the future (highest altitudinal point 2313 m). In addition, a recent modelling study predicted that *Q. petraea* would suffer the largest reduction in its bioclimatic envelope by 2080 relative to other Spanish temperate broadleaved trees (Benito Garzon et al. 2008). As temperatures are increasing in both mountain areas and as the phenomenon is expected to continue during the next century (Nogués Bravo et al. 2008), we can infer that *Q. petraea* will be at risk of extirpation in the southern range of its distribution in Europe.

For *F. sylvatica*, a temperate species also located at the southern limit of its distribution, we could not detect any shifts in the Spanish mountains. The species distribution did not change in the Iberian system and moved slightly downwards during the investigated period in the Pyrenees ($-34 \text{ m} \cdot \text{decade}^{-1}$ in the optimum plus colonization events at the lower altitudes). It could be that our time period was too short to detect any shift for this species; 55 m and 12.5 m upward shifts per decade were found in the French mountains (Lenoir et al. 2008) and the Spanish Montseny Mountain (Penuelas & Boada 2003), respectively. Comparing seedling and adult tree distributions, a downward shift of the species could be suggested (optimum altitude difference of -16 m, Lenoir et al. 2009). According to Penuelas & Boada (2003), the persistence of this temperate species at the southern latitudes of Spain is already the result of ancient upward movements that allowed the land to reach altitudes with favourable climatic conditions. The distribution patterns that we observed (maximum altitude of 2100 m) confirm that *F. sylvatica* has already reached the tree line in the Pyrenees

(Penuelas & Boada 2003; Batllori & Gutierrez 2008) and almost the rock limit (2500 m) such that upward colonization events will be unlikely in the future.

Mediterranean species

In this study, we demonstrated the current resilience of the Mediterranean species *Q. ilex* and *Q. suber*, since hardly any movement was observed during the investigated period, as underlined by small shifts in the optimum or absolute values of probabilities of presence along both altitudinal gradients. In the literature, we found no similar studies on these species; however local stand demographic assessments clearly demonstrated that the total area of *Q. ilex* was expanding in the Montseny Mountain (Penuelas & Boada 2003) or that colonization events could be observed in *J. thurifera* stands in central Spain (Olano et al. 2012). Similarly, modelling studies based on climatic envelopes (Benito Garzon et al. 2008; Ruiz-Labourdette et al. 2012) or on seed dispersal processes (Purves et al. 2007) predicted the maintenance or expansion of *Q. ilex* range in response to global change in the Iberian Peninsula until 2020, followed by strong extirpations by 2080. Our results rather suggest the current stability of the altitudinal distribution of these species. Olano et al. (2012) noted that *Q. ilex* colonization events observed in central Spain occurred in plots having the same climatic conditions in both 1992 and 2002. *Q. ilex* dynamics seemed to be largely influenced by abiotic factors such as drought stress at the regeneration stage (Resco de Dios et al. 2007) as well as temperature (Sanchez de Dios et al. 2009). The climatic envelope of *Q. suber* should already be reduced by 2020 according to the models (Benito Garzon et al. 2008), and the species is known to be less stress tolerant than *Q. ilex* (David et al. 2007). However, our results did not confirm these assumptions as no movement was detected. Our study thus suggested that both Spanish mountain areas still represent suitable climatic environments for the two Mediterranean oaks.

Both of these Mediterranean oaks are at the core of their latitudinal distribution area in Spain (Pyrenees and Iberian system), which could explain why changes in environmental conditions did not result in detectable changes over a 10-yr period and would suggest a longer stability of their distribution area under current global changes.

Strengths and limitations of the modelling approach

Considering that the time period considered in our study was short, it was all the more important to assess the parameters of the species distribution in the most unbiased way.

Logistic regression is the most commonly used model in the analysis of species distributions along environmental gradients to fit binary data such as species presence-absence (see review by Austin 2007). However, Coudun & Gégout (2006) underlined that the main parameters of the distribution (among which the optimum of occurrence) could not be accurately estimated with this model when the theoretical optimum was located near an extreme of the gradient, i.e. when the distribution was skewed. When species distributions along ecological gradients do not exhibit a symmetric distribution, unimodal or skewed models should be tested instead (Austin 2002, 2007; Oksanen & Minchin 2002). The HOF models (Austin 2002) cover a set of symmetric and asymmetric models that were proposed as the best techniques to fit skewed distributions (Lawesson & Oksanen 2002; Oksanen & Minchin 2002). In our study, we found that species altitudinal distributions corresponded to skewed curves in 50% of the studied cases. The occurrence of skewed distributions was already present along various environmental gradients for 21-84% of the studied species (Minchin 1989; Lawesson & Oksanen 2002; Rydgren et al. 2003; Murphy et al. 2010). The use of symmetric models on a skewed distribution would clearly lead to significant biases in optimum altitude estimates, and thus we strongly encourage calculation of the optimum and confidence interval using the HOF V skewed model and the Delta method (Couallier et al. 2011). Moreover, as migration of tree species is slow, studies such as ours that consider rapid changes over one decade are probably incapable of providing evidence of changes over the whole altitudinal or latitudinal range, such as the contraction or expansion events demonstrated in Zhu et al. (2012). Migration can still be seen by studying signs such as leaning of the optimum towards higher or lower limits of the range or changes in abundance along the whole range (Breshears et al 2008; Maggini et al. 2011). The models that we used (Huisman et al. 1993) and the developments we added to the estimations of optimum on skewed distributions (Couallier et al. 2011) offer an interesting method to quantify the magnitude of the changes along the whole altitudinal distribution of a species.

CONCLUSION

Our study demonstrated that over a short time period, using adequate models to quantitatively describe the altitudinal distribution of trees, we could determine that Mediterranean species distributions are still resilient to current global changes, whereas sub-Mediterranean and temperate species distributions were already changing, either in altitude of the optimum of occurrence or in the probability of occurrence at high or low altitudes. These patterns resulted from changes in species colonization or extirpation events. For the Mediterranean species, located in the core of their distribution area, the absence of rapid

shift may be explained by the maintenance of local environmental conditions still corresponding to their ecological requirements. In contrast, for some sub-Mediterranean and temperate species, the magnitude of the changes suggests that local extirpations or upward colonizations are underway, probably as a sign of increasing lack of balance between prevailing conditions and the species fundamental niche. Considering the expected changes in climatic conditions, with warmer and drier conditions (Nogués Bravo et al. 2008; Kelley et al. 2012), the tree species shift rates that we observed are lower by a factor of 10-100 compared to the pace of land-use and climate change suggested in the models (Iverson et al. 2004; Morin et al. 2008; Bertrand et al. 2011). Thus the patterns observed in this study are likely to intensify in the future, with tree species distributions moving upwards as the future as a consequence of enhanced high-altitude colonization events and low-altitude extirpations events.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank the Spanish Ministry of the Environment and Rural and Marine Affairs for granting access to the forest inventory data. M.A.Z. and R.G.-V. were supported by INTERBOS3-CGL2008-04503-C03-03 (MCI). S.D. and A.J.P. were supported by the Baccara FP7-KBBE-2008-2-B n°226299. M.U. is currently benefiting from a PhD grant from the AXA Research Fund and has benefited from a mobility grant to Spain from the Aquitaine general council (Aquimob). We thank Jesús de Miguel and David Sánchez de Ron for their technical assistance.

REFERENCES

- Aitken, S. N., Yeaman, S., Holliday, J. A., Wang, T. L. & Curtis-McLane, S. 2008. Adaptation, migration or extirpation: climate change outcomes for tree populations. *Evolutionary Applications* 1: 95-111.
- Alia, R., Garcia del Barrio, J. M., Iglesias, S., Mancha, J. A., De Miguel, J., Nicolas, J. L., Pérez, F. & Sanchez de Ron, D. 2009. *Regiones de procedencia de especies forestal en España*. Ministerio de medio ambiente y medio rural y marino., Madrid.
- Austin, M. P. 2002. Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory and statistical modelling. *Ecological Modelling* 157: 101-118.
- Austin, M. P. 2007. Species distribution models and ecological theory: A critical assessment and some possible new approaches. *Ecological Modelling* 200: 1-19.
- Bakkenes, M., Alkemade, J. R. M., Ihle, F., Leemans, R. & Latour, J. B. 2002. Assessing effects of forecasted climate change on the diversity and distribution of European higher plants for 2050. *Global Change Biology* 8 390-407.
- Batllo, E. & Gutierrez, E. 2008. Regional tree line dynamics in response to global change in the Pyrenees. *Journal of Ecology* 96 1275-1288.
- Beckage, B., Osborne, B., Gavin, D. G., Pucko, C., Siccama, T. & Perkins, T. 2008. A rapid upward shift of a forest ecotone during 40 years of warming in the Green Mountains of Vermont. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105: 4197-4202.
- Benito Garzon, M., Sanchez de Dios, R. & Sainz Ollero, H. 2008. Effects of climate change on the distribution of Iberian tree species. *Applied Vegetation Science* 11: 169-178.
- Bertrand, R., Lenoir, J., Piedallu, C., Riofrio-Dillon, G., de Ruffray, P., Vidal, C., Pierrat, J.-C. & Gegout, J.-C. 2011. Changes in plant community composition lag behind climate warming in lowland forests. *Nature* 479: 517-520.
- Billingsley, P. 1986. *Probability and measure*. Wiley, Series in Probability and Statistics, New York, USA.
- Breshears, D. D., Huxman, T. E., Adams, H. D., Zou, C. B. & Davison, J. E. 2008. Vegetation synchronously leans upslope as climate warms. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105: 11591-11592.
- Clark, J. S., Fastie, C., Hurtt, G., Jackson, S. T., Johnson, C., King, G. A., Lewis, M., Lynch, J., Pacala, S., Prentice, C., Schupp, E. W., Webb, T. & Wyckoff, P. 1998. Reid's paradox of rapid plant migration - Dispersal theory and interpretation of paleoecological records. *Bioscience* 48: 13-24.
- Couallier, V., Eyermann, A., Porté, A. J. & Urli, M. 2011. Intervalles de confiance pour une fonction implicite des paramètres d'un modèle : application au calcul de l'altitude optimale de

présence d'espèces végétales dans une chaîne montagneuse. *43ème journée de Statistiques, Société française de Statistiques, 23-27 mai 2011, Gammarth, Tunisia*.

Coudun, C. & Gegout, J. C. 2006. The derivation of species response curves with Gaussian logistic regression is sensitive to sampling intensity and curve characteristics. *Ecological Modelling* 199: 164-175.

Crimmins, S.M., Dobrowski, S.Z., Greenberg, J.A., Abatzoglou, J.T. & Mynsberge, A.R. 2011. Changes in climatic water balance drive downhill shifts in plant species' optimum elevation. *Science* 331: 324-327.

Danby, R. K. & Hik, D. S. 2007. Variability, contingency and rapid change in recent subarctic alpine tree line dynamics. *Journal of Ecology* 95: 352-363.

David, T. S., Henriques, M. O., Kurz-Besson, C., Nunes, J., Valente, F., Vaz, M., Pereira, J. S., Siegwolf, R., Chaves, M. M., Gazarini, L. C. & David, J. S. 2007. Water-use strategies in two co-occurring Mediterranean evergreen oaks: surviving the summer drought. *Tree Physiology* 27: 793-803.

Davis, M. B. & Shaw, R. G. 2001. Range shifts and adaptive responses to Quaternary climate change. *Science* 292: 673-679.

Davison, A.C. & Hinkley, D.V. 1997. *Bootstrap methods and their application*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Devi, N., Hagedorn, F., Moiseev, P., Bugmann, H., Shiyatov, S., Mazepa, V. & Rigling, A. 2008. Expanding forests and changing growth forms of Siberian larch at the Polar Urals treeline during the 20th century. *Global Change Biology* 14: 1581-1591.

Ducousso, A. & Bordacs, S. 2004. *EUFORGEN Technical Guidelines for genetic conservation and use for pedunculate and sessile oaks (Quercus robur and Q. petraea)*. International Plant Genetic Resources Institute, Rome, Italy.

Feeley, K. J., Silman, M. R., Bush, M. B., Farfan, W., Cabrera, K. G., Malhi, Y., Meir, P., Revilla, N. S., Quisdiyupanqui, M. N. R. & Saatchi, S. 2011. Upslope migration of Andean trees. *Journal of Biogeography* 38: 783-791.

Hampe, A. & Jump, A. S. 2011. Climate relicts: past, present, future. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 42: 313-333.

Hughes, L. 2000. Biological consequences of global warming: is the signal already apparent? *Trends in Ecology and Evolution* 15: 56-61.

Huisman, J., Olff, H. & Fresco, L. F. M. 1993. A Hierarchical Set of Models for Species Response Analysis. *Journal of Vegetation Science* 4: 37-46.

Inventario Forestal Nacional 1995. *Segundo inventario forestal nacional*. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación, Madrid, Spain.

Inventario Forestal Nacional 2007. *Tercer inventario forestal nacional*. Ministerio de Medio ambiente, Madrid, Spain.

Iverson, L. R., Schwartz, S. W. & Prasad, A. M. 2004. How fast and far might tree species migrate in the eastern United States due to climate change? *Global Ecology and Biogeography* 13: 209-219.

Iverson, L. R., Prasad, A. M., Matthews, S. N. & Peters, M. 2008. Estimating potential habitat for 134 eastern US tree species under six climate scenarios. *Forest Ecology and Management* 254: 390-406.

Johnstone, J. F. & Chapin, F. S. 2003. Non-equilibrium succession dynamics indicate continued northern migration of lodgepole pine. *Global Change Biology* 9: 1401-1409.

Kaplan, J. O. & New, M. 2006. Arctic climate change with a 2°C global warming : Timing, climate patterns and vegetation change. *Climatic Change* 79: 213-241.

Kelley, C., Ting, M., Seager, R. & Kushnir, Y. 2012. The relative contributions of radiative forcing and internal climate variability to the late 20th Century winter drying of the Mediterranean region. *Climate Dynamics* 38: 2001-2015

Kelly, A. E. & Goulden, M. L. 2008. Rapid shifts in plant distribution with recent climate change. *PNAS* 105: 11823-11826.

Lawesson, J. E. & Oksanen, J. 2002. Niche characteristics of Danish woody species as derived from coenoclines. *Journal of Vegetation Science* 13: 279-290.

Lenoir, J., Gégout, J. C., Marquet, P. A., Ruffray, P. d. & Brisse, H. 2008. A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century. *Science* 320: 1768-1771.

Lenoir, J., Gégout, J. C., Pierrat, J. C., Bontemps, J. D. & Dhote, J. F. 2009. Differences between tree species seedling and adult altitudinal distribution in mountain forests during the recent warm period (1986-2006). *Ecography* 32: 765-777.

Lenoir, J., Gégout, J. C., Guisan, A., Vittoz, P., Wohlgemuth, T., Zimmermann, N.E., Dullinger, S., Pauli, H., Willner, W. & Svenning, J.-C. 2010. Going against the flow: potential mechanisms for unexpected downslope range shifts in a warming climate. *Ecography* 33: 295-303.

Lescop-Sinclair, K. & Payette, S. 1995. Advance of the Arctic treeline along the eastern coast of Hudson Bay. *Journal of Ecology* 83: 929-936.

Magee, T. K. & Antos, J. A. 1992. Tree invasion into a mountain-top meadow in the Oregon Coast Range, USA. *Journal of Vegetation Science* 3: 485-494.

Maggini, R., Lehmann, A., Kery, M., Schmid, H., Beniston, M., Jenni, L. & Zbinden, N. 2011. Are Swiss birds tracking climate change? Detecting elevational shifts using response curve shapes. *Ecological Modelling* 222: 21-32.

- Malcolm, J. R., Markham, A., Neilson, R. P. & Garaci, M. 2002. Estimated migration rates under scenarios of global climate change. *Journal of Biogeography* 29: 835-849.
- McLachlan, J. S. & Clark, J. S. 2004. Reconstructing historical ranges with fossil data at continental scales. *Forest Ecology and Management* 197: 139-147.
- Meshinev, T., Apostolova, I. & Koleva, E. 2000. Influence of warming on timberline rising : a case study on *Pinus peuce* Griseb. in Bulgaria. *Phytocoenologia* 30: 431-438.
- Minchin, P. R. 1989. Montane vegetation of the Mt. Field massif, Tasmania: a test of some hypotheses about properties of community patterns. *Plant Ecology* 83: 97-110.
- Morin, X., Viner, D. & Chuine, I. 2008. Tree species range shifts at a continental scale : new predictive insights from a process-based model. *Journal of Ecology* 96 784-794.
- Murphy, H. T., VanDerWal, J. & Lovett-Doust, J. 2010. Signatures of range expansion and erosion in eastern North American trees. *Ecology Letters* 13: 1233-1244.
- Nogués Bravo, D., Araújo, M.B., Lasanta, T. & López Moreno J.I. 2008. Climate Change in Mediterranean Mountains during the 21st Century. *Ambio* 37: 280-285
- Ohlemüller, R., Gritti, E. S., Sykes, M. T. & Thomas, C. D. 2006. Quantifying components of risk for European woody species under climate change. *Global Change Biology* 12 1788-1799.
- Oksanen, J. & Minchin, P. R. 2002. Continuum theory revisited: what shape are species responses along ecological gradients? *Ecological Modelling* 157: 119-129.
- Olano, J. M., Zavala, M. A. & Rozas, V. 2012. Disruption of *Juniperus thurifera* woodland structure in its northwestern geographical range: potential drivers and limiting factors. *European Journal of Forest Research* 131: 563-570.
- Parolo, G. & Rossi, G. 2008. Upward migration of vascular plants following a climate warming trend in the Alps. *Basic and Applied Ecology* 9: 100-107.
- Penuelas, J. & Boada, M. 2003. A global change-induced biome shift in the Montseny mountains (NE Spain). *Global Change Biology* 9: 131-140.
- Petit, R. J., Hampe, A. & Cheddadi, R. 2005. Climate changes and tree phylogeography in the Mediterranean. *Taxon* 54: 877-885.
- Purves, D. W., Zavala, M. A., Ogle, K., Prieto, F. & Benayas, J. M. R. 2007. Environmental heterogeneity, bird-mediated directed dispersal, and oak woodland dynamics in Mediterranean Spain. *Ecological Modelling* 77: 77-97.
- Resco de Dios, V., Fischer, C. & Colinas, C. 2007. Climate change effects on mediterranean forests and preventive measures. *New Forests* 33: 29-40.

- Ruiz-Labourdette, D., Nogués-Bravo, D., Sainz Ollero, H., Schmitz, M. F. & Pineda, F. D. 2012. Forest composition in Mediterranean mountains is projected to shift along the entire elevational gradient under climate change. *Journal of Biogeography* 39: 162-176.
- Rydgren, K., Okland, R. H. & Okland, T. 2003. Species response curves along environmental gradients. A case study from SE Norwegian swamp forests. *Journal of Vegetation Science* 14: 869-880.
- Sanchez de Dios, R., Benito-Garzon, M. & Sainz-Ollero, H. 2009. Present and future extension of the iberian submediterranean territories as determined from the distribution of marcescent oaks. *Plant Ecology* 204: 189-205.
- Serfling, R.J. 1980. *Approximation Theorems of mathematical Statistics*. Wiley, Series in Probability and Statistics, New York, USA.
- Shiyatov, S. G., Terent'ev, M. M., Fomin, V. V. & Zimmermann, N. E. 2007. Altitudinal and horizontal shifts of the upper boundaries of open and closed forests in the Polar Urals in the 20th Century. *Russian Journal of Ecology* 38: 223-227.
- Sturm, M., Racine, C. & Tape, K. 2001. Increasing shrub abundance in the Arctic. *Nature* 411: 546.
- Thomas, C. D., Cameron, A., Green, R. E., Bakkenes, M., Beaumont, L. J., Collingham, Y. C., Erasmus, B. F. N., Siqueira, M. F. d., Grainger, A., Hannah, L., Hughes, L., Huntley, B., Van Jaarsveld, A. S., Midgley, G. F., Miles, L., Ortega-Huerta, M. A., Peterson, A. T., Philipps, O. L. & Williams, S. E. 2004. Extinction risk from climate change. *Nature* 427: 145-148.
- Thuiller, W., Lavorel, S., Araujo, M. B., Sykes, M. T. & Prentice, I. C. 2005. Climate change threats to plant diversity in Europe. *PNAS* 102: 8245-8250.
- Walther, G. R., Berger, S. & Sykes M.T. 2005. An ecological 'footprint' of climate change. *Proceedings of the Royal Society B* 272: 1427-1432.
- Woodall, C. W., Oswalt, C. M., Westfall, J. A., Perry, C. H., Nelson, M. D. & Finley, A. O. 2009. An indicator of tree migration in forests of the eastern United States. *Forest Ecology and Management* 257: 1434-1444.
- Woodall, C. W., Oswalt, C. M., Westfall, J. A., Perry, C. H., Nelson, M. D. & Finley, A. O. 2010. Selecting tree species for testing climate change migration hypotheses using forest inventory data. *Forest Ecology and Management* 259: 778-785.
- Zhu, K., Woodall, C. W. & Clark, J. S. 2012. Failure to migrate: lack of tree range expansion in response to climate change. *Global Change Biology* 18: 1042-1052.

APPENDIX

Table S1 Total number of plots and number of A1 plots used in the analysis in each mountain range and for each national forest inventory survey. A1 plots according to the NFI criteria are plots which were geolocalised at the exact same place during both inventories.

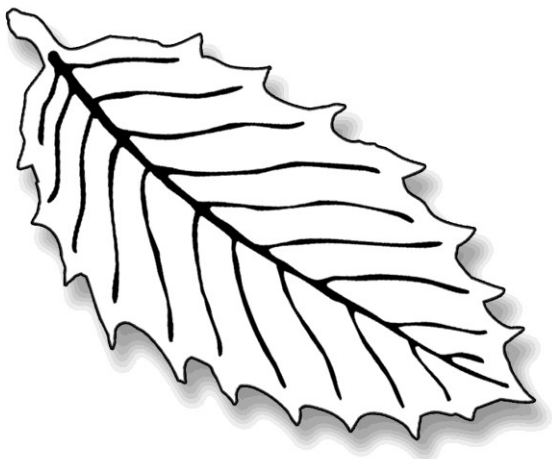
Mountain area	A1 plots		Total plots	
	1990s survey	2000s survey	1990s survey	2000s survey
Pyrenees	8414	8414	10489	10317
Iberian System	11111	11111	14418	13846

Table S2 Values of the Akaike criterion (AIC).

Species	Mountain area	Period	AIC		
			Logistic regression	HOF IV	HOF V
<i>F. sylvatica</i>	Pyrenees	1990s	122.8	137.3	139.3
		2000s	135.3	157.7	158.9
	Ib. System	1990s	102.5	86.7	79.1
		2000s	97.1	82	74.6
<i>Q. petraea</i>	Pyrenees	1990s	235.2	229.2	158.3
		2000s	172.3	166.9	139.4
	Ib. System	1990s	39.7	39.6	41.5
		2000s	52.4	52.1	52.6
<i>Q. faginea</i>	Pyrenees	1990s	239.2	228.8	183.1
		2000s	151	180	160.7
	Ib. System	1990s	104	123.3	124.7
		2000s	129.5	139.8	130.5
<i>Q. suber</i>	Pyrenees	1990s	148.9	73.6	75.5
		2000s	157.1	83.1	85.1
	Ib. System	1990s	64.7	58.3	60.3
		2000s	62	55.4	57.4
<i>Q. ilex</i>	Pyrenees	1990s	140	187.5	166.1
		2000s	135.2	202.3	153.3
	Ib. System	1990s	197.2	185	175.2
		2000s	169.5	173.9	171.6

Values of the Akaike criterion (AIC) for the three models (logistic regression, the HOF IV and the HOF V), each studied species, each forest survey (1990s and 2000s) and within each mountain area (Pyrenees Mountains and Iberian System).

CHAPITRE 1.2 : COLONISATION DU CHENE VERT EN LIMITE NORD D'AIRE DE REPARTITION



Ce chapitre fait l'objet d'un article scientifique, actuellement en review dans Proceedings of the Royal Society B.

Dans le cadre du changement climatique, l'inconnu principal reste la capacité des espèces à faibles vitesses de migrations, comme les arbres, à suivre le déplacement de leur bioclimat. Jusqu'à présent, la modélisation (modèles bioclimatiques ou modèles mécanistes) prédit d'importants déplacements des habitats favorables des espèces vers le nord. Aujourd'hui, il est urgent d'acquérir des données d'observations de terrain sur les forêts pour valider les simulations des modèles. Nous avons donc utilisé les données d'inventaires forestiers fournissant des informations concernant la présence/absence d'une espèce méditerranéenne (*Quercus ilex*), de 1880 jusqu'à nos jours, dans des forêts situées en limite Nord de son aire de répartition.

Les principaux objectifs de cette étude étaient : (i) de déterminer si cette espèce a colonisé de nouveaux milieux durant l'Anthropocène et (ii) de fournir une estimation directe de son taux de migration basée sur des observations de terrain. Nous avons montré que *Q. ilex* a colonisé de nouveaux milieux en limite Nord d'aire durant le XX^{ième} siècle. Cependant, la migration de cette espèce, est beaucoup plus lente que celles prédites par les modèles (22 to 57 m·an⁻¹). Nos résultats suggèrent que la vitesse de dispersion et d'établissement des arbres ne sera probablement pas suffisante pour suivre le déplacement de leur bioclimat dans le futur. L'intégration des vitesses de migrations réelles amélioreront les modèles de distribution ainsi que notre compréhension de la réponse des espèces face aux changements climatiques.

FIELD EVIDENCE OF COLONIZATION BY HOLM OAK, AT THE NORTHERN MARGIN OF ITS DISTRIBUTION RANGE, DURING THE ANTHROPOCENE PERIOD

SYLVAIN DELZON, MORGANE URLI, JEAN-CHARLES SAMALENS, JEAN-BAPTISTE LAMY, HEIKE LISCHKE, FABRICE SIN, NIKLAUS ZIMMERMANN & ANNABEL J. PORTE

ABSTRACT

A major unknown in the context of current climate change is the extent to which populations of slowly migrating species, such as trees, will track shifting climates. Niche modelling generally predicts substantial northward shifts of suitable habitats. There is therefore an urgent need for field-based forest observations to corroborate these extensive model simulations. We used forest inventories data providing presence/absence information from just over a century (1880-2010) for a Mediterranean species (*Quercus ilex*) in forests located at the northern edge of its distribution range.

The main goals of the study were (i) to investigate whether this species has actually spread into new areas during the Anthropocene period and (ii) to provide a direct estimation of tree migration rate. We show that *Q. ilex* has colonized substantial new areas over the last century. However, the maximum rate of colonization by this species (22 to 57 m·yr⁻¹) was much slower than predicted by the niche models and necessary to follow changes in habitat suitability since 1880. Our results suggest that the rates of tree dispersion and establishment may also be too low to track shifts in bioclimatic envelopes in the future. The inclusion of contemporary, rather than historical, migration rates into models should improve our understanding of the response of species to climate change.

Keywords: Climate change, Forest inventories, Tree distribution, Northern margin.

INTRODUCTION

Global temperature rises, increasing atmospheric CO₂ concentration, nitrogen deposition, changes in land use and forest management have altered the production and biodiversity of the terrestrial biosphere (Vitousek et al 1997; Parmesan and Yole 2003). Concerns have been raised about the responses to ongoing climatic change in tree species, particularly given the rapid rate of environmental change and the long life-span of these species (Aitken et al. 2008). Trees may adopt various strategies to cope with rapid environmental changes and landscape fragmentation, but adaptation alone (through genetic adaptation and phenotypic plasticity) is unlikely to be rapid enough to maintain standing populations (Lindner et al. 2010). A combination of migration and adaptation is, therefore, likely to be the only solution permitting the sustainable survival of tree populations. As a consequence, the boundaries of species distribution ranges may shift. Recent changes in plant distributions have, indeed, been reported in recent decades (Parmesan and Yohe 2003; Bertin 2008). These migrations are particularly evident in mountain areas, in which plant populations are mostly shifting upwards (Wardle and Coleman 1992; Grabherr et al. 1994; Kullman 2002; Penuelas and Boada 2003; Shiyatov et al. 2007; Lenoir et al. 2008; Uri et al. 2013). Studies of tree responses to abrupt changes in climate are thus essential, to provide us with insight into the possible future distributions of these species and biodiversity.

A full understanding of the link between climate change and distribution range dynamics can be obtained from studies of past changes. Phylogeographic, palynologic and anthracological studies have quantified shifts in tree distribution ranges due to past climate change (alternations of glacial and post-glacial warming periods), providing essential information for the determination of migration directions and rates and for forecasting future shifts of tree species distribution ranges (Bush et al. 2004; Petit et al. 2008). Fossil pollen data have suggested that northward migration is typical for tree populations responding to post-glacial climate warming (King and Herstrom 1996; Davis and Shaw 2001). The ranges of many temperate tree species were estimated to have expanded at rates of 500–1000 m year⁻¹ during the early Holocene (Overpeck et al. 1992), but these palynological studies showed that migration rates slow considerably after an initial phase of rapid invasion (Birks 1989). One well documented example of range shift is that for Holm oak (*Quercus ilex*), which displayed westward colonisation in the Mediterranean Basin during the Tertiary. The substantial range expansion of this species has been demonstrated by studies of chloroplast DNA variation (Lumaret et al. 2002). It remains unclear whether past migrations were limited by rates of climate change or by the dispersal abilities of the trees (Clark 1998), but past

rates of migration suggest that even relatively rapid changes in range limits would be insufficient to keep pace with predicted future climatic changes (Gear and Huntley 1991; Pearson 2006).

Vegetation distribution models provide additional insight, improving our understanding of the impact of climate change on species distribution and biodiversity. Niche-based models accounting for observed geographical distribution ranges on the basis of climatic and other environmental variables are frequently used to forecast the potential impact of ongoing climatic changes on the distribution and size of plant and animal ranges (Thomas et al. 2004; Thuiller et al. 2005; Araújo et al. 2006; Jetz et al. 2007; Huntley et al. 2008). Many studies based on the use of such models have suggested that species distributions may shift in response to climate change (mostly towards higher latitudes and altitudes; e.g. Guisan and Thuiller 2005; Thuiller et al. 2008). In the future, climatic conditions may be such that the magnitude of potential range changes is large even for trees (Shafer et al. 2001). Iverson and Prasad (2001) evaluated potential changes in suitable habitats for tree species in the eastern United States and showed a substantial northward shift for 60 of the 80 species studied. Using eight models, ranging from niche-based models to process-based models including ecophysiological processes but no structural dynamics or seed dispersal, Cheaib et al. (2012) predicted a significant range expansion, by 2055, for Mediterranean broad-leaved evergreen species (mostly Holm oak) over the western-most two thirds of France. All models have predicted massive range expansions for this species, but they yield very different predictions concerning the magnitude and location of the changes. Thus, although there is sufficient space and suitable habitats for the northward expansion of the distribution ranges of many species, the degree to which species are actually able to achieve such rapid migration remains poorly understood: model uncertainties concerning the rate and direction of migration create broad differences in projections of the impact of climate change on tree species ranges (Higgins et al. 2003a; Cheaib et al. 2012). Thus, in addition to more explicit modelling of the processes underlying migration (Neilson et al 2005), there is a need for field-based forest observations to confirm or infirm these extensive model simulations. Appropriate field observation data for the derivation of migration rates are scarce but of great importance, if we are to understand the response of tree species to global changes.

We investigated changes in the distribution of a Mediterranean tree species (*Quercus ilex*) at the northern edge of its range. This species is expected to be strongly affected by ongoing climate change. Our main purpose was to check the veracity of the recent forecasts of changes in distribution area for this species. We focused on the situation in western France, an area corresponding to the northern limit of the distribution range for this Mediterranean oak. We used field-based forest inventories from the French National Forestry

Office, providing presence/absence information for a period of just over a century (1880-2010) for *Quercus ilex* in four state-owned forests. The two specific goals of the study were (i) to check whether this Mediterranean species is currently colonising new areas at its leading edge, with a magnitude similar to that predicted by models and (ii) to provide a direct estimate of the rate of colonisation from field observations. By quantifying contemporary changes in tree distribution based on reliable information, this study will improve our understanding of the extent to which species are likely to move in the future.

MATERIALS AND METHODS

Study area and climate

This study was conducted at the northern edge of the distribution range of Holm oak (*Quercus ilex* L.) in Europe, along the French Atlantic coast, from Bordeaux to Nantes (Figure 1). This evergreen tree of the Fagaceae family is a typical component of the flora in Mediterranean climates, its largest populations extending throughout the Iberian Peninsula. The Holm oak populations of the Atlantic coast dunes in France constitute the northern-most occurrences of Mediterranean evergreen trees. *Q. ilex* is considered to be drought-tolerant (Tyree and Cochard 1996; Damesin et al., 1998). It displays tight stomatal control over transpiration, but may nevertheless display embolism and a loss of hydraulic conductance under severe drought stress (Martinez-Vilalta et al. 2002; Limousin et al 2009). The major limitations to the persistence of Holm oak at its northern margin are damage to photosynthetic capacity (Larcher and Tisi 1990) and cold-related damage to young plants (Larcher and Mair 1969).

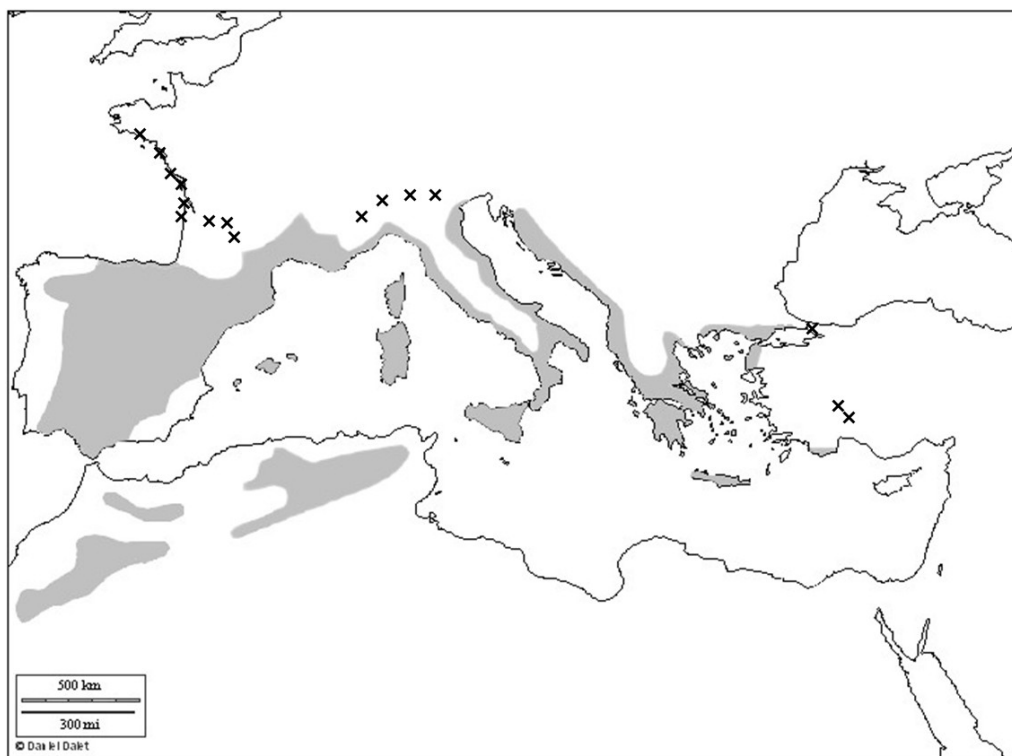


Figure 1. Map of the current distribution of Holm oak (*Quercus ilex*) in the Mediterranean basin. The distribution range of *Quercus ilex* is shown in grey and crosses represent geographically isolated populations. The map was established according to the findings of Barbero et al. (1992), Michaud et al. (1995) and raw data from the French National Forest Inventory (http://inventaire-forestier.ign.fr/edb/query/show-query-form#consultation_panel). The blank base map was provided free of charge and use by Daniel Dalet / Académie Aix-Marseille (http://www.ac-aix-marseille.fr/pedagogie/jcms/c_67064/fr/cartotheque).

We carried out a retrospective analysis of four state-owned forests covering a broad range of Atlantic dune forests; these forests have been managed by the National Forestry Office (ONF) since 1880 (Figure 2). They are mixed pine-oak forests composed principally of a maritime pine (*Pinus pinaster*) overstorey and a codominant or dominant Holm oak (*Quercus ilex*) canopy, interspersed with scarce, sparse patches of pedunculate oak (*Quercus robur*) at the base of the dunes. These Atlantic coastal dune forests (maximum canopy height of 60 m) are subject to a maritime climate, with a mean annual temperature of 12.5°C and precipitation of 850 mm (see Table 1). The soil is an arenosol with a filtering siliceous sandy texture and low organic matter content, varying little between sites. The climate warming recorded in France in the 20th century is about 30% greater than mean global warming levels. It has been particularly marked in south-western France, where temperatures have risen by 1.1°C mostly during the second half of the 20th century (Moisselin et al. 2002). This temperature increase has been accompanied by an increase in precipitation during the autumn and winter and lower levels of precipitation in the summer,

exacerbating the summer drought period (Moisselin et al. 2002).

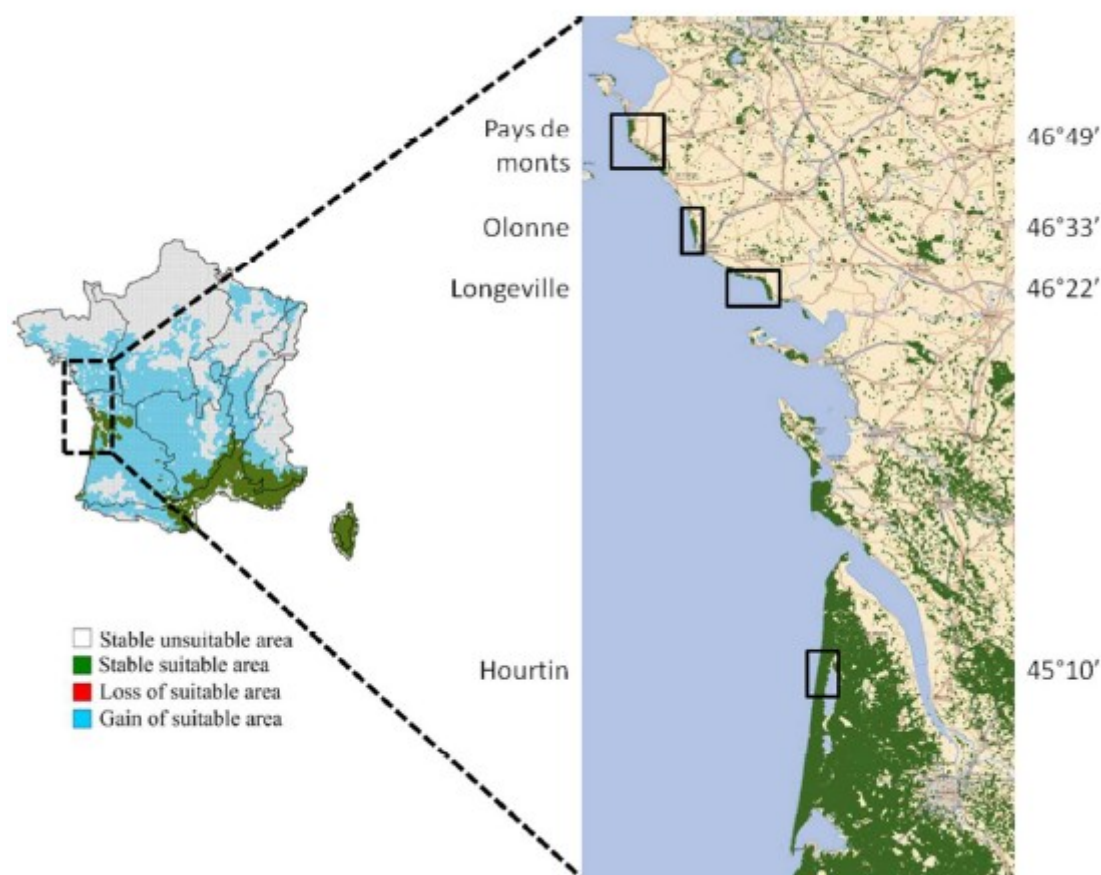


Figure 2. Map of the study area, with locations and mean latitudes of the four state-owned forests used in the retrospective analysis (Pays de Monts, Olonne, Longeville and Hourtin). These forests represent the northern limit of the Holm oak distribution. The map on the left shows the changes in Holm oak distribution by 2055 in France predicted by the BIOMOD niche-based model (Cheiab et al. 2012). The base map featuring the forested areas in green was extracted free of charge and use from the IGN National Forest Inventory cartography site ((© IGN 2013 – BD Forêt V1 des départements 33, 17, 85 and FranceRaster® V.1 (2007 ©IGN/CARTOSPHERE))).

Table 1. Location and climatic characteristics of the four forests studied. Climate data were obtained from Météo France. MAP is the mean annual precipitation over the period 1961-1990; MAT is the mean annual temperature over the period 1961-1990.

Forest	Area (ha)	Latitude	Longitude	MAP (mm)	MAT (°C)
Pays de Monts	2278	46°52' N	2°07' W	897	12.11
Olonne	1121	46°33' N	1°49' W	821	12.20
Longeville	1225	46°22' N	1°28' W	772	12.53
Hourtin	4037	45°12' N	1°09' W	864	12.93

Retrospective survey data

For more than 120 years, the French National Forestry Office (ONF) has managed the state-owned forests along the Atlantic coast, for which it has carried out a comprehensive inventory of the species present. Four to seven surveys have been carried out during this extensive period, depending on the forest considered. However, in all the forests studied, the first survey was conducted between 1880 and 1891, and the last survey was carried out around the start of the 21st century. All inventories were carried out according to the same methodology. Briefly, forest managers investigated forest plots, scoring various types of tree species (broadleaved oaks, evergreen oak, pines) as present or absent. As Holm oak is the only evergreen oak growing in these forests, its presence/absence within all plots was known with certainty. Forest-covered plots were explored at least once during each of the survey periods, such that geographic coverage could be considered complete and identical for all surveys. The observed presence of this species in these forest plots was then used for the construction of maps. The distribution maps obtained during different periods therefore provide estimates of changes in the area occupied by Holm oak.

The range of a colonizing species spreads to become irregular in shape over geographic space, due to stochastic processes, geographic boundaries and multiple colonization fronts. We therefore estimated the colonization rate on the basis of area, rather than using a unidirectional distance, which might result in overestimation. For each inventory date, the colonized area, a , was measured by summing the areas of stands in which *Q. ilex* was observed. Assuming an omnidirectional spread of this species within each studied forest, the radius of a circle of the same area was calculated. The rate of colonization between two inventories (t_{+1} , t) was then estimated as follows:

$$rate = \frac{\sqrt{\frac{a_{+1}}{\pi}} - \sqrt{\frac{a}{\pi}}}{t_{+1} - t}$$

In order to determine the capacity of tree populations to migrate, we calculated the maximum colonisation rate for each forest studied (highest values throughout the entire period).

RESULTS AND DISCUSSION

We found that the distribution of *Q. ilex* had changed markedly over the last century, with massive colonization occurring in all the studied forests along the Atlantic coast (Figure 3). From relict individuals in the studied forests, this species began to colonise new areas in the early 1900s, spreading considerably in the middle of the 20th century. Most inventories now indicate the presence of Holm oak throughout the entire area of the forests investigated. There have been only a few detailed case studies of range expansion in trees during the Anthropocene period, although such events may be very common. Indeed, long-term presence/absence data based on field observations are very scarce. Walther et al. (2005) demonstrated range expansion for *Ilex aquifolium* in northern Europe in association with an increase in winter temperatures. Forest inventories have been used to estimate tree migration, but always in an indirect manner, by comparing the latitude for seedling and tree biomass (Woodall et al. 2009), or by comparing latitudinal distributions of abundance and occupancy (Murphy et al. 2010), for example. Such studies have concluded that most tree species are currently colonizing new areas at their northern margins in the eastern USA. However, these studies have tended to analyze dynamics at the core of the distribution, rather than at its limits. Their analyses therefore fail to portray the dynamics at the northern margin of the species concerned (Woodall et al. 2009). Zhu et al. (2012) recently reported that there was little evidence of climate-induced tree migration, with only a few species (20%) presenting a pattern consistent with a northward shift of their northern distribution margin. In a similar study, Gehrig-Fasel et al. (2007) found that only a small proportion (5%) of observed shift close to or at the upper tree line in Switzerland could readily be attributed to climate-induced migration, the remaining observed changes instead reflecting changes in land use.

The data presented in Table 2 are derived from the colonization maps generated over periods of 112 to 130 years, for similar local spatial scales in each case. The highest values of colonization rates for the forests studied were between 22 and 57 m yr⁻¹. Colonization rates were fastest in the southern-most forest of the study area (Hourtin) and decreased with increasing latitude (Figure 4), but the changes observed were of similar magnitude in all forests over the period studied. The estimated colonization rates were much lower than those estimated for post-glacial migrations (> 500 m·yr⁻¹; Noss 2002; Parmesan and Yohe 2003; Schwartz 1993), probably because colonizing individuals do not encounter established forests during the Holocene (Birks 1989). Competition with other species at a local scale may thus have slowed Holm oak colonization during the Anthropocene (Neilson et al. 2005). The

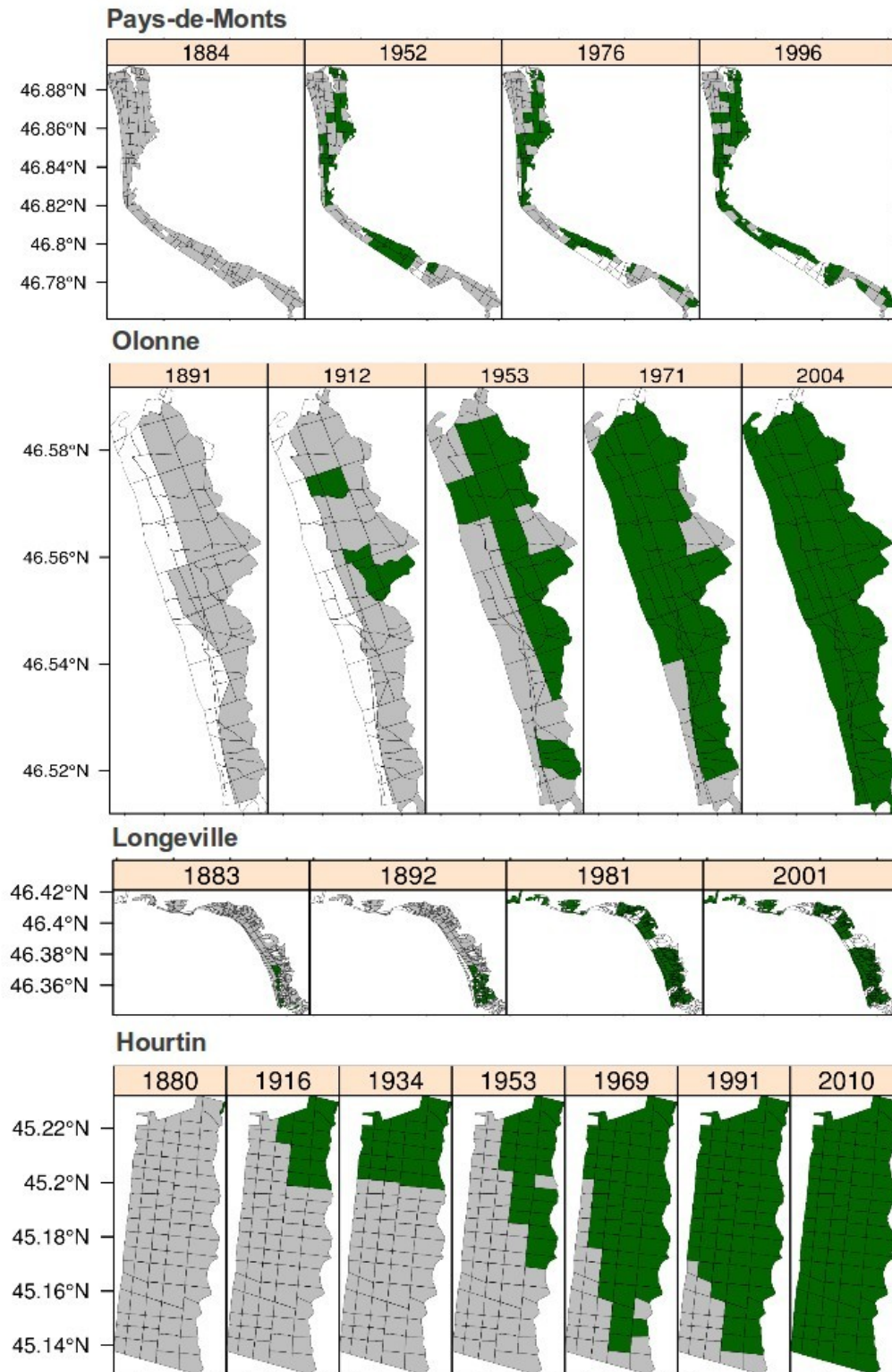


Figure 3. Changes in the area of Holm oak over the 20th century in each the forests studied. The presence of Holm oak is indicated in green, the forest area is indicated in grey and the non-forest area is indicated in white. Forests are ordered by latitude, from bottom to top: Hourtin, Longeville, Olonne and Pays de Monts. Please note the different scales used.

potential of a species to colonize a new area inevitably depends on its performance relative to those of the resident species, and interactions with other species may clearly slow establishment and maturation, thereby decreasing the rate of migration of a tree species, thereby decreasing the capacity of that species to track the changing climate (Ibanez et al. 2008). The difference in colonization rates between the Holocene and Anthropocene periods may also reflect habitat fragmentation due to human activity (Honnay et al. 2002; Higgins et al. 2003b), forest management or, simply, an overestimation of past migration rates in cases in which outlier populations invisible to the pollen record nucleate range expansions (McLachlan and Clark 2004). Indeed, some recent studies have estimated rates of tree species migration during the Holocene of only one fifth to one tenth ($<100 \text{ m}\cdot\text{yr}^{-1}$) previously reported values. Such discrepancies may be due to the presence of late glacial refugia close to the northern limits, and a lack of knowledge of these refugia may have biased earlier estimates (Stewart and Lister 2001; McLachlan et al. 2005). Our estimated rates ($<60 \text{ m}\cdot\text{yr}^{-1}$) are consistent with model predictions based on population dynamics, competition and dispersal (Lischke 2005; Meier et al. 2011), seed dispersal data ($12.5 \text{ m}\cdot\text{yr}^{-1}$ for *Q. robur* and *Q. petraea*; Gerber et al. 2003) and cell-based migration simulation models (probability of colonization within a zone of 10–20 km around the area currently occupied; Iverson et al. 2004).

Table 2. Colonization rates ($\text{m}\cdot\text{yr}^{-1}$) for Holm oak, estimated by the analysis of its presence distribution maps in the four studied forests along the latitudinal gradient.

Hourtin		Longeville		Olonne		Pays de Monts	
year	m yr^{-1}	year	m yr^{-1}	year	m yr^{-1}	year	m yr^{-1}
1880-1916	36.5	1883-1892	37.3	1891-1912	28.9	1884-1952	21.8
1916-1934	21.0	1892-1981	10.5	1912-1953	17.5	1952-1976	3.9
1934-1953	5.0			1953-1971	20.4	1976-1996	17.3
1953-1969	56.7			1971-2004	5.2		
1969-1991	6.8						
1991-2010	23.1						
Maximum rates			37.3		28.9		21.8

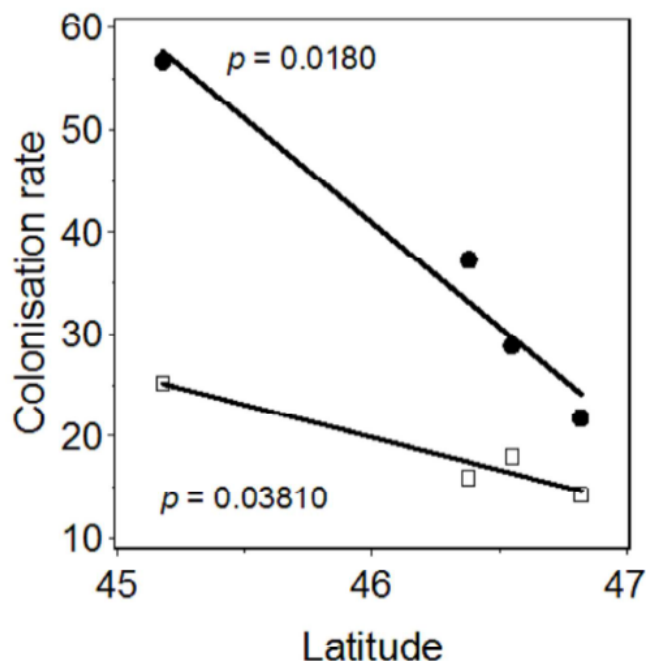


Figure 4. Colonization rates ($\text{m}\cdot\text{yr}^{-1}$) as a function of the latitude ($^{\circ}$) of the studied forests. Maximum (closed circle) and mean (open square) values were estimated for each forest. The p -value indicated are those for linear regression analysis.

By implicitly including biotic interactions between species, our migration rate estimates represent the actual capacity of the species to disperse into existing forests. They are, therefore, more representative when assessing the response of trees to current climate change than migration rate estimates from paleoecological studies of the last glaciation–deglaciation cycle. However, our field observations were made at a local spatial scale (<4000 ha), so an underestimation of migration rates cannot be excluded. Indeed, the importance of long-distance dispersal for migration has been demonstrated theoretically (Higgins and Richardson 1999; Cain et al. 2000). Seed dispersal is usually considered to be long-distance if it occurs over a distance of more than 100 m. Our study therefore excluded only rare, very long-distance dispersal events (>5 km). However, Iverson et al. (2004) demonstrated that a species has to have a reasonable abundance close to the limit of its range for colonization to be likely. These authors concluded that very long-distance migration events alone might not be sufficient to rescue migration. The decreasing colonization rate with increasing latitude found here confirms the importance of population abundance in the process of migration, with much lower rates of colonization occurring in the northern-most populations (Pays de Mont / Olonne).

Our findings confirm that this Mediterranean species is colonizing new areas at the northern limits of its distribution range and that it therefore has the potential to shift the edge of its range northwards under projected climate change, as predicted by both niche-based and process-based models (Cheaib et al. 2012). Indeed, all the various types of model indicate that the climate will probably become favourable for this species well to the north of its current bioclimatic range. However, we show here that despite the clear occurrence of migration in this tree species, colonization rates are much lower than predicted by niche models. The estimated migration rates obtained here are two orders of magnitude below those required to track climate change. Indeed, estimates of the migration rates required for plant species to keep pace with climate change over the coming century are frequently $>1000 \text{ m}\cdot\text{yr}^{-1}$ (Malcolm et al. 2002; Morin and Thuiller 2009), exceeding even the fastest migration rates observed during early Holocene colonization (Huntley and Birks 1983). However, none of these models takes dispersal capacity into account (Cheaib et al. 2012), and their projections of increases in range size should therefore be interpreted with caution. Only a few models have included specific migration rates, estimated from data obtained from paleoecological studies of the last glaciation–deglaciation cycle. The rates used in these models were thus between 1000 and 10000 $\text{m}\cdot\text{yr}^{-1}$, depending on the species considered (Morin et al. 2008). Sensitivity analyses of these models have generally identified migration rate as a crucial issue, and their results have indicated that colonization remains strongly limited by migration rates, even if a rate of 1000 $\text{m}\cdot\text{year}^{-1}$ is used (Morin and Thuiller 2009). Finally, our results clearly confirm that the migration of the species studied here will be limited by its ability to disperse and to colonize habitats that have recently become suitable. The time lag for species establishment in new areas is unknown, and similar field estimates of migration rates should be used and combined with modeling approaches, to improve the accuracy of projections and inferences concerning the future distributions of tree species.

Across the region studied, mean annual temperatures have rapidly increased, by 1.5°C during the 20th century, leading to more arid conditions, due to higher evapotranspiration rates and a change in the seasonal pattern of annual precipitation (IPCC 2007). This climate warming is probably one of the key drivers of the observed range expansion of Holm oak over the last century, as suggested by the relationship between colonisation rates and latitude or mean annual temperature (MAT; Table 1, Figure 4). Moreover, northern range limitation by temperature has been reported for various plant species (Woodward et al. 2004; Walther et al. 2005; Morin et al. 2007). During the first half of the 20th century, forest management probably initially moderated colonization by Holm oak, limiting the expansion of the range of this species, because there was a general policy of cutting down Holm oaks to favour monospecific maritime pine stands (ONF 1936, 1951).

However, this systematic felling policy ceased after the 1950s, when forest managers began to support natural forest dynamics, including Holm oak colonization. These successive changes in management may have led to an increase in the rate of expansion of the distribution of Holm oak, as this species is known to recover rapidly from disturbances, such as felling, through highly dynamic resprouting (Espelta et al. 2003). This change in management practices was, indeed, reflected in estimated colonisation rates, which were higher in the second half of the 20th century (Table 2).

CONCLUSION

The area along the Atlantic coast of France colonized by Holm oak increased steadily throughout most of the 20th century, but the rate of range expansion by migration is much lower than would be required to track climate change according to the predictions of niche modeling and phylogeographic studies. At its current rate of expansion, this species will not be able to colonize all the climatically suitable habitats that are likely to appear in France and elsewhere over the next 50 years or so. Even if a population disperses to a new region with a favourable climate, interactions with other species may prevent its establishment and further spread. Thus, predictions of substantial range shifts should probably be tempered, at least for plant species, and particularly for long-lived species, such as trees. The prediction of shifts in species ranges as a result of climate change could be improved by taking migration processes into account explicitly in models. Measurements of contemporary colonization rates are invaluable for providing realistic estimates of population range dynamics, and should be obtained and used more frequently in assessments of the potential of a species to track climate change.

ACKNOWLEDGMENTS

We thank Arndt Hampe and Antoine Kremer for providing stimulating advice, comments and discussion. This study was supported by a grant from the Aquitaine region and the BACCARA and MOTIVE projects, which were funded by the European Community's Seventh Framework Programme (FP7/2007-2013) under grant agreements nos. 226299 and 226544, respectively. MU received a PhD grant from the AXA Research Fund.

REFERENCES

- Aitken, S. N., Yeaman, S., Holliday, J. A., Wang, T. L. & Curtis-McLane, S. 2008. Adaptation, migration or extirpation: climate change outcomes for tree populations. *Evolutionary Applications* 1: 95-111.
- Araújo, M.B., Thuiller, W. & Pearson, R.G. 2006. Climate warming and the decline of amphibians and reptiles in Europe. *Journal of Biogeography* 33: 1712–1728.
- Barbero, M., Loisel, R. & Quézel, P. 1992 Biogeography, ecology and history of Mediterranean *Quercus ilex* ecosystems. *Plant Ecology* 99: 19-34.
- Bertin R.I. 2008. Plant phenology and distribution in relation to recent climate change. *Journal of the Torrey Botanical Society* 135: 126-146
- Birks, H. J. B. 1989 Holocene isochrone maps and patterns of tree-spreading in the British Isles. *Journal of Biogeography* 16: 503-540.
- Bush, M.B., Silman, M. R. & Urrego, D. 2004. 48,000 years of climate and forest change in a biodiversity hotspot. *Science* 303:827-829.
- Cain, M.L., Milligan, B.G. & Strand, A.E. 2000. Long-distance seed dispersal in plant populations. *American Journal of Botany* 87: 1217-1227.
- Cheaib, A., Badeau, V., Boe, J., Chuine, I., Delire, C., Dufrene, E., Francois, C., Gritti, E.S., Legay, M., Page, C., Thuiller, W., Viovy, N. & Leadley, P. 2012. Climate change impacts on tree ranges: model intercomparison facilitates understanding and quantification of uncertainty. *Ecology Letters* 15: 533-544.
- Clark, J. S., Fastie, C., Hurtt, G., Jackson, S. T., Johnson, C., King, G. A., Lewis, M., Lynch, J., Pacala, S., Prentice, C., Schupp, E. W., Webb, T. & Wyckoff, P. 1998. Reid's paradox of rapid plant migration - Dispersal theory and interpretation of paleoecological records. *Bioscience* 48: 13-24.
- Damesin, C., Rambal, S. & Joffre, R. 1998. Seasonal and annual changes in leaf delta C-13 in two co-occurring Mediterranean oaks: relation to leaf growth and drought progression. *Functional Ecology* 12: 778–785.
- Davis, M. B. & Shaw, R. G. 2001. Range shifts and adaptive responses to Quaternary climate change. *Science* 292: 673-679.
- Espelta, J.M., Retana J. & Habrouk A. 2003. Resprouting patterns after fire and response to stool cleaning of two coexisting Mediterranean oaks with contrasting leaf habits on two different sites. *Forest Ecology and Management* 179: 401-414.
- Gear, A.J. & Huntley, B. (1991) Rapid changes in the range limits of Scots pine 4000 years ago. *Science* 251: 544–547.
- Gehrig-Fasel, J., Guisan, A. & Zimmermann, N. E. 2007 Treeline shifts in the Swiss Alps: climate change or land abandonment? *Journal of Vegetation Science* 18: 571-582.

- Gerber, S., Latouche-Hallé, C., Lourmas, M., Morand-Prieur, M-E., Oddou-Muratorio, S., Schibler, L., Bandou, E., Caron, H., Degen, B., Frascaria-Lacoste, N., Kremer, A., Lefevre, F. & Musch, B. 2003. Mesure directe des flux de gènes en forêt. *Les Actes du BRG* 4: 349-368
- Grabherr, G., Gottfried, M. & Pauli, H. 1994 Climate effects on mountain plants. *Nature* 369: 448.
- Guisan, A. & Thuiller, W. 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters* 8: 993–1009.
- Higgins, S.I. & Richardson, D.M. (1999) Predicting plant migration rates in a changing world: the role of long-distance dispersal. *The American Naturalist* 153: 464–475.
- Higgins, S.I., Clark, J.S., Nathan, R., Hovestadt, T., Schurr, F., Fragoso, J.M.V., Aguiar, M.R., Ribbens E. & Lavorel, S. (2003a) Forecasting plant migration rates: managing uncertainty for risk assessment. *Journal of Ecology* 91: 341–347.
- Higgins, S.I., Lavorel, S. & Revilla, E.E. (2003b) Estimating plant migration rates under habitat loss and fragmentation. *Oikos* 101: 354–366.
- Honnay, O., Verheyenn, K., Butaye, J., Jacquemyn, H., Bossuyt, B. & Hermy, M. (2002) Possible effect of habitat fragmentation and climate change on the range of forest plant species. *Ecology Letters* 5: 525–530.
- Huntley, B. & Birks, H. J. B. 1983 *An atlas of Past and Present Pollen Maps for Europe: 0 - 13000 years ago*. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Huntley, B., Collingham, Y.C., Willis, S.G. & Green, R.E. 2008. Potential impacts of climatic change on European breeding birds. *PLoS ONE* 3: e1439.
- Ibañez, I., J.S. Clark & Dietze M.C. 2008. Estimating colonization potential of migrant tree species. *Global Change Biology* 15:1173-1188
- IPCC, 2007. Climate change 2007: the physical science basis. In: Solomon, S., Qin, D., Manning, M., Chen, Z., Marquis, M., Avery, B., Tignor, M., Miller, H.L. (Eds.), *Contribution of working group I to the fourth assessment report of the intergovernmental panel on climate change*. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, p. 996.
- Iverson, L.R. & Prasad, A.M. 2001. Potential change in tree species richness and forest community types following climate change. *Ecosystems* 4:186-199.
- Iverson, L.R., Schwartz, S.W. & Prasad, A.M. 2004. How fast and far might tree species migrate in the eastern United States due to climate change? *Global Ecology and Biogeography* 13: 209-219.
- Jetz, W., Wilcove, D.S. & Dobson, A.P. 2007. Projected impacts of climate and land-use change on the global diversity of birds. *PLoS Biology*. 5: e157.
- King, G.A. & Herstrom, A.A. 1996. Holocene migration rates objectively determined from fossil pollen data. Pages 91–102 in B. Huntley, W. Cramer, A.V. Marsa, I.C. Prentice & J.

- R.M. Allen, editors. *Past and future environmental changes: the spatial and evolutionary responses of terrestrial biota*. Springer-Verlag, New York, New York, USA.
- Kullman, L. (2002) Rapid Recent Range-Margin Rise of Tree and Shrub Species in the Swedish Scandes. *The Journal of Ecology* 90: 68-77.
- Larcher, W., Mair, B. 1969. Die Temperaturrestistenz als ökophysiologisches Konstitutionsmerkmal. 1. *Quercus ilex* und andere Eichenarten des Mittelmeergebietes. *Oecologica Plantarum* 4: 347–376.
- Larcher, W., Tisi, F. 1990. Bioclina invernale e rendimento carbonico di *Quercus ilex* al limite settentrionale delle leccete prealpine. *Atti della Accademia Nazionale dei Lincei* 387: 3–22.
- Lenoir, J., Gégout, J. C., Marquet, P. A., Ruffray, P. d. & Brisse, H. 2008. A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century. *Science* 320 1768-1771.
- Limousin, J.M., Rambal, S., Ourcival, J.M., Rocheteau, A., Joffre, R., Rodriguez-Cortina, R., 2009. Long-term transpiration change with rainfall decline in a Mediterranean *Quercus ilex* forest. *Global Change Biology* 15: 2163-2175.
- Lindner, M., Maroschek, M., Netherer, S., Kremer, A., Barbati, A., Garcia-Gonzalo, J., Seidl, R., Delzon, S., Corona, P., Kolström, M. *et al.* 2010 Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems. *Forest Ecology Management* 259: 698-709.
- Lischke, H. 2005 Modeling tree species migration in the Alps during the Holocene: What creates complexity? *Ecological Complexity* 2: 159-174.
- Lumaret, R., Mir, C., Michaud, H. & Raynal, V. 2002. Phylogeographical variation of chloroplast DNA in holm oak (*Quercus ilex* L.). *Molecular Ecology* 11: 2327–2336
- Malcolm, J.R., Markham, A., Neilson, R. P. & Garaci, M. 2002. Estimated migration rates under scenarios of global climate change, *Journal of Biogeography* 29: 835–849.
- Martinez-Vilalta, J., Prat, E., Oliveras, I. & Pinol, J. (2002) Xylem hydraulic properties of roots and stems of nine Mediterranean woody species. *Oecologia* 133: 19–29.
- McLachlan, J. S. & Clark, J. S. 2004 Reconstructing historical ranges with fossil data at continental scales. *Forest Ecological Management* 197: 139-147.
- McLachlan, J. S., Clark, J. S. & Manos, P. S. 2005 Molecular indicators of tree migration capacity under rapid climate change. *Ecology* 86: 2088-2098.
- Meier, E. S., Lischke, H., Schmatz, D. R. & Zimmermann, N. E. 2011 Climate, competition and connectivity affect future migration and ranges of European trees. *Global Ecology and Biogeography* 21: 164-178.
- Michaud, H., Toumi, L., Lumaret, R., Li, T. X., Romane, F. & Di Giusto, F. 1995 Effect of geographical discontinuity on genetic variation in *Quercus ilex* L.(holm oak). Evidence from enzyme polymorphism. *Heredity* 74: 590-606.

- Moisselin, J.-M., Schneider, M., Canellas, C., Mestre, O., 2002, Changements Climatiques en France au 20^{ème} siècle. Étude des longues séries de données homogénéisées françaises de précipitations et températures, *La Météorologie*, 38, pp 45-56.
- Morin, X. & Thuiller, W. 2009. Comparing niche- and process-based models to reduce prediction uncertainty in species range shifts under climate change. *Ecology* 90: 1301–1313.
- Morin, X., Viner, D. & Chuine, I. 2008. Tree species range shifts at a continental scale : new predictive insights from a process-based model. *Journal of Ecology* 96: 784-794.
- Morin X., Augspurger C. & Chuine I. 2007. Process-based modeling of tree species' distributions. What limits temperate tree species' range boundaries? *Ecology* 88: 2280-2291.
- Murphy, H. T., VanDerWal, J. & Lovett-Doust, J. 2010 Signatures of range expansion and erosion in eastern North American trees. *Ecology Letters* 13: 1233-1244.
- Neilson, R.P., Pitelka, L.F., Solomon, A.M., Nathan, R., Midgley, G.F., Fragoso, J.M.V., Lischke, H. & Thompson, K. 2005. Forecasting regional to global plant migration in response to climate change. *Bioscience* 55: 749-759.
- Noss, R.F., 2001. Beyond Kyoto: forest management in a time of rapid climate change. *Conservation Biology* 15: 578–590.
- ONF. 1936. *Plan d'aménagement à Hourtin*, ONF Direction territoriales du Sud Ouest Agence interdépartementale de Bordeaux, France
- ONF. 1951. *Plan d'aménagement à Hourtin*, ONF Direction territoriales du Sud Ouest Agence interdépartementale de Bordeaux, France
- Overpeck, J.T., R.S. Webb, and T. Webb 1992. Mapping Eastern North American Vegetation Change of the Past 18,000 Years: No-analogs and the Future. *Geology* 20: 1071-1074.
- Parmesan, C. & Yohe, G. 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*. 421:37-42.
- Pearson, R.G. 2006. Climate change and the migration capacity of species. *Trends in Ecology and Evolution* 21: 111-113.
- Penuelas, J. & Boada, M. 2003. A global change-induced biome shift in the Montseny mountains (NE Spain). *Global Change Biology* 9: 131-140.
- Petit, R.J., Hu, F.S. & Dick, C.W. (2008) Forests of the past: A window to future changes. *Science* 320:1450-1452.
- Schwartz, M.W., 1992. Modeling effects of habitat fragmentation on the ability of trees to respond to climatic warming. *Biodiversity and Conservation* 2: 51–61.
- Shafer, S. L., Bartlein, P. J. & Thompson, R. S. 2001. Potential changes in the distributions of Western North America tree and Shrub taxa under future climate scenarios. *Ecosystems* 4: 200-215.

- Shiyatov, S. G., Terent'ev, M. M., Fomin, V. V. and Zimmermann, N. E. 2007. Altitudinal and horizontal shifts of the upper boundaries of open and closed forests in the Polar Urals in the 20th Century. *Russian Journal of Ecology* 38: 223-227.
- Stewart, J. R. & Lister, A. M. 2001. Cryptic northern refugia and the origins of the modern biota. *Trends in Ecology and Evolution* 16: 608-613.
- Thomas, C. D., Cameron, A., Green, R. E., Bakkenes, M., Beaumont, L. J., Collingham, Y. C., Erasmus, B. F. N., Siqueira, M. F. d., Grainger, A., Hannah, L., Hughes, L., Huntley, B., Van Jaarsveld, A. S., Midgley, G. F., Miles, L., Ortega-Huerta, M. A., Peterson, A. T., Philipps, O. L. & Williams, S. E. 2004. Extinction risk from climate change. *Nature* 427: 145-148.
- Thuiller, W., Lavorel, S., Araujo, M. B., Sykes, M. T. & Prentice, I. C. 2005. Climate change threats to plant diversity in Europe. *PNAS* 102: 8245-8250.
- Thuiller, W., Albert, C., Araújo, M.B., Berry, P.M., Cabeza, M., Guisan, A., Hickler, T., Midgley, G.F., Paterson, J., Schurr, F.M., Sykes, M.T. & Zimmermann, N.E. 2008. Predicting global change impacts on plant species' distributions: Future challenges. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 9, 137-152.
- Tyree M.T. & Cochard H. 1996. Summer and winter embolism in oak: impact on water relations. *Annales des sciences forestières* 53: 173-180
- Uri, M., Delzon, S., Eyermann, A., Couallier, V., García-Valdés, R., Zavala, M. A. & Porté, A. J. 2013. Inferring shifts in tree species distribution using asymmetric distribution curves: a case study in the Iberian mountains. *Journal of Vegetation Science* doi: 10.1111/jvs.12079
- Vitousek, P. M., H. A. Mooney, J. Lubchenco & Melillo M. M. 1997. Human domination of Earth's ecosystems. *Science* 277: 494-499.
- Walther G. R., Berger S. & Sykes M.T. 2005. An ecological 'footprint' of climate change. *Proceedings of the Royal Society B* 272: 1427-1432.
- Wardle, P. & Coleman, M.C. 1992. Evidence for rising upper limits of 4 native New Zealand forest trees. *New Zealand Journal of Botany* 30: 303-314.
- Woodall, C. W., Oswalt, C. M., Westfall, J. A., Perry, C. H., Nelson, M. D. & Finley, A. O. 2009. An indicator of tree migration in forests of the eastern United States. *Forest Ecology and Management* 257: 1434-1444.
- Woodward, F. I., Lomas, M. R. & Kelly, C. K. 2004 Global climate and the distribution of plant biomes. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 359: 1465-1476.
- Zhu, K., Woodall, C. W. & Clark, J. S. 2012 Failure to migrate: lack of tree range expansion in response to climate change. *Global Change Biology* 18: 1042-1052.

CHAPITRE 1.3 : SYNTHÈSE DES MIGRATIONS ALTITUDINALES ET LATITUDINALES DES ARBRES

MIGRATION ALTITUDINALE DES ARBRES EN REPONSE AUX CHANGEMENTS GLOBAUX ACTUELS

Les montagnes ainsi que les zones méditerranéennes étant des aires sensibles aux changements globaux (Sala *et al.* 2000, Nogués-Bravo *et al.* 2007, Loarie *et al.* 2009), les montagnes méditerranéennes semblent souffrir d'un double inconvénient (Nogués-Bravo *et al.* 2008). L'impact sur la biodiversité des changements globaux résulte généralement d'un des cinq principaux leviers définis par Sala *et al.* (2000) : les changements d'usage des terres, la concentration atmosphérique en CO₂, les dépôts azotés atmosphériques et les pluies acides, le climat et l'introduction d'espèces nouvelles dans un écosystème. Or, le biome méditerranéen est grandement influencé par tous ces leviers et non un seul en particulier (Sala *et al.* 2000). De plus, l'ampleur du réchauffement prédit pour le XXI^{ème} siècle dans les zones montagnardes serait deux à trois fois supérieure à celle enregistrée durant le XX^{ème} siècle (Nogués-Bravo *et al.* 2007).

Dans le Chapitre 1.1, nous avons cherché à évaluer la réponse aux changements globaux des distributions altitudinales de cinq espèces de Fagacées durant un laps de temps considéré comme court à l'échelle de la vie d'un arbre (10 ans). L'accès aux données des deuxième et troisième inventaires nationaux forestiers espagnols effectués entre 1986 et 1996, et 1997 et 2007 nous a permis d'étudier les changements de distribution altitudinale de deux espèces tempérées (*Fagus sylvatica* et *Quercus petraea*), une espèce subméditerranéenne (*Quercus faginea*) et deux espèces méditerranéennes (*Quercus suber* et *Quercus ilex*) au sein de deux massifs montagneux (les Pyrénées espagnoles et le Système Ibérique) (Figure 1-4). Notre objectif était de quantifier des vitesses de migration en réponse aux changements globaux actuels et d'analyser leur variation en fonction de l'espèce et de la position des massifs montagneux étudiés au sein de l'aire de répartition latitudinale globale de l'espèce.

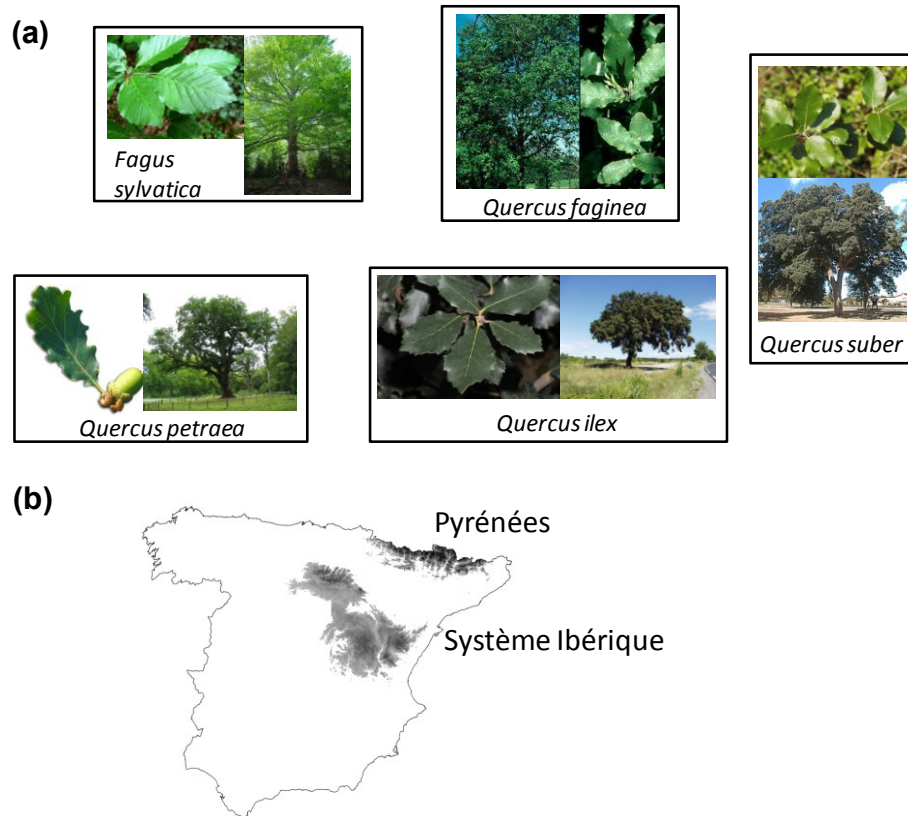


Figure 1-4 Espèces étudiées et zones d'étude. (a) Illustrations des cinq espèces de Fagacées étudiées (*Fagus sylvatica*, *Quercus petraea*, *Quercus faginea*, *Quercus suber* et *Quercus ilex*). (b) Carte de la Péninsule Ibérique présentant les deux zones montagneuses étudiées au sein de l'Espagne : Les Pyrénées espagnoles et le Système Ibérique.

Les résultats de notre étude montrent un déplacement altitudinal moyen de $+3.1 \text{ m.an}^{-1}$ avec des vitesses de migration allant de -3 à $+18.1 \text{ m.an}^{-1}$. Ces déplacements correspondent au même ordre de grandeur que ceux observés sur d'autres espèces d'arbres. En effet, la distribution de fréquences des vitesses de migration des espèces d'arbres et arbustes lors des dernières décennies ou au cours du siècle dernier le long d'un gradient altitudinal (Tableau 1-2, Encart 1-1) montre des valeurs allant de -15.8 à $+30 \text{ m.an}^{-1}$ avec une moyenne de 0.87 m.an^{-1} (Figure 1-5). Sous l'effet des changements globaux et plus particulièrement du réchauffement climatique et des modifications d'usage des terres dont l'abandon du pastoralisme dans les prairies d'altitude (Gehrig-Fasel *et al.* 2007), notre hypothèse était d'observer majoritairement des déplacements vers les plus hautes altitudes. Or, près de la moitié (47%) des vitesses de migrations sont négatives (*i.e.* les espèces se déplacent vers les plus basses altitudes). Une telle gamme de réponses des espèces d'arbres, en termes de sens du déplacement (remontée ou descente) et de vitesse de déplacements, s'expliquent par le fait que ces vitesses dépendent à la fois des caractéristiques de l'espèce étudiée et du site d'étude.

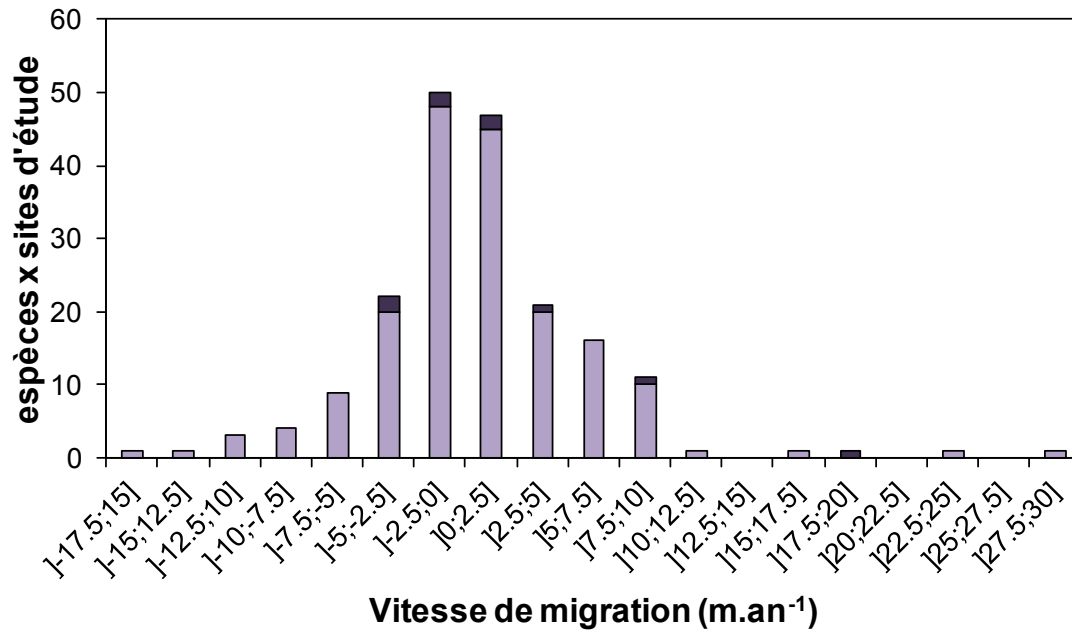


Figure 1-5 Distribution des fréquences des vitesses de migrations (basées sur les déplacements des altitudes optimales ou moyennes) des espèces x sites d'études (193 données) issues de 7 études (Kelly et Goulden 2008, Lenoir et al. 2008, Lenoir et al. 2009, Crimmins et al. 2011, Feeley et al. 2011, Vadeboncoeur et al. 2012, Urli et al. (accepted)). Les barres foncées représentent les données issues de notre étude des déplacements de l'altitude optimale de 5 espèces de Fagacées au sein de 2 sites.

Encart 1-1 Sélection des études analysant les déplacements altitudinaux de distribution des espèces d'arbres.

Une étude bibliographique a été effectuée pour sélectionner des travaux analysant les déplacements de l'altitude optimale ou moyenne dans le but de synthétiser les connaissances empiriques concernant les vitesses de migration réelles des arbres. Les différents patrons de déplacement de la distribution des espèces montrent que pour un même patron l'ordre de grandeur du déplacement de la position optimale de l'espèce et celle des déplacements des bords d'attaque et de fuite sont différents. Il a été décidé de sélectionner les études déterminant les vitesses de migration des altitudes optimales ou moyennes afin de pouvoir comparer ces vitesses avec notre étude. D'autres études déterminant des vitesses de migrations à partir de déplacements de la limite basse ou haute de la distribution des arbres existent et sont évoquées dans cette discussion générale mais ne sont pas directement comparables aux vitesses de migrations établies sur des déplacements d'altitude optimale. 190 données (espèces x sites d'étude) issues des 6 études sélectionnées (Tableau 1-2.) ainsi les données issues de notre étude ont ainsi été recensées. Elles recouvrent 167 espèces et 6 sites d'étude dont un seul au sein de l'hémisphère Sud. A noter que toutes les données ont été recensées, dans ce travail, sans condition de significativité.

Tableau 1-2 Etudes analysant les déplacements de l'altitude optimale ou moyenne le long d'un gradient altitudinal. Uniquement les données concernant les arbres ou arbustes ont été sélectionnées dans ces études.

Auteurs	Année	Titre	Localisation	Nombre d'espèces ou genres d'arbres	Vitesses moyennes, (minimales ; maximales) (m.an ⁻¹)	Causes
Crimmins <i>et al.</i>	2011	Changes in climatic water balance drive downhill shifts in plant species'optimum elevations.	Californie, USA	62	-1.22 (-10.6 ; +9.5)	Changements climatiques
Feeley <i>et al.</i>	2011	Upslope migration of Andean trees	Les Andes, Pérou	38	+2.6 (-6.2 ; +30)	Changements globaux
Kelly et Goulden	2005	Rapid shifts in plant distribution with recent climate change	Californie, USA	9	+2.6 (+0.9 ; +4.7)	Changements climatiques
Lenoir <i>et al.</i>	2008	A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20 th century	France	55	+1.0 (-15.77 ; +12)	Changements globaux
Lenoir <i>et al.</i>	2009	Differences between tree species seedling and adult altitudinal distribution in mountain forests during the recent warm period (1986-2006)	France	14	+3.28 (-8.2; +17.3)	Changements globaux
Vadeboncoeur <i>et al.</i>	2012	A comparison of presettlement and modern forest composition along an elevation gradient in central New Hampshire	New Hampshire, USA	2	+1.02	Changements globaux
Urli <i>et al.</i>		Inferring shifts in tree species distribution using asymmetric distribution curves: a case study in the Iberian mountains	Espagne	5	+3.1 (-3 ; +18.1)	Changements globaux

Face aux changements globaux, les espèces répondent chacune de manière particulière. Cependant, il est raisonnable de penser que les espèces présentant des caractéristiques biologiques, physiologiques et biogéographiques similaires, comme leur cycle de reproduction, leurs capacités de dispersion, leur amplitude vis-à-vis de la température (espèces spécialistes vs. espèces généralistes) et leur optimum vis-à-vis de la température¹ vont réagir de manière identique (Thuiller *et al.* 2005 ; Lenoir *et al.* 2008, Lenoir 2009). Ainsi, une espèce généraliste, avec un taux de reproduction rapide et des capacités de dispersion élevées aura plus de chances de coloniser un nouvel habitat (Angert *et al.* 2011). Dans le cadre de notre étude, nos espèces ayant des caractéristiques plus ou moins similaires (4 espèces sur 5 appartiennent au genre *Quercus*, toutes possèdent une aire de répartition large sur le plan latitudinal et peuvent ainsi être considérées comme des espèces généralistes et non marginales vis-à-vis de la température), nous nous sommes plus particulièrement intéressés aux rôles du site d'étude ainsi que de la position des espèces au sein de leur aire de répartition latitudinale sur les déplacements effectifs de ces dernières.

Les caractéristiques du site d'étude jouent, en effet, un rôle considérable dans la réalisation du déplacement de l'espèce : sur 167 espèces représentées dans la distribution des fréquences des vitesses de migration, 18 présentent des sites d'études multiples aboutissant à des vitesses de migration différentes voire même des déplacements opposés vers les basses ou vers les hautes altitudes. C'est notamment le cas pour plusieurs des espèces communes des études de Crimmins *et al.* (2011) et de Kelly et Goulden (2005) avec par exemple, *Abies concolor* qui présente une vitesse de migration de -0.35 m.an^{-1} et de 3.2 m.an^{-1} respectivement. Même si ces deux études sont situées toutes deux en Californie, la seconde étudie une zone plus restreinte que la première. Notre travail met ce point particulièrement en évidence grâce à l'étude de deux zones montagneuses prises séparément. Ainsi *Q. petraea* et *Q. faginea* montrent des vitesses de migrations de $+3.6$ et $+18.1 \text{ m.an}^{-1}$ pour la première espèce et de $+9.3$ et $+2.5 \text{ m.an}^{-1}$ pour la deuxième entre les Pyrénées espagnoles et le Système Ibérique (Figure 1-6). La différence de vitesses observées entre les sites d'étude est fonction de multiples facteurs (Lenoir *et al.* 2008) : l'impact des changements climatiques (température et précipitations), les changements d'usage des terres qui modifient les habitats des espèces (Gehrig-Fasel *et al.* 2007), la géomorphologie du terrain (topographie, orientation,...) (Holtmeier et Broll 2007, Leonelli *et al.* 2011), les interactions biotiques (Lenoir *et al.* 2010) ou encore la localisation de la zone montagneuse étudiée au sein de l'aire de répartition latitudinale de l'espèce. Ces différents

¹ Les arbres marginaux inféodés aux milieux froids comme les espèces situées au niveau de la limite supérieure des arbres seront vraisemblablement plus sensibles à l'augmentation de la température que des espèces dont la température optimale est plus élevée, car ils vont souffrir d'une plus grande perte d'habitats (Thuiller *et al.* 2005).

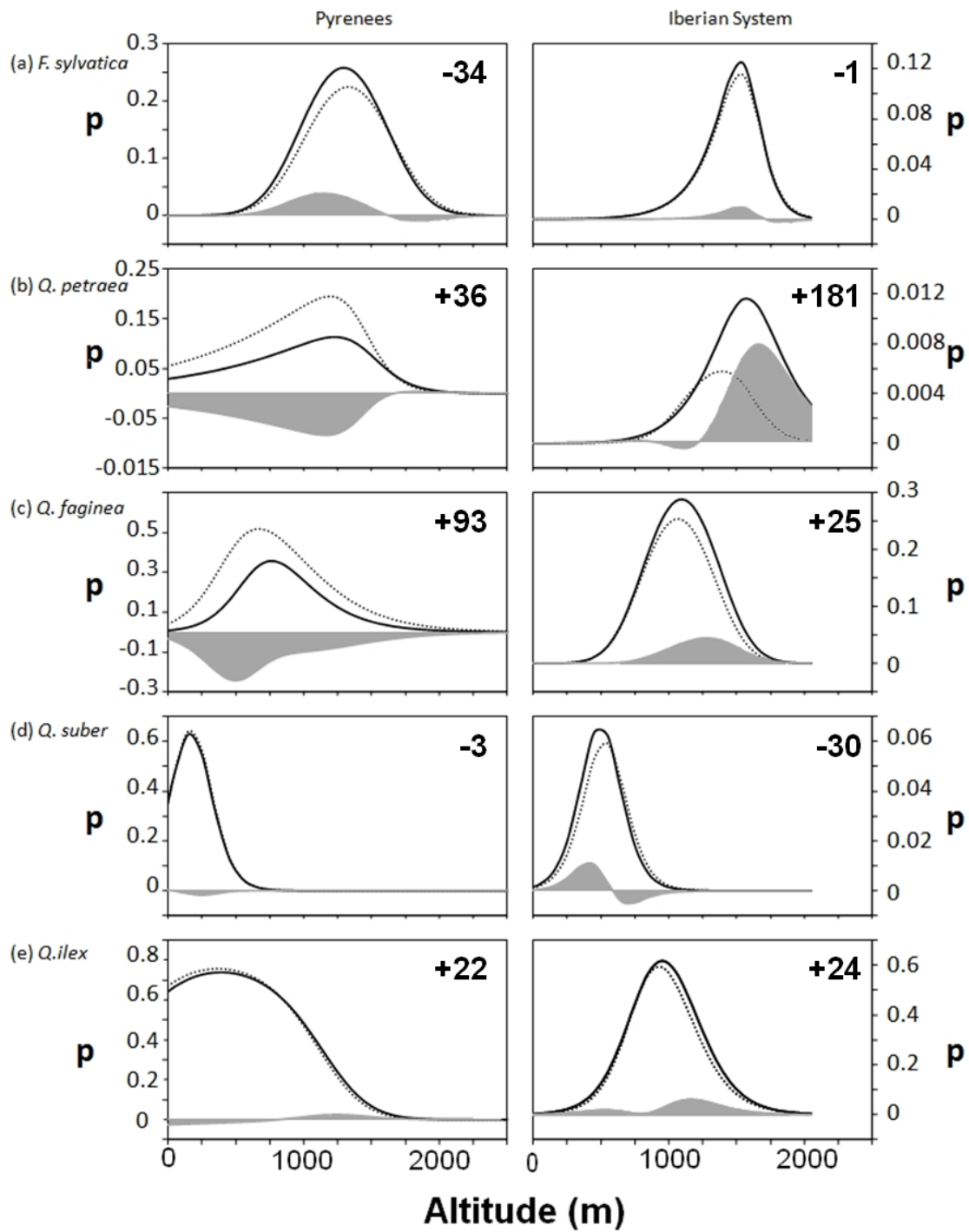


Figure 1-6 Distributions altitudinales des espèces étudiées dans notre étude et différence des probabilités de présence sur 10 ans. Les lignes correspondent aux distributions de probabilité de présence des espèces (p) le long du gradient altitudinal pour l'inventaire de 1990 (lignes pleines) et celui de 2000 (lignes en pointillé) dans les Pyrénées (panneau gauche) et dans le Système Ibérique (panneau droit) pour les cinq espèces : *F. sylvatica* (a), *Q. petraea* (b), *Q. faginea* (c), *Q. suber* (e) et *Q. ilex* (f). Les aires grisées représentent la différence de distribution altitudinales de probabilités de présence des espèces entre les deux inventaires. Les valeurs positives représentent un événement de colonisation tandis que celles négatives correspondent à des événements d'extirpation. Dans chaque figure, le chiffre en gras représente la valeur du déplacement de l'altitude optimale en 10 ans.

facteurs interagissant entre eux de manières complexes sont difficilement dissociables et il est difficile de conclure à la prédominance de l'un plutôt que d'un autre. Les réponses des espèces d'arbres sont souvent attribuées aux changements globaux (4 sur 6 des études sélectionnées dans notre analyse bibliographique). Notons toutefois que 2 de ces 6 études, toutes deux situées en Californie (Tableau 1-2), excluent le rôle du changement d'usage des terres et autres modifications anthropiques de l'habitat des espèces et attribuent les déplacements des espèces à un changement du climat régional : une augmentation des températures (Kelly et Goulden 2008) ou une diminution du déficit hydrique (Crimmins *et al.* 2011). Pour ce faire, les deux études établissent une relation causale entre les déplacements des espèces et la variable climatique concernée sur la période d'étude. De plus, Kelly et Goulden (2008) réfutent d'autres facteurs comme le feu ou la pollution atmosphérique qui auraient pu être la cause de ces modifications de distributions dans leur zone d'étude.

Ce type d'argumentaire, penchant pour la dominance d'un unique facteur climatique, est impossible à formuler dans le cadre de notre étude car les montagnes méditerranéennes ont particulièrement été altérées par l'agriculture, la foresterie ou encore l'élevage (Nogués-Bravo *et al.* 2008). Toutefois, les modèles prédisent un réchauffement des zones montagnardes méditerranéennes compris entre 0.35 et 0.50°C d'ici 2055. Cette tendance est corroborée par notre observation d'une augmentation des températures annuelles moyennes de 0.38°C à 0.24°C par décennie dans les Pyrénées et le Système Ibérique entre 1980 et 2000. Nos résultats montrent que le climat semble être un facteur majeur contrôlant les déplacements des espèces étudiées. D'autres études attribuant les déplacements des arbres aux changements globaux suggèrent également que ces déplacements de distribution seraient majoritairement contrôlés par le climat (Lenoir *et al.* 2008, Lenoir *et al.* 2009, Feeley *et al.* 2011). Le changement d'usage des terres, les dépôts azotés, etc. pourraient être considérés comme des facteurs secondaires agissant au niveau spécifique et/ou à une échelle régionale (Lenoir *et al.* 2009) et qui peuvent être notamment à l'origine des déplacements vers les plus basses altitudes (Lenoir *et al.* 2010). Les interactions biotiques (facilitation, compétition, prédation) peuvent également être impliquées dans de telles réponses particulièrement au niveau des limites altitudinales inférieures (Hughes 2000, Lenoir *et al.* 2010).

Il est raisonnable de penser que l'impact du climat est différent selon la localisation de l'espèce au sein de son aire de répartition latitudinale, d'où l'intérêt de repositionner les phénomènes de migration altitudinale dans l'aire de répartition globale de l'espèce afin de mieux évaluer l'importance du lieu d'étude.

REPOSITIONNER LES PHENOMENES DE MIGRATION ALTITUDINALE DANS L'AIRE DE REPARTITION GLOBALE DE L'ESPECE

Les modèles bioclimatiques prédisent que, d'ici 2100, la zone méditerranéenne formera une aire favorable aux espèces méditerranéennes comme *Q. ilex*, *Q. coccifera* ou *Juniperus oxycedrus* tandis que les espèces tempérées (*Abies alba*, *Picea abies*, *Larix decidua*, *Fagus sylvatica*, *Q. petraea*) situées en limite Sud d'aire de répartition au sein de la Péninsule Ibérique risqueraient de présenter de fort taux d'extirpation (Ohlemüller *et al.* 2006, Benito Garzon *et al.* 2008, Ruiz-Labourdette *et al.* 2012). Ainsi, il est apparu intéressant dans notre étude de discuter des vitesses de migration des espèces en fonction de leur position au sein de leur aire de répartition latitudinale. Les données de la Figure 1-5 ont ainsi été réorganisées en fonction de la position des espèces au cœur de leur aire de répartition ou en limite Sud. La limite Nord ne sera pas abordée ici car elle ne concerne qu'une unique donnée extraite des 7 études sélectionnées.

138 données de vitesses de migration concernant des sites d'études situés au cœur de toute l'aire de répartition de l'espèce concernée ont été extraites des 193 données précédentes. 49% de ces données présentent des déplacements vers les plus basses altitudes (médiane=0.18 m.an⁻¹). Au cœur de leur aire de répartition, les espèces présentent donc des réponses hétérogènes face aux changements globaux (Figure 1-7a). La majorité des espèces montrent une vitesse comprise entre -3 et +2.5 m.an⁻¹ comme c'est le cas dans notre étude pour *Q. ilex* et *Q. suber* qui sont des espèces typiquement méditerranéennes. Ces espèces ne présentent donc pas de rapides changements altitudinaux de leur distribution. Les événements de colonisation que notre étude a mis en évidence sont cohérents avec l'observation de la remontée altitudinale de la limite supérieure du Chêne vert à une échelle locale (cas des montagnes de Montseny dans les Pyrénées, Penuelas et Boada 2003).

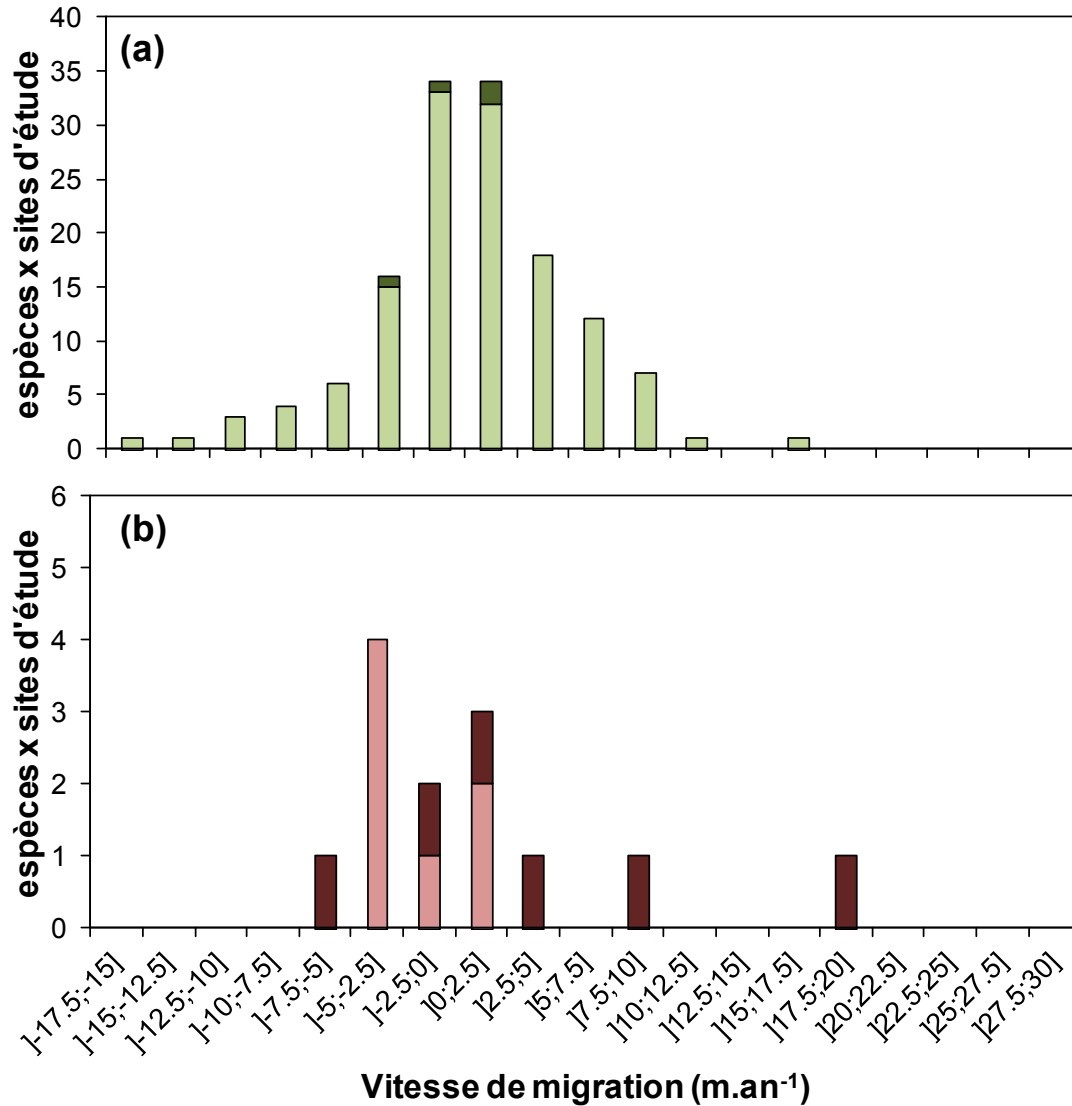


Figure 1-7 Distribution des fréquences des vitesses de migrations (basées sur les déplacements des altitudes optimales ou moyennes) des espèces x sites d'études pour les espèces situées (a) au cœur de leur aire de répartition (143 données) et (b) en limite Sud (11 données) issues de 7 études (Kelly et Goulden 2008, Lenoir et al. 2008, Lenoir et al. 2009, Crimmins et al. 2011, Feeley et al. 2011, Vadeboncoeur et al. 2012, Uri et al. (accepted)). Les barres foncées représentent les données issues de notre étude.

Seules 13 données ont été recensées en limite Sud d'aire de répartition des espèces dont 6 proviennent de notre étude. Ce manque d'études en limite Sud des espèces a déjà été mis en évidence par Hampe et Petit (2005), d'où notre choix d'étudier des espèces situées en bord de fuite d'aire de répartition : *Q. faginea*, *Q. petraea* et *F. sylvatica*. 53% de ces données présentent des vitesses de migrations négatives (médiane=-0.1 m.an⁻¹). Les espèces présentant un déplacement vers les plus hautes altitudes proviennent en majorité de notre étude avec des valeurs de vitesses élevées (Figure 1-7b). *Q. faginea* est

caractéristique de l'aire subméditerranéenne. Or cette zone forme une transition graduelle entre la zone eurosibérienne et la zone méditerranéenne (Sanchez de Dios *et al.* 2009) qui est vouée à diminuer drastiquement d'ici 2080 (Sanchez de Dios *et al.* 2009, Ruiz-Labourdette *et al.* 2012). Ainsi, même si *Q. faginea* n'est pas situé, géographiquement parlant, en limite Sud de son aire de répartition (il est présent jusqu'en Afrique du Nord), il présente toutes les caractéristiques d'une espèce vivant en bord de fuite. Nos résultats montrent que dans les Pyrénées, cette espèce présente une vitesse de migration altitudinale parmi les plus élevée (+9.3 m.an⁻¹). Ce déplacement dans les Pyrénées résulte d'évènements d'extirpation aux faibles altitudes (Figure 1-6) qui représentent clairement les premiers stades de rétractation de cette espèce vers les plus hautes altitudes (Maggini *et al.* 2011). Aucun changement de probabilité de présence, ni d'altitude optimale n'a été détecté dans le Système Ibérique mais *Q. faginea* est déjà absent aux faibles altitudes comparé aux Pyrénées. Même s'il est difficile de dissocier les effets du changement climatique de ceux des modifications d'usage des terres, des études de modélisation montrant le déclin de cette espèce avec l'augmentation des durées de sécheresse (Purves *et al.* 2007) et la diminution drastique de l'aire subméditerranéenne prédite d'ici 2080 (Sanchez de Dios *et al.* 2009, Ruiz-Labourdette *et al.* 2012) laissent à penser que l'augmentation de la température a un impact non négligeable sur la distribution altitudinale de cette espèce en bord de fuite de son aire de répartition.

Q. petraea présente des vitesses de déplacement de l'altitude optimale positives (+3.6 m.an⁻¹ dans le Système Ibérique) avec notamment la plus élevée des vitesses recensées en limite Sud d'aire de répartition (+18.1 m.an⁻¹ dans le Système Ibérique) (Figure 1-7b). Bien que ces déplacements dans les Pyrénées et le Système Ibérique résultent de processus démographiques différents, évènements d'extirpation aux basses altitudes et de colonisation aux hautes altitudes respectivement (Figure 1-6), ils peuvent tous deux être interprétés comme des signes de déplacements vers les hautes altitudes, voire vers le sommet du Système Ibérique (Maggini *et al.* 2011). En effet, le déplacement de cette espèce se situe au niveau de la limite altitudinale supérieure des arbres au sein du Système Ibérique avec l'impossibilité de migrer plus haut en cas de future augmentation de la température. De plus, les modèles prévoient une réduction importante du bioclimat de *Q. petraea* d'ici 2080 (Benito Garzon *et al.* 2008). Ces éléments suggèrent que *Q. petraea* risque de souffrir de larges évènements d'extirpation en limite Sud de son aire de répartition.

F. sylvatica, au contraire, présente un déplacement de sa distribution vers les plus basses altitudes (Figure 1-6 et Figure 1-7b) négligeable dans le Système Ibérique mais de -3.4 m.an⁻¹ dans les Pyrénées. Ces résultats sont en contradiction avec le déplacement vers les hautes altitudes de la limite supérieure de *F. sylvatica* détecté sur de plus longues

périodes dans les montagnes de Montseny dans les Pyrénées espagnoles ($+1.3 \text{ m.an}^{-1}$ respectivement (Penuelas et Boada 2003). Cependant, la distribution altitudinale du hêtre présentée dans notre étude, montre qu'il est déjà situé au niveau de la limite altitudinale supérieure des arbres dans les Pyrénées. Il aurait atteint cette limite suite à des déplacements altitudinaux passés (Penuelas et Boada 2003).

Notre étude montre que les espèces d'arbres situées au cœur de leur aire de répartition présentent de plus faibles déplacements que celles situées en limite Sud excepté pour *F. sylvatica* qui aurait déjà migré vers de plus hautes altitudes par le passé. Ainsi, les espèces au cœur de leur aire de répartition seraient encore en équilibre avec les conditions abiotiques (malgré l'augmentation de température) de leur habitat contrairement aux espèces en limite Sud qui souffriraient de l'augmentation des sécheresses et dont le risque d'extinction serait accru. Cependant, notre analyse bibliographique ne permet pas de généraliser ces patrons de déplacements au vu du faible nombre d'études en limite Sud d'aire de répartition.

MIGRATION LATITUDINALE DES ARBRES : EXEMPLE DU CHENE VERT (*Q. ILEX*) EN LIMITE NORD D'AIRES DE REPARTITION

La modélisation de l'enveloppe bioclimatique du Chêne vert (*Q. ilex*) actuelle et future sous le scénario du changement climatique B2 (IPCC 2001) en 2050 et en 2100 indique que l'évapotranspiration potentielle (ETP) du mois de juillet est positivement corrélée à la présence du Chêne vert alors que l'amplitude thermique et le nombre annuel de jours avec une température inférieure à -10°C sont négativement corrélés à sa présence (Badeau *et al.* 2004). Dans le cas d'une augmentation des températures de $+ 2.5^{\circ}\text{C}$ en 2100, l'aire potentielle du Chêne vert s'étendrait donc vers le nord avec une probabilité de présence passant de faible (comprise entre 0,2 et 0,3) à forte (comprise entre 0,8 et 0,9) au sein des massifs forestiers du littoral atlantique, représentant la limite Nord actuelle de son aire de répartition (Figure 1-8). Cheaib *et al.* (2012) ont analysé la prédiction de plusieurs modèles mécanistes et ont montré que l'aire de répartition du Chêne vert s'étendra vers le nord avec une expansion dans les deux-tiers ouest de la France d'ici 2055.

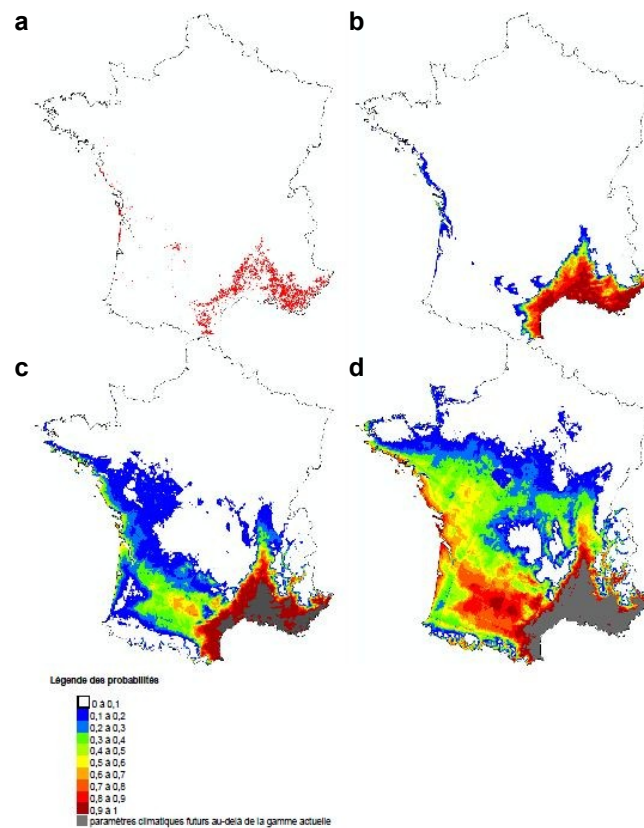


Figure 1-8 Cartes de présence actuelle et des enveloppes bioclimatiques du Chêne vert actuelle et futures : (a) répartition actuelle observée par l’Inventaire Forestier National (IFN), (b) modélisation de l’enveloppe bioclimatique actuelle, et modélisation de l’enveloppe bioclimatique future (c) en 2050 et (d) en 2100. *Source : Badeau et al. (2004).*

Au vu de ces prédictions, il est primordial de s’intéresser aux capacités effectives de migration de cette espèce, notamment en termes de vitesses de colonisation en limite Nord d’aire de répartition. L’observation et la quantification d’évènements de colonisation sur le terrain sont primordiales pour valider les simulations des modèles. Ainsi, le but de cette étude est de fournir des estimations directes de la vitesse de migration du Chêne vert en limite Nord de son aire de répartition basées sur des données d’observations afin de déterminer sa capacité à suivre le déplacement de son bioclimat. Les plans d’aménagements de l’Office National des Forêts (cf. Annexe 2) nous ont fourni des données de présence/absence du Chêne vert de 1880 jusqu’à nos jours au sein de quatre forêts situées en limite Nord d’aire de répartition (forêts domaniales de Pays de Monts, d’Olonne-sur-Mer, de Longeville-sur-Mer et d’Hourtin, Figure 1-9). Nous avons ainsi pu retracer rétrospectivement l’établissement des populations de Chêne vert au sein des forêts étudiées (Chapitre 1.2).

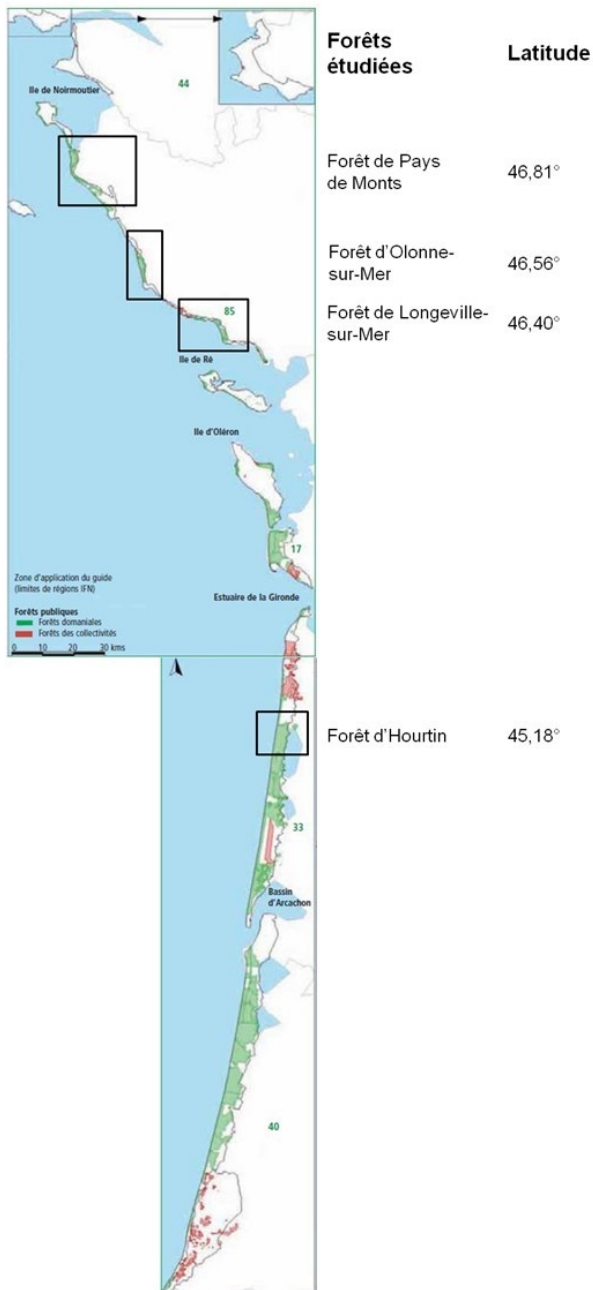


Figure 1-9 Localisation des forêts étudiées en limite Nord d'aire de répartition du Chêne vert. Adaptée de Sardin (2009).

Le Chêne vert, (*Quercus ilex* L.), est une espèce sempervirente typiquement méditerranéenne, de la famille des Fagacées (Figure 1-10), distribuée autour du Bassin Méditerranéen (Alia *et al.* 2009). Il s'agit d'une espèce thermoxérophile à large amplitude écologique (Rameau *et al.* 1989), supportant les hautes températures mais sensible au gel, supportant la sécheresse et une large gamme de sols différents. On la rencontre principalement au nord de l'Afrique de la Tunisie au Maroc, sur plusieurs grandes îles comme la Crète, la Sicile ou la Corse et au sud de l'Europe de la Turquie jusqu'au Portugal (Michaud *et al.* 1995) (Figure 1-10). En France, les côtes littorales atlantiques de Vendée et d'Aquitaine constituent la limite Nord-Ouest du Chêne vert.

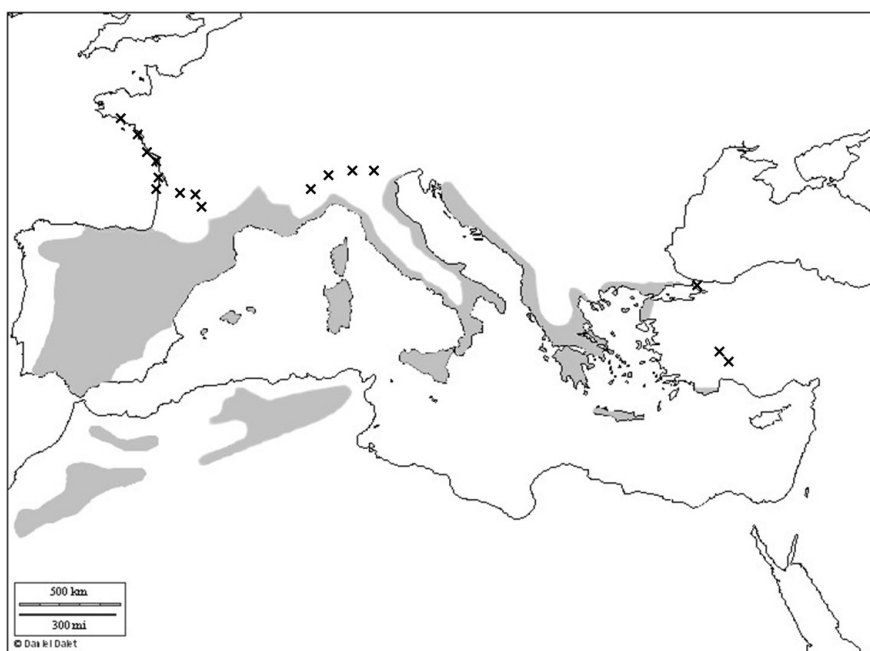


Figure 1-10 Aire de répartition du Chêne vert (aire grisée). Les croix représentent la présence de Chêne vert dans des stations isolées. *Adaptée de Michaud et al. (1995).*

Notre étude cartographique (Figure 1-11) a permis de mettre en évidence un large changement de la surface occupée par le Chêne vert au cours du siècle dernier avec une colonisation massive dans toutes les forêts étudiées : le Chêne vert est actuellement présent au sein de toute la surface des forêts d'Olonne-sur-Mer, de Longeville-sur-Mer et d'Hourtin et de plus des deux tiers des forêts de Pays de Monts alors qu'il y était pratiquement absent à la fin du XIX^{ème} siècle. Une analyse documentaire approfondie (cf. Annexe 2) a été effectuée afin de déterminer l'origine de l'apparition du Chêne vert au sein de chaque forêt et de comprendre les patrons locaux de colonisation. La présence du Chêne vert est très ancienne au sein des littoraux aquitains et vendéens (entre 7 800 et 6 700 BP) (Diot et Tastet 1995, Jolly et Visset 2005) d'où la présence de forêts anciennes relictuelles le long de la côte atlantique. L'homme a ensuite planté des forêts de Pins maritimes, Chênes verts et chênes caducifoliés dans le but de fixer les dunes modernes au cours des XVIII^{ème} et XIX^{ème} siècles. Cependant, après cette introduction, le Chêne vert n'a plus fait l'objet de nouvelles plantations. La localisation des premières parcelles plantées ou des forêts relictuelles expliquent les différents patrons de colonisation observés au sein des forêts étudiées.

Notre étude a montré un déplacement vers le nord du bord d'attaque du Chêne vert à une vitesse maximale comprise entre 21.8 et 56.7 m.an⁻¹. Ces vitesses restent bien inférieures à celle du déplacement prédit du bioclimat de la zone tempérée (350 m.an⁻¹) au sein de laquelle est située la limite Nord du Chêne vert. Par conséquent, un décalage

temporel existe entre la réponse du Chêne vert et l'augmentation des températures. Notre analyse est la seule à cette échelle d'étude à avoir mis en évidence la colonisation et le déplacement de la limite Nord d'une espèce méditerranéenne. Un tel décalage temporel a-t-il déjà été observé pour des biomes et espèces d'arbres différents ?

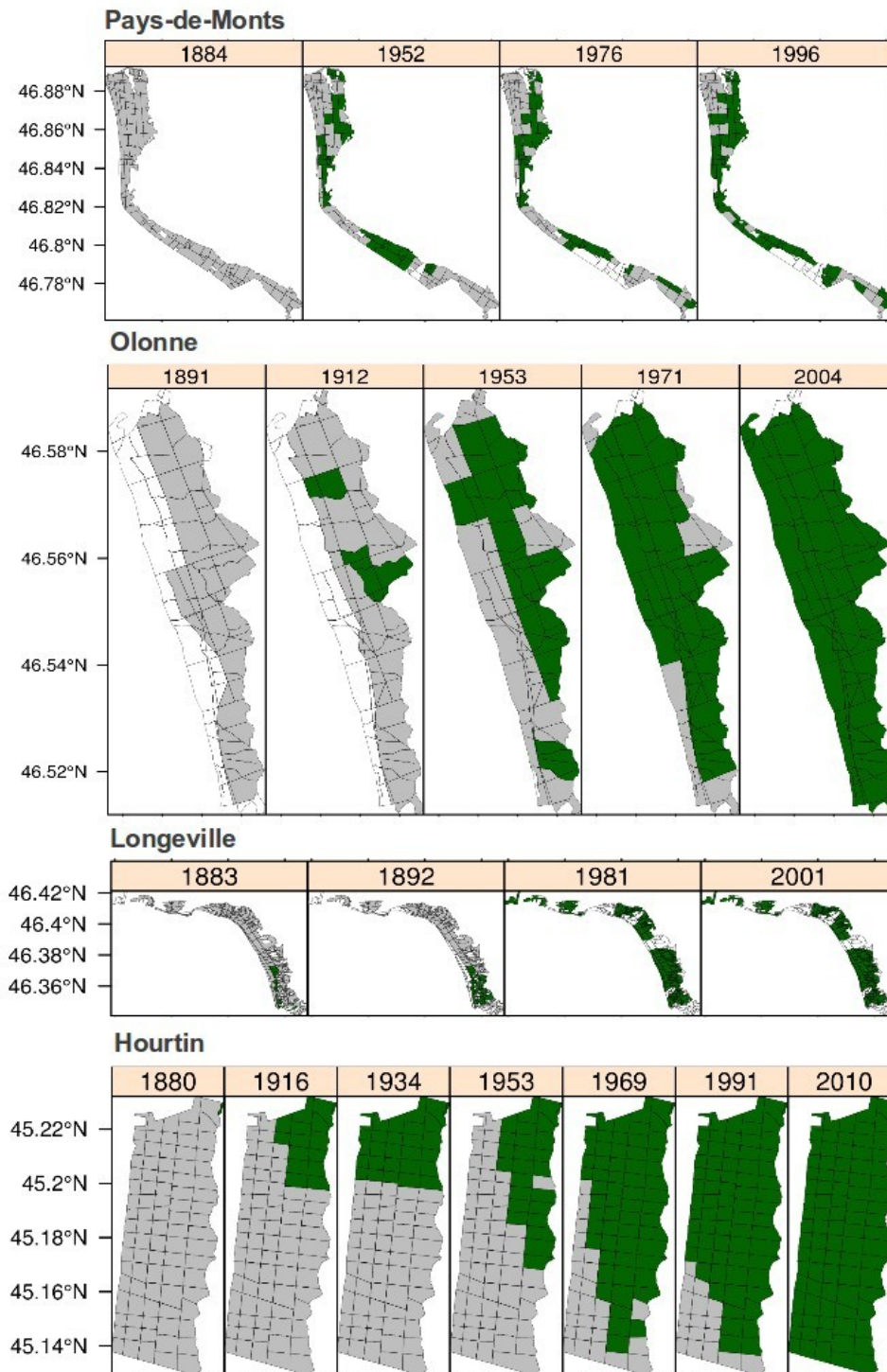


Figure 1-11 Cartes de colonisation du Chêne vert au sein de quatre forêts dunaires (Pays de Monts, d'Olonne-sur-Mer, de Longeville-sur-Mer et d'Hourtin) situées en limite Nord de son aire de répartition.

Plusieurs travaux (Lescop-Sinclair et Payette 1995, Suarez *et al.* 1999, Shiyatov *et al.* 2005, Shiyatov *et al.* 2007, Payette 2007) ont également mis en évidence l'avancée de la limite Nord de différentes espèces d'arbres (*Picea glauca*, *Larix sibirica*, *Picea mariana*) au sein de l'écotone forêt-toundra mais aussi de la limite forêt fermée-forêt ouverte (Shiyatov *et al.* 2007). Ces déplacements s'accompagnent souvent de l'augmentation de la croissance des arbres (Lescop-Sinclair et Payette 1995, Suarez *et al.* 1999, Shiyatov *et al.* 2005) ainsi que de leur abondance (Scott *et al.* 1987, Lescop-Sinclair et Payette 1995, Suarez *et al.* 1999, Shiyatov *et al.* 2005, Payette 2007). Ces déplacements du bord d'attaque sont, par conséquent, généralement précédés d'évènements de colonisation (augmentation de la densité des individus) au niveau de ces limites. Excepté l'étude de Lescop-Sinclair et Payette (1995) montrant une vitesse de déplacement de la limite Nord de *Picea mariana* de 61.5 m.an⁻¹, les vitesses de déplacements de la limite Nord sont inférieures à 10 m.an⁻¹ (Suarez *et al.* 1999, Shiyatov *et al.* 2007, Payette 2007). Masek *et al.* (2001), quant à eux, ne détectent aucune expansion de la forêt boréale sur la toundra au nord du Canada et suggèrent que la limite de ces écotones forêt-toundra est stable. Masek *et al.* (2001) avancent l'hypothèse d'un décalage temporel entre les réponses des forêts et du changement climatique ou celle de la présence de pressions de compétition entre les zones boisées et la toundra environnante. En effet, ces vitesses restent faibles comparées à la rapidité de l'augmentation des températures aux hautes latitudes (Harsch *et al.* 2009), l'isotherme des températures de surface se déplaçant à une vitesse de 430 m.an⁻¹ dans les zones boréales (Loarie *et al.* 2009) (Figure 1-1). Les vitesses déterminées dans ces différentes études (de 0.4 à 61.5 m.an⁻¹) restent du même ordre de grandeur que celles observées dans notre étude (de 21.8 à 56.7 m.an⁻¹). L'isotherme des températures de surface se déplaçant plus rapidement dans les zones boréales que tempérées (Loarie *et al.* 2009), le décalage temporel observé pour les espèces boréales est plus élevé que celui que nous avons mis en évidence pour le Chêne vert en milieu tempéré.

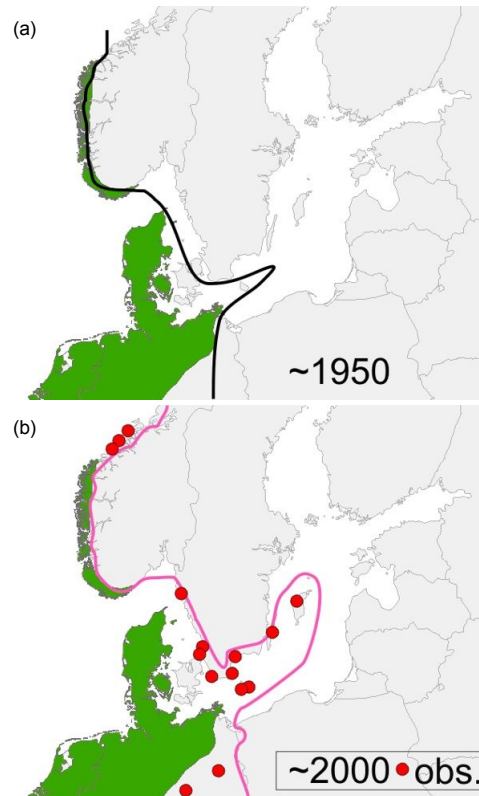


Figure 1-12 Déplacement de la limite Nord de l'aire de répartition du Houx commun (*Ilex aquifolium*) entre les années 1950 et 2000. (a) Répartition du Houx (aire verte) et isocline de 0°C en janvier (ligne noire) en 1950. (b) Répartition du Houx en 2000 : aire de présence dans les années 1950 et observations de nouvelles occurrences (ronds rouges) et isocline de 0°C en janvier (ligne rose) en 2000. Adaptée de Walther et al. (2005). Illustrations provenant de http://www.alarmproject.net/alarm/results_ilex.php

Les études analysant les déplacements de la limite Nord d'espèces tempérées, quant à elles, sont rares (Walther et al. 2005, Zhu et al. 2012). Walther et al. (2005) ont mis en évidence la remontée latitudinale de la limite Nord d'*Ilex aquifolium* en relation avec le déplacement de l'isocline de 0°C en janvier entre les années 1950 et 2000 et montrent ainsi que le Houx commun est en équilibre avec le climat en limite Nord de son aire de répartition (Figure 1-12). Dans une large étude ayant pour but de déterminer l'expansion ou la rétraction des aires complètes de répartition de 92 espèces d'arbres de l'est des Etats-Unis, Zhu et al. (2012) ont calculé des vitesses de déplacement des limites Nord et Sud sur une période de 100 ans grâce à la détermination de différences de positions entre les arbres adultes et les semis. Les $\frac{3}{4}$ des espèces d'arbres étudiées (74 %) présentent des vitesses négatives montrant un déplacement vers le Sud de leur bord d'attaque. Ce résultat est surprenant au regard de l'augmentation des températures observée à l'est des Etats-Unis. De plus, seules 3% des espèces présentent un déplacement vers le nord supérieur à 1 km.an⁻¹. Par conséquent, contrairement aux résultats de Walther et al. (2005) sur le Houx commun, cette

étude suggère que la plupart des espèces d'arbres n'ont pas suivi le déplacement des températures vers le nord ayant eu lieu au XX^{ème} siècle (Figure 1-13). Ainsi, malgré quelques exceptions, ces espèces tempérées, tout comme les espèces boréales et le Chêne vert, présentent, un décalage temporel entre leurs réponses en terme de migration et le déplacement de leur bioclimat.

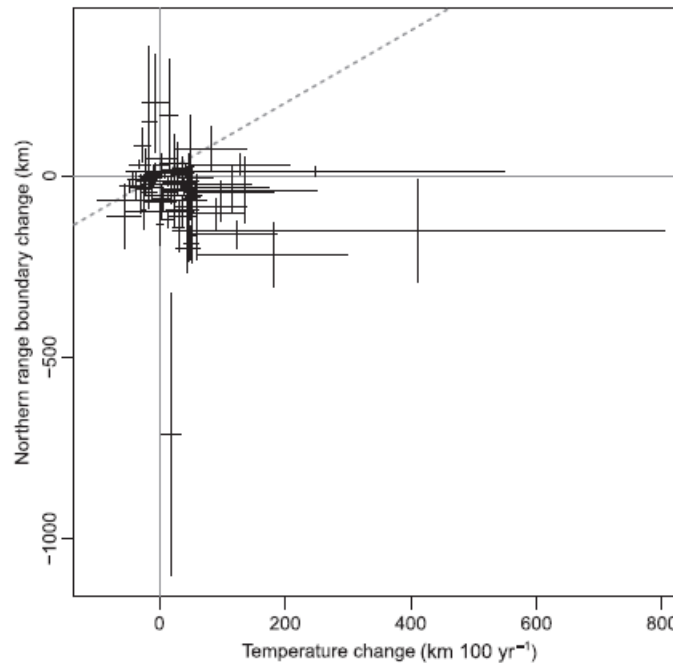


Figure 1-13 Changement de température durant le XX^{ème} siècle en comparaison des différences entre les semis et les adultes en limite Nord d'aire de répartition. Chaque croix représente une espèce avec les moyennes $\pm$ erreurs standard. Un changement positif de température signifie que la température se déplace vers le Nord tandis qu'un changement négatif montre un déplacement vers le Sud. Il en est de même pour la position de la limite Nord des espèces. Les espèces situées au-dessus de la ligne 1 : 1 (ligne grise en pointillés) suggèrent qu'elles ont été capables de suivre le déplacement des températures. *Source : Zhu et al. (2012).*

Dans notre étude, à l'instar de l'étude de Zhu *et al.* (2012), les interactions biotiques mais également la gestion ont grandement influencé les vitesses de migrations observées du Chêne vert. En effet, à l'échelle locale, les interactions et la compétition avec les autres espèces ont probablement ralenti la colonisation du Chêne vert (Neilson *et al.* 2005, Ibanez *et al.* 2009). La gestion des forêts dunaires, quant à elle, a pu, au contraire, favoriser l'expansion du Chêne vert en augmentant les perturbations. En effet, le Chêne vert est une espèce rejetant fortement de souche s'il est coupé (Espelta *et al.* 2006). Les forêts dunaires ont été gérées en futaies régulières de Pins maritimes. Ainsi, les feuillus n'ayant aucun rôle économique et formant des espèces accessoires (ONF 2010) y ont été systématiquement éliminés au profit du Pin maritime. Au cours de la première moitié du XX^{ème} siècle, l'ONF a

ainsi réalisé des interventions lourdes (mécaniques) pour stopper la dynamique du Chêne vert au sein de la forêt d'Hourtin (Plan d'aménagement de la forêt d'Hourtin 1969) et probablement au sein des autres forêts étudiées, mais sans succès, voire même provoquant l'effet inverse en favorisant le rejet de souche. Au sein de la forêt d'Hourtin, l'abandon de ces interventions durant les années 1950 peut expliquer que la vitesse maximale de colonisation du Chêne vert ait été déterminée pour la période 1953-1969 (Figure 1-11).

En conclusion, malgré de rares exceptions, les études de déplacement de la limite Nord d'aire de répartition montrent un décalage temporel entre la réponse des espèces et le déplacement de leur bioclimat. Ce décalage serait plus ou moins important en fonction de la réponse des espèces et de l'ampleur de l'augmentation des températures. Il est élevé chez les espèces boréales qui présentent des déplacements généralement inférieurs à la dizaine de mètres par an et qui sont situées au sein d'un biome très sensible au réchauffement climatique. Peu d'études concernent la limite Nord des espèces tempérées et méditerranéennes mais les interactions anthropiques autres que le climat influent sur leur déplacement d'où l'existence d'un décalage temporel pour ces espèces également. C'est pourquoi, les études comme la nôtre montrant la colonisation du Chêne vert en limite Nord de son aire au sein d'un milieu anthropisé sont nécessaires. De plus, l'établissement d'une espèce après un événement ponctuel de colonisation est fondamental pour sa pérennisation (cf. Introduction).

SYNTHESE

Grâce à l'analyse des déplacements des espèces d'arbres le long de gradients altitudinaux, nous avons montré que les réponses d'arbres sont hétérogènes d'une espèce à l'autre. Cette gamme de variations reste élevée y compris lorsque nous analysons les données en fonction de la localisation du site d'étude au sein de l'aire de répartition latitudinale de l'espèce. Les plus grands déplacements ont été observés pour des espèces inféodées au milieu montagnard (Lenoir *et al.* 2008) ou à des écotones (*Q. faginea*, espèce caractéristique de l'écotone entre la zone tempérée et méditerranéenne par exemple).

Les études analysant le déplacement des marges chaudes (limites Sud ou altitudinales inférieures) restent peu nombreuses (Allen et Breshears 1998, Penuelas et Boada 2003, Penuelas *et al.* 2007, Beckage *et al.* 2008, Lenoir *et al.* 2009, Urli *et al.* accepted). Elles mettent en évidence des patrons hétérogènes de déplacements de la marge chaude. Par exemple, Beckage *et al.* (2008) montrent une remontée altitudinale de la limite

inférieure de la forêt boréale composée notamment de *Picea rubens* et d'*Abies balsamea* de +1.6 m.an⁻¹. Une seule étude analyse les déplacements de la limite Sud d'aire de répartition dans un contexte de plaine. Elle montre que près de 80% des espèces étudiées présentent une rétractation de leur limite Sud à des vitesses plus ou moins importantes (Zhu *et al.* 2012). Au contraire, les réponses des arbres en termes de déplacements de leurs altitudes optimales ou moyennes en limite Sud d'aire latitudinale de répartition sont hétérogènes (53% de déplacements vers les basses altitudes). Cette analyse globale des déplacements des marges chaudes peut être biaisée de par la nature de ces limites et de la difficulté de publier un résultat présentant une absence de mouvements. En effet, ces limites peuvent rester stables longtemps (« stable edge ») car le mouvement de ces marges chaudes correspond à l'observation d'évènements de mortalité combinés à une absence de recrutement de l'espèce considérée. Or la mortalité d'un arbre peut prendre plusieurs années tandis que le recrutement survient dès que des conditions climatiques, de production de graines, de germination et d'établissement des semis sont réunis (Jump *et al.* 2009). Par conséquent, les marges chaudes présentent de l'inertie même si différentes études montrent un déclin de croissance des arbres adultes (Jump *et al.* 2006), une augmentation des évènements de faibles recrutements (Penuelas *et al.* 2007, Jump *et al.* 2009), ainsi qu'une diminution de la production de graines (Hampe et Arroyo 2002) souvent dus à des sécheresses de plus en plus intenses. De plus, même sous les conditions des changements globaux, des microhabitats peuvent rester favorables au maintien de populations de certaines espèces qui sont qualifiées de relictuelles (Hampe et Petit 2005, Jump *et al.* 2009, Hampe et Jump 2011).

Dans le cas des marges froides (limites Nord ou altitudinales supérieures), les réponses des espèces d'arbres sont également hétérogènes. En effet, de nombreuses études analysent le déplacement de la limite altitudinale supérieure des arbres. Ainsi, certaines d'entre elles présentent des déplacements de cette limite vers les plus hautes altitudes comme, par exemple, pour : *Picea glauca*, *Fagus gradifolia*, *Acer saccharum* et *Betula alleghaniensis* en Amérique du Nord (Lloyd et Fastie 2003, Danby et Hik 2007, Beckage *et al.* 2008), *Larix sibirica* dans l'Oural en Russie (Shiyatov *et al.* 2005, Kapralov *et al.* 2006, Shiyatov *et al.* 2007, Devi *et al.* 2008), *Betula tortuosa* et *Pinus sibirica* également dans l'Oural (Kapralov *et al.* 2006), *Pinus peuce* en Bulgarie (Meshinev *et al.* 2000), *Picea abies*, *Betula pubescens*, *Pinus sylvestris* et *Salix* spp. en Suède (Kullman 2002), deux espèces du genre *Salix* dans les Alpes italiennes (Parolo et Rossi 2008), *Pinus uncinata* dans les Pyrénées espagnoles (Camarero et Gutiérrez 2004, Batllori et Gutiérrez 2008), *Quercus ilex* dans les Pyrénées espagnoles (Penuelas et Boada 2003, Penuelas *et al.* 2007) et *Fagus sylvatica* dans ces mêmes Pyrénées espagnoles (Penuelas et Boada 2003).

D'autres mettent en évidence l'absence de mouvements : *Salix herbacea* dans les Alpes italiennes (Parolo et Rossi 2008), *Picea glauca* au Canada (Szeicz et MacDonald 1995) ou encore *Abies lasiocarpa* au Nord des Etats-Unis (Klasner et Fagre 2002). Enfin, des cas de descentes de la limite altitudinale supérieure de certaines espèces tropicales ont également été observés à Taiwan : *Spiraea formosana* et *Deutzia pulchra* (Jump *et al.* 2011). Au contraire, les études concernant les déplacements de la limite Nord restent peu nombreuses. Toutefois, il semblerait que la majorité des espèces présenterait un décalage temporel entre le déplacement de leur bioclimat et celui de leur limite Nord. L'amplitude de ce décalage dépend du biome étudié et de l'importance des interactions biotiques et anthropiques locales. Seules quelques espèces comme *Ilex aquifolium* (Walther *et al.* 2005) ou 3% des espèces présentant des vitesses de migrations vers le Nord supérieures au kilomètre par an de l'étude de Zhu *et al.* (2012) seraient en équilibre avec leur bioclimat.

Rares sont les études qui analysent le gradient altitudinal ou latitudinal entier de la distribution d'une espèce et les patrons mis en évidence sont divers entre ces études et les espèces étudiées : rétraction des basses altitudes (Lenoir *et al.* 2009, Uri *et al.* accepted), expansion vers les hautes altitudes (Uri *et al.* accepted) et vers le Nord (Woodall *et al.* 2009, Murphy *et al.* 2010), rétraction des limites Nord et Sud (Zhu *et al.* 2012) ou encore glissement vers le Nord (Zhu *et al.* 2012). Les arbres peuvent présenter des réponses contraires à celles attendues sous l'effet d'une augmentation de température. De plus, même lorsqu'ils présentent des déplacements de leurs marges froides ou chaudes, ces déplacements ne sont que très rarement assez rapides pour suivre l'évolution de leur bioclimat. Ces réponses variées des marges froides et chaudes des arbres sont la conséquence de variations régionales, locales ou temporelles des changements climatiques ainsi que le rôle de l'héritage historique du paysage (changement d'usage des terres, végétation, sols, anthropisation, ...) (Holtmeier et Broll 2007). De plus, elles ne permettent pas de conclure à la prédominance d'une des différentes réponses globales de l'aire de répartition (stabilité, glissement, expansion ou rétraction, cf. Tableau 1-1) des espèces d'arbres plutôt que d'une autre.

Cette synthèse révèle le manque d'observations des déplacements réelles des espèces ainsi que leur quantification. De plus, au vu des décalages temporels évoqués causés notamment par la différence d'échelle de temps entre différents processus biologiques comme le recrutement et la mortalité en limite Sud d'aire de répartition, il est nécessaire d'étudier ces différents processus clés dans la vie d'un arbre. C'est pourquoi, j'aborderai dans la suite de ces travaux le lien entre la mortalité des arbres et le stress hydrique.

PARTIE 2 : REPONSES ECOPHYSIOLOGIQUES DES ARBRES A LA SECHERESSE

L'extirpation de populations d'arbres constitue un évènement essentiel dans les modifications d'aire de répartition des arbres. C'est pourquoi, il est primordial d'améliorer nos connaissances sur les mécanismes induisant la mort des plants. Dans le cadre de l'augmentation des sécheresses sévères prédites par les modèles (IPCC 2001, Burke *et al.* 2006), le stress hydrique constitue un facteur déterminant dans la mortalité de ces derniers. Les mécanismes induisant la mort par sécheresse étant moins connus chez les Angiospermes que chez les Conifères, nous avons étudié le lien entre la résistance à la cavitation et la mortalité des plants ainsi que celui entre la stratégie hydraulique et la répartition locale des espèces sur plusieurs arbres angiospermes tempérés ou méditerranéens.

NOTION D'EMBOLIE NATIVE PREDITE

Avant de discuter à proprement parler des mécanismes induisant la mort des arbres causée par la sécheresse, de leurs stratégies hydrauliques et de leur relation avec la répartition, il est nécessaire d'aborder la notion d'embolie native prédite, notion employée dans nos deux études écophysiological.

Dans ces études, les données d'embolie native ne sont pas mesurées mais prédites (PLC_p) à partir des courbes de vulnérabilité des espèces. En effet, même si ces études se situent dans différents cadres (*in situ* et en conditions contrôlées, provenances différentes entre les espèces utilisées dans nos expérimentations et les espèces ayant été mesurées dans le but d'obtenir les courbes de vulnérabilité), différents travaux ont montré que la variabilité intra-spécifique de la résistance à la cavitation (définie à partir de la P_{50}) est faible. Cette variabilité est principalement contenue en intra-population plutôt qu'entre les populations et il ne semble pas y avoir de clines marqués avec le climat (e.g pour *F. sylvatica* (Wortemann *et al.* 2011), pour *Pinus pinaster* (Lamy *et al.* 2011), pour *Pinus hartwegii* (Saenz-Romero *et al.* 2012)).

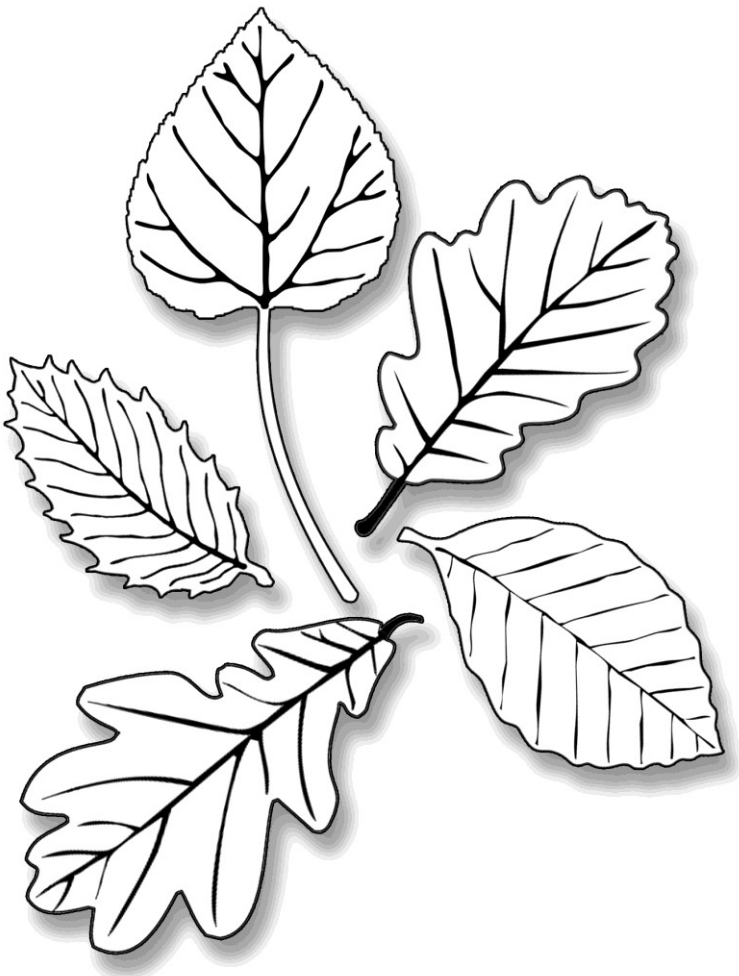
Enfin, pour déterminer l'embolie native d'une espèce à un potentiel donné à partir des courbes de vulnérabilité, il faut se référer au potentiel hydrique xylémien. Or, dans le cadre de nos deux études écophysiological, nous avons prédit des PLC_p à partir de potentiels hydriques foliaires. Dans le contexte de notre expérimentation de stress hydrique extrême en milieu contrôlé, il s'agissait de déterminer l'embolie native correspondant au potentiel seuil menant à l'échec de la récupération des différentes variables écophysiological lors de la ré-irrigation. De part sa définition, ce potentiel correspond à une conductance stomatique

presque nulle. Par conséquent, le potentiel hydrique foliaire correspondant à ce seuil est également très proche du potentiel hydrique du xylème. Dans le cadre de la comparaison du fonctionnement hydraulique de *Q. ilex* et de *Q. robur in situ*, nous avons déterminé l'embolie native prédite de ces deux espèces correspondant au potentiel hydrique minimum foliaire atteint sur le terrain. Nous avons fait l'hypothèse que ces potentiels hydriques foliaires étaient fortement corrélés aux potentiels du xylème en nous basant sur l'étude de Williams et Araujo (2002) qui montre une relation linéaire très significative et de pente proche de 1 ($r^2=0.92$, $P<0.001$, $\Psi_{\text{foliaire}}=-0.37+0.91 * \Psi_{\text{xylème}}$) chez la vigne.

CHAPITRE 2.1 :

DYSFONCTIONNEMENT HYDRAULIQUE

CHEZ LES ARBRES ANGIOSPERMES



Ce chapitre fait l'objet d'un article scientifique, publié dans *Tree physiology* en 2013 (doi : 10.1093/treephys/tp030).

Le dysfonctionnement hydraulique est l'une des principales causes impliquées dans la mortalité des arbres induite par des sécheresses sévères. La résistance à la cavitation est connue pour être fortement corrélée à la tolérance à la sécheresse et à la survie des espèces de conifères, mais le seuil d'embolie induit par le stress hydrique menant à un dysfonctionnement hydraulique catastrophique chez les Angiospermes a très peu été étudié.

Dans ce travail, nous avons examiné le lien entre la tolérance à la sécheresse, la survie et la résistance à la cavitation du xylème chez cinq espèces d'arbres angiospermes connues pour avoir des seuils de résistance à la dessiccation différents. À l'intérieur d'une serre, nous avons exposé des semis de chaque espèce à une sécheresse sévère pour générer un stress hydrique extrême. Nous avons suivi l'évolution du potentiel hydrique foliaire, de la perte en eau à l'échelle du plant, de la transpiration foliaire, de la conductance stomatique et de l'assimilation en CO₂ durant la sécheresse et lors d'une phase de récupération par une ré-irrigation des plants. Le temps requis pour récupérer 50% de la valeur maximale d'une variable écophysiological donnée après ré-irrigation a été utilisé pour déterminer le potentiel hydrique critique correspondant au seuil sous lequel la plante ne récupère plus. Nous avons ainsi examiné la relation entre ce potentiel et la résistance à la cavitation du xylème évaluée à partir des courbes de vulnérabilité.

Ce potentiel minimum de récupération est cohérent entre les différentes variables écophysiological étudiées et varie considérablement entre les espèces, de -3.4 MPa à -6.0 MPa. Ce potentiel minimum de récupération est fortement corrélé à la P_{50} et P_{88} , les pressions induisant respectivement 50% et 88% de pertes de conductance hydraulique du xylème. De plus, nous avons trouvé un seuil d'embolie induisant des dommages irréversibles dus à la sécheresse plus proche de 88% que de 50% comme celui précédemment trouvé chez les Conifères. Le dysfonctionnement hydraulique menant à un dysfonctionnement global induit par la sécheresse chez les Angiospermes se produit à un niveau d'embolie du xylème très élevé, reflétant vraisemblablement les caractéristiques physiologiques de leur système de transport d'eau.

XYLEM EMBOLISM THRESHOLD FOR CATASTROPHIC HYDRAULIC FAILURE IN ANGIOSPERM TREES

MORGANE URLI, ANNABEL PORTE, HERVE COCHARD, YANN GUENGANT, REGIS BURLETT & SYLVAIN DELZON

ABSTRACT

Hydraulic failure is one of the main causes of tree mortality in conditions of severe drought. Resistance to cavitation is known to be strongly related to drought tolerance and species survival in conifers, but the threshold of water stress-induced embolism leading to catastrophic xylem dysfunction in angiosperms has been little studied. We investigated the link between drought tolerance, survival and xylem cavitation resistance in five angiosperm tree species known to have contrasting desiccation resistance thresholds. We exposed seedlings in a greenhouse to severe drought to generate extreme water stress. We monitored leaf water potential, total plant water loss rate, leaf transpiration, stomatal conductance and CO₂ assimilation rate during drought exposure and after rewatering (recovery phase). The time required for the recovery of 50% of the maximum value of a given ecophysiological variable after rewatering was used to determine the critical water potential corresponding to the threshold beyond which the plant failed to recover. We also investigated the relationship between this potential and stem xylem cavitation resistance, as assessed from vulnerability curves. This minimum recoverable water potential was consistent between ecophysiological variables and varied considerably between species, from -3.4 MPa to -6.0 MPa. This minimum recoverable water potential was strongly correlated with P_{50} and P_{88} , the pressures inducing 50% and 88% losses of stem hydraulic conductance, respectively. Moreover, the embolism threshold leading to irreversible drought damage was found to be close to 88%, rather than the 50% previously reported for conifers. Hydraulic failure leading to irreversible drought-induced global dysfunction in angiosperm tree species occurred at a very high level of xylem embolism, possibly reflecting the physiological characteristics of their stem water-transport system.

Keywords: Cavitation resistance, Drought resistance, Hydraulic failure, Mortality, Recovery, Water stress

INTRODUCTION

Extreme drought decreases both tree growth (Waring 1987, Ciais et al. 2005, Bigler et al. 2006, Hogg et al. 2008, Michaelian et al. 2011, Eilmann and Rigling 2012, Sanchez-Salguero et al. 2012) and survival (Pockman and Sperry 2000, Breshears et al. 2005, Gitlin et al. 2006, Bigler et al. 2006, van Mantgem and Stephenson 2007, Hogg et al. 2008, Galiano et al. 2010, Michaelian et al. 2011). Many cases of drought-related forest dieback have already been reported (see the review by Allen et al. (2010)) and such diebacks are likely to become more frequent in the future, as models have predicted more frequent and intense extreme climatic events, such as long, severe droughts (Meehl and Tebaldi 2004, Schar et al. 2004, Burke et al. 2006, Jentsch et al. 2007).

Two main hypotheses have been proposed concerning the mechanisms underlying drought-induced mortality in trees: hydraulic failure and carbon starvation (McDowell et al. 2008, Adams et al. 2009, Sala 2009, Galiano et al. 2011, McDowell 2011, Anderegg et al. 2012, Plaut et al. 2012). Hydraulic failure occurs when water transport is disrupted in a large number of embolized vessels (cavitation), resulting in the desiccation of plant tissues. Stomatal closure allows plants to reduce water loss, but also decreases carbon uptake by photosynthesis. Plant metabolism requires a constant supply of carbohydrates, so stomatal closure may lead to carbon starvation. Support for both these hypotheses has been obtained in recent studies (Anderegg et al. 2012, Galiano et al. 2011), but the precise physiological mechanisms underlying plant mortality are poorly understood. This stresses the need of a clearer understanding of drought-induced mortality in trees, in particular regarding the threshold leading to hydraulic failure, which may be the primary cause of mortality during severe drought (McDowell et al. 2008, Rice et al. 2004). Vulnerable species to cavitation should be more prone to hydraulic failure because their xylem cannot sustain very negative pressure. Cavitation resistance varied widely across species and biomes (Choat et al. 2012, Delzon et al. 2010) and might therefore explain species distribution and survival (Maherali et al. 2004).

Many studies have shown that hydraulic failure plays a key role in the drought-induced mortality of leaves, peripheral shoots and roots (Rood et al. 2000, Davis et al. 2002, Rice et al. 2004, Hoffmann et al. 2011) and have reported the existence of relationships between hydraulic failure and either minimum water potential (Pockman and Sperry 2000, Choat et al. 2012) or climate (Tyree and Ewers 1991, Tyree and Cochard 1996, Davis et al. 1999, Pockman and Sperry 2000, Maherali et al. 2004, Choat et al. 2012). However, few studies have investigated the direct relationship between drought-induced tree mortality and

hydraulic failure (Tyree et al. 2002, Tyree et al. 2003, Brodribb and Cochard 2009, Kursar et al. 2009, Brodribb et al. 2010). Tyree et al. (2002, 2003) and Kursar et al. (2009) measured the native embolism of severely wilted tropical angiosperm tree seedlings from forests in Panama. Their results suggested that death occurred at a threshold corresponding to about 80% loss of xylem conductance per leaf area (but they did not measure cavitation resistance). Brodribb et al. (2009, 2010) assessed the link between cavitation and plant death for seven southern hemisphere conifer species with different levels of water stress tolerance. They found a strong linear relationship between the water potential inducing a 50% loss of stem conductivity (P_{50}) and the lethal water potential. No such direct evidence is available for angiosperm trees, despite the large number of economically important species belonging to this taxa.

We studied the physiological significance of xylem embolism in angiosperm tree species, by quantifying the relationship between drought-induced mortality and hydraulic failure. We selected five angiosperm tree species on the basis of the large range of water stress tolerance they covered: *Populus tremula* L., *Quercus robur* L., *Fagus sylvatica* L., *Quercus petraea* (Matt.) and *Quercus ilex* L. Seedlings of each species were exposed to water stress until they were severely wilted and close to death. We assessed the minimum recoverable potential, by determining the leaf potential inducing a failure of various ecophysiological variables to recover (predawn leaf water potential, total plant water loss, leaf transpiration, stomatal conductance and CO₂ assimilation rate). We specifically addressed the following questions: Is there a relationship between irreversible drought damage and xylem embolism in angiosperm tree species? Is the threshold of embolism leading to drought damage similar between angiosperm species and close to the one previously reported for conifer species?

MATERIALS AND METHODS

Plant materials

We selected five angiosperm tree species widespread in Europe and presenting a broad range of water stress tolerance. *Populus tremula* L. is a deciduous Eurasian species generally found in open areas, such as waste ground and glades on mesic soils (Rameau et al. 1989). *Quercus robur* L. is a Eurasian deciduous species common throughout Europe other than the Mediterranean region, as it is susceptible to summer droughts (Rameau et al. 1989). *Fagus sylvatica* L. and *Quercus petraea* (Matt.) Lielb. are deciduous species

inhabiting plains and mountains throughout Europe; they tolerate drier soils than *P. tremula* and *Q. robur* (Rameau et al. 1989). *Quercus ilex* L. is a typical evergreen Mediterranean species found around the entire Mediterranean Basin (Alia et al. 2009).

Vulnerability curves

Xylem cavitation was assessed with the CAVITRON technique, a centrifugation-based technique, as described by Cochard et al. (2005), on 11 and 30 mature trees for *P. tremula* and *F. sylvatica*, respectively. Centrifugal force was used to establish negative pressure in the xylem and to provoke water stress-induced cavitation, using a custom-built honeycomb rotor (Precis 2000, Bordeaux, France) mounted on a high-speed centrifuge (Sorvall RC5, Asheville, NC USA). The xylem pressure (P_i), hydraulic conductance (k_i) and percentage loss of conductance (PLC) were determined at various speeds, to obtain a vulnerability curve (the VC is the percentage loss of xylem conductance plotted against xylem pressure (see Delzon et al. (2010) for details). For *Q. robur*, *Q. petraea* and *Q. ilex*, vulnerability curves were replotted from previous studies (Cochard et al. 1992, Tyree and Cochard 1996). VC were measured on branches of mature trees by the air-dehydration method (Sperry et al. 1988), with samples brought to the laboratory and dehydrated on a bench over various periods of time to obtain branches with various degrees of stress (water potentials ranging from -2 to -5 MPa, see Cochard et al. 1992 for details of the procedure). Vulnerability to cavitation has also been measured in two different organs (root and stem) of two *Q. petraea* seedlings following the same protocol.

For each species and sample, a sigmoid function (Pammenter and Vander Willigen 1998) was fitted (proc NLIN, SAS version 9.2 SAS Institute, Cary NC, USA) to the VC, according to the following equation:

$$PLC = 100 / (1 + \exp(S/25 (P_i - P_{50}))) \quad (1)$$

where P_{50} (MPa) is the xylem pressure inducing a 50% loss of conductance and S (% MPa⁻¹) is the slope of the vulnerability curve at the inflexion point. The xylem pressure inducing 88% of PLC (P_{88} , MPa) was calculated from the equation of Domec and Gartner (2001):

$$P_{88} = -\frac{2}{S/25} + P_{50} \quad (2)$$

Experimental design

In April 2010, we transplanted 30 to 50 cm-high seedlings into 8 l cylindrical plastic containers filled with loam. All the seedlings used were two to three years old, with the exception of *Quercus ilex* seedlings, which were four to five years old. We arranged 275 plants (55 per species) into a randomized complete block design (5 blocks) in a greenhouse at the INRA Forest Research Station (0° 45' 58.6 O, 44° 44' 18.6 N, Cestas, France). The leaves of each plant had fully expanded before the beginning of the experiment. All plants were watered two or three times per week, to keep soil water content at field capacity until the start of the experimental drought period. Air temperature and relative humidity were monitored hourly with sensors (HOBO, H08-032-08, Onset, Cape Cod, MA, USA). Mean temperature and relative humidity during the experiment (from May to August) were $23\pm6^{\circ}\text{C}$ and $65\pm24\%$, respectively. Pesticides were applied to prevent the development of diseases caused by insects (aphids) or fungi (mildew, rust). The soil surface was covered with plastic film to prevent evaporation.

After two weeks of acclimation in the greenhouse, two different water regimes were applied. Five plants per species were watered to keep the soil at field capacity (control plants), whereas drought was induced by withholding irrigation for 50 plants per species (water-stressed plants). The drought phase lasted until predawn leaf water potential could no longer be measured due to leaf desiccation (no more leaves, complete necrosis or withered leaves). The duration of this phase was thus species-dependent, ranging from 43 days for *P. tremula* to about 80 days for more water stress-resistant species. The percentage of leaf death was visually assessed on five plants per species at each level of water stress. At the end of the experiment, the three remaining water-stressed seedlings per species were rewatered to check for mortality one year later.

Predawn water potential was monitored during the drought phase, for the selection of five levels of increasing water stress per species. Ecophysiological variables were measured on five water-stressed and one control plant per stress level and species. Three of the five water-stressed plants were rewatered until the soil was fully saturated. These plants (recovered plants) were then watered daily to keep the soil at field capacity during the recovery phase. During this period, the same ecophysiological measurements were performed on the plants, at intervals of one to four days, depending on the recovery rate of the plants.

Ecophysiological measurements

For each species, plant water status, gas exchanges and total plant water loss rate were assessed throughout the experiment on water-stressed, control and recovered plants. Plants were placed overnight in a dark room within the greenhouse. The following morning, predawn leaf water potential (Ψ_p , MPa) measurements were performed on one to three healthy leaves per individual, with a Scholander pressure chamber (Precis2000, Gradignan, France). The same seedlings were then exposed to a standard controlled-light environment (created with four high-energy gas-discharge lamps) for 90 minutes. Photosynthetically active radiation (PAR), measured at mid-plant level, reached $566 \pm 281 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ on average.

For each plant, total plant water loss rate (W , $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) was determined by gravimetric measurement, as follows:

$$W = \frac{1}{A_L} \frac{\Delta w}{\Delta t} \quad (3)$$

where $\Delta w/\Delta t$ (mmol s^{-1}) is the loss of water over a given time interval (30 to 90 minutes) under controlled-light conditions, as measured with an electronic balance (PM34K, Mettler Toledo, Columbus, OH, USA), and A_L (m^2) is the total plant leaf area. Leaf size was measured on at least 15 seedlings per species, with a leaf area meter (WinFolia 2007b, Regent Inst., Canada). For each species, we then determined A_L by multiplying the mean leaf size for the species by the number of leaves.

Stomatal conductance (g_s , $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), leaf transpiration (E_i , $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) and CO_2 assimilation rate (A , $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) were measured with a portable open system including an infrared gas analyzer (CIRAS 2, PPSystems, Amesbury, MA, USA). Mean photosynthetically active radiation was $1493 \pm 5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, CO_2 concentration was 391 ± 15 ppm and vapor pressure deficit in the leaf chamber was 1460 ± 480 hPa during the experiment. Immediately after gas exchange measurements, midday leaf water potential (Ψ_m , MPa) was measured on one to three leaves per plant, during the drought phase only.

Determination of the minimum recoverable water potential

The minimum recoverable potential (Ψ_{reco}) was determined as described by Brodribb and Cochard (2009) and Brodribb et al. (2010), for all five species, based on five ecophysiological variables (predawn leaf water potential, total plant water loss, leaf transpiration, stomatal conductance and CO_2 assimilation rate). During the recovery phase, the time required for each variable (Ψ_p , W , E_i , g_s and A) to reach 50% of its maximum value

($t_{1/2}$) was calculated per water stress level and species. The 50% maximum value of each variable was calculated by dividing the 99th quantile of the distribution of each variable by two (on control, water-stressed and recovered plants). For each species and variable, linear regressions were fitted to the inverse of $t_{1/2}$ vs. midday water potential (proc GLM, SAS version 9.2 SAS Institute, Cary NC, USA). The minimum recoverable potential, corresponding to the water potential inducing a failure of the studied variable to recover, was assessed by determining the x-intercept of the linear regression. One-way analyses of covariance were carried out to test the difference in slope of linear regressions between minimum recoverable potentials and P_{88} or P_{50} (SAS version 9.2 SAS Institute, Cary NC, USA).

For each species and variable, predicted native embolism (PLC_p) was derived from the Ψ_{reco} and vulnerability curves. Differences in Ψ_{reco} , Ψ_m at the most severe level of water stress and PLC_p between species were tested using one-way analyses of variance and tukey tests (proc GLM, SAS version 9.2 SAS Institute, Cary NC, USA).

RESULTS

Cavitation resistance

All VCs for each of the species followed a sigmoid shape (Figure 1). We found substantial differences in cavitation resistance between species, with P_{50} values ranging from -2.36 for *P. tremula* to -5.52 MPa for *Q. ilex*. Cavitation-resistant species (with the lowest P_{50} values) had the VCs with the shallowest slopes (Figure 1), increasing the between-species differences for P_{88} , which ranged from -3.09 MPa for *P. tremula* to -7.08 MPa for *Q. ilex*. For *Q. petraea*, VCs measured on stem and root of two seedlings showed no difference with those obtained on mature trees (Figure 1c; no difference of cavitation resistance between developmental stages and organs).

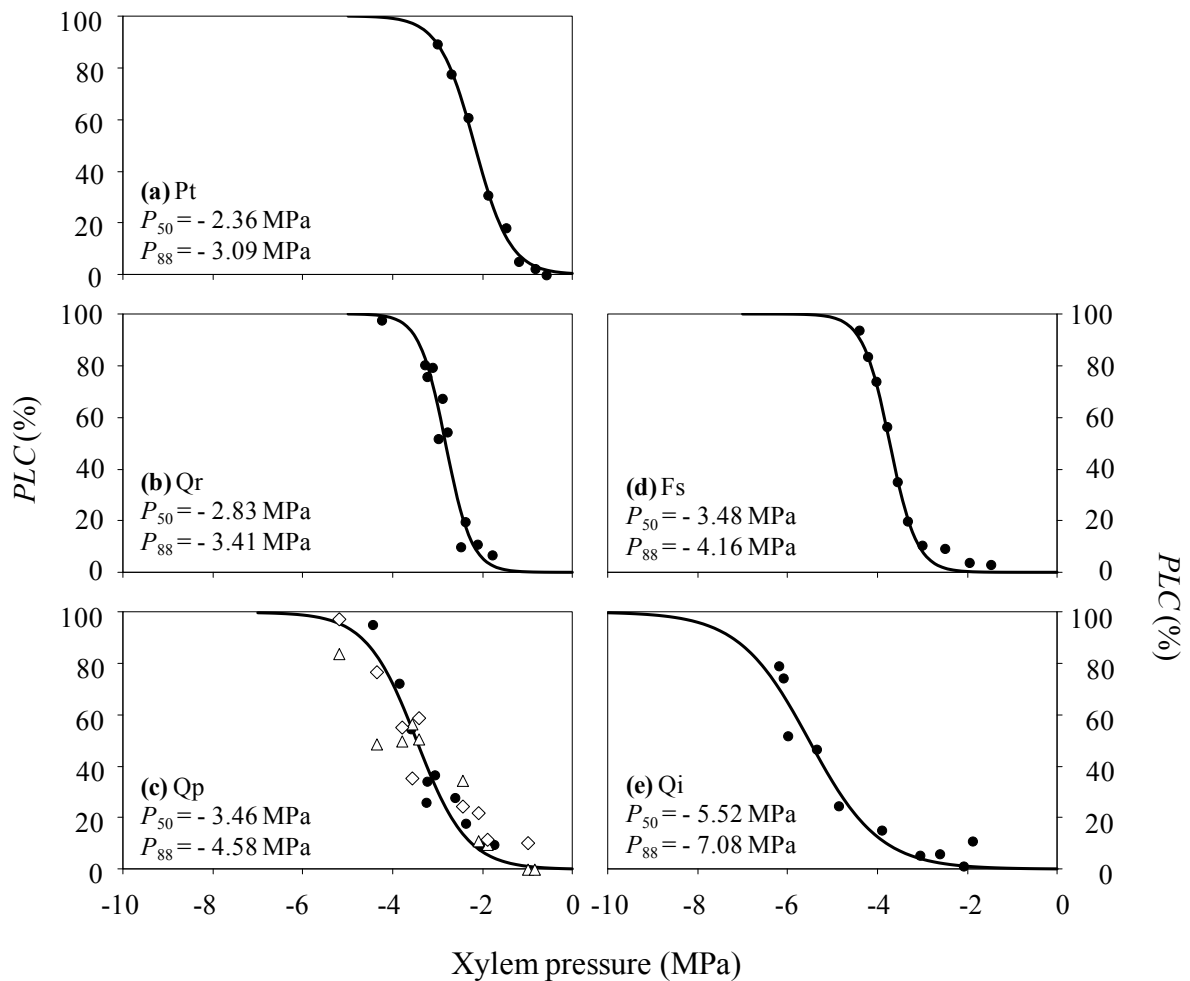


Figure 1: Percentage loss of hydraulic conductance (PLC) versus xylem pressure for each of the species studied. Vulnerability curves were obtained with the CAVITRON technique on mature trees for *P. tremula* and *F. sylvatica* and correspond to one individual per species. The air-dehydration method was used for the long vessel oak species (mature tree, closed circles; stem seedling, triangles; root seedling, diamonds). (a) Pt, *P. tremula*; (b) Qr, *Q. robur*; (c) Fs, *F. sylvatica*; (d) Qp, *Q. petraea*; and (e) Qi, *Q. ilex*.

Ecophysiological response to drought

Leaf death increased more rapidly for *P. tremula* and *Q. robur* (<60 days) than for others species (>60 days) and reached 50% (*F. sylvatica*) to 100% (*P. tremula* and *Q. robur*) at the most severe level of water stress (Figure 2). Predawn and midday water potentials decreased in a similar manner during drought in all the species. Midday water potential (*i.e.* Ψ_m) differed significantly between species, ranging from -3.1 MPa for *P. tremula* to -5.8 MPa for *Q. ilex* for the most severe level of water stress (Figure 2, Table 1, ANOVA, $F=4.07$, $P=0.0171$). All the ecophysiological variables studied responded strongly to drought, with a sharp decline, from 0 to -2 MPa, of predawn water potential. However, different patterns

were observed for different species, with, for example, an even more abrupt decline for *Q. robur* than for *Q. ilex* (Figure 3).

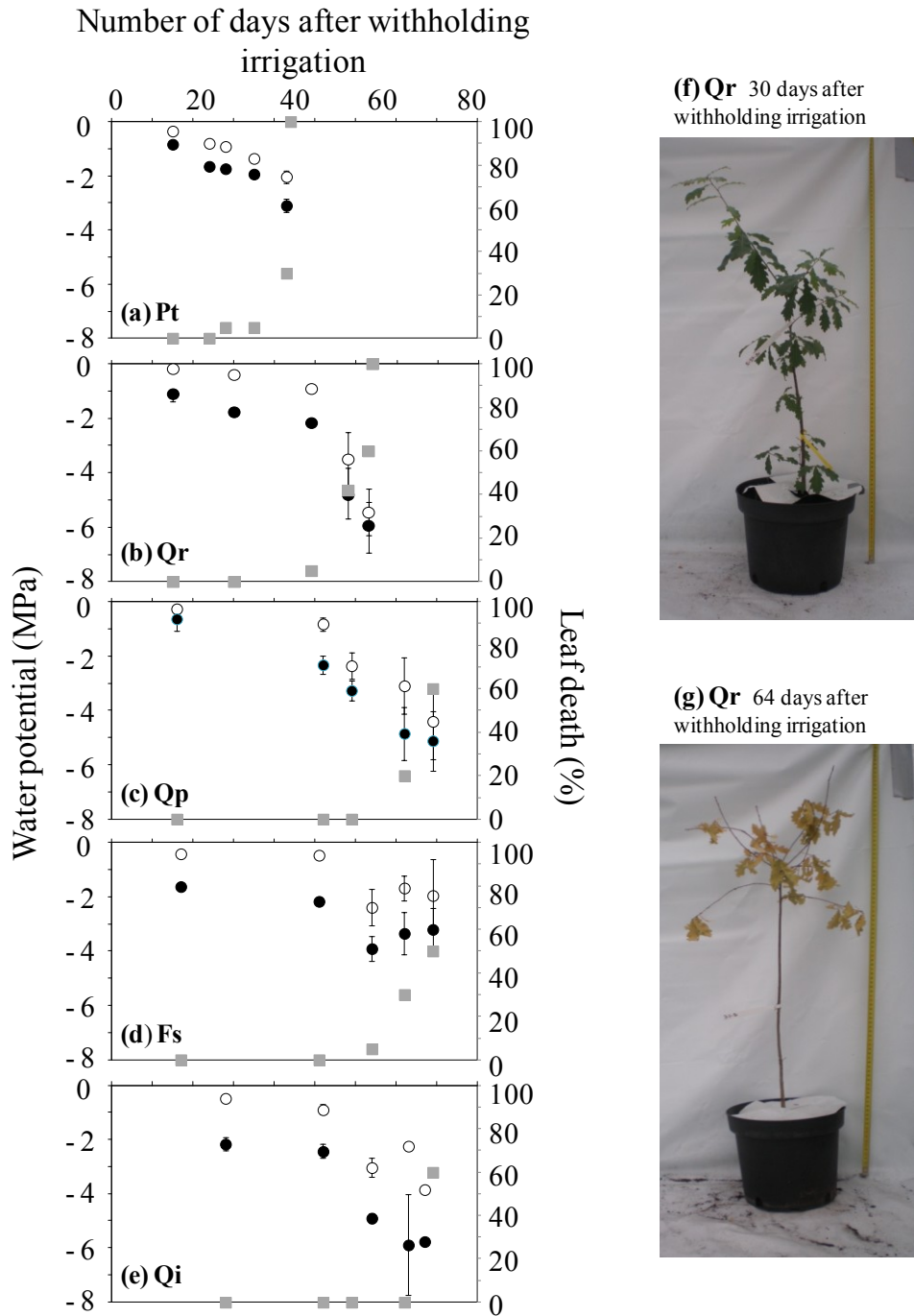


Figure 2: Changes in predawn (open circles) (Ψ_p) and midday (closed circles) (Ψ_m) water potential, and percentage of leaf death (grey squares) over time and with increasing drought duration: (a) Pt, *P. tremula*; (b) Qr, *Q. robur*; (c) Fs, *F. sylvatica*; (d) Qp, *Q. petraea*; and (e) Qi, *Q. ilex*. Values of predawn and midday water potentials are the mean values for at least five individuals per species and per level of water stress; the bars indicate the standard error on the mean value. Photos illustrate leaf desiccation for two individuals of *Q. robur* at (f) 30 and (g) 64 days after withholding irrigation.

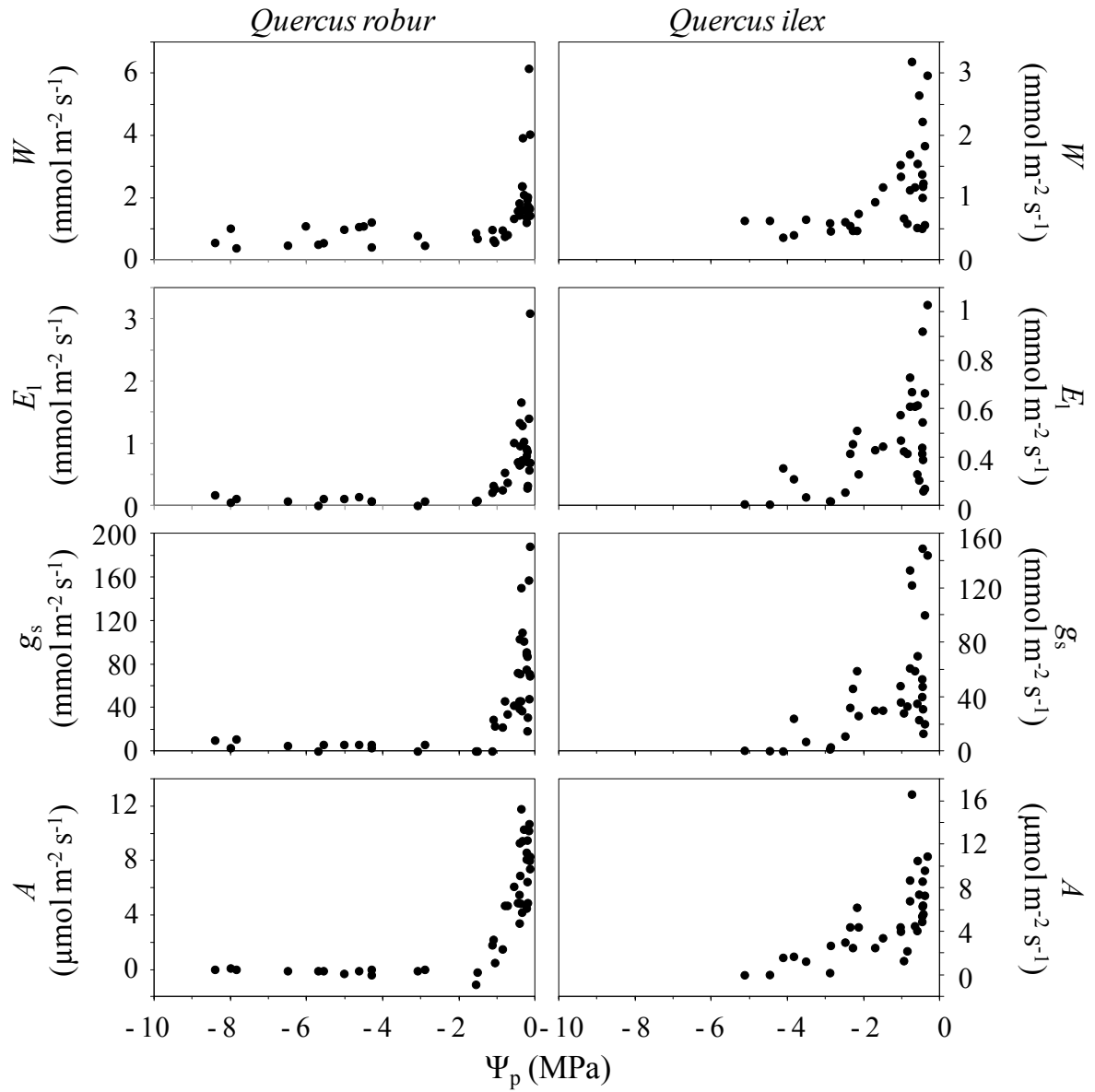


Figure 3: Changes in total plant water loss (W), leaf transpiration (E_l), stomatal conductance (g_s) and CO_2 assimilation rate (A) with decreasing predawn water potential during drought for two of the five species studied: we presented one of the least drought-tolerant species, *Q. robur* (left panel), and the most drought-tolerant species, *Q. ilex* (right panel). Each value corresponds to a single individual.

Table 1 Values of minimum recoverable potential associated with predawn leaf water potential (Ψ_{reco_Ψ} , MPa), plant water loss (Ψ_{reco_W} , MPa), stomatal conductance ($\Psi_{\text{reco}_{gs}}$, MPa), leaf transpiration ($\Psi_{\text{reco}_{EI}}$, MPa) and CO_2 assimilation rate (Ψ_{reco_A} , MPa), minimum recoverable potential averaged for the five ecophysiological variables studied (Ψ_{reco} , MPa), midday potential at the most severe level of water stress (Ψ_m , MPa), predicted native embolism (PLC_p , %), determined for each species. Mean values with the same letter between species are not significantly different ($\alpha=0.05$).

	<i>P. tremula</i>	<i>Q. robur</i>	<i>Q. petraea</i>	<i>F. sylvatica</i>	<i>Q. ilex</i>
Ψ_{reco_Ψ}	-3.38	-3.74	-4.24	-4.67	-5.3
Ψ_{reco_W}	-2.77	-3.9	-4.79	-3.49	-5.34
$\Psi_{\text{reco}_{EI}}$	-3.74	-4.21	-4.59	-4.52	-6.78
$\Psi_{\text{reco}_{gs}}$	-3.48	-3.04	-4.62	-4.90	-5.82
Ψ_{reco_A}	-3.77	-2.88	-4.25	-4.48	-6.97
Ψ_{reco}	-3.43 $\pm$ 0.18 a	-3.55 $\pm$ 0.26 ab	-4.50 $\pm$ 0.11 b	-4.41 $\pm$ 0.24 b	-6.04 $\pm$ 0.35 c
Ψ_m	-3.10 $\pm$ 0.24 a	-5.45 $\pm$ 1.01 b	-5.12 $\pm$ 1.10 ab	-3.21 $\pm$ 0.78 ab	-5.76 $\pm$ 0.00 ab
PLC_p	92.78 $\pm$ 4.22 a	82.97 $\pm$ 9.18 a	85.77 $\pm$ 2.34 a	87.40 $\pm$ 2.34 a	63.39 $\pm$ 9.27 a

Recovery from drought

The time required for each variable (Ψ_p , W , E , g_s and A) to reach 50% of its maximum value ($t_{1/2}$) depended strongly on the level of water stress experienced by the plant, regardless of the species considered. Individuals subjected to moderate water stress (open circles in Figure 4) generally recovered overnight. Recovery time after rewatering was no longer than 2 days in any case. Plants that had experienced severe water stress (closed circles in Figure 4) generally did not recover, but in all cases in which recovery was observed, $t_{1/2}$ exceeded 2 days.

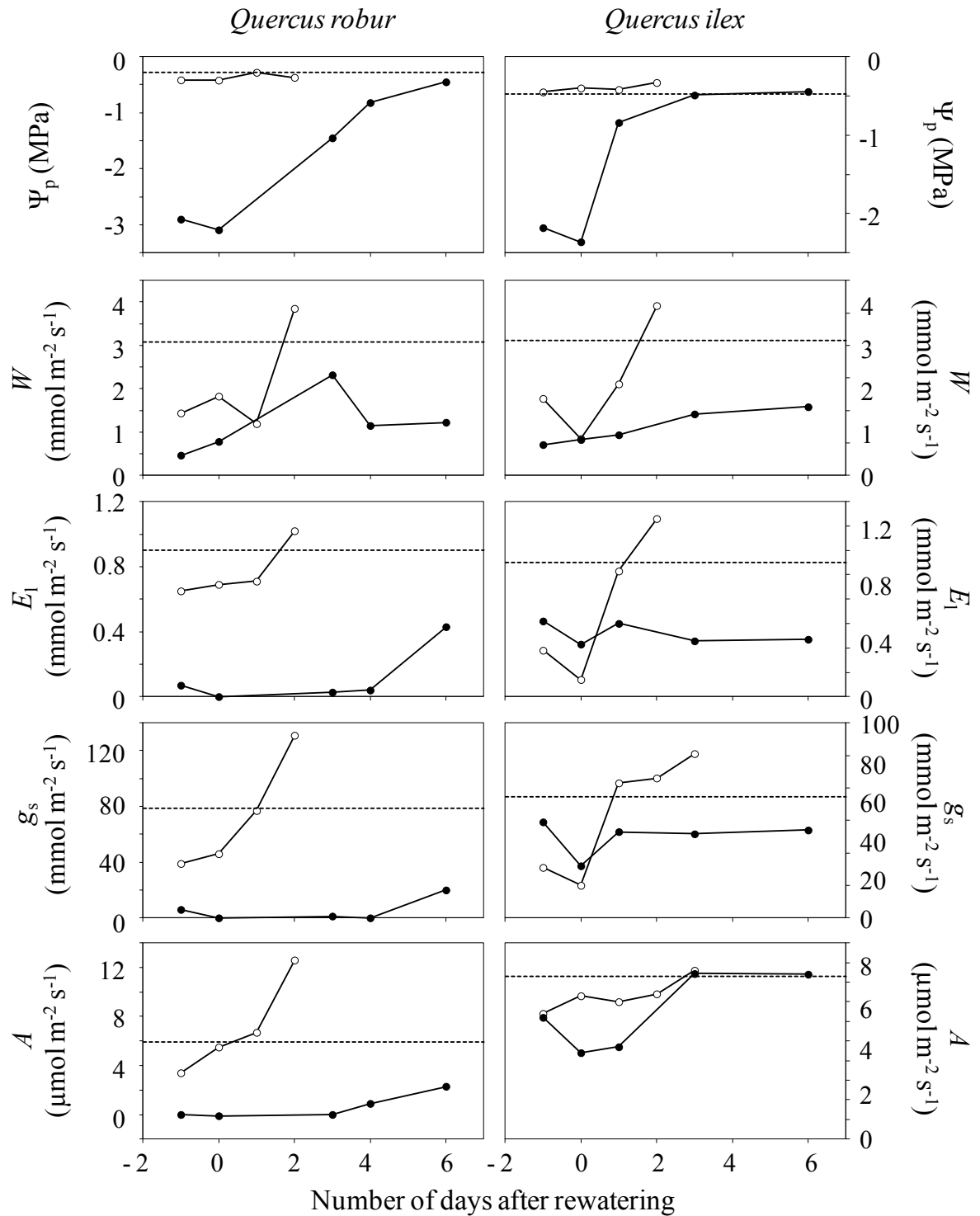


Figure 4: An example of the recovery over time of predawn water potential (Ψ_p), total plant water loss (W), leaf transpiration (E_l), stomatal conductance (g_s) and CO₂ assimilation rate (A) for moderate (open circles) and severe (closed circles) stresses, in rewatered plants of *Q. robur* (left panel) and *Q. ilex* (right panel). Measurements of ecophysiological variables before and on the day of rewatering indicated the level of water stress experienced by the plants. Dashed lines indicate 50% of the maximal value for ecophysiological variables.

Minimum recoverable potential and cavitation resistance

The minimum recoverable potential — the potential associated with a failure to recover — differed significantly between species (Table 1, ANOVA, $P < 0.0001$), particularly for *Q. ilex*, which had the most negative values for all the variables studied. During the experiment, all species except *F. sylvatica* experienced leaf water potentials close to their minimum recoverable potential, as demonstrated by the values of midday water potential measured at the most severe level of water stress (Table 1).

Significant linear regressions between minimum recoverable water potential and cavitation resistance (P_{50} or P_{88}) were found for all variables ($\Psi_{\text{reco}_\Psi p}$, Ψ_{reco_W} , $\Psi_{\text{reco}_{EI}}$, $\Psi_{\text{reco}_{Gs}}$ and Ψ_{reco_A} ; Figure 5, $P \leq 0.0003$). The slopes of the regression with P_{88} were closer to 1 (deviation from 1 of 0.03 to 0.11, Table 2) whereas those obtained with P_{50} deviated to a greater extent from 1 (deviation from 1 ranging of 0.13 to 0.25, Table 2). Moreover, the estimated embolism rates reached at $\Psi_{\text{reco}_\Psi p}$, Ψ_{reco_W} , $\Psi_{\text{reco}_{EI}}$, $\Psi_{\text{reco}_{Gs}}$ or Ψ_{reco_A} , averaged for all species, were systematically higher than 50% ($82 \pm 10\%$, $72 \pm 11\%$, $93 \pm 3\%$, $82 \pm 8\%$ and $83 \pm 8\%$, respectively) and close to 88%. Small differences in minimum recoverable potential were found between ecophysiological variables (standard error between 0.11 for *Q. petraea* and 0.35 for *Q. ilex*; Table 1). Moreover, we found no difference in slope of linear regression according to the variable used to estimate the minimum recovery potential for P_{88} (Figure 5, ANCOVA, $F=1.51$, $P=0.2347$) or for P_{50} (ANCOVA, $F=1.32$, $P=0.2969$).

The 1:1 relationship between P_{88} and the overall minimum recovery potential corresponding to recovery failure (estimated from the mean of the five ecophysiological variables studied per species) was highly significant (Table 2). The predicted native embolism (PLC_p) at the minimum recoverable potential was $>80\%$ for all species other than *Q. ilex* ($PLC_p = 63\%$; Table 1).

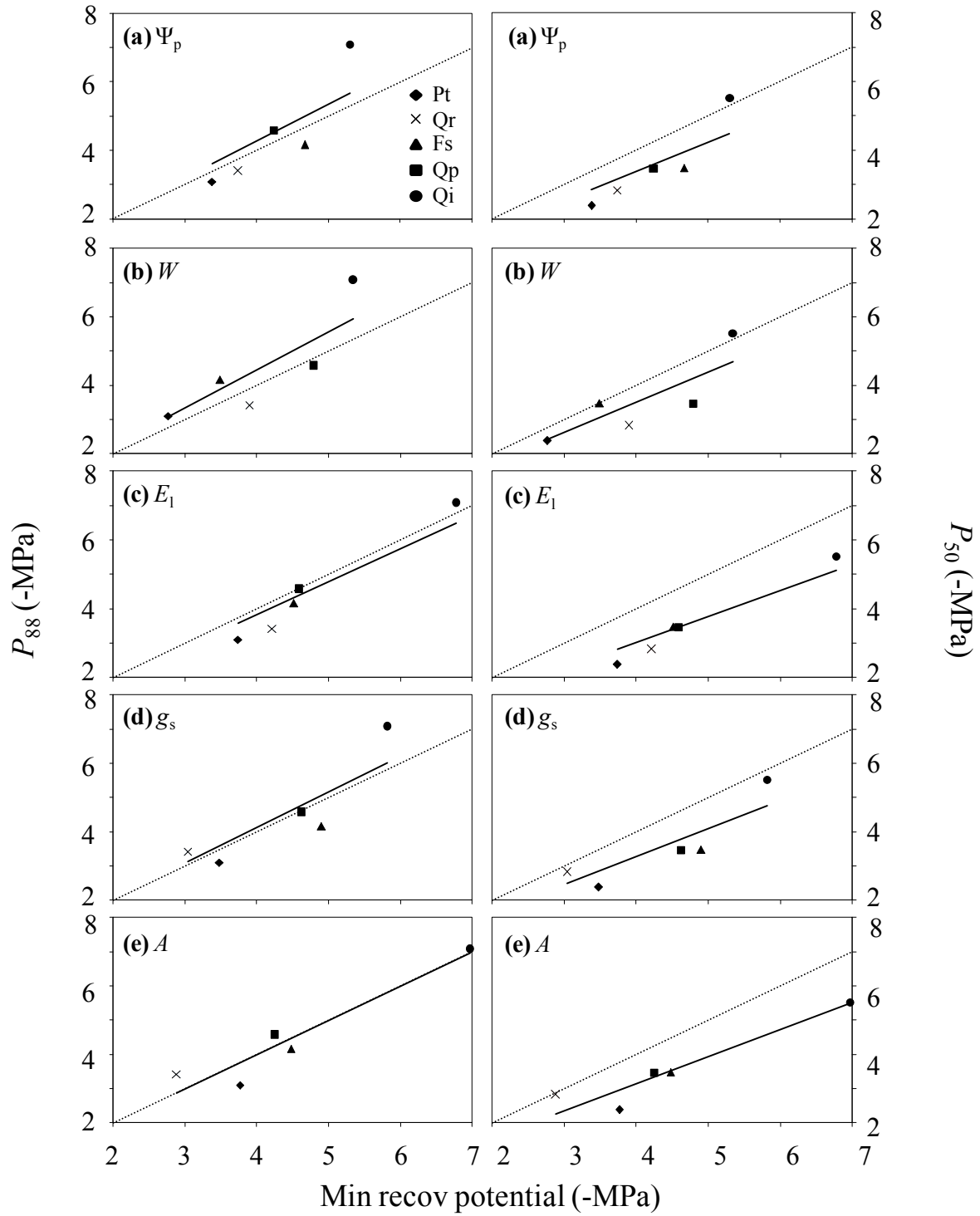


Figure 4: Relationships between P_{88} (left panel) or P_{50} (right panel) and minimum recoverable water potential associated with predawn leaf water potential (Ψ_{reco_Ψ}) (a), total plant water loss (Ψ_{reco_W}) (b), leaf transpiration ($\Psi_{\text{reco}_{El}}$) (c), stomatal conductance ($\Psi_{\text{reco}_{gs}}$) (d) and CO_2 assimilation rate (Ψ_{reco_A}) (e), for the five species studied. Estimated slopes for linear regression forced through the origin are shown in Table 2.

Table 2 Slopes of the linear regression between cavitation traits (P_{50} and P_{88}) and the minimum recoverable potential associated with predawn water potential ($\Psi_{\text{reco}_\Psi\text{p}}$), plant water loss (Ψ_{reco_W}), stomatal conductance ($\Psi_{\text{reco}_{gs}}$), leaf transpiration ($\Psi_{\text{reco}_{EI}}$), CO_2 assimilation rate (Ψ_{reco_A}) and minimum recoverable potential averaged for the five ecophysiological variables studied (Ψ_{reco} , MPa) and the P -values (P) for the slope estimates. The values given are for regression lines forced through the origin.

	<i>slope</i> (P_{50})	<i>P</i>	<i>slope</i> (P_{88})	<i>P</i>
$\Psi_{\text{reco}_\Psi\text{p}}$	0.84	0.0002	1.07	0.0003
Ψ_{reco_W}	0.87	0.0003	1.11	0.0003
$\Psi_{\text{reco}_{EI}}$	0.75	<0.0001	0.95	<0.0001
$\Psi_{\text{reco}_{gs}}$	0.82	0.0001	1.03	0.0002
Ψ_{reco_A}	0.82	<0.0001	1.04	<0.0001
Ψ_{reco}	0.82	<0.0001	1.04	<0.0001

DISCUSSION

Our findings demonstrate that xylem cavitation clearly limits the desiccation resistance of angiosperm trees and that the minimum recoverable potential corresponds to the water stress threshold associated with hydraulic failure at the plant level. The five species studied here were exposed to severe drought conditions and were unable to recover if their water potential dropped below the pressure inducing 88% xylem embolism in the stem. The use of several post-drought recovery variables to estimate the severity of water stress renders our findings both valid and reliable for estimating the global limit of desiccation resistance. Furthermore, this threshold clearly differs from that reported for conifer species (P_{50}).

Estimation of the minimum recoverable potential with various post-drought recovery variables

Previous studies determined the potential associated with recovery failure in trees from total plant water loss (Brodribb and Cochard 2009, Blackman et al. 2009, Brodribb et al. 2010) or leaf photosynthesis (Resco et al. 2009), but no previous study has ever used more than one variable to characterize a global limit for desiccation resistance. We used several ecophysiological variables (predawn leaf water potential, plant water loss, leaf transpiration, stomatal conductance and CO_2 assimilation rate) to estimate the threshold of water stress

leading to recovery failure. The minimum recoverable potential obtained differed only slightly between the five ecophysiological variables studied, indicating a failure of water potential, transpiration and photosynthesis to recover at similar water stress thresholds. However, the overall minimum recoverable water potential, corresponding to a global dysfunction at the plant level, differed considerably between species and values were ranked in the same order as for cavitation resistance (*P. tremula* and *Q. robur* being the least resistant species and *Q. ilex* the most resistant species; see Table 1).

Such global dysfunction always leads to plant death in conifer species (Brodribb and Cochard 2009) but does not always result in death in angiosperm species (Blackman et al. 2009). Indeed, in our experiment, two out of the three remaining individuals of *P. tremula* and *Q. robur* that experienced water potentials close to their species minimum recoverable potential and displayed total leaf mortality (100% of leaf death at the most severe level of water stress) did not die and resprouted the following year. Some angiosperm species can resprout or refill an embolism after partial or complete leaf desiccation. This is typically the case in the genus *Populus*, for instance, in which leaves are shed to avoid water stress, with resprouting occurring after drought (Lu et al. 2010).

Relationship between drought resistance and cavitation resistance

The overall minimum potential associated with the failure of ecophysiological processes to recover was highly correlated with stem cavitation resistance. Moreover, we found that the minimum recoverable potential was always much lower (more negative) than P_{50} , providing evidence that hydraulic failure occurred at a threshold well beyond 50% stem embolism (P_{50}). Indeed, the minimum potential leading to hydraulic failure was much closer to the pressure inducing 88% embolism in the stem (P_{88}), for all the ecophysiological variables (Ψ_p , W , El , g_s and A). The values of measured and estimated native embolism (PLC_p) related to recovery failure were well beyond 50% and close to 88% in four of the five species studied. The high stem embolism values found here for angiosperm species are consistent with results from previous studies showing a progressive loss of leaves (fallen, necrotic or wilted leaves) for very high values of stem embolism (50 to 90% for *Quercus coccifera* and 90 to 100% for *Pistacia lentiscus* (Vilagrosa et al. 2003)). In tropical seedlings native to Panama, severely wilted stages were reached when about 80% of stem conductivity was lost (Tyree et al. 2002, Tyree et al. 2003, Kursar et al. 2009). Complete leaf mortality occurred at about 90% stem embolism for *Populus tremuloides* (Lu et al. 2010) and 85% PLC for *Tamarix ramosissima* (Ayup et al. 2012). Thus, our results indicate that the water potential leading to irrevocable drought damage is associated with massive xylem

dysfunction in the stem, whereas near complete leaf embolism does not lead to death (Blackman et al. 2009). Therefore, as in conifers (Brodribb et al. 2010), stem vulnerability seems to be more informative about the survival limits of angiosperms than leaf hydraulics.

Although the vulnerability curves have been obtained on mature trees, the P_{50} and P_{88} values estimated here seems very representative of a given species. Indeed, we haven't found any differences of cavitation resistance between developmental stages in *Q. petraea* and previous studies reported similar results between seedlings and mature trees for three oak species (see Cochard et al. 1992 and Higgs and Wood 1995) and for *F. sylvatica* (Cochard et al. 1999). Rice et al. (2004) also found similar vulnerability to cavitation between seedlings and adult trees for *Corymbia erythrophloia* but slight differences for a *Eucalyptus* species. This apparent lack of variation as tree get older might likely be due to strong genetic constraints (canalization) evidenced for cavitation resistance (Lamy et al 2011).

The threshold (P_{88}) for recovery failure in angiosperms is more negative than that reported for conifers: Brodribb and Cochard (2009) and Brodribb et al. (2010) showed a significant 1:1 relationship between lethal water potential, defined as the potential associated with recovery failure, and P_{50} , in seven conifer species native to Australia. The observed differences of threshold between angiosperm and conifer trees may reflect the greater ability of vessel-bearing species to repair embolism, as reported in *Fagus sylvatica* (Holbrook and Zwieniecki 1999, Cochard et al. 2001, Bucci et al. 2003, Salleo et al. 2004), and, therefore, to cope with higher levels of embolism. In conifers, refilling of stem embolism have also been observed (Edwards et al. 1992, Sobrado et al. 1994, McCulloh et al. 2011) but embolism repair mostly occurred in distal organs (leaves and roots) for this taxa (Johnson et al. 2012). Moreover the dynamics of gas exchange recovery in these species matches the rate of hydraulic repair due to xylem regrowth (Brodribb et al. 2010). The replacement of xylem tissues in conifer trees can lead to the recovery of 15 to 20% of lost hydraulic function per month, whereas, in angiosperm trees such as ring-porous oak species, the building of a new tree ring, which becomes the sole functioning tree ring, allows the recovery of 100% hydraulic conductance. For these species, the cost of the loss of a functional tree ring, due to drought, at the end of the summer is small, because that ring would have become non functional in the following winter anyway.

Choat et al. (2012) recently showed that 42% of angiosperms traversed the P_{50} safety margin (difference between the minimum xylem pressure a stem experiences during a season and the pressure inducing 50% loss of hydraulic conductance, $[\Psi_m - P_{50}]$), confirming that P_{50} is not the point of hydraulic failure in angiosperms. Where a measure of the threshold of mortality is the desired metric, we here demonstrated that a more conservative safety

margin calculated as $[\Psi_m - P_{88}]$ would seem much more meaningful. The P_{88} safety margin showed a similar convergence of vulnerability across forest biomes, but angiosperms have a lower safety margin than conifer species (Choat et al. 2012). The fact the conifers maintain much higher safety margins than angiosperms might be simply due to the lower stem embolism threshold associated with recovery failure. However, Johnson et al. (2012) suggested that the lower safety margin of angiosperms compared to that of conifers could be related to higher levels of xylem parenchyma and nonstructural carbohydrate concentrations in their stems, both of which may be required for embolism repair (Nardini et al. 2011, Zwieniecki and Holbrook 2009).

CONCLUSION

Knowing the thresholds at which mortality occurs is of critical importance to making predictions of mortality across biomes. By contrast to what has been reported for conifers, a 50% loss of stem conductivity does not lead to plant death in angiosperm trees. Indeed, the stem embolism threshold associated with irrevocable drought damage in angiosperms is well beyond this limit and close to an 88% loss of stem conductivity. These findings are essential to understand how community structure will change in response to increased aridity and should be integrated in dynamic global vegetation models to predict with more accuracy shifts in species distribution. Nevertheless, nanotomography observations *in planta* are required to check this threshold of global hydraulic dysfunction and the potential occurrence of refilling under tension (Brodersen et al. 2010, Pittermann et al. 2012).

ACKNOWLEDGMENTS

We thank Henri Bignalet, Olivier Lagardère and the INRA experimental unit of Cestas-Pierroton for technical assistance. We also thank Emilie Duphil, Elsa Martineau and Catherine Parra d'Andert for help with the experiment. This study was supported by an Aquitaine region project (*Phénologie et stratégies temporelles*) and a grant from the French Ministry of Research (EQUIPEX XYLOFOREST). S.D. and A.J.P. were supported by the Baccara FP7-KBBE-2008-2-B n°226299. M.U. current holds a PhD grant from the AXA Research Fund.

REFERENCES

- Adams H, Guardiola-Claramonte M, Barron-Gafford G, Villegas J, Breshears D, Zou C, Troch P, Huxman T (2009) Temperature sensitivity of drought-induced tree mortality portends increased regional die-off under global-change-type drought. *Proc Natl Acad Sci USA* 106:7063-7066.
- Alia, R., Garcia del Barrio, J. M, Iglesias, S, Mancha, J. A., De Miguel, J., Nicolas, J. L., Pérez, F., Sanchez de Ron, D. (ed) (2009) Regiones de procedencia de especies forestal en España. Ministerio de medio ambiente y medio rural y marino., Madrid, Spain.
- Allen CD, Macalady AK, Chenchouni H, Bachelet D, McDowell N, Vennetier M, Kitzberger T, Rigling A, Breshears DD, Hogg E, et al. (2010) A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecol Manag* 259: 660–684.
- Anderegg WR, Berry JA, Smith DD, Sperry JS, Anderegg LD, Field CB (2012) The roles of hydraulic and carbon stress in a widespread climate-induced forest die-off 347. *Proc Natl Acad Sci USA* 109:233-237.
- Ayup M, Hao X, Chen Y, Li W, Su R (2012) Changes of xylem hydraulic efficiency and native embolism of *Tamarix ramosissima* Ledeb. seedlings under different drought stress conditions and after rewetting. *S Afr J Bot* 78:75-82.
- Bigler C, Bräker OU, Bugmann H, Dobbertin M, Rigling A (2006) Drought as an inciting mortality factor in Scots pine stands of the Valais, Switzerland 144. *Ecosystems* 9:330-343.
- Blackman CJ, Brodribb TJ, Jordan GJ (2009) Leaf hydraulics and drought stress: response, recovery and survivorship in four woody temperate plant species 353. *Plant Cell Environ* 32:1584-1595.
- Breshears DD, Cobb NS, Rich PM, Price KP, Allen CD, Balice RG, Romme WH, Kastens JH, Floyd ML, Belnap J, Anderson JJ, Myers OB, Meyer CW (2005) Regional vegetation die-off in response to global-change-type drought 350. *Proc Natl Acad Sci USA* 102:15144-15148.
- Brodersen CR, McElrone AJ, Choat B, Matthews MA, Shackel KA (2010) The dynamics of embolism repair in xylem: *in vivo* visualizations using high-resolution computed tomography. *Plant Physiol* 154:1088-1095.
- Brodribb T, Cochard H (2009) Hydraulic failure defines the recovery and point of death in water-stressed conifers 217. *Plant Physiol* 149:575-584.
- Brodribb TJ, Bowman DJ, Nichols S, Delzon S, Burlett R (2010) Xylem function and growth rate interact to determine recovery rates after exposure to extreme water deficit 335. *New Phytol* 188:533-542.
- Bucci SJ, Scholz FG, Goldstein G, Meinzer FC, Sternberg LDL (2003) Dynamic changes in hydraulic conductivity in petioles of two savanna tree species: factors and mechanisms contributing to the refilling of embolized vessels. *Plant Cell Environ* 26:1633-1645.
- Burke EJ, Brown SJ, Christidis N (2006) Modeling the recent evolution of global drought and projections for the twenty-first century with the hadley centre climate model. *Journal of Hydrometeorology* 7:1113-1125.

- Choat B, Jansen S, Brodribb TJ, Cochard H, Delzon S, Bhaskar R, Bucci S, Feild TS, Gleason SM, Hacke U, Jacobsen AL, Lens F, Maherali H, Martinez-Vilalta J, Mayr S, Mencuccini M, Mitchell PJ, Nardini A, Pittermann J, Pratt RB, Sperry JS, Westoby M, Whright JI, Zanne A (2012) Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature* doi:10.1038/nature11688
- Ciais P, Reichstein M, Viovy N, Granier A, Ogee J, Allard V, Aubinet M, Buchmann N, Bernhofer C, Carrara A, Chevallier F, De Noblet N, Friend AD, Friedlingstein P, Grunwald T, Heinesch B, Keronen P, Knohl A, Krinner G, Loustau D, Manca G, Matteucci G, Miglietta F, Ourcival JM, Papale D, Pilegaard K, Rambal S, Seufert G, Soussana JF, Sanz MJ, Schulze ED, Vesala T, Valentini R (2005) Europe-wide reduction in primary productivity caused by the heat and drought in 2003. *Nature* 437:529-533.
- Cochard H, Breda N, Granier A, Aussenac G (1992) Vulnerability to air-embolism of 3 European oak species (*Quercus petraea* (Matt) Liebl, *Quercus pubescens* Willd, *Quercus robur* L). *Ann Sci Forest* 49:225-233.
- Cochard H, Damour G, Bodet C, Tharwat I, Poirier M, Améglio T (2005) Evaluation of a new centrifuge technique for rapid generation of xylem vulnerability curves. *Physiol Plantarum* 124:410-418.
- Cochard H, Lemoine D and Dreyer E (1999) The effects of acclimation to sunlight on the xylem vulnerability to embolism in *Fagus sylvatica* L. *Plant Cell Environ* 22:101-108
- Cochard H, Lemoine D, Améglio T, Granier A (2001) Mechanisms of xylem recovery from winter embolism in *Fagus sylvatica*. *Tree Physiol* 21:27-33.
- Davis SD, Ewers FW, Sperry JS, Portwood KA, Crocker MC, Adams GC (2002) Shoot dieback during prolonged drought in *Ceanothus* (Rhamnaceae) chaparral of California: A possible case of hydraulic failure. *Am J Bot* 89:820-828.
- Davis SD, Ewers FW, Wood J, Reeves JJ, Kolb KJ (1999) Differential susceptibility to xylem cavitation among three pairs of *Ceanothus* species in the Transverse Mountain Ranges of southern California. *Ecoscience* 6:180-186.
- Delzon S, Douthe C, Sala A, Cochard H (2010) Mechanism of water-stress induced cavitation in conifers: bordered pit structure and function support the hypothesis of seal capillary-seeding . *Plant Cell Environ* 33:2101-2111.
- Domec JC and Gartner BL (2001) Cavitation and water storage capacity in bole xylem segments of mature and young Douglas-fir trees. *Trees-Struct Funct* 15:204–214
- Edwards WRN, Jarvis PG, Grace J, Moncrieff JB (1994) Reversing cavitation in tracheids of *Pinus sylvestris* L. under negative water potentials. *Plant Cell Environ* 17:389-397.
- Eilmann B, Rigling A (2012) Tree-growth analyses to estimate tree species' drought tolerance. *Tree Physiol* 32:178-187.
- Galiano L, Martinez-Vilalta J, Lloret F (2010) Drought-induced multifactor decline of Scots pine in the Pyrenees and potential vegetation change by the expansion of co-occurring oak species. *Ecosystems* 13:978-991.
- Galiano L, Martinez-Vilalta J, Lloret F (2011) Carbon reserves and canopy defoliation determine the recovery of Scots pine 4 yr after a drought episode. *New Phytol* 190:750-759.

- Gitlin AR, Sthultz CM, Bowker MA, Stumpf S, Paxton KL, Kennedy K, Munoz A, Bailey JK, Whitham TG (2006) Mortality gradients within and among dominant plant populations as barometers of ecosystem change during extreme drought. *Conserv Biol* 20:1477-1486.
- Higgs KH and Wood V (1995) Drought susceptibility and xylem dysfunction in seedlings of 4 European oak species. *Ann Sci For* 52:507-513.
- Hoffmann WA, Marchin RM, Abit P, Lau OL (2011) Hydraulic failure and tree dieback are associated with high wood density in a temperate forest under extreme drought. *Glob Change Biol* 17:2731-2742.
- Hogg E, Brandt J, Michaelian M (2008) Impacts of a regional drought on the productivity, dieback, and biomass of western Canadian aspen forests. *Can J Forest Res* 38:1373-1384.
- Holbrook NM, Zwieniecki MA (1999) Embolism repair and xylem tension: Do we need a miracle? *Plant Physiol* 120:7-10.
- Jentsch A, Kreyling J, Beierkuhnlein C (2007) A new generation of climate-change experiments: events, not trends. *Frontiers in Ecology and the Environment* 5:365-374.
- Johnson DM, McCulloh KA, Woodruff DR, Meinzer FC (2012) Hydraulic safety margins and embolism reversal in stems and leaves: Why are conifers and angiosperms so different ? *Plant Sci* 195:48-53.
- Kursar TA, Engelbrecht BM, Burke A, Tyree MT, El Omari B, Giraldo JP (2009) Tolerance to low leaf water status of tropical tree seedlings is related to drought performance and distribution. *Funct Ecol* 23:93-102.
- Lamy JB, Bouffier L, Burlett R, Plomion C, Cochard H, Delzon S (2011) Uniform selection as a primary force reducing population genetic differentiation of cavitation resistance across a species range. *Plos One* 6(8):e23476.
- Lu Y, Equiza MA, Deng X, Tyree MT (2010) Recovery of *Populus tremuloides* seedlings following severe drought causing total leaf mortality and extreme stem embolism. *Physiol Plantarum* 140:246-257.
- Maherali H, Pockman WT, Jackson RB (2004) Adaptive variation in the vulnerability of woody plants to xylem cavitation. *Ecology* 85:2184-2199.
- McCulloh KA, Johnson DM, Meinzer FC, Lachenbruch B (2011) An annual pattern of native embolism in upper branches of four tall conifer species. *Am J Bot* 98:1007-1015.
- McDowell N, Pockman WT, Allen CD, Breshears DD, Cobb N, Kolb T, Plaut J, Sperry J, West A, Williams DG, Yezzer EA (2008) Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytol* 178:719-739.
- McDowell NG (2011) Mechanisms linking drought, hydraulics, carbon metabolism, and vegetation mortality. *Plant Physiol* 155:1051-1059.
- Meehl GA, Tebaldi C (2004) More intense, more frequent, and longer lasting heat waves in the 21st century. *Science* 305:994-997.
- Michaelian M, Hogg EH, Hall RJ, Arsenault E (2011) Massive mortality of aspen following severe drought along the southern edge of the Canadian boreal forest 264. *Glob Change Biol* 17:2084-2094.

- Nardini A, Lo Gullo MA, Salleo S (2011) Refilling embolized xylem conduits: is it a matter of phloem unloading? *Plant Sci* 180:604–611.
- Pammenter NW, Vander Willigen C (1998) A mathematical and statistical analysis of the curves illustrating vulnerability of xylem to cavitation. *Tree Physiol* 18:589-593.
- Pittermann J, Stuart SA, Dawson TE, Moreau A (2012) Cenozoic climate change shaped the evolutionary ecophysiology of the Cupressaceae conifers. *Proc Natl Acad Sci USA* 109:9647-9652.
- Plaut JA, Yepez EA, Hill J, Pangle R, Sperry JS, Pockman WT, McDowell NG (2012) Hydraulic limits precedings mortality in a pinon-juniper woodland under experimental drought. *Plant Cell Environ* 35:1601-1617.
- Pockman WT, Sperry JS (2000) Vulnerability to xylem cavitation and the distribution of Sonoran desert vegetation. *Am J Bot* 87:1287-1299.
- Rameau, J. C., Mansion, D., Dumé, G., Timbal, J., Lecointe, A., Dupont, P., Keller, R. (ed) (1989) Flore forestière française Guide écologique illustré, 1. Plaine et collines. Institut pour le développement forestier, Paris, France.
- Resco V, Ewers BE, Sun W, Huxman TE, Weltzin JF, Williams DG (2009) Drought-induced hydraulic limitations constrain leaf gas exchange recovery after precipitation pulses in the C-3 woody legume, *Prosopis velutina*. *New Phytol* 181:672-682.
- Rice KJ, Matzner SL, Byer W, Brown JR (2004) Patterns of tree dieback in Queensland, Australia: the importance of drought stress and the role of resistance to cavitation. *Oecologia* 139:190-198.
- Rood SB, Patino S, Coombs K, Tyree MT (2000) Branch sacrifice: cavitation-associated drought adaptation of riparian cottonwoods. *Trees-Struct Funct* 14:248-257.
- Sala A (2009) Lack of direct evidence for the carbon-starvation hypothesis to explain drought-induced mortality in trees. *Proc Natl Acad Sci USA* 106:E68-E68.
- Salleo S, Lo Gullo MA, Trifilo P, Nardini A (2004) New evidence for a role of vessel-associated cells and phloem in the rapid xylem refilling of cavitated stems of *Laurus nobilis* L. *Plant Cell Environ* 27:1065-1076.
- Sanchez-Salguero R, Navarro-Cerrillo RM, Camarero JJ, Fernandez-Cancio A (2012) Selective drought-induced decline of pine species in southeastern Spain. *Climatic Change* 113: 767-785.
- Schar C, Vidale PL, Luthi D, Frei C, Haberli C, Liniger MA, Appenzeller C (2004) The role of increasing temperature variability in European summer heatwaves. *Nature* 427:332-336.
- Sobrado MA, Grace J, Jarvis PG. (1992) The limits to xylem embolism recovery in *Pinus sylvestris* L. *J Exp Bot* 43:831-836.
- Sperry JS, Donnelly JR, Tyree MT (1988) A method for measuring hydraulic conductivity and embolism in xylem. *Plant Cell Environ* 11:35-40.
- Tyree MT, Cochard H (1996) Summer and winter embolism in oak: Impact on water relations. *Ann Sci Forest* 53:173-180.

Tyree MT, Engelbrecht BMJ, Vargas G, Kursar TA (2003) Desiccation tolerance of five tropical seedlings in Panama. Relationship to a field assessment of drought performance. *Plant Physiol* 132:1439-1447.

Tyree MT, Ewers FW (1991) The hydraulic architecture of trees and other woody plants. *New Phytol* 119:349-360.

Tyree MT, Vargas G, Engelbrecht BMJ, Kursar TA (2002) Drought until death do us part: a case study of the desiccation-tolerance of a tropical moist forest seedling-tree, *Licania platypus* (Hemsl.) Fritsch. *J Exp Bot* 53:2239-2247.

van Mantgem PJ, Stephenson NL (2007) Apparent climatically induced increase of tree mortality rates in a temperate forest. *Ecol Lett* 10:909-916.

Vilagrosa A, Bellot J, Vallejo VR, Gil-Pelegrin E (2003) Cavitation, stomatal conductance, and leaf dieback in seedlings of two co-occurring Mediterranean shrubs during an intense drought. *J Exp Bot* 54:2015-2024.

Waring RH (1987) Characteristics of trees predisposed to die. *Bioscience* 37:569-574.

Zwieniecki MA, Holbrook NM (2009) Confronting Maxwell's demon: biophysics of xylem embolism repair, *Trends Plant Sci* 14:530-534.

CHAPITRE 2.2 : STRATEGIES HYDRAULIQUES ET REPARTITION LOCALE



Ce chapitre fait l'objet d'un article scientifique, actuellement en préparation.

Les objectifs de cette étude étaient d'analyser la réponse fonctionnelle à la disponibilité en eau et le patron de répartition locale de deux chênes co-occurents *Quercus ilex* et *Quercus robur* sur le terrain au sein de la forêt d'Hourtin située dans le sud-ouest de la France, dans le but d'évaluer leur capacité d'adaptation en réponse aux changements climatiques. Nous avons déterminé les stratégies hydrauliques et les réponses au stress hydrique de ces deux chênes sur le terrain lors d'une année humide et d'une année sèche en mesurant leurs potentiels hydriques et leurs conductances stomatiques. Nous avons estimé leur vulnérabilité à la cavitation et leur marge de sécurité hydraulique sur le terrain. Le patron de répartition locale des deux espèces a été évalué le long d'un gradient supposé de stress hydrique du bas jusqu'en haut de la dune.

Les deux chênes présentent un mécanisme d'évitement de la sécheresse correspondant à la réponse des stomates au déficit de pression de vapeur de l'air. Quelque soit l'année, l'embolie native est significativement plus élevée pour *Q. robur* que pour *Q. ilex* de par leur différence de vulnérabilité à la cavitation. En effet, *Q. ilex* est deux fois plus résistant à la cavitation que *Q. robur*. De plus, *Q. ilex* présente de larges marges de sécurité hydraulique contrairement à *Q. robur* qui fonctionne à la limite de la cavitation quelque soit l'année. Une forte relation entre l'abondance relative des espèces et la profondeur de la nappe phréatique a été trouvée. Néanmoins, les différences de réponses à la sécheresse entre les chênes n'expliquent pas la distribution locale des arbres matures le long d'un gradient de disponibilité en eau au sein de la dune.

Nos résultats mettent en évidence que *Q. robur* fonctionne sur le terrain de manière très proche de son seuil de cavitation tandis que *Q. ilex* présente de larges marges de sécurité hydrauliques sous les mêmes conditions hydrique sur le terrain. Dans le contexte actuel d'augmentation des sécheresses, *Q. ilex* serait capable de faire face au stress hydrique tandis que la survie de *Q. robur* semble menacée au sein des forêts cotières du sud-ouest de la France.

SEARCHING FOR THE HYDRAULIC STRATEGIES BEHIND THE LOCAL DISTRIBUTION PATTERNS OF TWO OAKS

URLI M., LAMY J-B., SIN F., BURLETT R., DELZON S. AND PORTE A.J.

ABSTRACT

Aim: The objectives of this study were to analyse the functional response to water availability and the pattern of local distribution of two oaks *Quercus ilex* and *Quercus robur* under field conditions to make some inferences on their adaptation abilities in response to climate change.

Location: coastal forests in South-West of France, Hourtin natural reserve.

Material and methods: We determined the hydraulic strategies and response to water stress of both oaks under field conditions during a wet and a dry year by measuring leaf water potentials and stomatal conductance. We estimated their vulnerability to cavitation and their hydraulic safety margins in the field. The local distribution pattern of both species was assessed along a supposed water stress gradient from the bottom to the top of the dune.

Results: Both oaks presented a mechanism of drought avoidance corresponding to the stomatal response to vapour pressure deficit. Whatever the water conditions of the year, the native embolism was significantly higher for *Q. robur* than for *Q. ilex* due to the species differences in their vulnerability to cavitation. Indeed, *Q. ilex* is twice as more resistant to cavitation than *Q. robur*. Moreover, *Q. ilex* presented large hydraulic safety margins contrary to *Q. robur* which is functioning at the limit of cavitation whatever water conditions.

A strong relationship between species relative abundance and depth of water table was found. Nevertheless, the differences in hydraulic responses to drought between both oaks did not explain the local distribution of adult trees along the water availability gradient within the coastal dune.

Conclusion: Our results evidenced that *Q. robur* was functioning in the field very closely to its cavitation threshold while *Q. ilex* presented high hydraulic safety margins under similar field conditions. In the current context of increasing drought, *Q. ilex* should be able to cope

with water stress while survival of *Q. robur* seemed threatened in the coastal forests of South-West France.

Keywords: Climate change, Drought, Hydraulic strategies, Tree distribution.

INTRODUCTION

In the current context of rapid global changes, a critical issue is to understand how climate warming, land use change, nitrogen deposition or invasive species introduction will impact species phenology (Hughes et al. 2000; Parmesan and Yohe 2003; Walther et al. 2003; Bertin 2008), physiology (Hughes et al. 2000; Walther 2003), ecosystem productivity (Hughes et al. 2000; Ciais et al. 2005), biodiversity (Bakkenes et al. 2002; Thomas et al. 2004; Thuiller et al. 2005), species interactions (Hughes et al. 2000; Walther 2003) and species distribution ranges (Hughes et al. 2000; Bakkenes et al. 2002; Walther 2003; Thuiller et al. 2005; Walther et al. 2005).

Indeed, distribution ranges of many tree species are expected to shift toward northern latitudes due to colonization events and extirpation events of populations located, respectively, at the northern and southern limit of the species distribution (Box et al. 1999; Lassiter et al. 2000; Iverson and Prasad 2001; Bakkenes et al. 2002; Malcolm et al. 2002; Iverson et al. 2008; Morin et al. 2008). *Quercus ilex* and *Quercus robur* are expected to react in a similar way: models forecasted a northward shift of the distribution range of *Q. ilex* whereas they predicted an extirpation of the south-western populations of *Q. robur* (Badeau et al. 2004; Cheaib et al. 2012). These predictions were also evidenced using long term observation data: the colonization of *Q. ilex* at the leading edge of its distribution is estimated to reach a migration rate of 57 m yr⁻¹ (Delzon et al. in review). The decline of *Q. robur* populations located at the rear edge of the species distribution has also been observed by forest managers (ONF 2010).

The frequency of extreme climatic events as severe droughts is expected to increase in the near future (Meelh and Tebaldi 2004; Burke et al. 2006; Jentsch et al. 2007). Such catastrophic events should alter tree growth (Waring 1987; Ciais et al. 2005; Bigler et al. 2006; Hogg et al. 2008; Michaelian et al. 2010; Eilmann and Rigling 2012; Sanchez-Salguero et al. 2012) tree survival (Pockman and Sperry 2000; Breshears et al. 2005; Gitlin et al. 2005; Bigler et al. 2006; Van Mangtem and Stephenson 200 ; Hogg and Michaelian 2008; Galiano et al. 2010; Michaelian et al. 2010) but also species distribution as attested by recent

global forest diebacks (Mueller et al. 2005; Allen et al. 2010). For instance, Allen and Breshears (1998) reported the implication of ponderosa pine mortality in the rapid shift of the ecotone between semiarid ponderosa pine forest and pinon-juniper woodland. These shifts were probably driven by differences in sensitivity and survival to extreme drought of these species (Mueller et al. 2005; Hoffmann et al. 2011). Indeed, relationship between resistance to cavitation and drought-induced mortality in tree species was assessed for conifer (Brodribb and Cochard 2009; Brodribb et al. 2010) and angiosperm tree species (Urli et al. in press).

Thus understanding species hydraulic strategies seems critical to assess the relationship between their drought resistance and potential changes in their local and global distribution range. Indeed, species can present different hydraulic strategies. Despite the existence of a large range of plant responses to cope with water loss by transpiration, two opposite strategies were describe to divide this large continuum in two groups. Some plants rapidly close their stomata which preserves a relative constant value of xylem water potential whatever the water stress conditions (isohydric species). For this species, the range between predawn and midday water potential decreases with drought (Tardieu and Simmoneau 1998). Other species presented lower stomatal regulation in response to soil water availability and atmospheric vapor pressure deficit and are able to stand more negative values of potential during drought (their midday water potentiels describes largest variations; anisohydric species) (Larcher 1980). Many studies assessed the responses of *Q. ilex* (Tognetti et al. 1998; Infante et al. 2003; Martinez-Vilalta et al. 2003; Manes et al. 20006; David et al. 2007; Quero et al. 2011) or *Q. robur* (Breda et al. 1993; Triboulot et al. 1996; Morecroft and Roberts 1999) to drought and showed that both *Q. ilex* and *Q. robur* display stomatal regulation in response to soil or atmospheric drought and that *Q. ilex* is more resistant to cavitation than *Q. robur* (Tyree and Cochard 1996).

In this context, the coastal forests located in South-West France constituted a favorable study area where *Q. ilex* is located at its leading edge (northern margin) whereas *Q. robur* lives at the rear edge (southern margin) of its distribution range. In this study, we described the hydraulic strategies and the response to water stress of adult trees of these two oaks in South-West France. The specific questions of this work were: (i) can we observe differences in plant functioning under field conditions between the two oaks? (ii) Is the local pattern of distribution of these oaks driven by their functional response to water availability?

MATERIAL AND METHODS

Study site

This study was conducted in the Natural Reserve of Hourtin (45°11' 14" North, 1°03'23" West, 2150 ha) located *circa* 60 km north-east of the city of Bordeaux in the Medoc area (south-western France) on the largest European dune system (Figure 1a, b). The area includes a succession of coalescent barchanoid dunes whose height increases with the distance from the ocean (Tastet 1998) (Figure 1c). The two highest dunes are covered by coastal forests dominated by seeded *Pinus pinaster* Ait., with a second storey of two natural co-occurring oaks *Quercus ilex* L. and *Quercus robur* L. The understorey presented an original association of Atlantic and Mediterranean species with, for instance, *Quercus ilex*, *Quercus robur*, *Ilex aquifolium*, *Arbustus unedo*, *Castanea sativa*, *Ruscus aculeatus*, *Calluna vulgaris* or *Erica cinerea*. Climate of south-west France is a typical maritime Atlantic climate with cool wet winters and warm dry summers. Over the period 2000-2011, the annual temperature at Cestas near Bordeaux, France (0°41'04.7" O, 44°44'27.2" N, weather station n°33122004, MeteoFrance, Agroclim database) was 12.8°C with mean minimum and maximum temperatures of 3.3°C and 7.5°C in January, and 18.3°C and 23.5°C in July. Mean annual precipitations were 797 mm with mean minimum and maximum precipitations of 13.5 mm and 178 mm in January, and 22.5 mm and 78.5 mm in July. The proximity to the ocean induced rare frost (Sardin 2009) and lower daily oscillations of 0.5°C than inside the lands (SIAEBVELG 2004). Annual precipitations measured on the coasts (data not shown from rain gauge in Matouneyres, Carcans) and those measured inside the lands at Cestas showed a strong linear regression with a slope that was not significantly different from 1 (slope= 0.79, $R^2= 0.77$). Forest soils were characterised by a filtering siliceous sandy texture with more than 95% of coarse-grained sand and low organic contents (Augusto et al. 2006).

Experimental design and field measurements

All field measurements were carried on the highest eastern barchanoid dune to avoid the corrosive effects of the maritime wind on the vegetation (Figure 1c). Twelve experimental plots of 650 m² were settled in mature Maritime pine stands (between 60 and 80 years of age) on four transects perpendicular to the dune. Three plots per transect were selected to cover a supposed increasing water stress gradient from the bottom to the top of the dune (B: bottom, M: middle, T: top of the dune). Plot area and altitude were determined using a metric GPS device (Trimble, GéoExplorer CE séries, Sunnyvale, California).

In January 2008, total tree density (individuals ha^{-1}) was determined on each plot by counting all trees (*Q. ilex*, *Q. robur*, *Pinus pinaster*, *Castanea sativa*, *Arbustus unedo* and *Ilex aquifolium*) whose height was superior to 1.5 m. For each species and plot, the species relative abundance was estimated as the ratio of the tree species density to the total tree density.

The altitude of the surface of two ponds located at the bottom of the dune of two experimental transects separated by about 2300 meters was determined using the same GPS device. The surface of the ponds was considered as a natural gauge of the piezometric

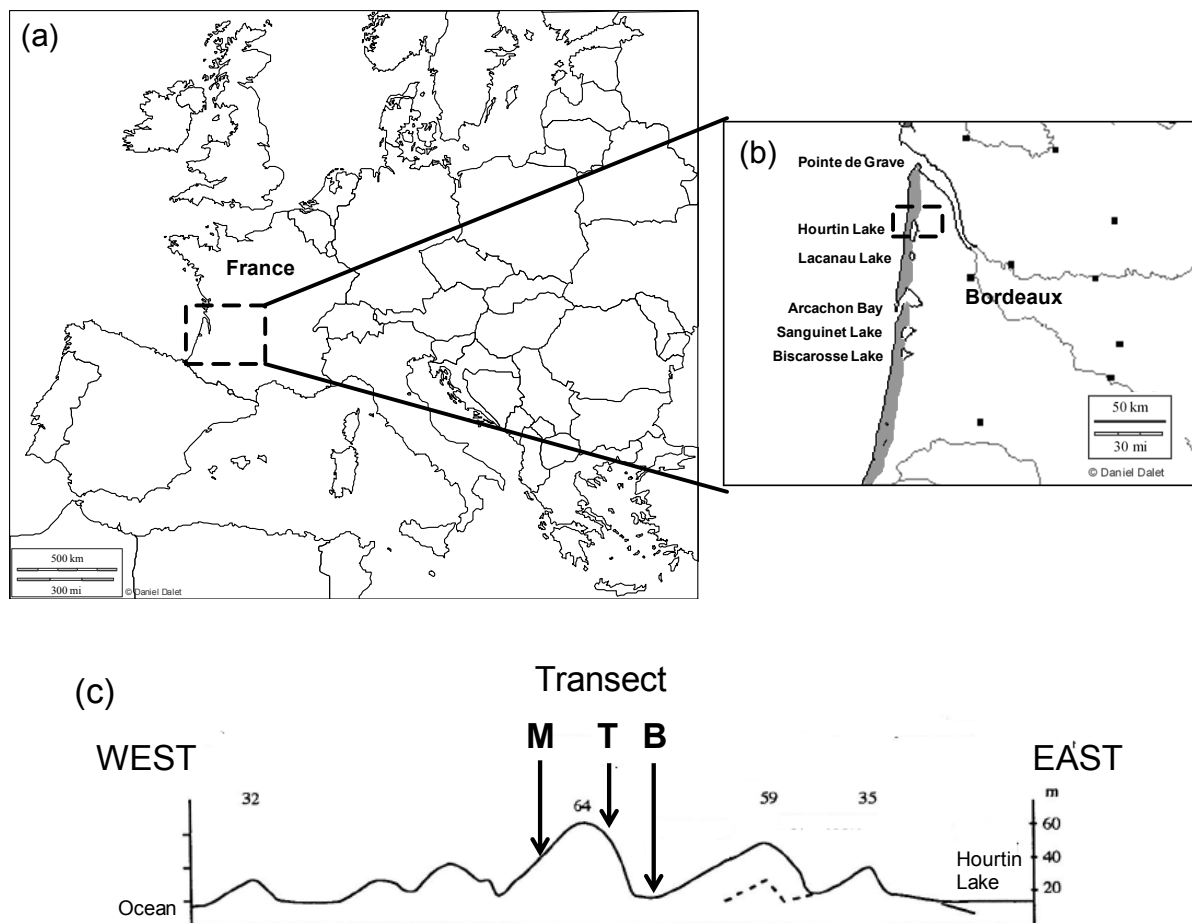


Figure 1 Location of the experimental field (a) Simplified map of Europe presenting the general area (dashed box) where the study was conducted in South West of France (b) The gray areas represent the coastal dunes along the Atlantic ocean. The study was conducted in Hourtin natural reserve (dashed box). The background maps were provided by http://www.histgeo.ac-aix-marseille.fr/ancien_site/carto/index.htm. (c) Four transects perpendicular to the dune were settled within Hourtin forest between the ocean and the lake, on the highest dune. Each transect was composed of three plots B: bottom of the dune, M: middle of the dune on the west aspect, T: top of the dune on the east aspect. Adapted from Tastet (1998).

surface of the water table. We assumed that the piezometric surface of the water table could be assimilated to a plane surface. Thus, for each plot, the depth of the water table was defined as the difference of the altitude of the plot and the altitude of the piezometric surface of the water table.

Field ecophysiological data were collected during three campaigns in May 2008, August 2008 and August 2011. 2008 is one of the wettest years since 2000 whereas 2011 is the driest one over the same period (Figure 2). Therefore, these two years represented two different water conditions: wet (2008) and dry (2011).

For each campaign and species (*Q. ilex* and *Q. robur*), ecophysiological measurements were achieved on 5 to 10 adult trees at two altitudes (top and bottom of the dune) during two consecutive days presenting the same climatic conditions (clear and sunny sky). Leaf water potential (Ψ_l , MPa) measurements were performed on 1 to 6 leaves per tree from predawn to midday (6:00 am to 15:30 pm) using two Scholander pressure chambers (Precis2000, Gradignan, France and PMS Model 1000, Albany, USA). Predawn leaf water potential (Ψ_p , MPa) corresponded to the mean value of the measurements performed before sunrise and minimum leaf water potential (Ψ_m , MPa) corresponded to the mean value of the measured values below -2.5 MPa. Stomatal conductance (g_s , mmol m⁻² s⁻¹) was measured on 1 to 6 leaves per tree during daytime between 7:30 am and 15:45 am using a portable open system with an infrared gas analyser (CIRAS II, PP-Systems, Amesbury, MA, USA). Average photosynthetically active radiation and CO₂ concentration in the leaf chamber were set to 1500 μ mol m⁻² s⁻¹ and 380 ppm, respectively. Vapor pressure deficit (D , Pa) was tracking the ambient air conditions (temperature and relative humidity).

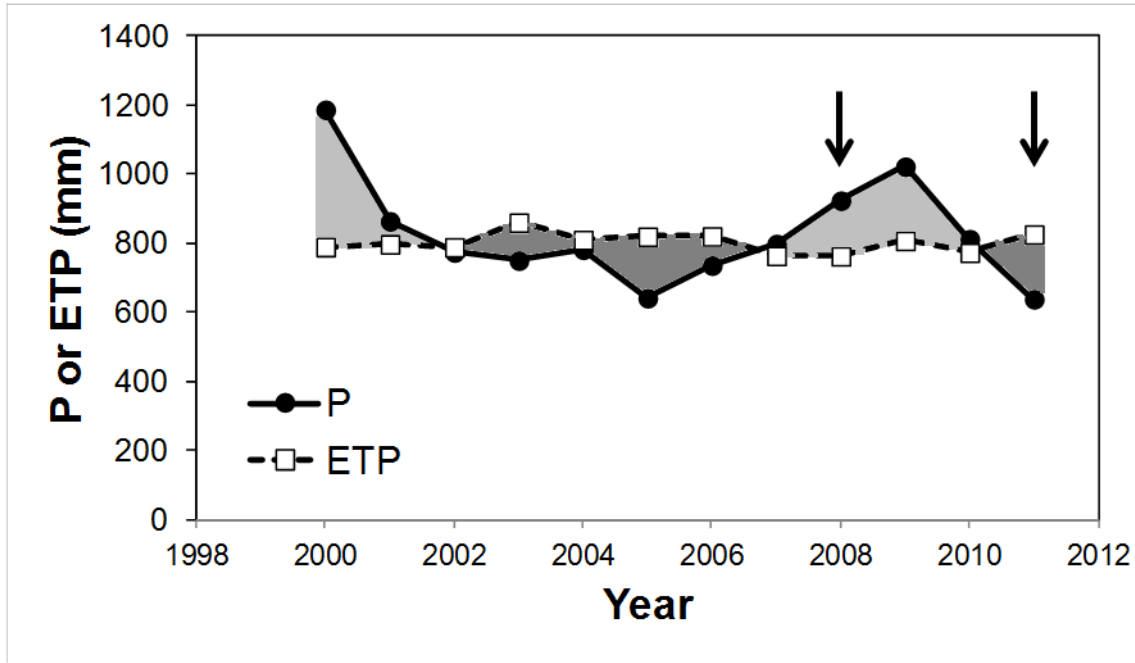


Figure 2 Annual micrometeorological conditions in Cestas (Cestas, 0°41'04.7" O, 44°44'27.2" N, weather station n°33122004, MeteoFrance, Agrocim database) for the last twelve years. P annual precipitation (mm), ETP potential evapotranspiration (mm) calculated with the Turc equations. Light gray areas corresponded to water surplus whereas dark gray areas corresponded to water deficit. Studied years are indicated by arrows.

Hydraulic traits

Vulnerability curves (VC) for *Q. ilex* and *Q. robur*, were replotted from previous studies (Cochard et al. 1992; Tyree and Cochard 1996). VC were obtained by the air-dehydration method (Sperry et al. 1988) where samples were brought to the laboratory and bench dehydrated over a variable period of time to obtain increasingly stressed branches (water potentials ranging from -1.8 to -6.2 MPa, see Cochard et al. (1992) for procedure details). For each species, a sigmoid function (Pammenter and Van der Willigen 1998) was fitted (proc NLIN, SAS version 9.2 SAS Institute, Cary NC, USA) to the VC using the following equation:

$$PLC = \frac{100}{1 + e^{\frac{S}{25}(P_i - P_{50})}} \quad (1)$$

where PLC is the percent of loss of conductance, P_i (MPa) is the xylem pressure, P_{50} (MPa) is the xylem pressure inducing 50% loss of conductance and S (% MPa⁻¹) is the slope of the vulnerability curve at the inflexion point. The xylem pressures inducing 12% and 88% of loss of conductance (P_{12} and P_{88} respectively, MPa) were calculated following the equations of Domec and Gartner (2001) (Domec and Gartner 2001):

$$P_{12} = \frac{2}{s/25} + P_{50} \quad (2)$$

$$P_{88} = -\frac{2}{s/25} + P_{50} \quad (3)$$

For each species and water conditions, predicted native *PLC* (PLC_p , %) was defined as the percent loss of conductance induced by the minimum water potential measured in the field and was estimated using the vulnerability curves of each species.

According to Meinzer et al. (2009), hydraulic safety margins of each species were estimated using three proxies based of the features of the species vulnerability curves: the differences between the minimum water potential (Ψ_m) and the water potential inducing 12, 50 and 88 percent of loss of conductance: $\Psi_m - P_{12}$, $\Psi_m - P_{50}$ and $\Psi_m - P_{88}$ (MPa).

Statistical analyses

For each species, non-linear regressions were fitted on relative abundance vs. depth of the water table (PROC NLIN, SAS version 9.2 SAS Institute, Cary NC, USA).

For each species and year, differences in predawn and minimum water potential between altitudes were tested using Student's t-test (PROC TTEST, SAS version 9.2 SAS Institute, Cary NC, USA) (data of minimum water potentials were not comparable between the top and the bottom of the dune for the dry year). Differences in predawn and minimum water potentials, PLC_p and hydraulic safety margins between species and water conditions (wet and dry years) were tested using two-way analyses of variance and Bonferroni tests (PROC GLM, SAS version 9.2 SAS Institute, Cary NC, USA). Stomatal conductance

(g_s , $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) response to vapor pressure deficit (D , Pa) was fitted (PROC GLM, SAS version 9.2 SAS Institute, Cary NC, USA) using the following equation (Oren et al. 1999):

$$g_s = -m \ln D + b \quad (4)$$

where m represents the sensitivity of g_s to D and b a reference conductance at $D = 1000$ Pa.

Analysis of covariance with repeated measurements (PROC MIXED, SAS version 9.2 SAS Institute, Cary NC, USA) was performed to test the differences in stomatal control in response to vapor pressure deficit between species.

RESULTS

Local species distribution and depth of the water table

Relative abundance of *Q. ilex* is higher than that of *Q. robur* for all plots except one. Species relative abundance is highly depending on the depth of the water table: with increasing depth of the water table, the relative abundance of *Q. robur* decreased gradually from 65% to 0% (non-linear regression, p-value=0.0002) whereas that of *Q. ilex* increased (non-linear regression, p-value<0.0001) from 28 to 98%. Thus, *Q. ilex* was present on the dune whatever the altitude whereas *Q. robur* was almost absent at the top of the dune (Figure 3).

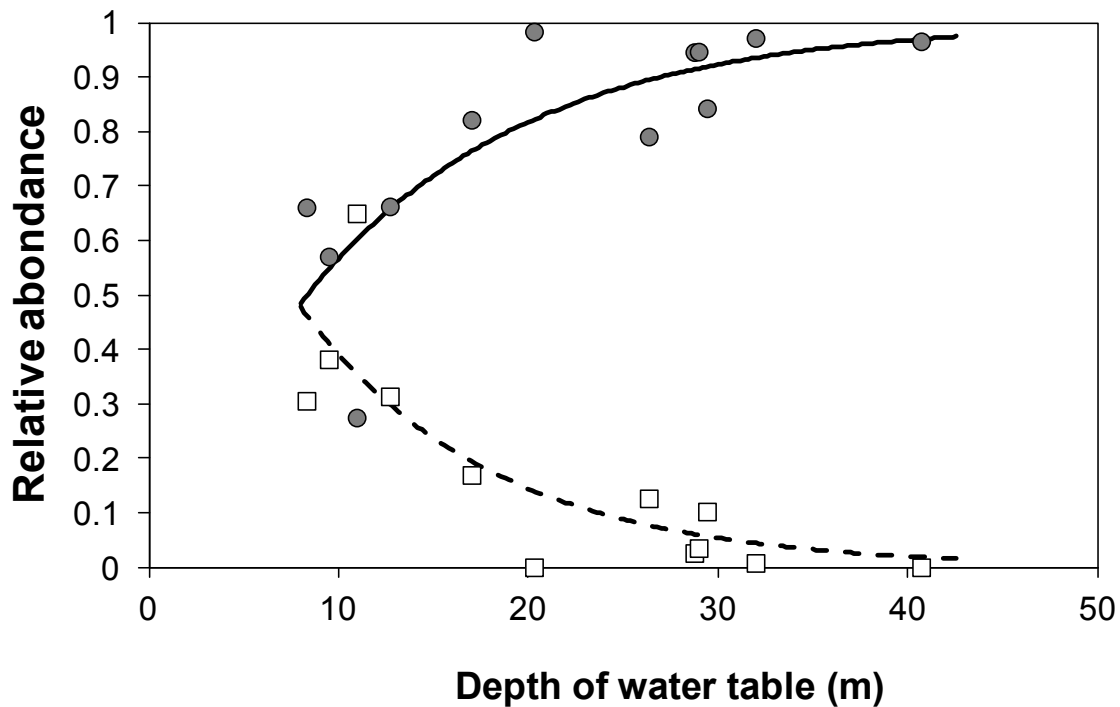


Figure 3 Relationships between the relative abundance of *Q. ilex* (gray circles, black line) and *Q. robur* (white squares, dashed line) and the depth of the water table. Each point corresponds to one sample plot and lines to the relative abundance modeled using non-linear regression for each species: $y = 0.09974 e^{(-0.09974(x-23.68949))}$, P-value=0.0002 and *Q. ilex*: $y = 1 - 0.08643 e^{(-0.08643(x-28.65878))}$, P-value<0.0001, for *Q. ilex* and *Q. robur*, respectively.

Cavitation resistance

Vulnerability curves (VC) of both *Q. ilex* and *Q. robur* presented a sigmoid shape (Figure 4) showing that *Q. ilex* was more resistant to cavitation than *Q. robur*. The values of

xylem pressure inducing 12%, 50% and 88% of loss of conductance (P_{12} , P_{50} and P_{88}) were -3.95, -5.52 and -7.08 MPa, and -2.25, -2.83 and -3.41 MPa for *Q. ilex* and *Q. robur*, respectively. Moreover, the VC of *Q. robur* showed a more abrupt slope (86.32 % MPa⁻¹) than *Q. ilex* (31.93 % MPa⁻¹). As a consequence, differences in P_{12} , P_{50} and P_{88} (1.70, 2.69 and 3.67 MPa) between species increased with increasing water stress.

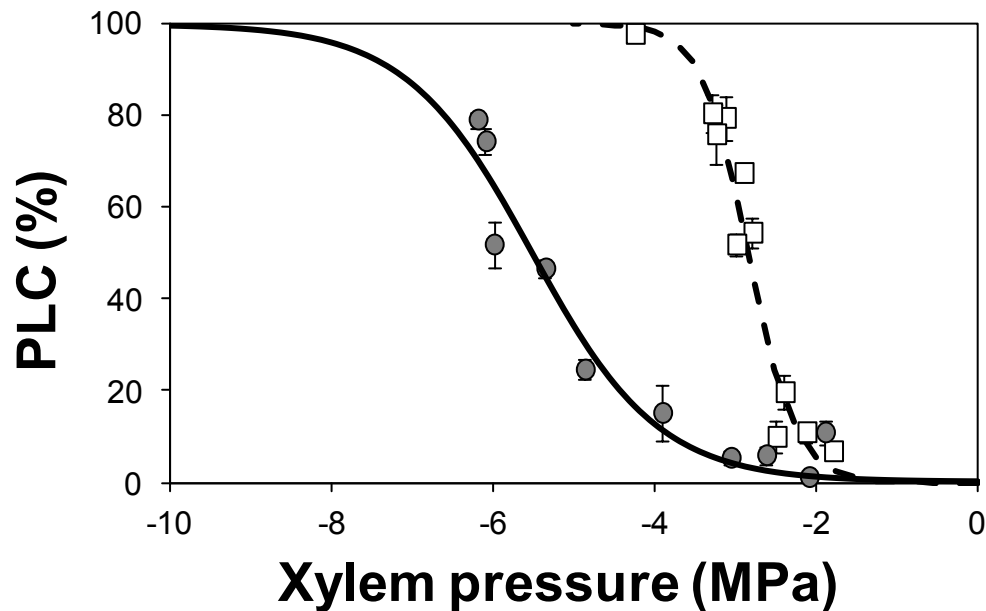


Figure 4 Vulnerability curves represented the percent loss of conductance (PLC , %) in response to increasing applied xylem pressure (MPa) for *Q. ilex* (gray circles) and for *Q. robur* (white squares). $n \geq 7$ measurements ($\pm$ S.E.).

Leaf water potentials

Both species exhibited significantly lower values of predawn water potential Ψ_p during the dry year compared to wet year (water conditions effect, Figure 5a, Table 1). We observed a more negative Ψ_p during the dry year for *Q. ilex* compared to *Q. robur* whereas no difference in predawn water potential was observed between species during the wet year (species and interaction effects, Figure 5a, Table 1). Minimum water potential was lower during the dry year (water conditions effect, Figure 5b, Table 1) but no significant differences were observed between species whatever the water conditions (neither species nor interaction effects, Figure 5b, Table 1).

Whatever the species and the water conditions (wet and dry years), we did not observe differences in predawn or in minimum water potentials between the bottom and the top of the dune (Additional file 1).

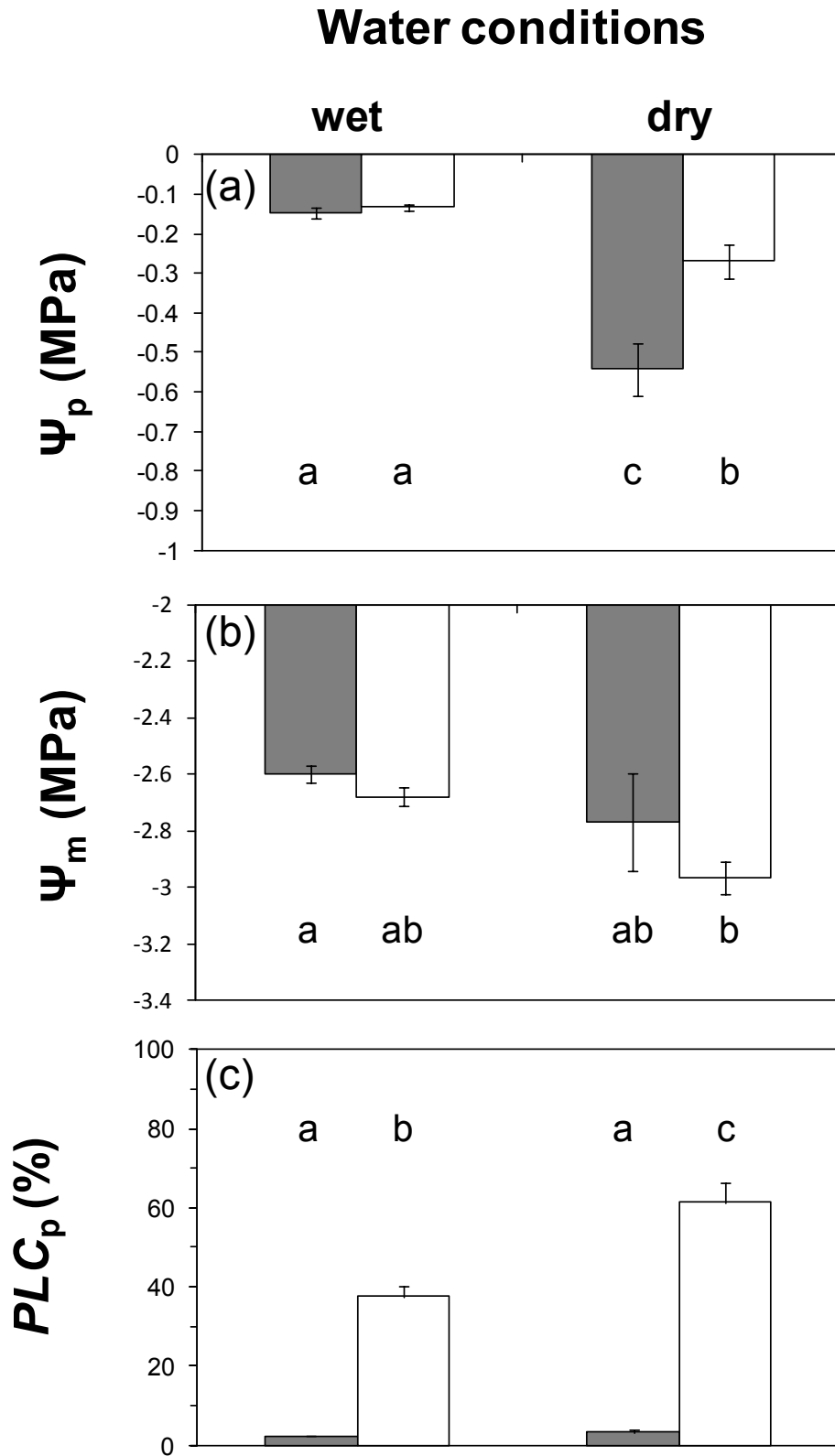


Figure 5 (a) Predawn leaf water potential (Ψ_p , MPa), (b) minimum leaf water potential (Ψ_m , MPa) and (c) predicted native *PLC* (PLC_p , %) for the two oaks: *Q. ilex* (gray bars) and *Q. robur* (white bars) under two water conditions: wet year (2008) and dry year (2011). $n \geq 5 \pm$ S.E. Means with the same letters are not significantly different ($\alpha = 0.05$).

1 **Table 1** Two-ways ANOVA results of predawn (Ψ_p , MPa) and minimum (Ψ_m , MPa) water potentials, predicted native embolism (PLC_p , %) and
2 three types of hydraulic safety margin ($\Psi_m - P_{88}$, $\Psi_m - P_{50}$ and $\Psi_m - P_{12}$, MPa) between both oaks (*Q. ilex* and *Q. robur*) under different water
3 conditions (dry vs. wet). (P -value<0.05 is considered as statistically significant).

	Ψ_p				Ψ_m				PLC_p			
	SS	df	F	P -value	SS	df	F	P -value	SS	df	F	P -value
Species	0.293	1-67	27.19	$<10^{-4}$	0.123	1-22	3.33	0.0817	13758.95	1-22	292.93	$<10^{-4}$
Water	1.014	1-67	94.10	$<10^{-4}$	0.329	1-22	8.87	0.0069	945.28	1-22	20.13	$2 \cdot 10^{-4}$
Species x Water	0.240	1-67	22.31	$<10^{-4}$	0.021	1-22	0.57	0.45	817.17	1-22	17.40	$4 \cdot 10^{-4}$

	$\Psi_m - P_{88}$				$\Psi_m - P_{50}$				$\Psi_m - P_{12}$			
	SS	df	F	P -value	SS	df	F	P -value	SS	df	F	P -value
Species	91.504	1-22	2468.81	<0.0001	50.484	1-22	1362.08	<0.0001	21.412	1-22	577.70	<0.0001
Water	0.323	1-22	8.87	0.0069	0.329	1-22	8.87	0.0069	0.329	1-22	8.87	0.0069
Species x Water	0.021	1-22	0.57	0.4565	0.021	1-22	0.57	0.4565	0.021	1-22	0.57	0.4565

Hydraulic traits in the field

Predicted native PLC (PLC_p) was significantly different between species (Figure 5c, Table 1): a high native PLC_p was estimated for *Q. robur* ($49.51 \pm 8.35\%$ averaged over the water conditions) whereas the native PLC_p of *Q. ilex* was low ($2.79 \pm 0.30\%$ averaged over the water conditions). Moreover, the native PLC_p of *Q. robur* significantly increased during the dry year whereas no difference in native PLC_p was observed for *Q. ilex* between the two water conditions (dry and wet years) (interaction effect, Figure 5c, Table 1).

Whatever the level of water stress used to define the hydraulic safety margins (P_{12} , P_{50} , P_{88}), the safety margin was higher for *Q. ilex* compared to *Q. robur* (Figure 6, Table 1). The safety margins were significantly lower during the dry year according to the results of the two-ways ANOVA (Figure 6, Table 1). For each species and water conditions (wet and dry years), the hydraulic safety margins calculated relatively to the potential inducing 88% of loss of conductance ($\Psi_m - P_{88}$) exhibited the largest positive values whereas the ones defined using P_{12} ($\Psi_m - P_{12}$) presented the lowest ones. Whatever the water conditions, the safety margin $\Psi_m - P_{88}$ was below 1 MPa and so close to 0 for *Q. robur* contrary to *Q. ilex* (Figure 6a). Moreover, $\Psi_m - P_{12}$ corresponded to negative values for *Q. robur* whereas it remained positive for *Q. ilex* (Figure 6c). Values of safety margins defined with the potential inducing 50% of loss of conductance were always positive for *Q. ilex* whereas $\Psi_m - P_{50}$ of *Q. robur* presented positive or negative values depending on the water conditions (Figure 6b).

Stomatal control

Whatever the species, the stomatal conductance decreased with increasing vapor pressure deficit (test on parameter m , $F_{1-83}=68.38$, $P\text{-value}<0.0001$, Figure 7). The sensitivity of stomatal response to D was significantly different between *Q. ilex* ($m= 42.86$) and *Q. robur* ($m= 63.09$) (species effect in ANCOVA, $F_{1-83}=4.86$, $P\text{-value}=0.0302$, Figure 7). The stomatal conductance of *Q. robur* corresponded to higher values than that of *Q. ilex* for the low values of vapor pressure deficit (interaction effect, $F_{1-83}=4.33$, $P\text{-value}=0.0405$, Figure 7) whereas the values of g_s were close for both oaks at higher values of D .

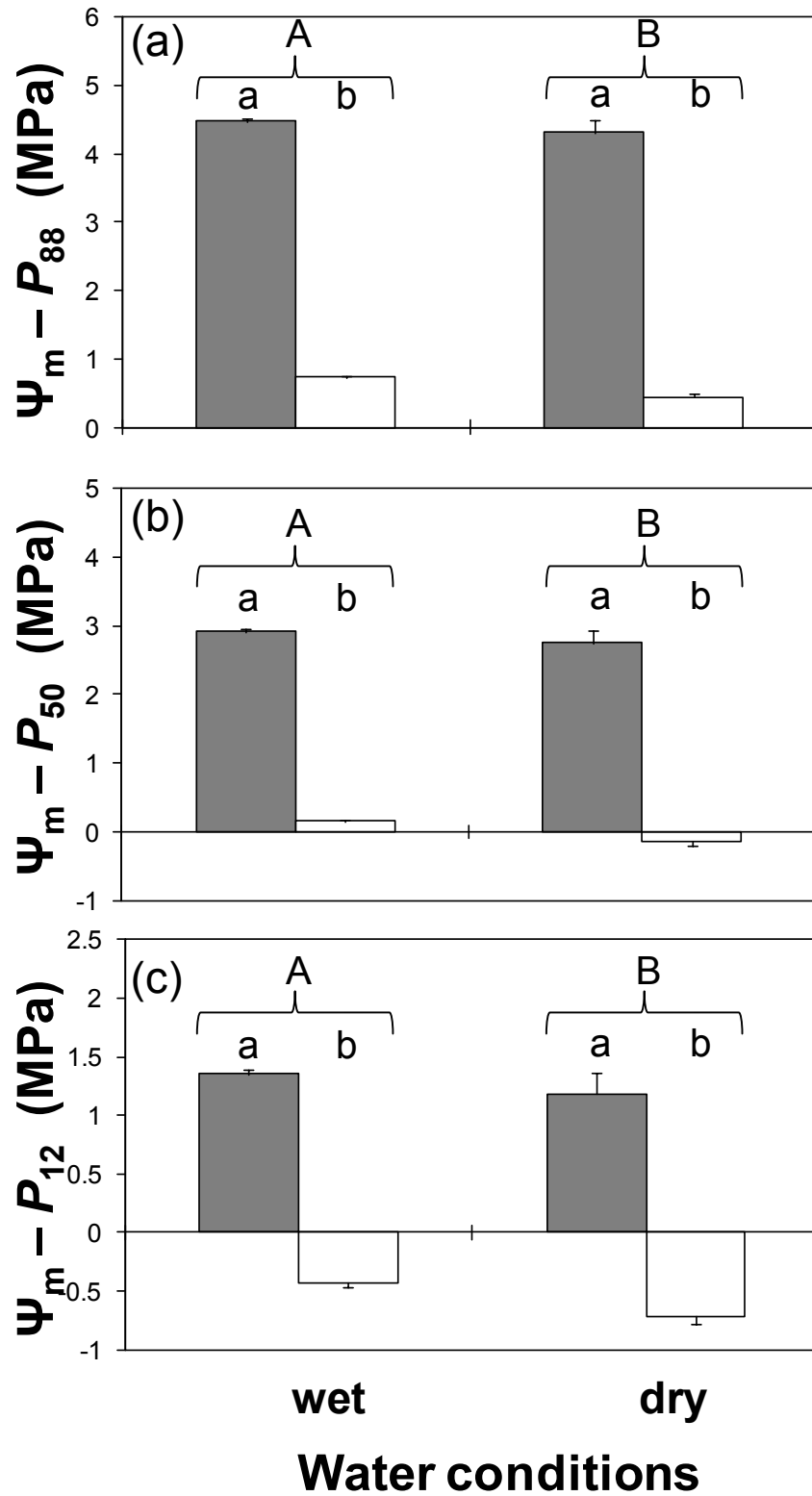


Figure 6 Hydraulic safety margin calculated for three levels of water stress as the difference between minimum water potential (Ψ_m , MPa) and potential inducing one of the three levels of percent loss of conductance: (a) 88% (P_{88} , MPa), (b) 50% (P_{50} , MPa) and (c) 12% (P_{12} , MPa) for the two oaks: *Q. ilex* (gray bars) and *Q. robur* (white bars) and water conditions: wet year (2008) and dry year (2011). $n \geq 5 \pm \text{S.E.}$ Means with the same lower cases are not significantly different ($\alpha = 0.05$). Different upper cases show significant differences between water conditions ($\alpha = 0.05$) (Table 1).

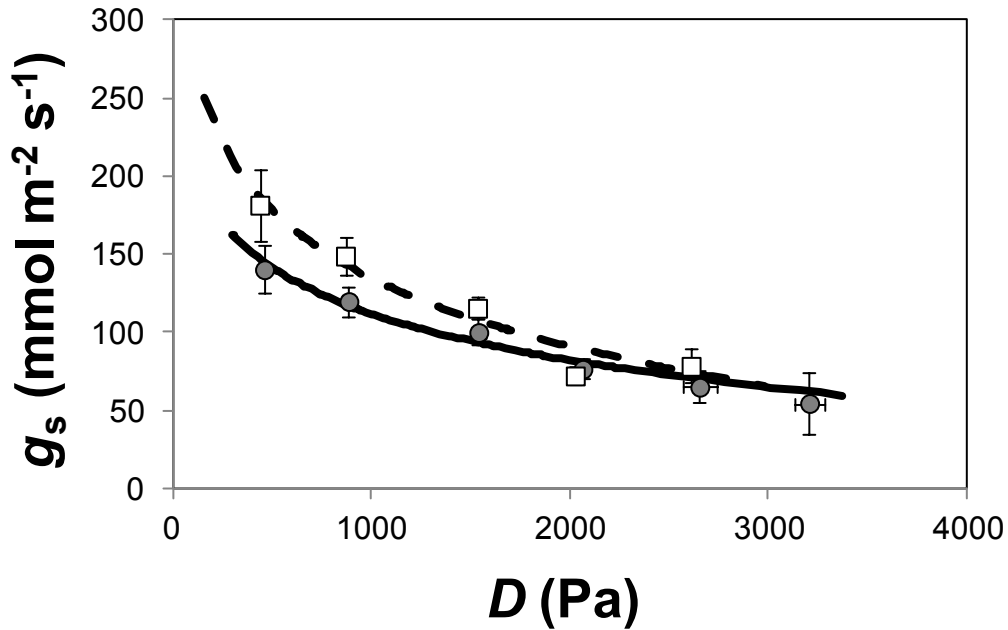


Figure 7 Stomatal conductance (g_s , mmol m⁻² s⁻¹) response to increasing vapor pressure deficit (D , Pa) for *Q. ilex* (gray circles, black line) and for *Q. robur* (white squares, dashed line). Each point represents the mean value ($\pm$ S.E) of at least 4 and at maximum 42 stomatal conductance measurements in response to the mean value ($\pm$ S.E) of D , over six classes of 600 Pa. Lines represent the g_s fitted according to the following equations: $g_s = -42.86 \ln D + 407.80$, P -value<0.0001 and $g_s = -63.09 \ln D + 570.33$, P -value<0.0001, for *Q. ilex* and *Q. robur*, respectively.

DISCUSSION

Q. ilex and *Q. robur* are characterised by different hydraulic strategies in response to drought. Both species presented mechanisms of drought avoidance with stomatal regulation in response to vapor pressure deficit, but *Q. ilex* was more resistant to cavitation than *Q. robur*. Thus, under field conditions, the latter species experienced moderate (38%) to high (61%) levels of native embolism under the wet and the dry year respectively, whereas less than 5% of loss of conductance was estimated for *Q. ilex* whatever the water conditions. Both oaks functioned at different hydraulic safety margins under field conditions: safety margins were higher for *Q. ilex* while *Q. robur* functioned very closely to the cavitation threshold of P_{88} inducing plant death in angiosperms (Urli et al. in press). Therefore, in the context of climate change and increasing severe drought in the future, the risk of decline of *Q. robur* should increase while *Q. ilex* could persist and develop in the coastal dune forests of South-west France.

Hydraulic strategies in response to drought

Though stomatal regulation, plant controls water loss and keep xylem water potential above the cavitation threshold which preserves the integrity of the vascular apparatus (Cochard et al. 1996; Tognetti et al. 1998; Oren et al. 1999; Martinez-Vilalta et al. 2003). In our experiment, *Q. robur* experienced a higher native embolism (PLC_p) in the field ($PLC_p=50\%$) compared to *Q. ilex* ($PLC_p<5\%$), despite similar predawn and minimum water potentials between species. Stomatal conductance of both oaks was highly sensitive to vapor pressure deficit. This stomatal regulation in response to D or soil water stress during summer drought was well known for *Q. ilex* (Tognetti et al. 1998; Martinez-Vilalta et al. 2003; David et al. 2007; Quero et al. 2011) and *Q. robur* (Breda et al. 1993; Triboulot et al. 1996; Morecroft and Roberts 1999). Although *Q. robur* showed slightly higher stomatal sensitivity to vapor pressure deficit than *Q. ilex*, stomatal conductance of both species was very close at higher values of D . Therefore, stomatal control of *Q. robur* seemed insufficient to prevent loss of hydraulic conductance contrary to *Q. ilex*. However, the observed difference in native embolism between oaks seemed mostly due to differences in resistance to xylem cavitation, *Q. ilex* being more resistant than *Q. robur*. *Q. ilex* was already known to be a diffuse-porous oak resistant to cavitation (Tyree and Cochard 1996; Quero et al. 2011). On the opposite, *Q. robur* is one of the ring-porous oaks the most sensitive to cavitation (Cochard et al. 1992; Breda et al. 1993). Therefore, although *Q. ilex* and *Q. robur* both presented a mechanism of drought avoidance due to stomatal regulation, *Q. ilex* was more water-stress resistant due to a higher cavitation resistance than *Q. robur*. *Q. robur* can be considered as a typical isohydric species whereas *Q. ilex* presented an intermediate strategy between the anisohydry and the isohydry (Limousin et al. 2009). These results are in accordance with the leaf phenology and morphological and physiological adjustments during drought of these species: *Q. ilex* is a typical Mediterranean species with evergreen and sclerophyllous leaves owning the ability to osmotically regulate water present in vacuoles (Bussoti et al 2002); on the other hand, *Q. robur* is a temperate species with deciduous leaves.

These different hydraulic strategies impacted plant functioning in the field. P_{12} represents the xylem pressure at which the loss of conductance begins to increase rapidly and is thus the adequate threshold to analyze the hydraulic functioning under moderate stress (Domec and Gartner 2001; Meinzer et al. 2009). A threshold of 50% or 88% of loss of conductance is more relevant to define the hydraulic safety margin under more severe drought when stomatal closure is not physiologically able to constrain xylem pressure around P_{12} . Indeed P_{50} corresponded to cavitation inducing leaf shedding and branch dieback

(Meinzer et al. 2009) and P_{88} corresponded to a level of cavitation generally inducing plant death in Angiosperms species (Urli et al. in press). In our study, moderate stress would correspond to the summer drought of the wet year. Stomatal regulation of *Q. ilex* allowed the maintenance a large positive safety margin relative to the minimum water potential inducing 12% of loss of conductance ($\Psi_m - P_{12}$) whatever the year water conditions. Thus we can conclude that soil water availability in the dunes under both dry and wet conditions allowed *Q. ilex* to maintain a fully functional hydraulic system (Domec and Gartner 2001; Meinzer et al. 2009). On the opposite, whatever the year water conditions and despite its stomatal regulation, the water stress experienced by *Q. robur* corresponded to a negative safety margin ($\Psi_m - P_{12}$) indicating that the native embolism of *Q. robur* during summer drought was always exceeding 12% of loss of conductance even during the wet year. At $\Psi_m < P_{12}$, a low increase of xylem pressure dramatically increases the risk of runaway embolism (Meinzer et al. 2009). Thus, the drought experienced in the field during our study corresponded to a more severe water stress for *Q. robur* compared to *Q. ilex*. For *Q. robur*, stomatal control prevented a loss of xylem conductance above 50% under the wet conditions but not under the dry ones. Moreover, whatever the water conditions, the safety margin relative to the minimum water potential inducing 88% of loss of conductance ($\Psi_m - P_{88}$) was close to 0 for *Q. robur* contrary to what was observed for *Q. ilex*. Thus, the increasing frequency of extreme drought events that is expected in the future (Burke et al. 2006; Jentsch et al. 2007) should highly impact the survival of *Q. robur* in Southwest France considering with narrow safety margin and vulnerability. On the contrary, *Q. ilex* should be able to cope with increasing water stress considering the lower vulnerability of its hydraulic system.

Local distribution of *Q. ilex* and *Q. robur*

The survival of *Q. robur* seemed to be threatened on the French coastal forests, representing its southern limit of distribution range, considering the probable increase in frequency and drought duration and the high vulnerability to cavitation of the species. Moreover, the relative abundance of *Q. ilex* is generally higher than that of *Q. robur* and several diebacks of mature trees of *Q. robur* located in the slopes or the top dune were observed (ONF 2010 and personal observations). Therefore, without a proper management of conservation of *Q. robur* at the bottom of the dune, it is likely that the forests composition will shift to largely dominated by *Q. ilex* with a quasi-absence of *Q. robur*. Indeed, plant distributions seemed to be related to cavitation resistance at several geographic scale (Pockman and Sperry 2000; Maherali et al. 2004). Using 167 tree species worldwide, Maherali et al. (2004) evidenced that species cavitation resistance (P_{50}) increased with

decreasing mean annual precipitation. Pockman and Sperry (2000) showed that cavitation resistance defined the maximum drought resistance across mesic to arid habitats and therefore influenced the distribution of species across this moisture gradient. Choat et al (2012) presented the existence of such a relationship between cavitation resistance and drought on 480 angiosperm and gymnosperm species inhabiting in various biomes.

The distribution of *Q. ilex* and *Q. robur* according to soil water availability (depth of the water table) suggested a similar hypothesis in our study. However, no difference in water potential was found between the trees from the top and those from the bottom of the dune.

Our first hypothesis is that deep rooting of mature tree could buffer the difference in water soil availability. Indeed, maximum rooting depth of sclerophyllous Mediterranean trees could be longer than 10m to access to water table (Canadell et al. 1996; David et al. 2004, 2007). Moreover, *Q. ilex* is able to maintain root growth during drought (Manes et al. 2006). As for *Q. robur*, Zapater et al. (2013) showed that 15 to 25 year-old trees of this species avoided large drop in water potential during 2006 summer drought thanks to its deep and dense fine root system. Moreover, tree rooting is greater in dry environments with seasonal drought (Canadell et al. 1996; David et al. 2004, 2007) and the sandy texture of the soil could allow trees to easily develop vertical penetrating root systems (Sperry and Hacke 2002).

Another factor that could explain the discrepancy between the pattern and the response to drought is that the current pattern of species distribution resulted from past dynamics and particularly the survival of seedlings during their establishment. Indeed, seedling is the woody plant life stage with the highest mortality rates (Leck and Outred 2008) as a response to herbivory or various pathologies but also as a consequence of their drought resistance (e.g. Cui and Smith 1991; Davis et al. 1999; Negussie et al. 2008). For instance, the *in situ* mortality of one-year old seedlings of *Abies lasiocarpa* which reached values over 60% in response to high temperature and elevated water stress and it may have driven the distributional pattern observed for adult trees in these mountains (Cui and Smith 1991). Concerning oak trees, seedlings survival increased with increasing soil water availability for *Q. macrocarpa*, *Q. ellipsoidalis* (Davis et al. 1999), *Q. robur* or *Q. ilex* (Sanchez-Gomez et al. 2006) for instance. Moreover, Sanchez-Gomez et al. (2006) showed that seedling mortality was higher for *Q. robur* than for *Q. ilex* during water stress. Thus the correlation that we observed between relative abundance of adult trees and the depth of water table is probably the relic of an ancient functional link between water conditions and seedling survival during the establishment of the current forest. It also suggests that a similar study conducted on the

regeneration of both oaks would be necessary to understand the future pattern of distribution of *Q. ilex* and *Q. robur* within the coastal forests.

CONCLUSION

Our results investigated the relationship between tree hydraulic strategies and plant distribution under field conditions. The functional response to water availability that we evidenced did not explain the pattern of both oaks at the adult stage in the coastal dune. However, the narrow hydraulic safety margins of *Q. robur* could threaten its survival in south-west France in the context of climate change, with predicted increased drought. On the contrary, *Q. ilex* should be able to cope with higher water stress. To confirm these hypotheses, studies of survival and water stress response on seedlings would be suitable to analyse the future of the regeneration of both oaks species.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank the French National Forest Office for technical assistance. We also thank Yann Guengant for help with the experiment. S.D. and A.J.P. were supported by the Baccara FP7-KBBE-2008-2-B n°226299. M.U. current holds a PhD grant from the AXA Research Fund.

REFERENCES

- Adams H, Guardiola-Claramonte M, Barron-Gafford G, Villegas J, Breshears D, Zou C, Troch P and Huxman T (2009) Temperature sensitivity of drought-induced tree mortality portends increased regional die-off under global-change-type drought. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. **106**:7063-7066.
- Allen CD and Breshears DD (1998) Drought-induced shift of a forest-woodland ecotone: Rapid landscape response to climate variation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. **95**:14839-14842.
- Allen CD, Macalady AK, Chenchouni H, Bachelet D, McDowell N, Vennetier M, Kitzberger T, Rigling A, Breshears DD, Hogg E, Gonzalez P, Fensham R, Zhang Z, Castro J, Demidova N, Lim JH, Allard G, Running SW, Semerci A and Cobb N (2010) A global

- overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management*. **259**:660-684.
- Anderegg WR, Berry JA, Smith DD, Sperry JS, Anderegg LD and Field CB (2012) The roles of hydraulic and carbon stress in a widespread climate-induced forest die-off. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. **109**:233-237.
- Augusto L, Badeau V, Arrouays D, Trichet P, Flot JL, Jolivet C and Merzeau D (2006) Caractérisation physico-chimique des sols à l'échelle d'une région naturelle à partir d'une compilation de données. Exemple des sols du massif forestier landais. *Etude et gestion des sols*. **13**:7-22.
- Badeau V, Dupouey JL, Cluzeau C, Drapier J and Le Bas C (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. 49 pp.
- Bakkenes M, Alkemade JRM, Ihle F, Leemans R and Latour JB (2002) Assessing effects of forecasted climate change on the diversity and distribution of European higher plants for 2050. *Global Change Biology*. **8**:390-407.
- Bertin RI (2008) Plant phenology and distribution in relation to recent climate change. *Journal of the Torrey Botanical Society*. **135**:126-146.
- Bigler C, Bräker OU, Bugmann H, Dobbertin M and Rigling A (2006) Drought as an inciting mortality factor in scots pine stands of the Valais, Switzerland. *Ecosystems*. **9**:330-343.
- Box EO, Crumpacker DW and Hardin ED (1999) Predicted effects climatic change on distribution of ecologically important native tree and shrub species in Florida. *Climatic Change*. **41**:213-248.
- Breda N, Cochard H, Dreyer E and Granier A (1993) Field Comparison of Transpiration, Stomatal Conductance and Vulnerability to Cavitation of *Quercus-Petraea* and *Quercus-Robur* Under Water-Stress. *Annales des Sciences Forestieres*. **50**:571-582.
- Breshears DD, Cobb NS, Rich PM, Price KP, Allen CD, Balice RG, Romme WH, Kastens JH, Floyd ML, Belnap J, Anderson JJ, Myers OB and Meyer CW (2005) Regional vegetation die-off in response to global-change-type drought. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. **102**:15144-15148.
- Brodribb T and Cochard H (2009) Hydraulic failure defines the recovery and point of death in water-stressed conifers. *Plant Physiology*. **149**:575-584.
- Brodribb TJ, Bowman DJ, Nichols S, Delzon S and Burlett R (2010) Xylem function and growth rate interact to determine recovery rates after exposure to extreme water deficit. *New Phytologist*. **188**:533-542.

- Burke EJ, Brown SJ and Christidis N (2006) Modeling the recent evolution of global drought and projections for the twenty-first century with the hadley centre climate model. *Journal of Hydrometeorology*. **7**:1113-1125.
- Bussotti F, Bettini D, Grossoni P, Mansuino S, Nibbi R, Soda C, and Tani C (2002). Structural and functional traits of *Quercus ilex* in response to water availability. *Environmental and Experimental Botany* **47**: 11–23.
- Canadell J, Jackson RB, Ehleringer JR, Mooney HA, Sala OE and Schulze ED (1996) Maximum rooting depth of vegetation types at the global scale. *Oecologia*. **108**:583-595.
- Cheaib A, Badeau V, Boe J, Chuine I, Delire C, Dufrene E, Francois C, Gritti ES, Legay M, Page C, Thuiller W, Viovy N and Leadley P (2012) Climate change impacts on tree ranges: model intercomparison facilitates understanding and quantification of uncertainty. *Ecology Letters*. **15**:533-544.
- Choat B, Jansen S, Brodribb TJ, Cochard H, Delzon S, Bhaskar R, Bucci SJ, Feild TS, Gleason SM, Hacke UG, et al. (2012). Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature*. **491**:752–755.
- Ciais P, Reichstein M, Viovy N, Granier A, Ogee J, Allard V, Aubinet M, Buchmann N, Bernhofer C, Carrara A, Chevallier F, De Noblet N, Friend AD, Friedlingstein P, Grunwald T, Heinesch B, Keronen P, Knohl A, Krinner G, Loustau D, Manca G, Matteucci G, Miglietta F, Ourcival JM, Papale D, Pilegaard K, Rambal S, Seufert G, Soussana JF, Sanz MJ, Schulze ED, Vesala T and Valentini R (2005) Europe-wide reduction in primary productivity caused by the heat and drought in 2003. *Nature*. **437**:529-533.
- Cochard H, Breda N, Granier A and Aussenac G (1992) Vulnerability to Air-Embolism of 3 European Oak Species (*Quercus-Petraea* (Matt) Liebl, *Quercus-Pubescens* Willd, *Quercus-Robur* L). *Annales des Sciences Forestieres*. **49**:225-233.
- Cochard H, Breda N and Granier A (1996) Whole tree hydraulic conductance and water loss regulation in *Quercus* during drought: Evidence for stomatal control of embolism? *Annales des Sciences Forestieres*. **53**:197-206.
- Cui M and Smith WK (1991) Photosynthesis, Water Relations and Mortality in *Abies-Lasiocarpa* Seedlings During Natural Establishment. *Tree physiology*. **8**:37-46.
- David T, Ferreira M, Cohen S, Pereira J, and David J (2004). Constraints on transpiration from an evergreen oak tree in southern Portugal. *Agricultural and Forest Meteorology* **122**: 193–205.
- David T, Henriques M, Kurz-Besson C, Nunes J, Valente F, Vaz M, Pereira J, Siegwolf R, Chaves M, Gazarini L and David J (2007) Water-use strategies in two co-occurring Mediterranean evergreen oaks: surviving the summer drought. *Tree physiology*. **27**:793-803.

- Davis MA, Wrage KJ, Reich PB, Tjoelker MG, Schaeffer T and Muermann C (1999) Survival, growth, and photosynthesis of tree seedlings competing with herbaceous vegetation along a water-light-nitrogen gradient. *Plant Ecology*. **145**:341-350.
- Delzon S, Urli M, Samalens JC and Porté AJ Migration rate of Holm oak (*Quercus ilex*) during the last century at the leading edge of its geographical range based on observation data. (*in prep*).
- Domec JC and Gartner BL (2001) Cavitation and water storage capacity in bole xylem segments of mature and young Douglas-fir trees. *Trees-Structure and Function*. **15**:204-214.
- Eilmann B and Rigling A (2012) Tree-growth analyses to estimate tree species' drought tolerance. *Tree physiology*. **32**:178-187.
- Galiano L, Martinez-Vilalta J and Lloret F (2010) Drought-Induced Multifactor Decline of Scots Pine in the Pyrenees and Potential Vegetation Change by the Expansion of Co-occurring Oak Species. *Ecosystems*. **13**:978-991.
- Galiano L, Martinez-Vilalta J and Lloret F (2011) Carbon reserves and canopy defoliation determine the recovery of Scots pine 4 yr after a drought episode. *New Phytologist*. **190**:750-759.
- Gitlin AR, Sthultz CM, Bowker MA, Stumpf S, Paxton KL, Kennedy K, Munoz A, Bailey JK and Whitham TG (2006) Mortality gradients within and among dominant plant populations as barometers of ecosystem change during extreme drought. *Conservation Biology*. **20**:1477-1486.
- Hoffmann WA, Marchin RM, Abit P and Lau OL (2011) Hydraulic failure and tree dieback are associated with high wood density in a temperate forest under extreme drought. *Global Change Biology*. **17**:2731-2742.
- Hogg E, Brandt J and Michaelian M (2008) Impacts of a regional drought on the productivity, dieback, and biomass of western Canadian aspen forests. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne de Recherche Forestiere*. **38**:1373-1384.
- Hughes L (2000) Biological consequences of global warming: is the signal already apparent? *Trends in Ecology and Evolution*. **15**:56-61.
- Infante JM, Domingo F, Ales RF, Joffre R and Rambal S (2003) *Quercus ilex* transpiration as affected by a prolonged drought period. *Biologia Plantarum*. **46**:49-55.
- Iverson LR and Prasad AM (2001) Potential change in tree species richness and forest community types following climate change. *Ecosystems*. **4**:186-199.
- Iverson LR, Prasad AM, Matthews SN and Peters M (2008) Estimating potential habitat for 134 eastern US tree species under six climate scenarios. *Forest Ecology and Management*. **254**:390-406.

- Jentsch A, Kreyling J and Beierkuhnlein C (2007) A new generation of climate-change experiments: events, not trends. *Frontiers in Ecology and the Environment*. **5**:365-374.
- Larcher W (1980) *Physiological Plant Ecology*. 2nd Edition Springer-Verlag, Berlin, Germany. 513 pp.
- Lassiter RR, Box EO, Johnston JM, Bergengren J and Suarez LA (2000) Vulnerability of ecosystems of the Mid-Atlantic region, USA, to climate change. *Environmental Toxicology and Chemistry*. **19**:1153-1160.
- Leck MA and Outred HA (2008) Seedling natural history. 17-56.
- Limousin JM, Rambal S, Ourcival JM, Rocheteau A, Joffre R and Rodriguez-Cortina R (2009) Long-term transpiration change with rainfall decline in a Mediterranean *Quercus ilex* forest. *Global Change Biology*. **15**:2163-2175.
- Maherali H, Pockman WT and Jackson RB (2004) Adaptive variation in the vulnerability of woody plants to xylem cavitation. *Ecology*. **85**:2184-2199.
- Malcolm JR, Markham A, Neilson RP and Garaci M (2002) Estimated migration rates under scenarios of global climate change. *Journal of Biogeography*. **29**:835-849.
- Martinez-Vilalta J, Mangiron M, Ogaya R, Sauret M, Serrano L, Penuelas J and Pinol J (2003) Sap flow of three co-occurring Mediterranean woody species under varying atmospheric and soil water conditions. *Tree physiology*. **23**:747-758.
- McDowell N, Pockman WT, Allen CD, Breshears DD, Cobb N, Kolb T, Plaut J, Sperry J, West A, Williams DG and Yezpe EA (2008) Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytologist*. **178**:719-739.
- McDowell NG (2011) Mechanisms Linking Drought, Hydraulics, Carbon Metabolism, and Vegetation Mortality. *Plant Physiology*. **155**:1051-1059.
- Meehl GA and Tebaldi C (2004) More intense, more frequent, and longer lasting heat waves in the 21st century. *Science*. **305**:994-997.
- Meinzer FC, Johnson DM, Lachenbruch B, McCulloh KA and Woodruff DR (2009) Xylem hydraulic safety margins in woody plants: coordination of stomatal control of xylem tension with hydraulic capacitance. *Functional Ecology*. **23**:922-930.
- Michaelian M, Hogg EH, Hall RJ and Arsenault E (2011) Massive mortality of aspen following severe drought along the southern edge of the Canadian boreal forest 264. *Global Change Biology*. **17**:2084-2094.
- Morecroft MD and Roberts JM (1999) Photosynthesis and stomatal conductance of mature canopy Oak (*Quercus robur*) and Sycamore (*Acer pseudoplatanus*) trees throughout the growing season. *Functional Ecology*. **13**:332-342.

- Morin X, Viner D and Chuine I (2008) Tree species range shifts at a continental scale : new predictive insights from a process-based model. *Journal of Ecology*. **96**:784-794.
- Mueller RC, Scudder CM, Porter ME, Trotter RT, Gehring CA and Whitham TG (2005) Differential tree mortality in response to severe drought: evidence for long-term vegetation shifts. *Journal of Ecology*. **93**:1085-1093.
- Negussie A, Aerts R, Gebrehiwot K and Muys B (2008) Seedling mortality causes recruitment limitation of *Boswellia papyrifera* in northern Ethiopia. *Journal of Arid Environments*. **72**:378-383.
- ONF (2010) *Aménagement forestier de la Forêt Domaniale d'Hourtin - période 2011-2030*.
- Oren R, Sperry JS, Katul GG, Pataki DE, Ewers BE, Phillips N and Schafer KVR (1999) Survey and synthesis of intra- and interspecific variation in stomatal sensitivity to vapour pressure deficit. *Plant Cell and Environment*. **22**:1515-1526.
- Pammenter NW and Vander Willigen C (1998) A mathematical and statistical analysis of the curves illustrating vulnerability of xylem to cavitation. *Tree physiology*. **18**:589-593.
- Parmesan C and Yohe G (2003) A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*. **421**:37-42.
- Plaut JA, Yepez EA, Hill J, Pangle R, Sperry JS, Pockman WT and McDowell NG (2012) Hydraulic limits precedings mortality in a pinon-juniper woodland under experimental drought. *Plant Cell and Environment*.
- Pockman WT and Sperry JS (2000) Vulnerability to xylem cavitation and the distribution of Sonoran desert vegetation. *American Journal of Botany*. **87**:1287-1299.
- Quero JL, Sterck FJ, Martinez-Vilalta J and Villar R (2011) Water-use strategies of six co-existing Mediterranean woody species during a summer drought. *Oecologia*. **166**:45-57.
- Sala A (2009) Lack of direct evidence for the carbon-starvation hypothesis to explain drought-induced mortality in trees. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. **106**:E68-E68.
- Sanchez-Gomez D, Valladares F and Zavala MA (2006) Performance of seedlings of Mediterranean woody species under experimental gradients of irradiance and water availability: trade-offs and evidence for niche differentiation. *New Phytologist*. **170**:795-805.
- Sanchez-Salguero R, Navarro-Cerrillo RM, Camarero JJ and Fernandez-Cancio A (2012) Selective drought-induced decline of pine species in southeastern Spain 248. *Climatic Change*.
- Sardin T (2009) *Guide des sylvicultures : forêts littorales atlantiques dunaires*. 175 pp.

- SIAEBVELG (2004) S.A.G.E. *Lacs médocains - Etats des lieux - Schéma d'aménagement et de gestion des eaux*. 132 pp.
- Sperry JS, Donnelly JR and Tyree MT (1988) A Method for Measuring Hydraulic Conductivity and Embolism in Xylem. *Plant Cell and Environment*. **11**:35-40.
- Sperry JS and Hacke UG (2002) Desert shrub water relations with respect to soil characteristics and plant functional type. *Functional Ecology*. **16**:367-378.
- Tardieu F and Simonneau T (1998) Variability among species of stomatal control under fluctuating soil water status and evaporative demand: modelling isohydric and anisohydric behaviours. *Journal of Experimental Botany*. **49**:419-432.
- Tastet JP (1998) Chronologie et cartographie d'un complexe dunaire côtier holocène, l'exemple aquitain du Nord-Médoc (France). *Quaternaire*. **9**:157-167.
- Thomas CD, Cameron A, Green RE, Bakkenes M, Beaumont LJ, Collingham YC, Erasmus BFN, Siqueira MFd, Grainger A, Hannah L, Hughes L, Huntley B, Van Jaarsveld AS, Midgley GF, Miles L, Ortega-Huerta MA, Peterson AT, Philipps OL and Williams SE (2004) Extinction risk from climate change. *Nature*. **427**:145-148.
- Thuiller W, Lavorel S, Araujo MB, Sykes MT and Prentice IC (2005) Climate change threats to plant diversity in Europe. *PNAS*. **102**:8245-8250.
- Tognetti R, Longobucco A and Raschi A (1998) Vulnerability of xylem to embolism in relation to plant hydraulic resistance in *Quercus pubescens* and *Quercus ilex* co-occurring in a Mediterranean coppice stand in central Italy. *New Phytologist*. **139**:437-447.
- Triboulot MB, Fauveau ML, Breda N, Label P and Dreyer E (1996) Stomatal conductance and xylem-sap abscisic acid (ABA) in adult oak trees during a gradually imposed drought. *Annales des Sciences Forestières*. **53**:207-220.
- Tyree MT and Cochard H (1996) Summer and winter embolism in oak: Impact on water relations. *Annales des Sciences Forestières*. **53**:173-180.
- Urli M, Porté AJ, Cochard H, Guengant Y and Delzon S Xylem embolism threshold for catastrophic hydraulic failure in angiosperm trees. *Tree physiology*. (in revision)
- van Mantgem PJ and Stephenson NL (2007) Apparent climatically induced increase of tree mortality rates in a temperate forest. *Ecology Letters*. **10**:909-916.
- Walther GR (2003) Plants in a warmer world. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. **6/3**:169-185.
- Walther GR, Berger S and Sykes M.T. (2005) An ecological 'footprint' of climate change. *Proceedings of the Royal Society B*. **272**:1427-1432.
- Waring RH (1987) Characteristics of Trees Predisposed to Die. *Bioscience*. **37**:569-574.

Zapater M, Bréda N, Bonal D, Pardonnet S, and Granier A (2013). Differential response to soil drought among co-occurring broad-leaved tree species growing in a 15- to 25-year-old mixed stand. *Annals of Forest Science* **70**: 31–39.

ADDITIONAL FILE

Additional file 1 Mean predawn (Ψ_p , MPa) and minimum (Ψ_m , MPa) water potentials between altitudes (top and bottom of the dune) for the two oaks (*Q. ilex* and *Q. robur*) and water conditions (dry and wet years) and results of Student's t-tests. Values in parenthesis are corresponding to standard errors. df: degree of freedom, ns: non-significant, $\alpha = 0.05$.

Species	Water	Altitude	Ψ_p			Ψ_m		
			Mean ($\pm$ S.E.)	df	t-test	Mean ($\pm$ S.E.)	df	t-test
<i>Q. ilex</i>	wet	Bottom	-0.15 (± 0.017)	25	-0.23 ns	-2.57 (± 0.077)	6	0.49 ns
		Top	-0.14 (± 0.018)			-2.61 (± 0.030)		
<i>Q. ilex</i>	dry	Bottom	-0.57 (± 0.112)	8	0.08 ns			
		Top	-0.55 (± 0.085)					
<i>Q. robur</i>	wet	Bottom	-0.11 (± 0.011)	22	1.75 ns	-2.62 (± 0.004)	5	2.08 ns
		Top	-0.15 (± 0.013)			-2.73 (± 0.043)		
<i>Q. robur</i>	dry	Bottom	-0.27 (± 0.090)	8	0.03 ns			
		Top	-0.27 (± 0.021)					

CHAPITRE 2.3 : DISTRIBUTION DES ARBRES EN FONCTION DE LEUR STRATEGIE HYDRAULIQUE

DYSFONCTIONNEMENT HYDRAULIQUE ET MORTALITE DES ARBRES

Le processus sous-jacent à la relation entre l'aire de répartition des espèces et leur résistance à la sécheresse est la mortalité des arbres (Pockman et Sperry 2000, Tyree *et al.* 2003). De nombreuses études ont montré que le dysfonctionnement hydraulique jouait un rôle majeur dans la mortalité des feuilles, des racines ou des branches périphériques des arbres en réponse à la sécheresse (Rood *et al.* 2000, Davis *et al.* 2002, Rice *et al.* 2004, Hoffmann *et al.* 2011). Elles ont, en outre, mis en évidence l'existence de la relation entre dysfonctionnement hydraulique et potentiel hydrique minimum (Pockman et Sperry 2000, Choat *et al.* 2012).

D'autre part, de récentes études se sont intéressées au lien existant entre la mortalité des arbres induite par la sécheresse et le dysfonctionnement hydraulique (Tyree *et al.* 2002, Tyree *et al.* 2003, Brodribb et Cochard 2009, Kursar *et al.* 2009, Brodribb et Feild 2010). Chez les Conifères, la relation entre la résistance à la cavitation et la mort des plants a été étudiée chez sept espèces natives d'Australie présentant des seuils de tolérance au stress hydrique contrastés (Brodribb et Cochard 2009, Brodribb et Feild 2010). Les auteurs ont mis en évidence que le potentiel létal des espèces, défini comme le potentiel en dessous duquel la récupération de la transpiration foliaire après ré-irrigation n'est plus réalisable, est similaire au potentiel induisant 50% de perte de conductance du xylème (P_{50}) (Figure 2-1).

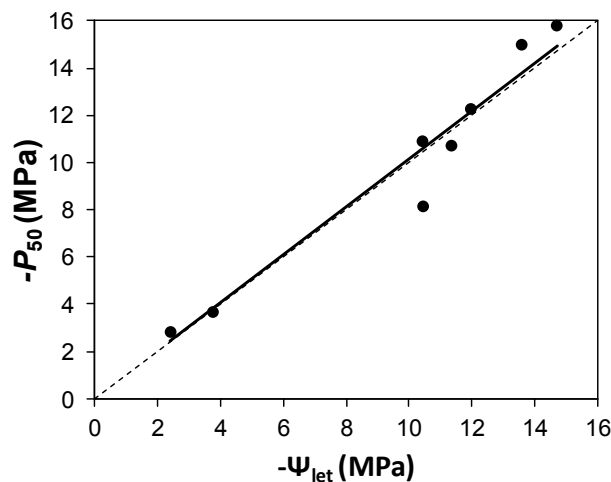


Figure 2-1 Relation entre le potentiel létal déterminé par la récupération de la transpiration foliaire après une sécheresse sévère (Ψ_{let} , MPa) et le potentiel induisant 50% de perte de conductance (P_{50} , MPa) de 7 espèces de conifères natifs d'Australie (une espèce a été mesurée deux fois). La pente de cette régression linéaire est égale à 1.01 ($P < 0.0001$). La ligne en pointillés représente la droite 1:1. Adaptée de Brodribb *et al.* (2009, 2010).

Sur les Angiospermes, des études ont déterminé un taux d'embolie de tige d'environ 80% sur des semis sévèrement flétris d'espèces d'arbres du Panama consécutivement à l'application d'un stress hydrique extrême en conditions contrôlées (Figure 2-2) mais sans jamais mesurer la résistance à la cavitation (Tyree *et al.* 2002, Tyree *et al.* 2003, Kursar *et al.* 2009). D'autre part, Vilagrosa *et al.* (2003) montrent que les semis de *Pistacia lentiscus* et de *Quercus coccifera* perdent toutes leurs feuilles à des potentiels induisant 90% d'embolie de tige et meurent à des niveaux d'embolie proche de 100%. Chez les Angiospermes, contrairement aux Conifères, se pose la question du seuil précis de perte de conductance hydraulique de tige induisant la mort du plant. Ce seuil est-il identique à celui des Conifères ?

C'est pourquoi, dans le cadre de l'étude du Chapitre 2.1, nous avons déterminé le potentiel minimum de récupération (« minimum recoverable potential ») de cinq espèces présentant des seuils de tolérance aux stress hydrique contrastés pour cinq variables écophysiologiques : potentiel hydrique de base, perte totale en eau du plant, transpiration foliaire, conductance stomatique et taux d'assimilation du CO₂. Ce potentiel est défini comme la valeur du potentiel hydrique foliaire induisant un échec de la récupération de la variable écophysiologique considérée. Nous avons montré que ce potentiel minimum de récupération présente une très faible variation entre les variables étudiées mettant en évidence un seuil identique d'échec de la récupération entre ces cinq variables. Par conséquent, ce potentiel induit un dysfonctionnement global à l'échelle du plant. Cependant, il diffère considérablement entre les espèces étudiées.

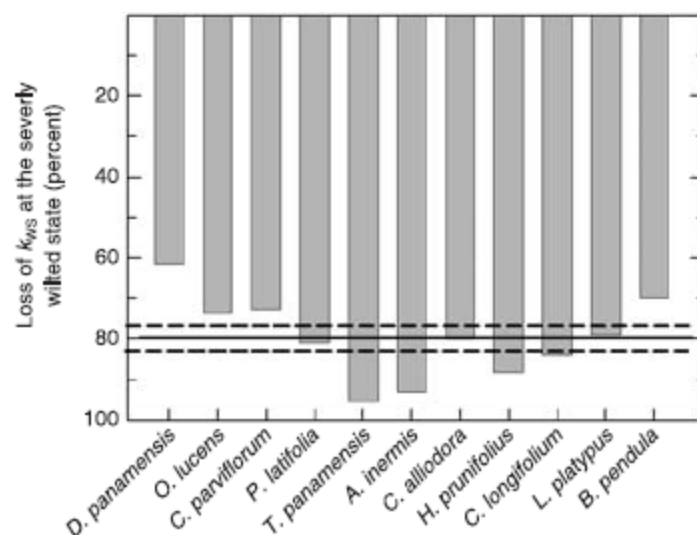


Figure 2-2 Pourcentage de perte de conductance hydraulique de tige chez les plants sévèrement flétris. La moyenne est indiquée par la ligne pleine et les lignes en pointillés indiquent l'erreur standard positive et négative. Source : Kursar *et al.* (2009).

Nous avons mis en évidence que ce potentiel minimum de récupération est fortement corrélé aux potentiels induisant 50% de perte de conductance (P_{50}) mais également à celui induisant 88% de perte de conductance (P_{88}) (Figure 2-3). De plus, la pente de cette relation linéaire est plus proche de 1 entre le potentiel minimum de récupération et la P_{88} qu'avec la P_{50} . Ainsi, le seuil de perte de conductance menant à un dysfonctionnement global à l'échelle du plant est égal à 88% chez les Angiospermes. Ce seuil est cohérent avec les études précédemment citées montrant une perte foliaire totale ou un flétrissement sévère des plants à de fortes valeurs d'embolie (80-90%) (Tyree *et al.* 2002, Tyree *et al.* 2003, Vilagrosa *et al.* 2003, Kursar *et al.* 2009).

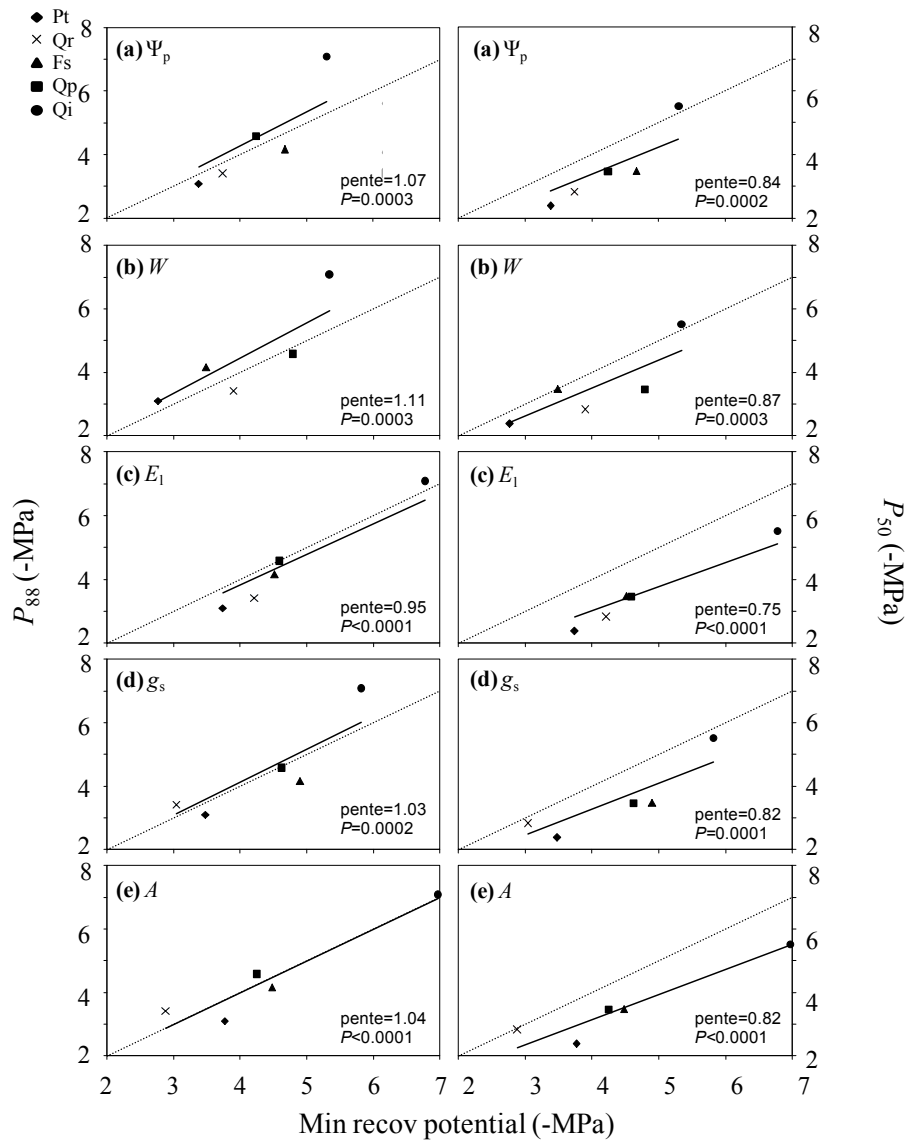


Figure 2-3 Relation entre la P_{88} (panneau de gauche) ou la P_{50} (panneau de droite) et le potentiel hydrique sous lequel la récupération après irrigation n'est plus possible évalué à partir du potentiel de base (Ψ_{reco_Ψ}) (a), de la perte totale en eau du plant (Ψ_{reco_W}) (b), de la transpiration foliaire ($\Psi_{\text{reco}_{E1}}$) (c), de la conductance stomatique ($\Psi_{\text{reco}_{gs}}$) (d) ou du taux d'assimilation de CO_2 (Ψ_{reco_A}) (e) pour les cinq espèces étudiées. Dans chaque cas, les valeurs estimées de pente de la régression linéaire sont indiquées ainsi que la P-value (P). La ligne en pointillés représente la droite 1 :1.

Le seuil de dysfonctionnement global à l'échelle du plant mène à la mort chez les Conifères (Brodribb et Cochard 2009) mais pas chez les Angiospermes (Blackman *et al.* 2009). En effet, l'expérience du niveau de stress hydrique le plus sévère, lors de notre expérimentation en serre, n'a pas mené à la mort de tous les plants de certaines espèces. Un relevé de survie a été effectué sur les plants un an après l'arrêt de la sécheresse. Ainsi, *P. tremula* présente le plus fort taux de survie (70%) contrairement à *Q. ilex* dont le taux de survie est égal à 20% (Figure 2-4). De nombreuses espèces d'Angiospermes présentent des ajustements morphologiques à la sécheresse (Bhaskar et Ackerly 2006) comme la perte des feuilles, des branches ou des racines périphériques pour éviter une chute trop importante de leur potentiel hydrique (Rood *et al.* 2000, Davis *et al.* 2002, Quero *et al.* 2011). Ces ajustements permettent d'éviter le stress hydrique. Certaines espèces sont également capables de résorber l'embolie ou de rejeter après la sécheresse comme par exemple les espèces du genre *Populus* (Rood *et al.* 2000, Lu *et al.* 2010). Lu *et al.* (2010) ont soumis des semis de 4 mois de *P. tremuloides* à une sécheresse et montrent que la mortalité foliaire totale du plant se produit à une perte de conductance du xylème égale à 90% mais tous les semis sont capables de rejeter 6 à 10 jours après ré-irrigation. De même, nous avons vu précédemment que *P. lentiscus* et *Q. coccifera* présentaient une perte totale foliaire à un seuil de 90% d'embolie mais les auteurs de cette étude précisent que les plants sont toujours capables de rejeter de souche après ré-irrigation et qu'ils perdent cette faculté à un seuil proche de 100% d'embolie (Vilagrosa *et al.* 2003). Ainsi, la perte totale de feuilles d'un arbre angiosperme, tout comme un dysfonctionnement global à l'échelle du plant, ne peut pas servir à définir la mort de l'individu pour des espèces capables de rejeter ou de résorber l'embolie. Anderegg *et al.* (2012) suggèrent que la perte de vitalité des tissus méristématiques après la mort de tissus aériens devrait être utilisée pour préciser la définition de la mortalité d'un arbre.

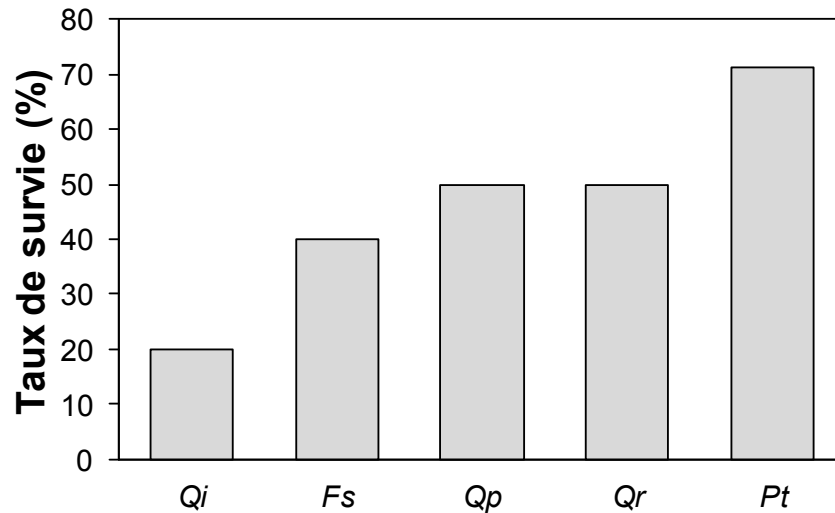


Figure 2-4 Taux de survie (%) un an après l'arrêt de la sécheresse des plants ayant subi une sécheresse extrême durant 80 jours (du 15 mai au 2 août 2010) pour les cinq espèces étudiées (Qi : *Q. ilex*, Fs : *F. sylvatica*, Qp : *Q. petraea*, Qr : *Q. robur* ; Pt : *P. tremula*).

Ces résultats sont surprenants puisqu'ils montrent une relation inversement proportionnelle entre résistance à la cavitation et survie. En effet, par exemple, nous observons que le taux de survie est plus faible pour *Q. ilex* qui est une espèce très résistante à la cavitation que celui de *P. tremula* qui est l'espèce la moins résistante à la cavitation de notre étude. Cependant, il est important de noter qu'une analyse approfondie de ces résultats nécessiterait plus de données permettant de tester la significativité de cette relation. Vilagrosa *et al.* (2003) observent également que sur le terrain, les semis appartenant à l'espèce la plus résistante à la cavitation (*Q. coccifera*) montrent un taux de survie plus faible. Les auteurs précisent que leurs résultats ne permettent pas de déterminer les mécanismes sous-jacents à ces observations. Ils émettent, cependant, l'hypothèse que l'espèce présentant le plus fort taux de survie –et la moins résistante à la cavitation– possèdent un bois dont le coût de construction est faible par rapport à celui de l'espèce présentant de plus fort taux de mortalité. Cette même hypothèse pourrait expliquer la tendance observée dans notre étude puisque la densité du bois des espèces est positivement corrélée avec leur résistance à la cavitation (cette relation est vraie pour des comparaisons interspécifiques larges comme dans notre étude (Hacke et Sperry 2001, McCulloh *et al.* 2012)). Ainsi, nous pouvons supposer que les espèces les moins résistantes à la cavitation adopteraient plus majoritairement une stratégie consistant à perdre et à reconstruire leurs parties aériennes après la sécheresse que les espèces résistantes à la cavitation dont le coût de construction du bois est plus élevé. Cette stratégie correspondrait à celle observée pour *P. tremula* au cours de notre expérimentation. Par conséquent, elle

serait favorable en cas de stress hydrique sévère. Au contraire, une stratégie de perte foliaire au cours de la sécheresse peut être un inconvénient lors de sécheresses de longue durée ou chroniques mais moins intenses. En effet, la perte des parties aériennes de la plante implique une absence d'assimilation de carbone par photosynthèse et donc peut amener à l'épuisement des réserves en carbone, ce qui ne sera pas le cas pour des espèces plus résistantes à la cavitation qui continueront de fonctionner (McDowell *et al.* 2008).

La cavitation forme un bon proxy de la tolérance à la sécheresse chez les Angiospermes et les Conifères (relation entre dysfonctionnement global de la plante et résistance à la cavitation). Il constitue également un bon indicateur quant à la survie des espèces en conditions de sécheresse chez les Conifères (relation entre survie et résistance à la cavitation). Toutefois chez les Angiospermes, les ajustements morphologiques des espèces joueraient aussi un rôle important dans leur survie en conditions de stress hydrique en plus de leur résistance à la cavitation.

Le seuil d'embolie lié à un dysfonctionnement global de la plante chez les Angiospermes (P_{88}) est supérieur à celui déterminé chez les Conifères (P_{50}). Deux principales hypothèses ont été discutées dans notre étude pour expliquer les différences entre Angiospermes et Conifères. La première est liée à la capacité que possèdent les Angiospermes de résorber l'embolie (Holbrook et Zwieniecki 1999, Cochard *et al.* 2001, Bucci *et al.* 2003, Salleo *et al.* 2004, Johnson *et al.* 2012) qui leur permet ainsi de supporter des fortes pertes de conductance hydraulique. Les Conifères sont dépourvus de cette capacité (Cochard et Granier 1999). La seconde, quant à elle, est liée à la perte de fonctionnalité des cernes durant l'hiver chez les Angiospermes. Cette perte de fonctionnalité en hiver induit un moindre coût lorsque le cerne devient complètement embolisé à la fin de l'été.

Ce seuil d'embolie élevé menant à un dysfonctionnement global de la plante chez les Angiospermes ainsi que leur capacité à résorber l'embolie est cohérent avec les résultats de Choat *et al.* (2012) montrant que 42% des Angiospermes fonctionnent à des marges hydrauliques négatives ($\Psi_m - P_{50}$) alors qu'ils sont seulement 6% chez les Gymnospermes¹ (Figure 2-5a). De par un seuil d'embolie induisant au dysfonctionnement global du plant plus faible que celui des Angiospermes, les Conifères auraient besoin de garder de plus larges marges de sécurité (Figure 2-5). Pour déterminer les risques de mortalité encourus durant une sécheresse sévère, il semblerait plus pertinent d'étudier la marge de sécurité estimé avec la P_{50} pour les Conifères et la P_{88} pour les Angiospermes.

¹ Cette étude de Choat *et al.* (2012) compare les marges de sécurité des Angiospermes à celles des Gymnospermes. Les Gymnospermes forment un sous-embranchement dans la classification et la plupart des Gymnospermes appartiennent à la division des Conifères (Pinophyta), d'où le raccourci de langage assumé, ici, entre les Gymnospermes et les Conifères.

En conclusion, chez les Conifères, il a été montré qu'un potentiel induisant 50% d'embolie mène à la mort des plants (Brodribb et Cochard 2009, Brodribb et Feild 2010) tandis que nos travaux montrent que ce seuil d'embolie menant à la mortalité des plants correspond à un potentiel induisant au minimum 88% de perte de conductance chez les Angiospermes. La résistance à la cavitation constitue un bon proxy de la tolérance à la sécheresse chez les Angiospermes et les Conifères. Ces seuils de dysfonctionnement global de la plante nous fournissent des informations essentielles pour comprendre les changements de répartition des espèces dans un contexte d'augmentation de la durée, de la fréquence et de l'intensité des sécheresses.

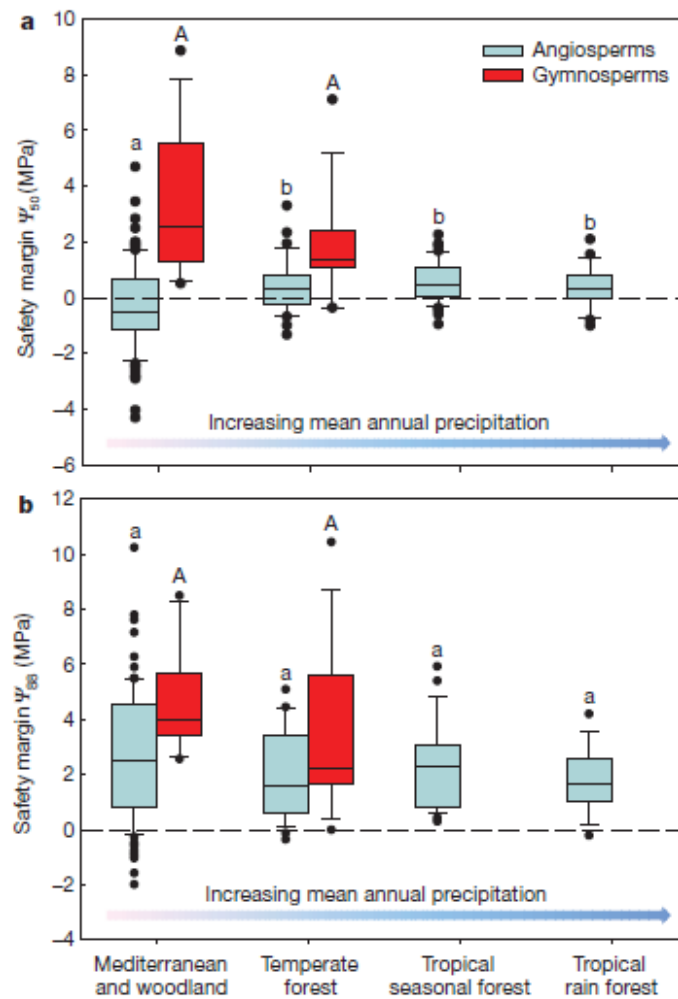


Figure 2-5 Diagramme en boîte des marges de sécurité hydraulique d'espèces d'Angiospermes et de Gymnospermes selon différents biomes forestiers le long d'un gradient d'humidité. (a) Marges de sécurité définies avec le potentiel hydrique induisant 50% de perte de conductance Ψ_{50} ($\Psi_{\min} - \Psi_{50}$) (n=223) et (b) marges de sécurité définies avec le potentiel hydrique induisant 88% de perte de conductance Ψ_{88} ($\Psi_{\min} - \Psi_{88}$) (n=222). Les boîtes montrent la médiane, les 25^{ème} et 75^{ème} percentiles, les barres d'erreurs montrent les 10^{ème} et 90^{ème} percentiles et les symboles montrent les outliers. Les Gymnospermes ne sont pas représentés au sein des forêts tropicales. Les différences significatives entre les biomes sont indiquées par des lettres différentes inscrites au dessus des boîtes. Les analyses ont été traitées séparément sur les Angiospermes (lettres minuscules) et les Gymnospermes (lettres majuscules). Source : Choat et al. (2012).

RELATION ENTRE STRATEGIES HYDRIQUES ET PATRONS D'AIRES DE REPARTITION

La sensibilité à la sécheresse est un des leviers principaux dans la distribution des espèces et des communautés (Pockman et Sperry 2000, Mueller *et al.* 2005, Engelbrecht *et al.* 2007, Hoffmann *et al.* 2011, Choat *et al.* 2012). L'existence d'une relation entre dysfonctionnement hydraulique des espèces et leur répartition ou leur climat a été mise en évidence (Tyree et Ewers 1991, Tyree et Cochard 1996, Davis *et al.* 1999, Pockman et Sperry 2000, Maherali *et al.* 2004, Breda *et al.* 2006). A une échelle locale, Sperry and Pockman (2000) décrivent la même relation le long d'un gradient d'humidité établi dans le désert du Sonoran en Arizona sur 15 espèces d'arbres de ripisylves (« riparian ») ou du plateau désertique (« upland ») : les espèces du plateau désertique sont moins vulnérables à la cavitation que les espèces de ripisylves. A l'échelle de la planète, Maherali *et al.* (2004) ont montré une association adaptative entre résistance à la cavitation et disponibilité en eau en recensant la P_{50} de 167 espèces ainsi que la pluviométrie des milieux associés à ces espèces dans la littérature scientifique : la résistance à la cavitation des arbres augmente avec la diminution des précipitations moyennes annuelles. De plus, ils ont montré que malgré la variation des P_{50} des espèces au sein d'un type de végétation ou biome, la P_{50} médiane des espèces vivant dans le biome le plus aride reste 6 à 7 fois plus négative que celle des espèces vivant dans les environnements les plus humides (Figure 2-6a).

Choat *et al.* (2012) réaffirment l'existence d'une telle relation sur 480 espèces ligneuses angiospermes et gymnospermes appartenant à différents biomes. Ils précisent toutefois que, dans le cas de certaines espèces, P_{50} et précipitations moyennes annuelles sont découplées (Figure 2-6b). En effet, certaines espèces vivant en milieu sec évitent le stress hydrique et ainsi le fort taux d'embolie grâce à différentes adaptations précédemment citées : changements d'allocations de biomasse avec perte de parties aériennes, racines profondes, capacitance hydraulique élevée. Malgré ces ajustements, ils semblent toutefois que les arbres fonctionnent à de faibles marges de sécurité quel que soit leur biome (Figure 2-5) et qu'ils sont plus exposés à un dysfonctionnement hydraulique lors de sécheresse sévère. De nombreux événements de mortalité d'arbres induite par l'occurrence d'une sécheresse extrême sont de plus en plus fréquemment reportés (voir la review (Allen *et al.* 2010) et peuvent induire des changements de distribution d'espèces (Mueller *et al.* 2005, Allen 2009).

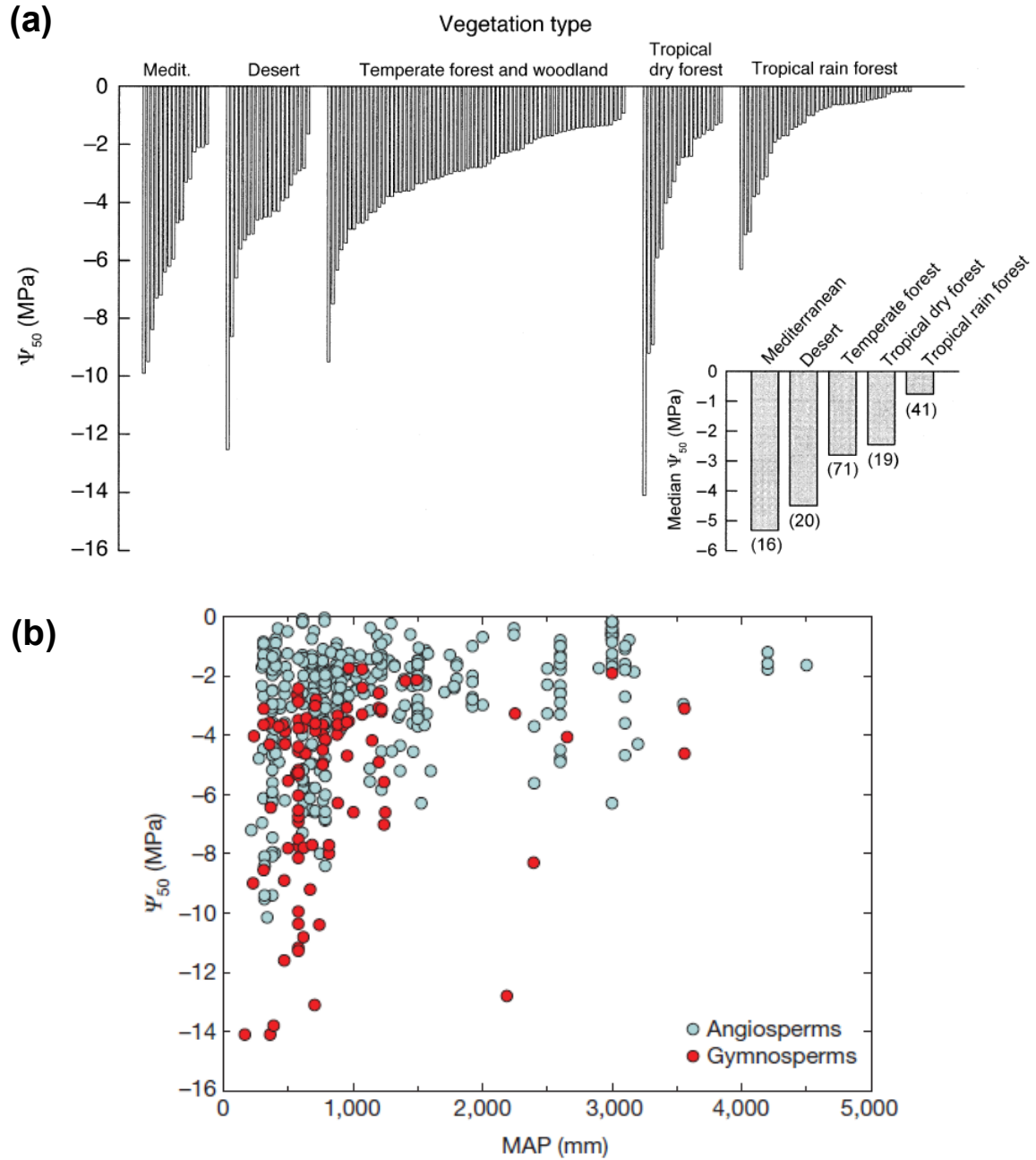
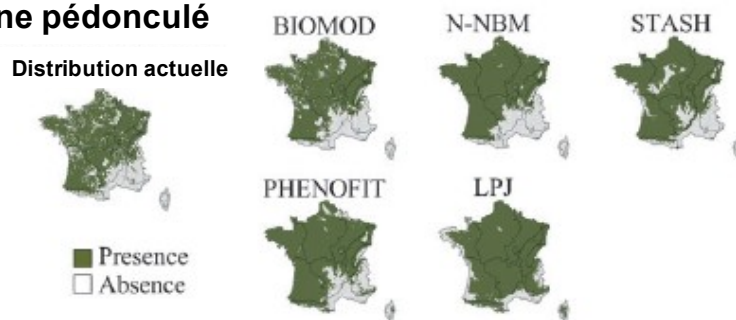


Figure 2-6 Relation entre résistance à la cavitation et sécheresse. (a) Distribution de la vulnérabilité à la cavitation induite par la sécheresse (déterminée par le potentiel hydrique induisant 50% de perte de conductance hydraulique, Ψ_{50}) de 167 espèces ordonnées selon leur type de végétation. La Ψ_{50} médiane pour chaque type de végétation ainsi que la taille de l'échantillon sont montrées dans l'encart. Source : Maherali et al. (2004). (b) Résistance à la cavitation (Ψ_{50} , MPa) en fonction des précipitations annuelles moyennes (MAP, mm) pour 384 espèces angiospermes et 96 espèces gymnospermes. Chaque point représente une espèce. Source : Choat et al. (2012).

C'est pourquoi pour comprendre et mieux prévoir les déplacements d'aire de répartition des arbres, il est essentiel de connaître les stratégies hydrauliques des espèces (stratégies d'évitement/régulation ou de tolérance, cf. Introduction). Dans une de nos

précédentes études biogéographiques, nous avons mis en évidence la colonisation de *Q. ilex* au sein de forêts dunaires du littoral atlantique situées en limite Nord de son aire de répartition. Au sein de ces mêmes forêts, le Chêne pédonculé (*Q. robur*) est, quant à lui, situé en limite Sud d'aire de répartition. Les forestiers ont déjà noté son déclin (ONF 2010) et les modèles prédisent majoritairement une diminution d'habitats favorables en France et notamment dans le Sud-Ouest de la France pour certains d'entre eux (Figure 2-7) (Cheaib *et al.* 2012). Ainsi, nous avons étudié les stratégies hydrauliques et le fonctionnement de ces deux chênes co-occurents au sein de la forêt littorale atlantique d'Hourtin pour deux traitements hydriques (humide et sec) et en haut et bas de dune. Le but était de déterminer s'il existait des différences de fonctionnement entre ces deux espèces sur le terrain et si le patron de répartition locale de ces espèces pouvait être contrôlé par leur stratégie hydraulique (cf. Chapitre 2.2).

(a) Chêne pédonculé



(b) Distribution future modélisée (2055)

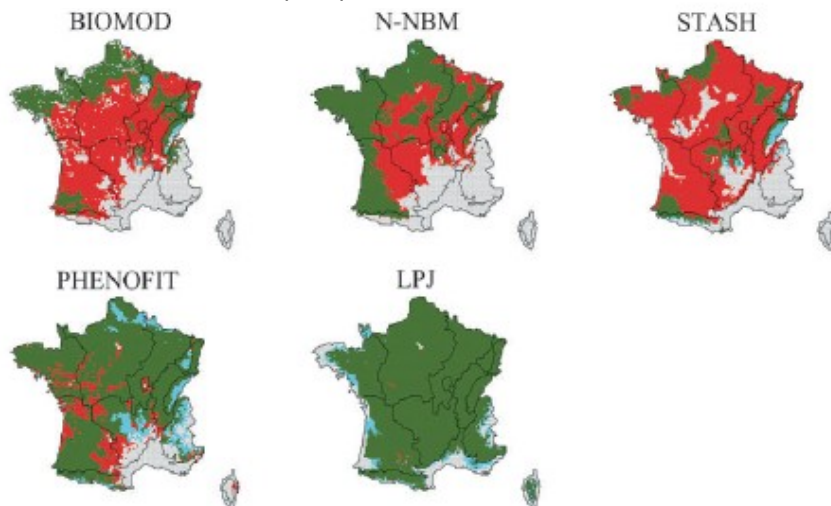


Figure 2-7 Modélisation de la répartition française du Chêne pédonculé : (a) Aire de répartition actuelle simulée par les modèles et observée (données de l'Inventaire Forestier National) et (b) Changements de répartition du Chêne pédonculé en 2055 par rapport à aujourd'hui (Rouge : simulée comme présente sous les conditions climatiques actuelles (CCA) mais absente en 2055 ; bleu : simulée comme absente sous les CCA mais présentes en 2055 ; vert : simulée comme présente sous les CCA et en 2055). Source : Cheaib *et al.* (2012).

Nous avons montré que le Chêne vert (*Q. ilex*) et le Chêne pédonculé (*Q. robur*) présentent des stratégies hydriques différentes principalement causées par une différence de vulnérabilité du xylème à la cavitation. *Q. ilex* est une espèce très résistante à la cavitation ($P_{50} = -5.52$ MPa) comparée à *Q. robur* ($P_{50} = -2.83$ MPa). En effet, bien que les deux chênes présentent une régulation de la conductance stomatique, ce mécanisme n'est pas suffisant pour éviter de fort taux d'embolie sur le terrain chez *Q. robur*. Quel que soit le traitement hydrique (année sèche ou humide) malgré des potentiels minimum similaires mesurés au sein de la forêt d'Hourtin, l'embolie native de *Q. robur* est élevée ($49.51 \pm 8.35\%$), comparée à celle de *Q. ilex* qui est négligeable ($2.79 \pm 0.30\%$). D'autre part, l'analyse comparée des marges de sécurité de ces deux chênes montre que *Q. ilex* fonctionne avec de larges marges de sécurité (quels que soient le seuil d'embolie utilisé dans la définition de la marge de sécurité et le traitement hydrique) contrairement à *Q. robur* qui présente des marges de sécurité négatives ou inférieures à 1 MPa sur le terrain (Figure 2-8). La mortalité des Angiospermes survenant à un seuil minimum de 88% d'embolie, les faibles marges de sécurité $\Psi_m - P_{88}$ de *Q. robur* confirment que cette espèce est très vulnérable à la sécheresse au sein de la forêt d'Hourtin et que le risque d'augmentation de mortalité de cette espèce au sein des forêts dunaires est élevé dans ce contexte d'augmentation des épisodes et des intensités des sécheresses. Au contraire, la résistance du Chêne vert à la cavitation lui confère un avantage dans ce milieu où la disponibilité en eau est restreinte (sol sableux).

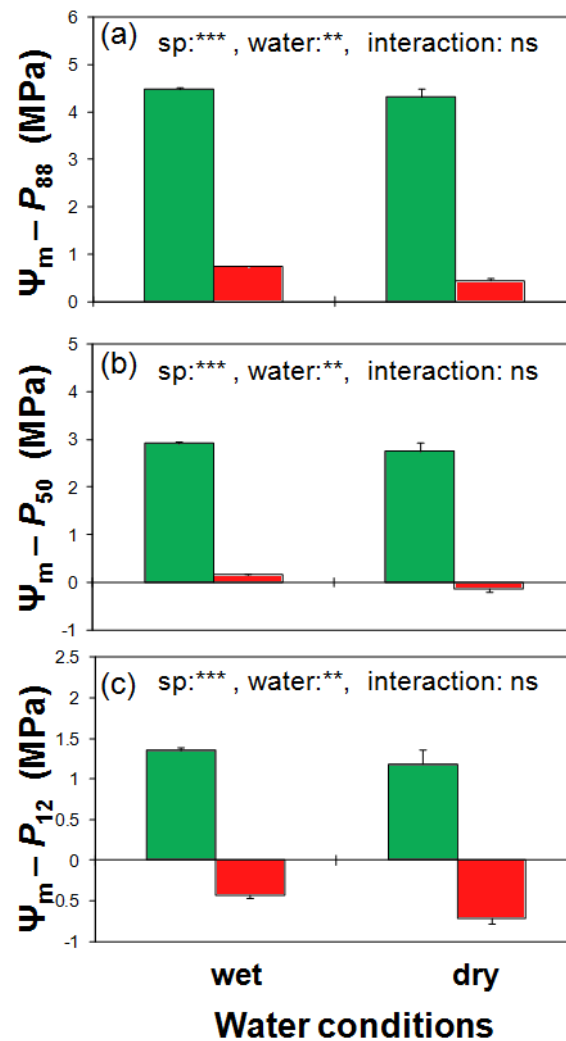


Figure 2-8 Marges de sécurité calculées pour 3 niveaux de stress hydriques comme la différence entre le potentiel hydrique minimum et le potentiel hydrique induisant 3 niveaux de pertes de conductance : (a) 88% (P_{88} , MPa), (b) 50% (P_{50} , MPa) et (c) 12% (P_{12} , MPa) pour les deux chênes: *Q. ilex* (vert) et *Q. robur* (rouge) et les conditions hydriques: année humide (2008) et année sèche (2011). Pour plus de précision, se référer au Chapitre 2.2.

Nous avons mis en évidence des relations significatives entre l'abondance relative des arbres adultes des deux espèces et la profondeur de la nappe : l'abondance relative du Chêne vert augmente avec l'augmentation de la profondeur de la nappe contrairement à l'abondance du Chêne pédonculé (Figure 2-9). C'est pourquoi, nous avons émis l'hypothèse d'une relation causale entre la stratégie hydraulique de ces deux chênes et le patron de répartition locale de ces deux espèces le long du gradient de disponibilité en eau. Cependant, aucune différence entre espèce et entre le haut et le bas de dune (liée à la profondeur de la nappe phréatique) n'a été trouvée entre les potentiels de base et minimum. Cette absence de différence peut être expliquée par un enracinement profond des deux

espèces qui tamponnent les variations de disponibilités en eau du sol de surface car elles puiseraient l'eau directement dans la nappe phréatique (Canadell *et al.* 1996, David *et al.* 2007). Cette hypothèse est très probable au sein de ce milieu dunaire dont la texture sableuse du sol favorise la pénétration verticale des racines (Sperry et Hacke 2002). De plus, la répartition locale d'une espèce ne résulte pas seulement d'évènements de mortalité des arbres adultes mais également de celle des semis lors de leur établissement, d'où la nécessité d'étudier plus précisément le stade de régénération de ces deux chênes en haut et bas de dunes au sein de la forêt d'Hourtin. En effet, la tolérance à la sécheresse des semis influencent grandement la répartition des espèces le long d'un gradient d'humidité comme cela a été démontré dans les forêts tropicales par exemple (Engelbrecht *et al.* 2007, Kursar *et al.* 2009).

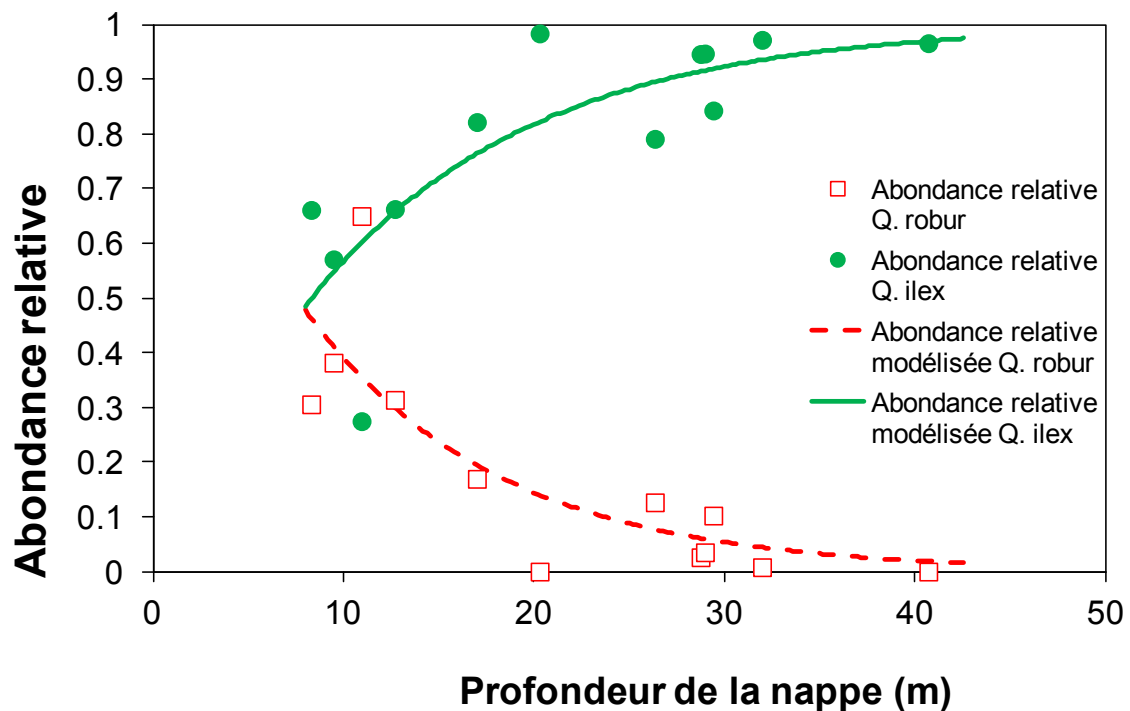


Figure 2-9 Relation entre l'abondance relative de *Q. ilex* (symboles et lignes vertes) et de *Q. robur* (symboles et lignes rouges) et la profondeur de la nappe phréatique. Pour plus de détails, se référer au Chapitre 2.2.

De nombreux facteurs historiques expliquant le patron de répartition locale de ces deux espèces le long d'un gradient d'humidité, une analyse fine de la survie des semis entre le haut et bas de dune des deux espèces est nécessaire pour comprendre l'impact des facteurs abiotiques sur le patron de répartition locale de ces espèces. En effet, l'établissement des semis est le stade de vie des plantes ligneuses présentant le plus fort taux de mortalité (Leck et Outred 2008) dont le principal facteur est la sécheresse dans de

nombreux écosystèmes (Cui et Smith 1991, Negussie *et al.* 2008). L'étude comparée de la régénération des semis de *Q. ilex* et *Q. robur* entre le haut, le milieu et le bas de dune nous montre que la régénération de *Q. ilex* est dominante sur tous les faciès tandis que la régénération de *Q. robur* est totalement absente en haut de dune (Lamy 2008) (Figure 2-10).

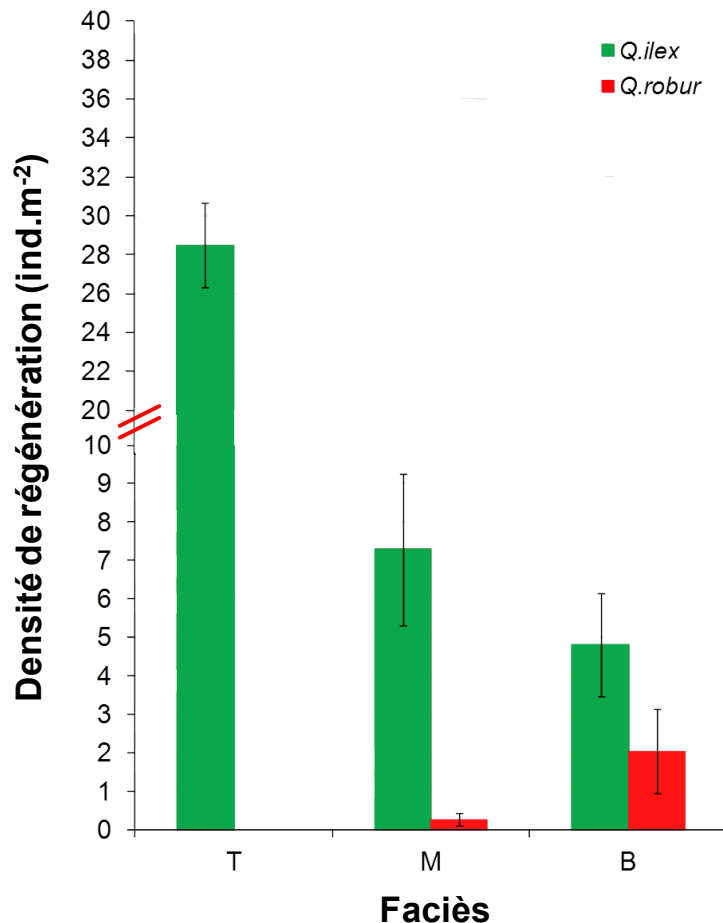


Figure 2-10 Densité de régénération (ind.m⁻²) par faciès (T : haut de dune, M : altitude moyenne et B : bas de dune) et espèces (*Q. ilex* : vert et *Q. robur* : rouge). Source : Lamy (2008).

Il est important de noter ici que le protocole employé dans cette étude ne permet pas de faire la distinction entre les semis et les rejets de souche (Lamy 2008). Or, *Q. ilex* est une espèce rejetant fortement de souche lorsque le milieu est perturbé (Espelta *et al.* 2006). Lors de la deuxième moitié du XX^{ème}, les forestiers ont pratiqué des coupes intensives de Chêne vert dans le but de favoriser la régénération du Pin maritime ce qui a eu pour effet inverse d'augmenter les rejets de Chêne vert et peut expliquer la dominance de régénération de Chêne vert sur tous les faciès (Lamy 2008) (cf. Annexe 2). D'autre part, la nappe phréatique sous les dunes est en connexion avec le lac d'Hourtin qui l'alimente (Galharret 1988) (Figure 2-11). Aujourd'hui, le niveau d'étiage du lac est stable car l'homme régule la hauteur des lacs

et draine les marais grâce à un large réseau hydrographique artificiel constitué de canaux et de crastes² (SIAEBVELG 2004). Avant l'établissement de ce réseau complet, en hiver et au printemps, la nappe phréatique, alimentée par les étangs en crue, remontait et permettait l'inondation des lèdes favorisant le Chêne pédonculé qui, contrairement au Chêne vert, supporte de longues anoxies (Parelle *et al.* 2007). La stabilisation du niveau d'étiage des lacs médocains et donc de la nappe phréatique, favorise aujourd'hui, la régénération du Chêne vert en bas de dune (Lamy 2008).

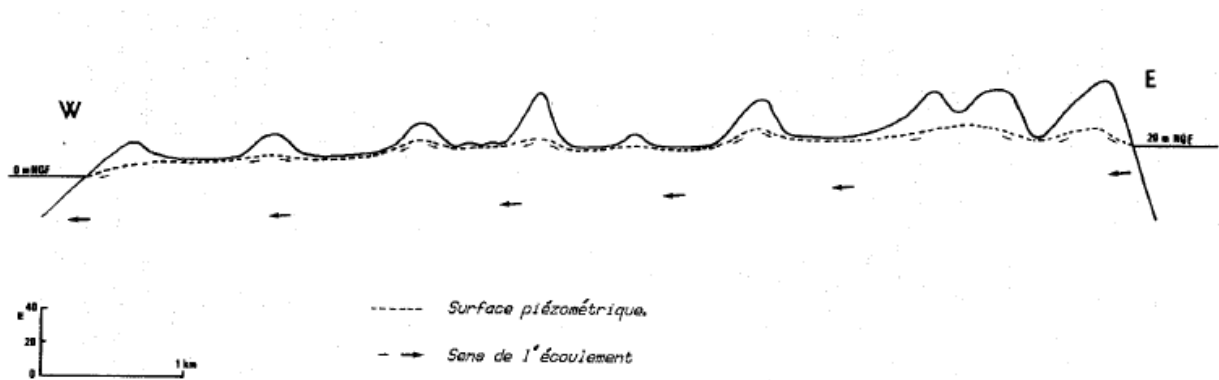


Figure 2-11 Interprétation du type d'écoulement sous le cordon dunaire. Source : Galharret (1988).

Une expérience de transplantation de semis de *Q. ilex* et *Q. robur* en haut et en bas de dune en milieu fermé (Encart 2-1) a été réalisée. Il est peu probable, même en bas de dune que les jeunes semis d'un ou deux ans possèdent des racines assez profondes pour puiser l'eau de la nappe phréatique, ces derniers étant distants de plusieurs mètres de la nappe phréatique. Des mesures météorologiques et de contenu en eau du sol ont été effectuées afin de caractériser les niveaux de stress hydriques en haut et bas de dune, durant deux années consécutives. L'analyse des différentes variables météorologiques montre que l'année 2011 a été une année plus chaude et sèche que l'année 2010 (*D*, *Dmax*, *T*, *max* et *Tmin* supérieurs en 2011 quelle que soit l'altitude, Tableau 2-1). Les mesures de contenu en eau du sol ne sont pas comparables entre les deux années de par les dates des relevés en mars et septembre en 2010 et juin et octobre 2011. Cependant, les relevés de déficit hydrique défini comme la différence des précipitations moyennes annuelles et de l'évapotranspiration potentielle (cf. Figure 3 Chapitre 2.2) montrent que l'année 2011 est également plus sèche que l'année 2010. Bien que les différences entre le haut et le bas de

² Une « craste » est un terme gascon désignant un fossé de drainage. Un réseau de crastes et de canaux a été mis en place à la fin du XIXème siècle pour permettre le drainage des landes humides et ainsi la culture du Pin maritime.

dune soient plus marquées en 2011, quelle que soit l'année, le haut de dune représente un milieu plus sec (humidité relative) et plus chaud (température) induisant des déficits de pression de vapeur plus importants. Pour toutes ces variables météorologiques, l'effet du mois de mesure est très significatif indiquant que ces différences sont plus marquées durant l'été (e.g. D_{max} illustré sur la Figure 2-12). Concernant les mesures de contenu en eau du sol, au contraire, les différences de SWC sont plus marquées entre le haut et le bas de dunes en hiver. En effet, nos mesures ne comprenant que les 10 premiers centimètres du sol, il est probable qu'en été le sable draine l'eau vers les profondeurs très rapidement quelle que soit l'altitude au sein de la dune. Ces résultats confirment ceux obtenus en 2008 qui montraient que le contenu en haut du sol était différent entre le haut et bas de dune, cette différence étant uniquement significative sur le haut du profil de SWC (10-20 cm) et non sur le bas du profil (30-40 cm). En hiver, le sol semble saturé en eau en bas de dune, contrairement au haut de dune. Par conséquent, le faciès de haut de dune plus sec et chaud (surtout en 2011) implique une contrainte hydrique plus élevée sur les semis comparé au bas de dune.

Tableau 2-1 Déficit de pression de vapeur journalière (D , Pa) et maximal (D_{max} , Pa), température journalière (T , C°), maximale (T_{max} , C°) et minimale (T_{min} , C°), humidité relative journalière (HR , %), maximale (HR_{max} , %) et minimale (HR_{min} , %) et le contenu en eau des 10 premiers centimètres de sol (SWC , m³.m⁻³) en haut et bas de dune pour les deux années d'étude (2010 et 2011). Les chiffres représentent des moyennes plus ou moins l'erreur standard. Des lettres différentes indiquent une différence significative entre le haut et bas de dune pour l'année concernée. Les valeurs absolues des variables sont comparables entre les deux années exceptées pour les données d'humidité du sol dont les dates de relevés sont très différentes entre les années 'mars et septembre en 2010 et juin et octobre en 2011).

	2010		2011	
	Bas (B)	Haut (T)	Bas (B)	Haut (T)
D (Pa)	564 ± 108 a	609 ± 118 a	589 ± 115 A	644 ± 120 B
D_{max} (Pa)	1357 ± 102 a	1472 ± 110 b	1382 ± 99 A	1493 ± 107 B
T (C°)	14.9 ± 1.9 a	15.2 ± 1.9 a	16.8 ± 1.5 A	17.2 ± 1.6 A
T_{max} (C°)	21.8 ± 0.7 a	22.2 ± 0.8 b	22.0 ± 0.7 A	22.6 ± 0.7 B
T_{min} (C°)	9.5 ± 0.8 a	9.6 ± 0.8 a	11.8 ± 0.7 A	12.0 ± 0.7 A
HR (%)	74.3 ± 3.6 a	73.3 ± 3.5 a	75.8 ± 3.9 A	74.3 ± 3.7 A
HR_{max} (%)	95.2 ± 0.6 a	94.2 ± 0.7 a	95.0 ± 0.8 A	94.1 ± 0.9 A
HR_{min} (%)	1.9 ± 2.0 a	1.9 ± 1.9 b	1.5 ± 2.0 A	1.6 ± 2.0 B
SWC (m³.m⁻³)	0.31 ± 0.02 a	0.26 ± 0.01 b	0.07 ± 0.004 A	0.06 ± 0.004 A

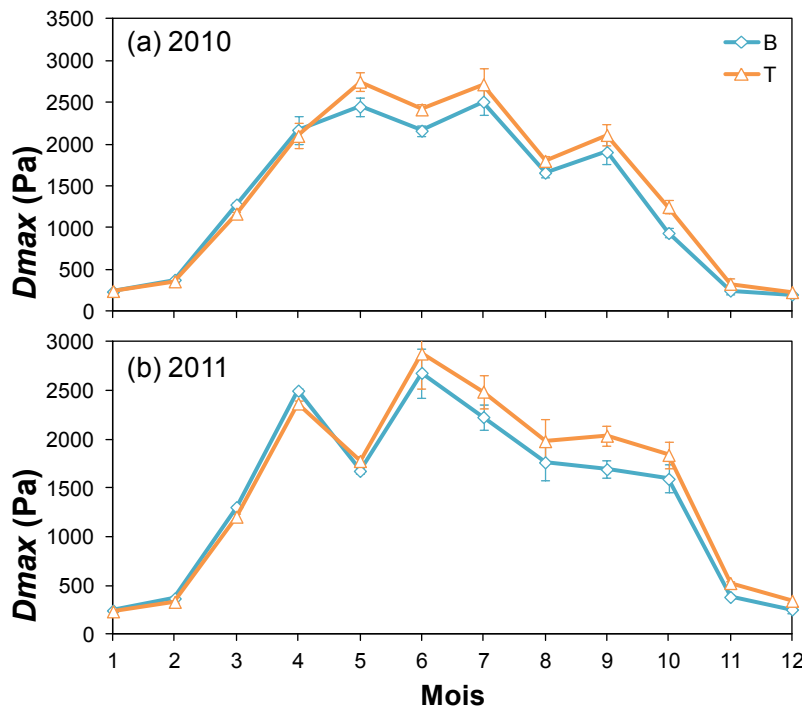


Figure 2-12 Evolution du déficit de pression de vapeur maximal (D_{max} , Pa) entre le haut (T : orange) et le bas de dune (B : bleu) au cours des années (a) 2010 et (b) 2011.

En 2010, quelle que soit l'espèce, le taux de survie est significativement plus faible en haut de dune comparé au bas de dune (Figure 2-13). En 2011, nous observons une interaction significative entre l'altitude et l'espèce : le taux de survie est élevé en bas de dune pour les deux espèces alors que *Q. robur* présente un taux de survie significativement plus faible en haut de dune. Ces résultats montrent *Q. robur* survit moins en milieu plus stressant (haut de dune) que *Q. ilex*. Cui et Smith (1991) ont montré la sensibilité à la sécheresse des semis d'*Abies lasiocarpa* dans les montagnes du Sud-est du Wyoming aux Etats-Unis dans leur première année avec une mortalité de ces semis supérieure à 60%. Leur résultat montre également qu'après un an de croissance, les semis s'étant établis sous couvert présentent des taux de mortalité négligeables. C'est également le cas du Chêne vert dans notre étude qui présente un taux de mortalité inférieur à 10% en haut de dune en 2011. Au contraire, *Q. robur* présente le même taux de mortalité au cours des deux années de croissance. *Q. ilex* semble donc moins sensible à la contrainte hydrique existant en haut de dune que *Q. robur*. Ces résultats sont pertinents avec ceux de Sanchez-Gomez *et al.* (2006) qui montrent que la survie des semis de ces deux espèces de chênes augmente avec l'augmentation de la disponibilité en eau du sol. De plus, ces auteurs montrent que la mortalité des semis de *Q. robur* est plus élevée que celle de *Q. ilex* lors d'un stress hydrique. Il est donc vraisemblable que ces différences de taux de survie entre les deux espèces en haut de dune influencent la

répartition locale de la régénération de *Q. ilex* et *Q. robur* le long de ce gradient d'humidité. La corrélation entre l'abondance relative des adultes et la profondeur de la nappe phréatique est probablement la conséquence de ce lien entre mortalité des semis et stress hydrique lors de l'établissement de la forêt actuelle.

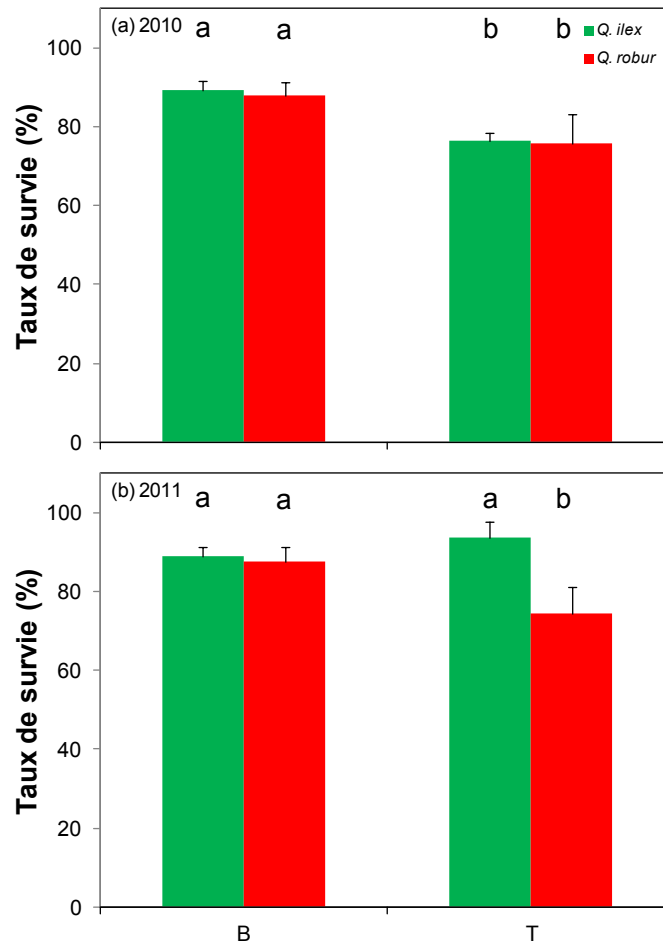


Figure 2-13 Taux de survie des semis de *Q. ilex* (vert) et *Q. robur* (rouge) en haut (T) et bas (B) de dune durant l'été 2010 (a) et l'été 2011 (b). Des lettres différentes indiquent des différences de taux de survie ($p < 0.01$).

Encart 2-1 Dispositif expérimental de l'expérimentation de transplantation de semis de *Q. ilex* et de *Q. robur* au sein de la forêt d'Hourtin et analyses statistiques

En 2008, des glands de *Q. ilex* et *Q. robur* ont été récoltés au sein de la forêt d'Hourtin. Ils ont ensuite été semés en pépinière en juin 2009 pour être ensuite transplantés sur le terrain en décembre 2009. 200 plants de *Q. ilex* provenant d'Hourtin, 200 plants de *Q. robur* dont 100 provenant d'Hourtin et 100 autres achetés en pépinière provenant du Sud-ouest ont été transplantés au sein de 4 enclos (2 en haut de dune et 2 en bas de dune) de 6 x 6 m créés pour protéger les semis, principalement des sangliers, très présents au sein de la forêt d'Hourtin. 2 blocs ont été créés par enclos, ainsi 50 plants donc 25 par espèce ont été transplantés par bloc. Les espèces ont été transplantées en alternance par bloc. Au sein de chaque enclos, un capteur météo (HOBO, H08-032-08, Onset, USA) a été installé. 4 relevés de mortalité (en juin et octobre 2010 et en juin et octobre 2011) ont été effectués et ont permis de déterminer le taux de survie par espèce entre le haut et bas de dune lors de l'été 2010 et l'été 2011. Simultanément aux relevés de survie, des relevés du contenu en eau sur les 10 premiers centimètres de sol ont été effectués au sein des blocs.

Pour chaque année, les différences de variables météorologiques (déficit de pression de vapeur journalier (calculé entre 12h et 16h) moyen, déficit de pression de vapeur maximal (D_{max} , Pa), température (T , C°) et humidité relative (HR , %) journalières moyennes, minimales et maximales) ainsi que les contenus en eau du sol (SWC , $m^3_{eau} \cdot m^{-3}_{sol}$) entre le haut et le bas de dune et les mois de l'année ou dates de relevés d'humidité ont été testées grâce à une analyse de variance à deux facteurs (PROC GLM, SAS version 9.2 SAS Institute, Cary NC, USA). Les différences de survie des étés 2010 et 2011 entre les espèces et le haut et bas de dune ont été testées grâce à un modèle linéaire généralisé avec la fonction de lien binomiale (PROC GENMOD, SAS version 9.2 SAS Institute, Cary NC, USA). A noter que les données ont été préliminairement triées pour éliminer de l'analyse la mortalité des plants due au choc de transplantation (survie au printemps 2010).

CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES

Les changements globaux affectent de multiples variables abiotiques et biotiques de l'habitat des arbres. Pour évaluer l'impact de ces changements et plus particulièrement celui du climat, il est nécessaire de considérer non seulement les tendances générales des variables climatiques (*i.e.* moyenne) mais également leur variabilité à court terme ayant pour conséquence l'occurrence d'événements climatiques extrêmes (Jentsch *et al.* 2007, Lindner *et al.* 2010).

Pour répondre à ces modifications, les espèces d'arbres migrent vers de nouveaux environnements plus favorables ou survivent en s'adaptant à de nouvelles conditions environnementales (Davis and Shaw 2001, Aitken *et al.* 2008). Cependant, de nombreux événements de mortalité d'arbres sont observés et sont souvent induits par des événements de sécheresses sévères. Ce travail avait pour but d'analyser la réponse des arbres forestiers aux changements globaux *via* des approches biogéographiques et écophysiologiques avec pour objectifs principaux : (i) la quantification des vitesses réelles de migration des espèces d'arbres pour évaluer les réponses migratoires des arbres, et (ii) la détermination de l'importance du dysfonctionnement hydraulique dans la mortalité des arbres suite à une sécheresse extrême ainsi que du rôle des stratégies hydrauliques dans la répartition locale des espèces d'arbres.

(i) Nos études biogéographiques montrent des vitesses réelles de migrations altitudinales de la distribution d'espèces d'arbres appartenant à la famille des Fagacées et de colonisation du Chêne vert en limite Nord d'aire de -3 à 18.1 m.an^{-1} et de 21.8 à 56.7 m.an^{-1} respectivement. Les réponses des arbres en termes de migrations latitudinale ou altitudinale, en marge ou située à l'optimum de leur aire de répartition, sont très hétérogènes. Ainsi, ces vitesses réelles de migrations restent faibles (quelques mètres par an sur le plan altitudinal et plusieurs dizaines de mètres par an sur le plan latitudinal) au regard des déplacements du bioclimat des espèces d'arbres (plusieurs centaines voire milliers de mètres par an) (Davis et Shaw 2001, Loarie *et al.* 2009) et reflètent parfois des patrons de migration inattendus sous l'effet du changement climatique (déplacements vers de plus basses altitudes ou latitudes). Par conséquent, peu d'espèces d'arbres sont en équilibre avec leur climat (Walther *et al.* 2005, Zhu *et al.* 2012) tandis que la majorité d'entre elles présentent un décalage temporel important entre leurs réponses et le déplacement de leur bioclimat. Les changements d'aire de répartition des espèces dépendent de multiples facteurs concernant des caractéristiques intrinsèques de l'espèce comme sa capacité de dispersion par exemple, ou du climat régional, du changement d'usage des terres, de la pollution atmosphérique, des interactions biotiques, de la topographie du milieu, etc.... Les études d'observations de migration *in situ* sont nécessaires pour comprendre le rôle de ces différents facteurs, pour tester nos hypothèses concernant l'impact du changement

climatique (Parmesan 2006), pour acquérir des données empiriques et ainsi améliorer par la suite la prédiction des modèles.

Cependant, ces études restent trop rares notamment en limite Sud d'aire de répartition (Hampe et Petit 2005) et pour certaines régions du globe. Et par conséquent certaines espèces n'ont jamais été étudiées. Il convient, donc, d'améliorer les méthodes employées et les outils statistiques utilisés pour évaluer les changements de distribution. Cela permettra une acquisition et une analyse plus pertinente et rapide des changements d'aire de répartition d'un nombre croissant d'espèces. En effet, les méthodes d'évaluation des mouvements de distribution évoluent et se diversifient permettant l'analyse à différentes échelles (locale à continentale) : dendrochronologie, inventaires forestiers, télédétection, etc. La nécessité de bases de données exhaustives et recouvrant des surfaces forestières croissantes n'est plus à démontrer¹. Cependant, les données de probabilités de présence le long d'un gradient environnemental, extraites de ces bases de données, sont encore souvent ajustées grâce à des modèles symétriques. L'asymétrie de la distribution revêt une grande importance : lors de l'évaluation de changements d'aire de répartition sur de courtes périodes de temps, sur des espèces dont l'optimum de présence est localisé près d'un extrême du gradient étudié, pour détecter des événements de colonisation et/ou d'extirpation (premiers signes d'un glissement de distribution). C'est pourquoi, il est primordial à l'avenir, en plus de développer nos techniques d'acquisition de présence/absence sur le terrain, d'améliorer toujours plus les méthodes statistiques permettant d'évaluer les changements de distribution dans leur intégralité (optimum, événements de colonisation et d'extirpation et marges) (cf. Annexe 1).

(ii) En plus de l'acquisition de données empiriques sur le déplacement des arbres, la compréhension des mécanismes induisant la mort chez les plants ainsi que des différentes stratégies hydrauliques des espèces sont nécessaires dans la prédiction d'événements d'extirpation. Chez les Angiospermes, nous avons montré que la résistance à la cavitation forme un bon indicateur de la tolérance et de la survie des arbres à la sécheresse. Le seuil

¹ La volonté de comprendre la relation existant entre la présence d'espèces le long d'un gradient environnemental et les conditions biotiques et abiotiques associées à l'habitat de ces végétaux n'est pas récente. Ainsi, Alexander von Humboldt, père de la phytogéographie, publie son *Essai sur la géographie des plantes* en 1807 dans lequel il décrit le lien entre géographie, climat, sol et végétation (Lomolino *et al.* 2010). Il basa cette étude sur un travail remarquable d'observations lors de voyages exploratoires sur plusieurs monts des Andes. Il fut également l'un des premiers à être convaincu de la nécessité de mettre en place un système global d'observations climatologiques et géomagnétiques (Lomolino *et al.* 2010). Très tôt, il s'est donc avéré indispensable de collecter des données sur les espèces ainsi que sur les conditions environnementales qui leur sont associées pour comprendre les patrons régissant la distribution des espèces. Aujourd'hui, non seulement, ces données sont nécessaires pour l'étude de ces questions fondamentales de biogéographie, mais aussi dans le contexte actuel de changements globaux, elles forment des éléments indispensables quant à l'étude de la réponse de ces espèces face à ces changements.

d'embolie induisant la mort chez les Angiospermes est supérieur à 88% tandis qu'il est égal à 50% chez les Conifères. De plus, les différentes stratégies hydrauliques des Angiospermes jouent un rôle prépondérant, en plus de leur résistance à la cavitation, dans leur survie face à une sécheresse. La survie d'espèces possédant des stratégies hydrauliques variées serait différente selon les caractéristiques des sécheresses (durée, intensité, fréquence). Dans le cadre de la forêt d'Hourtin, nous avons montré que la différence de fonctionnement hydraulique du Chêne vert et du Chêne pédonculé, majoritairement contrôlée par des résistances à la cavitation contrastées, pourrait être à l'origine de la répartition locale de ces deux espèces au sein des dunes.

L'évaluation des seuils d'embolie native de tige menant à la mort des plants est primordiale pour évaluer l'impact d'une sécheresse sur la structure des communautés et doit être intégrée aux modèles de distributions. Cependant, de nombreuses inconnues subsistent chez les Angiospermes comme notamment l'explication du seuil élevé d'embolie induisant la mort du plant par rapport à celui des Conifères. La première hypothèse concerne la capacité des Angiospermes à résorber l'embolie native. Cependant, le mécanisme de résorption de l'embolie est mal connue et plusieurs hypothèses existent (cf. Holbrook and Zwieniecki 1999, Bucci *et al.* 2003). Des observations de nanotomographie *in planta* permettraient la vérification de l'existence de ce phénomène et une meilleure compréhension des mécanismes sous tension de résorption de l'embolie (Brodersen *et al.* 2010, Pittermann *et al.* 2012). La seconde hypothèse, évoquée dans ce travail, mais qui mériterait plus d'attention lors d'expérimentations futures chez les Angiospermes concerne l'ajustement morphologique des plantes. En effet, certains arbres Angiospermes sont capables de survivre à des taux d'embolie native proche de 100% grâce à l'ajustement de leur biomasse foliaire, à leur capacité de rejeter de souche et présentent ainsi diverses stratégies hydrauliques face à la sécheresse : l'évitement, la régulation ou la résistance. L'avantage de ces différentes stratégies en fonction des caractéristiques de la sécheresse sont peu connues. Par exemple, l'impact des sécheresses chroniques, impliquant plusieurs cycles successifs de stress hydrique et de ré-irrigation, fréquent dans la nature, sur la réponse des plantes est peu étudié (Xu *et al.* 2010). Or, il est raisonnable de penser que les espèces ajustant rapidement leurs biomasses foliaires lors d'un déficit hydrique souffrent des sécheresses modérées chroniques. C'est également le cas pour les espèces pouvant résorber l'embolie : des phénomènes appelés « cavitation fatigue » rendraient le xylème plus vulnérable à la cavitation lors de cycle sécheresse-précipitations successifs. Au contraire, dans ces conditions de stress hydrique modéré, les espèces très résistantes à la cavitation ne souffriraient pas ou peu de ces cycles successifs. Les caractéristiques des sécheresses étant très différentes d'un biome à un autre, un réseau d'expérimentations standardisées

entre différents pays est nécessaire pour tester nos différentes hypothèses sur l'impact du changement climatique à travers de nombreux écosystèmes (Engelbrecht 2012).

BIBLIOGRAPHIE

A

- Adams H, Guardiola-Claramonte M, Barron-Gafford G, Villegas J, Breshears D, Zou C, Troch P and Huxman T (2009) Temperature sensitivity of drought-induced tree mortality portends increased regional die-off under global-change-type drought. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. **106**:7063-7066.
- Aitken SN, Yeaman S, Holliday JA, Wang TL and Curtis-McLane S (2008) Adaptation, migration or extirpation: climate change outcomes for tree populations. *Evolutionary Applications*. **1**:95-111.
- Alia R, Garcia del Barrio JM, Iglesias S, Mancha JA, De Miguel J, Nicolas JL, Pérez F et Sanchez de Ron D (2009) *Regiones de procedencia de especies forestal en España*. Ministerio de medio ambiente y medio rural y marino. Madrid.
- Allen C (2009) Climate-induced forest dieback: an escalating global phenomenon? *Unasylva (English ed.)*. **60**:43-49.
- Allen CD and Breshears DD (1998) Drought-induced shift of a forest-woodland ecotone: Rapid landscape response to climate variation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. **95**:14839-14842.
- Allen CD, Macalady AK, Chenchouni H, Bachelet D, McDowell N, Vennetier M, Kitzberger T, Rigling A, Breshears DD, Hogg E, Gonzalez P, Fensham R, Zhang Z, Castro J, Demidova N, Lim JH, Allard G, Running SW, Semerci A and Cobb N (2010) A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management*. **259**:660-684.
- Anderegg WR, Berry JA, Smith DD, Sperry JS, Anderegg LD and Field CB (2012) The roles of hydraulic and carbon stress in a widespread climate-induced forest die-off. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. **109**:233-237.
- Angert AL, Crozier LG, Rissler LJ, Gilman SE, Tewksbury JJ and Chunco AJ (2011) Do species' traits predict recent shifts at expanding range edges? *Ecology Letters*. **14**:677-689.

B

- Badeau V, Dupouey JL, Cluzeau C, Drapier J and Le Bas C (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. 49 pp.
- Bakkenes M, Alkemade JRM, Ihle F, Leemans R and Latour JB (2002) Assessing effects of forecasted climate change on the diversity and distribution of European higher plants for 2050. *Global Change Biology*. **8**:390-407.
- Batllori E and Gutiérrez E (2008) Regional tree line dynamics in response to global change in the Pyrenees. *Journal of Ecology*. **96**:1275-1288.
- Beckage B, Osborne B, Gavin DG, Pucko C, Siccama T and Perkins T (2008) A rapid upward shift of a forest ecotone during 40 years of warming in the Green Mountains of Vermont. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. **105**:4197-4202.
- Benito Garzon M, Sanchez de Dios R and Sainz Ollero H (2008) Effects of climate change on the distribution of Iberian tree species. *Applied Vegetation Science*. **11**:169-178.
- Bertrand R, Lenoir J, Piedallu C, Riofrio-Dillon G, de Ruffray P, Vidal C, Pierrat JC and Gegout JC (2011) Changes in plant community composition lag behind climate warming in lowland forests. *Nature*. **479**:517-520.
- Bertrand R, Perez V and Gegout JC (2012) Disregarding the edaphic dimension in species distribution models leads to the omission of crucial spatial information under climate change: the case of *Quercus pubescens* in France. *Global Change Biology*. **18**:2648-2660.
- Bhaskar R and Ackerly D (2006) Ecological relevance of minimum seasonal water potentials. *Physiologia Plantarum*. **127**:353-359.
- Bigler C, Bräker OU, Bugmann H, Dobbertin M and Rigling A (2006) Drought as an inciting mortality factor in scots pine stands of the Valais, Switzerland. *Ecosystems*. **9**:330-343.
- Bigler C, Gavin DG, Gunning C and Veblen TT (2007) Drought induces lagged tree mortality in a subalpine forest in the Rocky Mountains. *Oikos*. **116**:1983-1994.
- Bigler C and Veblen TT (2009) Increased early growth rates decrease longevity of conifers in subalpine forests. *Oikos*. **118**:1130-1138.
- Birks HJB (1989) Holocene Isochrone Maps and Patterns of Tree-Spreading in the British-Isles. *Journal of Biogeography*. **16**:503-540.
- Black BA, Colbert JJ and Pederson N (2008) Relationships between radial growth rates and lifespan within North American tree species. *Ecoscience*. **15**:349-357.
- Blackman CJ, Brodribb TJ and Jordan GJ (2009) Leaf hydraulics and drought stress: response, recovery and survivorship in four woody temperate plant species. *Plant Cell and Environment*. **32**:1584-1595.

- Bonan GB (2008) Forests and climate change: Forcings, feedbacks, and the climate benefits of forests. *Science*. **320**:1444-1449.
- Botkin DB (1993) *Forest dynamics: an ecological model*. Oxford University press, New York. 309 pp.
- Box EO, Crumpacker DW and Hardin ED (1999) Predicted effects climatic change on distribution of ecologically important native tree and shrub species in Florida. *Climatic Change*. **41**:213-248.
- Breda N, Huc R, Granier A and 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.
- Breshears DD, Cobb NS, Rich PM, Price KP, Allen CD, Balice RG, Romme WH, Kastens JH, Floyd ML, Belnap J, Anderson JJ, Myers OB and Meyer CW (2005) Regional vegetation die-off in response to global-change-type drought. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. **102**:15144-15148.
- Breshears DD, Myers OB, Meyer CW, Barnes FJ, Zou CB, Allen CD, McDowell NG and Pockman WT (2009) Tree die-off in response to global change-type drought: mortality insights from a decade of plant water potential measurements. *Frontiers in Ecology and the Environment*. **7**:185-189.
- Brewer S, Cheddadi R, de Beaulieu JL and Reille M (2002) The spread of deciduous *Quercus* throughout Europe since the last glacial period. *Forest Ecology and Management*. **156**:27-48.
- Brodribb T and Cochard H (2009) Hydraulic failure defines the recovery and point of death in water-stressed conifers. *Plant Physiology*. **149**:575-584.
- Brodribb T and Feild T (2010) Leaf hydraulic evolution led a surge in leaf photosynthetic capacity during early angiosperm diversification. *Ecology Letters*. **13**:175-183.
- Brown JH, Stevens GC and Kaufman DM (1996) The geographic range: size, shape, boundaries, and internal structure. *Annual Review of Ecology and Systematics*. **27**:597-623.
- Bucci SJ, Scholz FG, Goldstein G, Meinzer FC and Sternberg LDL (2003) Dynamic changes in hydraulic conductivity in petioles of two savanna tree species: factors and mechanisms contributing to the refilling of embolized vessels. *Plant Cell and Environment*. **26**:1633-1645.
- Buffault P (1942) *Histoire des dunes maritimes de la Gascogne*. 446 pp.
- Burke EJ, Brown SJ and Christidis N (2006) Modeling the recent evolution of global drought and projections for the twenty-first century with the hadley centre climate model. *Journal of Hydrometeorology*. **7**:1113-1125.

C

- Cailleret M (2011) *Causes fonctionnelles du dépérissement et de la mortalité du sapin pectiné en Provence*. Université Paul-Cezanne Aix-Marseille III, France. 160 pp.
- Camarero JJ and Gutiérrez E (2004) Pace and pattern of recent treeline dynamics: response of ecotones to climatic variability in the Spanish Pyrenees. *Climatic Change*. **63**:181-200.
- Carnicer J, Coll M, Ninyerola M, Pons X, Sanchez G and Penuelas J (2011) Widespread crown condition decline, food web disruption, and amplified tree mortality with increased climate change-type drought. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. **108**:1474-1478.
- Castro J, Zamora R, Hódar JA and Gómez JM (2004) Seedling establishment of a boreal tree species (*Pinus sylvestris*) at its southernmost distribution limit : consequences of being in a marginal Mediterranean habitat. *Journal of Ecology*. **92**:266-277.
- Chebib A, Bédard V, Boé J, Chuine I, Delire C, Dufrene E, François C, Gritti ES, Legay M, Page C, Thuiller W, Viovy N and Leadley P (2012) Climate change impacts on tree ranges: model intercomparison facilitates understanding and quantification of uncertainty. *Ecology Letters*. **15**:533-544.
- Choat B, Jansen S, Brodribb TJ, Cochard H, Delzon S, Bhaskar R, Bucci S, Feild TS, Gleason SM, Jacobsen AL, Lens F, Maherali H, Martinez-Vilalta J, Mayr S, Mencuccini M, Mitchell PJ, Nardini A, Pittermann J, Pratt RB, Sperry JS, Westoby M, Wright JI and Zanne A (2012) Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature*. **491**:752-756.
- Chuine I, Thuiller W et Morin X (2004) Impacts of climate change on populations and species distributions. *Proceedings of the twentieth-ninth meeting of the Canadian tree improvement association Part 2 Symposium Climate change and forest genetics*. O'Neil GA et Simpson JD, Kelowna, British Columbia, July 26 2004
- Ciais P, Reichstein M, Viovy N, Granier A, Ogee J, Allard V, Aubinet M, Buchmann N, Bernhofer C, Carrara A, Chevallier F, De Noblet N, Friend AD, Friedlingstein P, Grunwald T, Heinesch B, Keronen P, Knohl A, Krinner G, Loustau D, Manca G, Matteucci G, Miglietta F, Ourcival JM, Papale D, Pilegaard K, Rambal S, Seufert G, Soussana JF, Sanz MJ, Schulze ED, Vesala T and Valentini R (2005) Europe-wide reduction in primary productivity caused by the heat and drought in 2003. *Nature*. **437**:529-533.
- Clark JS, Fastie C, Hurtt G, Jackson ST, Johnson C, King GA, Lewis M, Lynch J, Pacala S, Prentice C, Schupp EW, Webb T and Wyckoff P (1998) Reid's paradox of rapid plant migration - Dispersal theory and interpretation of paleoecological records. *Bioscience*. **48**:13-24.

-
- Clark JS, Beckage B, Camill P, Cleveland B, HilleRisLambers J, Lichter J, McLachlan J, Mohan J and Wyckoff P (1999) Interpreting recruitment limitation in forests. *American Journal of Botany*. **86**:1-16.
- Clark JS, Lewis M and Horvath L (2001) Invasion by extremes: Population spread with variation in dispersal and reproduction. *American Naturalist*. **157**:537-554.
- Cochard H, Cruiziat P and Tyree MT (1992) Use of Positive Pressures to Establish Vulnerability Curves - Further Support for the Air-Seeding Hypothesis and Implications for Pressure-Volume Analysis. *Plant Physiology*. **100**:205-209.
- Cochard H and Granier A (1999) Water relations of forest trees. *Revue Forestiere Francaise*. **51**:121-134.
- Cochard H, Lemoine D, Ameglio T and Granier A (2001) Mechanisms of xylem recovery from winter embolism in *Fagus sylvatica*. *Tree physiology*. **21**:27-33.
- Cochard H, Froux F, Mayr FFS and Coutand C (2004) Xylem wall collapse in water-stressed pine needles. *Plant Physiology*. **134**:401-408.
- Cochard H (2006) Cavitation in trees. *Comptes Rendus Physique*. **7**:1018-1026.
- Cochard H, Hoelttae T, Herbette S, Delzon S and Mencuccini M (2009) New Insights into the Mechanisms of Water-Stress-Induced Cavitation in Conifers. *Plant Physiology*. **151**:949-954.
- Coudun C, Gegout JC, Piedallu C and Rameau JC (2006) Soil nutritional factors improve models of plant species distribution: an illustration with *Acer campestre* (L.) in France. *Journal of Biogeography*. **33**:1750-1763.
- Crawford RMM (2008) *Plants at the margins, Ecological limits and climate change*. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom. 478 pp.
- Crimmins SM, Dobrowski SZ, Greenberg JA, Abatzoglou JT and Mynsberge AR (2011) Changes in Climatic Water Balance Drive Downhill Shifts in Plant Species' Optimum Elevations. *Science*. **331**:324-327.
- Crombie DS, Hipkins MF and Milburn JA (1985) Gas Penetration of Pit Membranes in the Xylem of *Rhododendron* As the Cause of Acoustically Detectable Sap Cavitation. *Australian Journal of Plant Physiology*. **12**:445-453.
- Cruiziat P, Cochard H and Améglio T (2003) L'embolie des arbres. *Pour la Science*. **305**:50-56.
- Cui M and Smith WK (1991) Photosynthesis, Water Relations and Mortality in *Abies-Lasiocarpa* Seedlings During Natural Establishment. *Tree physiology*. **8**:37-46.

D

- Danby RK and Hik DS (2007) Variability, contingency and rapid change in recent subarctic alpine tree line dynamics. *Journal of Ecology*. **95**:352-363.
- Davis MA, Wragg KJ, Reich PB, Tjoelker MG, Schaeffer T and Muermann C (1999) Survival, growth, and photosynthesis of tree seedlings competing with herbaceous vegetation along a water-light-nitrogen gradient. *Plant Ecology*. **145**:341-350.
- Davis MB (1989) Lags in Vegetation Response to Greenhouse Warming. *Climatic Change*. **15**:75-82.
- Davis MB and Shaw RG (2001) Range shifts and adaptive responses to Quaternary climate change. *Science*. **292**:673-679.
- Davis SD, Ewers FW, Sperry JS, Portwood KA, Crocker MC and Adams GC (2002) Shoot dieback during prolonged drought in *Ceanothus* (Rhamnaceae) chaparral of California: A possible case of hydraulic failure. *American Journal of Botany*. **89**:820-828.
- Delzon S, Douthe C, Sala A and Cochard H (2010) Mechanism of water-stress induced cavitation in conifers: bordered pit structure and function support the hypothesis of seal capillary-seeding. *Plant Cell and Environment*. **33**:2101-2111.
- Des Abbayes H (1954) Le chêne vert (*Quercus ilex* L.) et son cortège floristique méditerranéen sur le littoral sud-ouest du massif armoricain. *Plant Ecology*. **5-6**:1-5.
- Devi N, Hagedorn F, Moiseev P, Bugmann H, Shiyatov S, Mazepa V and Rigling A (2008) Expanding forests and changing growth forms of Siberian larch at the Polar Urals treeline during the 20th century. *Global Change Biology*. **14**:1581-1591.
- Diot MF and Tastet JP (1995) Paléo-environnements holocènes et limites chronoclimatiques enregistrées dans un marais estuarien de la Gironde (France). *Quaternaire*. **6**:63-75.
- Dufrene E, Davi H, Francois C, le Maire G, Le Dantec V and Granier A (2005) Modelling carbon and water cycles in a beech forest Part I: Model description and uncertainty analysis on modelled NEE. *Ecological Modelling*. **185**:407-436.

E

- Eilmann B and Rigling A (2012) Tree-growth analyses to estimate tree species' drought tolerance. *Tree physiology*. **32**:178-187.

Engelbrecht BMJ (2012) Forests on the brink. *Nature*. **491**:675-677.

Engelbrecht BM, Comita LS, Condit R, Kursar TA, Tyree MT, Turner BL and Hubbell SP (2007) Drought sensitivity shapes species distribution patterns in tropical forests. *Nature*. **447**:80-U2.

Espelta JM, Habrouk A and Retana J (2006) Response to natural and simulated browsing of two Mediterranean oaks with contrasting leaf habit after a wildfire. *Annals of Forest Science*. **63**:441-447.

F

Favennec J (1999) Aménagement des forêts littorales : cas des forêts dunaires du littoral atlantique français. *Revue Forestiere Francaise*. Numéro spéciale 1999:217-229.

Feeley KJ, Silman MR, Bush MB, Farfan W, Cabrera KG, Malhi Y, Meir P, Revilla NS, Quisiyupanqui MNR and Saatchi S (2011) Upslope migration of Andean trees. *Journal of Biogeography*. **38** :783-791.

Franks PJ, Drake PL and Froend RH (2007) Anisohydric but isohydrodynamic: seasonally constant plant water potential gradient explained by a stomatal control mechanism incorporating variable plant hydraulic conductance. *Plant Cell and Environment*. **30**:19-30.

G

Galharret P (1988) *Le lac de Parentis-Biscarrosse : étude hydrogéologique détaillée du régime du lac et de son bassin versant*. Université de Bordeaux 3. 279 pp.

Galiano L, Martinez-Vilalta J and Lloret F (2010) Drought-Induced Multifactor Decline of Scots Pine in the Pyrenees and Potential Vegetation Change by the Expansion of Co-occurring Oak Species. *Ecosystems*. **13**:978-991.

Galiano L, Martinez-Vilalta J and Lloret F (2011) Carbon reserves and canopy defoliation determine the recovery of Scots pine 4 yr after a drought episode. *New Phytologist*. **190**:750-759.

Garcia D, Zamora R, Hodar JA and Gomez JM (1999) Age structure of *Juniperus communis* L. in the Iberian peninsula: Conservation of remnant populations in Mediterranean mountains. *Biological Conservation*. **87**:215-220.

- Gaston KJ (2003) *The structure and dynamics of geographic ranges*. Oxford Series in Ecology and Evolution, New-York, USA. 266 pp.
- Gaston KJ (2009) Geographic range limits: achieving synthesis. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*. **276**:1395-1406.
- Gehrig-Fasel J, Guisan A and Zimmermann NE (2007) Tree line shifts in the Swiss Alps: Climate change or land abandonment? *Journal of Vegetation Science*. **18**:571-582.
- GEREA (1985) *Intérêt écologique et fragilité des zones humides des Landes de Gascogne*. Ministère de l'Environnement, Ministère de l'Agriculture, Conseil Régional d'Aquitaine., 96 pp.
- Ghalambor C, McKay J, Carroll S and Reznick D (2007) Adaptive versus non-adaptive phenotypic plasticity and the potential for contemporary adaptation in new environments. *Functional Ecology*. **21**:394-407.
- GIEC (2007) *Bilan 2007 des changements climatiques. Contribution des groupes de travail I, II et III au quatrième Rapport d'évaluation du Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat*. GIEC, Genève, Suisse. 103 pp.
- Gitlin AR, Sthultz CM, Bowker MA, Stumpf S, Paxton KL, Kennedy K, Munoz A, Bailey JK and Whitham TG (2006) Mortality gradients within and among dominant plant populations as barometers of ecosystem change during extreme drought. *Conservation Biology*. **20**:1477-1486.
- Giuggiola A, Kuster T and Saha S (2010) Drought-induced mortality of Scots pines at the southern limits of its distribution in Europe: causes and consequences. *Forest-Biogeosciences and Forestry*. **3**:95-97.
- Grinnell J (1917) Field tests of theories concerning distributional control. *The American Naturalist*. **51**:115-128.
- Guisan A and Thuiller W (2005) Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*. **8**:993-1009.
- Gutschick VP and BassiriRad H (2003) Extreme events as shaping physiology, ecology, and evolution of plants: toward a unified definition and evaluation of their consequences. *New Phytologist*. **160**:21-42.

H

- Hacke UG and Sperry JS (2001) Functional and ecological xylem anatomy. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics*. **4**:97-115.

-
- Hampe A and Arroyo J (2002) Recruitment and regeneration in populations of an endangered South Iberian Tertiary relict tree. *Biological Conservation*. **107**:263-271.
- Hampe A (2004) Bioclimate envelope models: what they detect and what they hide. *Global Ecology and Biogeography*. **13**:469-471.
- Hampe A and Petit RJ (2005) Conserving biodiversity under climate change: the rear edge matters. *Ecology Letters*. **8**:461-467.
- Hampe A (2005) Fecondity limits in *Frangula alnus* (Rhamnaceae) relict populations at the species' southern range margin. *Oecologia*. **134**:377-386.
- Hampe A and Jump AS (2011) Climate relicts: past, present, future. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*. **42**:313-333.
- Hampe A (2011) Plants on the move: The role of seed dispersal and initial population establishment for climate-driven range expansions. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology*. **37**:666-673.
- Hamrick JL (2004) Response of forest trees to global environmental changes. *Forest Ecology and Management*. **197**:323-335.
- Hardie DC and Hutchings JA (2010) Evolutionary ecology at the extremes of species' ranges. *Environmental Reviews*. **18**:1-20.
- Harsch MA, Hulme PE, McGlone MS and Duncan RP (2009) Are treelines advancing? A global meta-analysis of treeline response to climate warming. *Ecology Letters*. **12**:1040-1049.
- Hewitt G (2000) The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature*. **405**:907-913.
- Higgins SI, Clark JS, Nathan R, Hovestadt T, Schurr F, Fragoso JMV, Aguiar MR, Ribbens E and Lavelle S (2003) Forecasting plant migration rates: managing uncertainty for risk assessment. *Journal of Ecology*. **91**:341-347.
- Hoffmann WA, Marchin RM, Abit P and Lau OL (2011) Hydraulic failure and tree dieback are associated with high wood density in a temperate forest under extreme drought. *Global Change Biology*. **17**:2731-2742.
- Hogg E, Brandt J and Michaellian M (2008) Impacts of a regional drought on the productivity, dieback, and biomass of western Canadian aspen forests. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne de Recherche Forestiere*. **38**:1373-1384.
- Holbrook NM and Zwieniecki MA (1999) Embolism repair and xylem tension: Do we need a miracle? *Plant Physiology*. **120**:7-10.
- Holtmeier F-K and Broll G (2007) Treeline advance - driving processes and adverse factors. *Landscape Online*. **1**:1-33.

Hughes L (2000) Biological consequences of global warming: is the signal already apparent? *Trends in Ecology and Evolution*. **15**:56-61.

Hutchinson AH (1918) Limiting factors in relation to specific ranges of tolerance of forest trees. *Botanical Gazette*. **96**:465-493.

I

Ibanez I, Clark JS and Dietze MC (2009) Estimating colonization potential of migrant tree species. *Global Change Biology*. **15**:1173-1188.

IPCC (2001) *Climate change 2001 : the scientific basis*. Cambridge Univerversity Press, Cambridge, Royaume Uni, et New-York, USA. 881 pp.

Iversen J (1944) *Viscum, Hedera and Ilex* as climate indicators. *Geologiska foreningens forhandlingar Stockholm*. **66**:463-483.

Iverson LR and Prasad AM (2001) Potential change in tree species richness and forest community types following climate change. *Ecosystems*. **4**:186-199.

Iverson LR, Prasad AM and Matthews S (2008) Modeling potential climate change impacts on the trees of the northeastern United States. *Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change*. **13**:487-516.

J

Jactel H, Petit J, Desprez-Loustau ML, Delzon S, Piou D, Battisti A and Koricheva J (2012) Drought effects on damage by forest insects and pathogens: a meta-analysis. *Global Change Biology*. **18**:267-276.

Jentsch A, Kreyling J and Beierkuhnlein C (2007) A new generation of climate-change experiments: events, not trends. *Frontiers in Ecology and the Environment*. **5**:365-374.

Johnson DM, McCulloh KA, Woodruff DR and Meinzer FC (2012) Hydraulic safety margins and embolism reversal in stems and leaves: Why are conifers and angiosperms so different? *Plant science : an international journal of experimental plant biology*. **195**:48-53.

Jolly C and Visset L (2005) Nouveaux éléments d'anthropisation sur le littoral vendéen dès la fin du Mésolithique. *Comptes Rendus Palevol*. **4**:285-293.

-
- Jump A, Matyas C and Penuelas J (2009) The altitude-for-latitude disparity in the range retractions of woody species. *Trends in Ecology & Evolution*. **24**:694-701.
- Jump AS and Penuelas J (2005) Running to stand still: adaptation and the response of plants to rapid climate change. *Ecology Letters*. **8**:1010-1020.
- Jump AS, Hunt JM and Penuelas J (2006) Rapid climate change-related growth decline at the southern range edge of *Fagus sylvatica*. *Global Change Biology*. **12** :2163-2174.
- Jump AS, Huang TJ and Chou CH (2011) Rapid altitudinal migration of mountain plants in Taiwan and its implications for high altitude biodiversity. *Ecography*. **35**:204-210.

K

- Kaplan JO and New M (2006) Arctic climate change with a 2°C global warming : Timing, climate patterns and vegetation change. *Climatic Change*. **79**:213-241.
- Kapralov DS, Shiyatov SG, Moiseev PA and Fomin VV (2006) Changes in the composition, structure, and altitudinal distribution of low forests at the upper limit of their growth in the northern Ural mountains. *Russian Journal of Ecology*. **37**:367-372.
- Keane RE, Austin M, Field C, Huth A, Lexer MJ, Peters D, Solomon A and Wyckoff P (2001) Tree mortality in gap models: Application to climate change. *Climatic Change*. **51**:509-540.
- Kelly AE and Goulden ML (2008) Rapid shifts in plant distribution with recent climate change. *PNAS*. **105** :11823-11826.
- Klasner FL and Fagre DB (2002) A half century of change in alpine treeline patterns at Glacier Nationan Park, Montana, U.S.A. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*. **34**:49-56.
- Korner C (2003) Carbon limitation in trees. *Journal of Ecology*. **91**:4-17.
- Kot M, Lewis MA and vandenDriessche P (1996) Dispersal data and the spread of invading organisms. *Ecology*. **77**:2027-2042.
- Kremer A, Ronce O, Robledo-Arnuncio JJ, Guillaume F, Bohrer G, Nathan R, Bridle JR, Gomulkiewicz R, Klein EK, Ritland K, Kuparinen A, Gerber S and Schueler S (2012) Long-distance gene flow and adaptation of forest trees to rapid climate change. *Ecology Letters*. **15**:378-392.
- Kullman L (2002) Rapid recent range-margin rise of tree and shrub species in the Swedish Scandes. *Journal of Ecology*. **90**:68-77.

Kursar TA, Engelbrecht BM, Burke A, Tyree MT, El Omari B and Giraldo JP (2009) Tolerance to low leaf water status of tropical tree seedlings is related to drought performance and distribution. *Functional Ecology*. **23**:93-102.

L

Lambers H, Chapin FS et Pons TL (2000) *Plant physiological ecology*. Springer, New-York, USA. 640 pp.

Lamy JB (2008) *Ecophysiologie d'un peuplement de Quercus ilex, L. et Quercus robur, L. en limite de leurs aires de répartition dans un contexte de changement global récent*. Université Bordeaux 1, France. 33 pp.

Lamy JB, Bouffier L, Burlett R, Plomion C, Cochard H and Delzon S (2011) Uniform Selection as a Primary Force Reducing Population Genetic Differentiation of Cavitation Resistance across a Species Range. *PloS one*. **6**: e23476

Larcher W (1980) *Physiological Plant Ecology*. 2nd Edition Springer-Verlag, Berlin. 513 pp.

Larousserie D (2012) Les deux tiers des arbres dans le monde sont menacés de dépérissement. *Le Monde*.

Lassiter RR, Box EO, Johnston JM, Bergengren J and Suarez LA (2000) Vulnerability of ecosystems of the Mid-Atlantic region, USA, to climate change. *Environmental Toxicology and Chemistry*. **19**:1153-1160.

Leck MA and Outred HA (2008) Seedling natural history. 17-56.

LeCorre V, Machon N, Petit RJ and Kremer A (1997) Colonization with long-distance seed dispersal and genetic structure of maternally inherited genes in forest trees: a simulation study. *Genetical Research*. **69**:117-125.

Lenoir J, Gégout JC, Marquet PA, Ruffray Pd and Brisse H (2008) A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century. *Science*. **320**:1768-1771.

Lenoir J, Gégout JC, Pierrat JC, Bontemps JD and Dhote JF (2009) Differences between tree species seedling and adult altitudinal distribution in mountain forests during the recent warm period (1986-2006). *Ecography*. **32**:765-777.

Lenoir J, Gégout JC, Guisan A, Vittoz P, Wohlgemuth T, Zimmermann NE, Dullinger S, Pauli H, Willner W and Svenning J-C (2010) Going against the flow: potential mechanisms for unexpected downslope range shifts in a warming climate. *Ecography*. **33**:295-303.

Leonelli G, Pelfini M, di Cella UM and Garavaglia V (2011) Climate Warming and the Recent Treeline Shift in the European Alps: The Role of Geomorphological Factors in High-Altitude Sites. *Ambio*. **40**:264-273.

- Lescop-Sinclair K and Payette S (1995) Advance of the Arctic treeline along the eastern coast of Hudson Bay. *Journal of Ecology* . **83**:929-936.
- Limousin JM, Rambal S, Ourcival JM, Rocheteau A, Joffre R and Rodriguez-Cortina R (2009) Long-term transpiration change with rainfall decline in a Mediterranean *Quercus ilex* forest. *Global Change Biology*. **15**:2163-2175.
- Lindner M, Maroschek M, Netherer S, Kremer A, Barbati A, Garcia-Gonzalo J, Seidl R, Delzon S, Corona P, Kolstrom M, Lexer MJ and Marchetti M (2010) Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems. *Forest Ecology and Management*. **259**:698-709.
- Lloyd AH and Fastie CL (2003) Recent changes in treeline forest distribution and structure in interior Alaska. *Ecoscience*. **10**:176-185.
- Loarie SR, Duffy PB, Hamilton H, Asner GP, Field CB and Ackerly DD (2009) The velocity of climate change. *Nature*. **462**:1052-U111.
- Lomolino MV, Riddle BR, Whittaker RJ et Brown JH (2010) *Biogeography, Fourth Edition*. Sinauer Associates, Inc, 560 pp.
- Lopez de Heredia U, Carrion JS, Jimenez P, Collada C and Gil L (2007) Molecular and palaeoecological evidence for multiple glacial refugia for evergreen oaks on the Iberian Peninsula. *Journal of Biogeography*. **34**:1505-1517.
- Lu Y, Equiza MA, Deng X and Tyree MT (2010) Recovery of *Populus tremuloides* seedlings following severe drought causing total leaf mortality and extreme stem embolism. *Physiologia Plantarum*. **140**:246-257.

M

- MacArthur RH (1972) *Geographical ecology: patterns in the distribution of species*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey. 269 pp.
- Macias M, Andreu L, Bosch O, Camarero JJ and Gutierrez E (2006) Increasing aridity is enhancing silver fir (*Abies alba* Mill.) water stress in its south-western distribution limit. *Climatic Change*. **79**:289-313.
- Maggini R, Lehmann A, Kery M, Schmid H, Beniston M, Jenni L and Zbinden N (2011) Are Swiss birds tracking climate change? Detecting elevational shifts using response curve shapes. *Ecological Modelling*. **222**:21-32.
- Magri D, Vendramin GG, Comps B, Dupanloup I, Geburek T, Gomory D, Latalowa M, Litt T, Paule L, Roure JM, Tantau I, van der Knaap WO, Petit RJ and de Beaulieu JL (2006)

- A new scenario for the Quaternary history of European beech populations: palaeobotanical evidence and genetic consequences. *New Phytologist*. **171**:199-221.
- Maherali H, Pockman WT and Jackson RB (2004) Adaptive variation in the vulnerability of woody plants to xylem cavitation. *Ecology*. **85**:2184-2199.
- Malcolm JR, Markham A, Neilson RP and Garaci M (2002) Estimated migration rates under scenarios of global climate change. *Journal of Biogeography*. **29**:835-849.
- Manion PD (1981) *Tree disease concepts*. Englewood Cliffs, NJ. 399 pp.
- McCulloh KA, Johnson DM, Meinzer FC, Voelker SL, Lachenbruch B and Domec JC (2012) Hydraulic architecture of two species differing in wood density: opposing strategies in co-occurring tropical pioneer trees. *Plant Cell and Environment*. **35**:116-125.
- McDowell N, Pockman WT, Allen CD, Breshears DD, Cobb N, Kolb T, Plaut J, Sperry J, West A, Williams DG and Yezzer EA (2008) Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytologist*. **178**:719-739.
- McDowell NG (2011) Mechanisms Linking Drought, Hydraulics, Carbon Metabolism, and Vegetation Mortality. *Plant Physiology*. **155**:1051-1059.
- McLachlan JS, Clark JS and Manos PS (2005) Molecular indicators of tree migration capacity under rapid climate change. *Ecology*. **86**:2088-2098.
- Meehl GA and Tebaldi C (2004) More intense, more frequent, and longer lasting heat waves in the 21st century. *Science*. **305**:994-997.
- Meinzer FC (2003) Functional convergence in plant responses to the environment. *Oecologia*. **134**:1-11.
- Merriam CH (1894) Laws of temperature control of the geographic distribution of terrestrial animals and plants. *National geographic*. **6**:229-238.
- Meshinev T, Apostolova I and Koleva E (2000) Influence of warming on timberline rising : a case study on *Pinus peuce* Griseb. in Bulgaria. *Phytocoenologia*. **30**:431-438.
- Michaelian M, Hogg EH, Hall RJ and Arsenault E (2011) Massive mortality of aspen following severe drought along the southern edge of the Canadian boreal forest. *Global Change Biology*. **17**:2084-2094.
- Michaud H, Toumi L, Lumaret R, Li TX, Romane F and Digiusto F (1995) Effect of Geographical Discontinuity on Genetic-Variation in *Quercus-Ilex* L. (Holm Oak) - Evidence from Enzyme Polymorphism. *Heredity*. **74**:590-606.
- Morin X, Viner D and Chuine I (2008) Tree species range shifts at a continental scale : new predictive insights from a process-based model. *Journal of Ecology*. **96**:784-794.

-
- Morin X, Augspurger C and Chuine I (2007) Process-based modeling of species' distributions: What limits temperate tree species' range boundaries? *Ecology*. **88**:2280-2291.
- Mueller RC, Scudder CM, Porter ME, Trotter RT, Gehring CA and Whitham TG (2005) Differential tree mortality in response to severe drought: evidence for long-term vegetation shifts. *Journal of Ecology*. **93**:1085-1093.
- Murphy HT, VanDerWal J and Lovett-Doust J (2010) Signatures of range expansion and erosion in eastern North American trees. *Ecology Letters*. **13**:1233-1244.

N

- Nathan R (2006) Long-distance dispersal of plants. *Science*. **322**:375-375.
- Nathan R, Horvitz N, He Y, Kuparinen A, Schurr F and Katul GG (2011) Spread of North American wind-dispersed trees in future environments. *Ecology Letters*. **14**:211-219.
- Negussie A, Aerts R, Gebrehiwot K and Muys B (2008) Seedling mortality causes recruitment limitation of *Boswellia papyrifera* in northern Ethiopia. *Journal of Arid Environments*. **72**:378-383.
- Neilson RP, Pitelka LF, Solomon AM, Nathan R, Midgley GF, Fragoso JMV, Lischke H and Thompson K (2005) Forecasting regional to global plant migration in response to climate change. *Bioscience*. **55**:749-759.
- Nogues-Bravo D and Rahbek C (2011) Communities Under Climate Change. *Science*. **334**:1070-1071.
- Nogués-Bravo D, Araùjo MB, Errea MP and Martinez-Rica JP (2007) Exposure of global mountain systems to climate warming during the 21st Century. *Global Environmental Change*. **17**:420-428.
- Nogués-Bravo D, Araùjo MB, Lasanta T and Lopez-Moreno JI (2008) Climate change in Mediterranean mountains during the 21st Century. *Ambio*. **37**:280-285.

O

- Ohlemüller R, Gritti ES, Sykes MT and Thomas CD (2006) Quantifying components of risk for European woody species under climate change. *Global Change Biology*. **12**:1788-1799.

ONF (1883) *Plan d'aménagement des dunes domaniales de Longeville, la Tranche, Jard et Saint-Vincent-sur-Jard.*

ONF (1891) *Plan d'aménagement de la forêt d'Olonne.*

ONF (1969) *Plan d'aménagement de la forêt domaniale d'Hourtin.*

ONF (2010) *Aménagement forestier de la Forêt Domaniale d'Hourtin - période 2011-2030.*

P

Parelle J, Brendel O, Jolivet Y and Dreyer E (2007) Intra- and interspecific diversity in the response to waterlogging of two co-occurring white oak species (*Quercus robur* and *Q. petraea*). *Tree physiology*. **27**:1027-1034.

Parmesan C (2006) Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*. **37**:637-669.

Parolo G and Rossi G (2008) Upward migration of vascular plants following a climate warming trend in the Alps. *Basic and Applied Ecology*. **9**:100-107.

Paskoff R (2003) La conservation des dunes littorales implique-t-elle leur stabilisation ? L'exemple de la côte atlantique. *Nature Sciences Sociétés*. **11**:288-294.

Payette S (2007) Contrasted dynamics of northern Labrador tree lines caused by climate change and migrational lag. *Ecology*. **88**:770-780.

Pearson RG (2006) Climate change and the migration capacity of species. *Trends in Ecology & Evolution*. **21**:111-113.

Penuelas J and Boada M (2003) A global change-induced biome shift in the Montseny mountains (NE Spain). *Global Change Biology*. **9**:131-140.

Penuelas J, Ogaya R, Boada M and Jump AS (2007) Migration, invasion and decline: changes in recruitment and forest structure in a warming-linked shift of European beech forest in Catalonia (NE Spain). *Ecography*. **30**:829-837.

Petit RJ, Brewer S, Bordacs S, Burg K, Cheddadi R, Coart E, Cottrell J, Csaikl UM, van Dam B, Deans JD, Espinel S, Fineschi S, Finkeldey R, Glaz I, Goicoechea PG, Jensen JS, König AO, Lowe AJ, Madsen SF, Matyas G, Munro RC, Popescu F, Slade D, Tabbener H, de Vries SGM, Ziegenhagen B, de Beaulieu JL and Kremer A (2002a) 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.

- Petit RJ, Csaikl UM, Bordacs S, Burg K, Coart E, Cottrell J, van Dam B, Deans JD, Dumolin-Lapègue S, Fineschi S, Finkeldey R, Gillies A, Glaz I, Goicoechea PG, Jansen JS, König AO, Lowe AJ, Madsen SF, Matyas G, Munro RC, Olalde M, Pemonge MH, Popescu F, Slade D, Tabbener H, Turchini D, de Vries SGM, Ziegenhagen B and Kremer A (2002b) Chloroplast DNA variation in European white oaks. Phylogeography and patterns of diversity based on data from over 2600 populations. *Forest Ecology and Management*. **156**:5-26.
- Petit RJ and Hampe A (2006) Some evolutionary consequences of being a tree. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*. **37**:187-214.
- Petit R, Hu F and Dick C (2008) Forests of the past: a window to future changes. *Science (Washington)*. **320**:1450-1452.
- Pigliucci M (2001) *Phenotypic plasticity: beyond nature and nurture*. Baltimore, Maryland, USA. 333 pp.
- Pigott CD and Huntley JP (1981) Factors Controlling the Distribution of *Tilia-Cordata* at the Northern Limits of Its Geographical Range .3. Nature and Causes of Seed Sterility. *New Phytologist*. **87**:817-839.
- Plaut JA, Yepez EA, Hill J, Pangle R, Sperry JS, Pockman WT and McDowell NG (2012) Hydraulic limits precedings mortality in a pinon-juniper woodland under experimental drought. *Plant Cell and Environment*. **35**:1601-1617.
- Pockman WT and Sperry JS (2000) Vulnerability to xylem cavitation and the distribution of Sonoran desert vegetation. *American Journal of Botany*. **87**:1287-1299.
- Purves DW, Zavala MA, Ogle K, Prieto F and Benayas JMR (2007) Environmental heterogeneity, bird-mediated directed dispersal, and oak woodland dynamics in Mediterranean Spain. *Ecological Modelling*. **77**:77-97.

Q

- Quero JL, Sterck FJ, Martinez-Vilalta J and Villar R (2011) Water-use strategies of six co-existing Mediterranean woody species during a summer drought. *Oecologia*. **166**:45-57.

R

- Rameau JC, Mansion D, Dumé G, Timbal J, Lecointe A, Dupont P et Keller R (1989) *Flore forestière française Guide écologique illustré*. Paris, France. 1785 pp.
- Reid C (1899) *The origin of the British Flora*. Cornwell University Library, London. 236 pp.
- Rice KJ, Matzner SL, Byer W and Brown JR (2004) Patterns of tree dieback in Queensland, Australia: the importance of drought stress and the role of resistance to cavitation. *Oecologia*. **139**:190-198.
- Rockstrom J, Steffen W, Noone K, Persson A, Chapin F, Lambin EF, Lenton TM, Scheffer M, Folke C, Schellnhuber HJ, Nykvist B, de Wit CA, Hughes T, van der Leeuw S, Rodhe H, Sorlin S, Snyder PK, Costanza R, Svedin U, Falkenmark M, Karlberg L, Corell RW, Fabry VJ, Hansen J, Walker B, Liverman D, Richardson K, Crutzen P and Foley JA (2009) A safe operating space for humanity. *Nature*. **461**:472-475.
- Rood SB, Patino S, Coombs K and Tyree MT (2000) Branch sacrifice: cavitation-associated drought adaptation of riparian cottonwoods. *Trees-Structure and Function*. **14**:248-257.
- Ruiz-Labourdette D, Nogués-Bravo D, Sainz Ollero H, Schmitz MF and Pineda FD (2012) Forest composition in Mediterranean mountains is projected to shift along the entire elevational gradient under climate change. *Journal of Biogeography*. **39**:162-176.

S

- Saenz-Romero C, Delzon S, Lamy JB, Loya-Rebollar E, Plaza-Aguilar A, Burlett R and Lobit P (in revision) Genetic variation for resistance to cavitation among *Pinus hartwegii* populations. *Acta Physiologiae Plantarum*.
- Sala A (2009) Lack of direct evidence for the carbon-starvation hypothesis to explain drought-induced mortality in trees. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. **106**:E68-E68.
- Sala OE, Chapin FS, Armesto JJ, Berlow E, Bloomfield J, Dirzo R, Huber-Sanwald E, Huenneke LF, Jackson RB, Kinzig A, Leemans R, Lodge DM, Mooney HA, Oesterheld M, LeRoy Poff N, Sykes MT, Walker BH, Walker M and Wall DH (2000) Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*. **287**:1770-1774.
- Salleo S, Lo Gullo MA, Trifilo P and Nardini A (2004) New evidence for a role of vessel-associated cells and phloem in the rapid xylem refilling of cavitated stems of *Laurus nobilis* L. *Plant Cell and Environment*. **27**:1065-1076.

- Sanchez-Salguero R, Navarro-Cerrillo RM, Camarero JJ and Fernandez-Cancio A (2012) Selective drought-induced decline of pine species in southeastern Spain. *Climatic Change*. **113**:767-785.
- Sanchez de Dios R, Benito-Garzon M and Sainz-Ollero H (2009) Present and future extension of the iberian submediterranean territories as determined from the distribution of marcescent oaks. *Plant Ecology*. **204**:189-205.
- Sardin T (2009) *Guide des sylvicultures : forêts littorales atlantiques dunaires*. 175 pp.
- Schar C, Vidale PL, Luthi D, Frei C, Haberli C, Liniger MA and Appenzeller C (2004) The role of increasing temperature variability in European summer heatwaves. *Nature*. **427**:332-336.
- Scott PA, Hansell RIC and Fayle DCF (1987) Establishment of white spruce populations and responses to climatic change at the treeline, Churchill, Manitoba, Canada. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*. **19**:45-51.
- Secrétariat de la Convention sur la diversité biologique (2010) *La biodiversité forestière-Le trésor vivant de la planète*. Montréal. 48 pp.
- Sexton JP, McIntyre PJ, Angert AL and Rice KJ (2009) Evolution and Ecology of Species Range Limits. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*. **40**:415-436.
- Shafer SL, Bartlein PJ and Thompson RS (2001) Potential changes in the distributions of Western North America tree and Shrub taxa under future climate scenarios. *Ecosystems*. **4**:200-215.
- Shankman D, Lafon CW and Keim BD (2012) Western Range Boundaries of Floodplain Trees in the Southeastern United States. *Geographical Review*. **102**:35-52.
- Shiyatov SG, Terent'ev MM and Fomin VV (2005) Spatiotemporal dynamics of forest-tundra communities in the Polar Urals. *Russian Journal of Ecology*. **36**:83-90.
- Shiyatov SG, Terent'ev MM, Fomin VV and Zimmermann NE (2007) Altitudinal and horizontal shifts of the upper boundaries of open and closed forests in the Polar Urals in the 20th Century. *Russian Journal of Ecology*. **38**:223-227.
- SIAEBVELG (2004) *S.A.G.E. Lacs médocains - Etats des lieux - Schéma d'aménagement et de gestion des eaux*. 132 pp.
- Sperry JS, Saliendra NZ, Pockman WT, Cochard H, Cruiziat P, Davis SD, Ewers FW and Tyree MT (1996) New evidence for large negative xylem pressures and their measurement by the pressure chamber method. *Plant Cell and Environment*. **19**:427-436.
- Sperry JS and Hacke UG (2002) Desert shrub water relations with respect to soil characteristics and plant functional type. *Functional Ecology*. **16**:367-378.

- Stephenson NL (1990) Climatic Control of Vegetation Distribution - the Role of the Water-Balance. *American Naturalist*. **135**:649-670.
- Stewart JR and Lister AM (2001) Cryptic northern refugia and the origins of the modern biota. *Trends in Ecology & Evolution*. **16**:608-613.
- Suarez F, Binkley D and Kaye MW (1999) Expansion of forest stands into tundra in the Noatak National Preserve, northwest Alaska. *Ecoscience*. **6**:465-470.
- Sykes MT, Prentice IC and Cramer W (1996) A bioclimatic model for the potential distributions of north European tree species under present and future climates. *Journal of Biogeography*. **23**:203-233.
- Szeicz JM and MacDonald GM (1995) Recent white spruce dynamics at the subarctic alpine treeline of north-western Canada. *Journal of Ecology*. **83**:873-885.

T

- Tardieu F and Simonneau T (1998) Variability among species of stomatal control under fluctuating soil water status and evaporative demand: modelling isohydric and anisohydric behaviours. *Journal of Experimental Botany*. **49**:419-432.
- Tastet JP (1998) Chronologie et cartographie d'un complexe dunaire côtier holocène, l'exemple aquitain du Nord-Médoc (France). *Quaternaire*. **9**:157-167.
- Thuiller W (2003) BIOMOD - optimizing predictions of species distributions and projecting potential future shifts under global change. *Global Change Biology*. **9**:1353-1362.
- Thuiller W, Lavorel S, Araujo MB, Sykes MT and Prentice IC (2005) Climate change threats to plant diversity in Europe. *PNAS*. **102**:8245-8250.
- Thuiller W, Albert CH, Araujo MB, Berry PM, Cabeza M, Guisan A, Hickler T, Midgley GF, Paterson J, Schurr FM, Sykes MT and Zimmermann NE (2008) Predicting global change impacts on plant species' distributions: Future challenges. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. **9**:137-152.
- Timbal J and Savoie JM (1991) Les forêts anciennes des dunes littorales aquitaines. *Revue Forestière Française*. **XLIII**:68-71.
- Travis JMJ (2003) Climate change and habitat destruction: a deadly anthropogenic cocktail. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*. **270**:467-473.
- Tyree MT and Ewers FW (1991) The hydraulic architecture of trees and other woody plants. *New Phytologist*. **119**:349-360.

-
- Tyree MT and Cochard H (1996) Summer and winter embolism in oak: Impact on water relations. *Annales des Sciences Forestieres*. **53**:173-180.
- Tyree MT, Vargas G, Engelbrecht BMJ and Kursar TA (2002) Drought until death do us part: a case study of the desiccation-tolerance of a tropical moist forest seedling-tree, *Licania platypus* (Hemsl.) Fritsch. *Journal of Experimental Botany*. **53**:2239-2247.
- Tyree MT, Engelbrecht BMJ, Vargas G and Kursar TA (2003) Desiccation tolerance of five tropical seedlings in Panama. Relationship to a field assessment of drought performance. *Plant Physiology*. **132**:1439-1447.

U

- Urli M, Delzon S, Eyermann A, Couallier V, Garcia-Valdes R, Zavala MA and Porté AJ (accepted) Inferring shifts in tree species distribution using asymmetric distribution curves: a case study in the Iberian mountains. *Journal of Vegetation Science*.

V

- Vadeboncoeur MA, Hamburg SP, Cogbill CV and Sugimura WY (2012) A comparison of presettlement and modern forest composition along an elevation gradient in central New Hampshire. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne de Recherche Forestiere*. **42**:190-202.
- Valladares F and Niinemets U (2008) Shade Tolerance, a Key Plant Feature of Complex Nature and Consequences. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*. **39**:237-257.
- van Mantgem PJ and Stephenson NL (2007) Apparent climatically induced increase of tree mortality rates in a temperate forest. *Ecology Letters*. **10**:909-916.
- Vilagrosa A, Bellot J, Vallejo VR and Gil-Pelegrin E (2003) Cavitation, stomatal conductance, and leaf dieback in seedlings of two co-occurring Mediterranean shrubs during an intense drought. *Journal of Experimental Botany*. **54**:2015-2024.
- Vitasse Y, Bresson CC, Kremer A, Michalet R and Delzon S (2010) Quantifying phenological plasticity to temperature in two temperate tree species. *Functional Ecology*. **24**:1211-1218.
- Vitousek PM, Mooney HA, Lubchenco J and Melillo JM (1997) Human domination of Earth's ecosystems. *Science*. **277**:494-499.

Vitt P, Havens K, Kramer AT, Sollenberger D and Yates E (2010) Assisted migration of plants: Changes in latitudes, changes in attitudes. *Biological Conservation*. **143**:18-27.

W

Walther GR, Berger S and Sykes M.T. (2005) An ecological 'footprint' of climate change. *Proceedings of the Royal Society B*. **272**:1427-1432.

Wang W, Peng C, Kneeshaw DD, Larocque GR and Luo Z (2012) Drought-induced tree mortality: ecological consequences, causes, and modeling. *Environmental Reviews*. **20**:109-121.

Waring RH (1987) Characteristics of Trees Predisposed to Die. *Bioscience*. **37**:569-574.

Wheeler JK, Sperry JS, Hacke UG and Hoang N (2005) Inter-vessel pitting and cavitation in woody Rosaceae and other vesselled plants: a basis for a safety versus efficiency trade-off in xylem transport. *Plant Cell and Environment*. **28**:800-812.

Williams LE and Araujo FJ (2002) Correlations among predawn leaf, midday leaf, and midday stem water potential and their correlations with other measures of soil and plant water status in *Vitis vinifera*. *Journal of the American Society for Horticultural Science*. **127**:448-454.

Woodall CW, Oswalt CM, Westfall JA, Perry CH, Nelson MD and Finley AO (2009) An indicator of tree migration in forests of the eastern United States. *Forest Ecology and Management*. **257** :1434-1444.

Woodward FI (1987) *Climate and plant distribution*. Cambridge University Press, Cambridge, Royaume Uni. 188 pp.

Wortemann R, Herbette S, Barigah TS, Fumanal B, Alia R, Ducousso A, Gomory D, Roeckel-Drevet P and Cochard H (2011) Genotypic variability and phenotypic plasticity of cavitation resistance in *Fagus sylvatica* L. across Europe. *Tree physiology*. **31**:1175-1182.

X

Xu Z, Zhou G and Shimizu H (2010) Plant responses to drought and rewatering. *Plant signaling & behavior*. **5**:649-654.

Z

Zhu K, Woodall CW and Clark JS (2012) Failure to migrate: lack of tree range expansion in response to climate change. *Global Change Biology*. **18**:1042-1052.

ANNEXES

ANNEXE 1: DEVELOPPEMENTS STATISTIQUES

INTERVALLES DE CONFIANCE POUR UNE FONCTION IMPLICITE DES PARAMÈTRES D'UN MODÈLE : APPLICATION AU CALCUL DE L'ALTITUDE OPTIMALE DE PRÉSENCE D'ESPÈCES VÉGÉTALES DANS UNE CHAÎNE MONTAGNEUSE.

Vincent Couallier¹ & Audrey Eyermann¹ & Annabel J. Porté^{2,3} & Morgane Urli^{2,3}

(1) *Institut Mathématique de Bordeaux UMR CNRS 5251, Université Victor Segalen*

(2) *INRA, UMR 1202 BIOGECO, F-33610 Cestas, France*

(3) *Université de Bordeaux, UMR 1202 BIOGECO, F-33400 Talence, France*

Résumé : En couplant le théorème des fonctions implicites et la "méthode delta", on propose une méthode d'estimation de la variance d'un estimateur d'un paramètre défini implicitement comme le zéro d'une fonction $g(., \theta)$ où θ est estimé par maximum de vraisemblance. L'application concerne la détermination de l'altitude optimale de présence d'espèces végétales le long d'un gradient d'altitude dans une chaîne montagneuse.

Summary : By using a theorem of implicit functions and the Delta Method, we propose a method to estimate the variance of an estimator of an implicitly defined parameter such that the solution of $g(., \theta) = 0$ where θ is estimated by the maximum likelihood method. We apply this to determine the altitude of the optimum of species presence on an altitudinal gradient in mountains.

Mots clés : fonctions implicites, intervalles de confiance, maximum de vraisemblance, delta méthode, optimum d'altitude.

1 Méthodes de calculs d'intervalles de confiance pour des fonctions implicites de paramètres d'un modèle statistique

On considère un modèle statistique paramétrique de paramètre $\theta \in \mathbb{R}^p$ et on se place dans le cadre d'une estimation par maximum de vraisemblance. Dans cette note, on propose une méthode de calcul d'intervalle de confiance pour une quantité $\phi \in \mathbb{R}$ qui est définie implicitement à partir de θ de la façon suivante : soit g une fonction continue à dérivée continue qui permet de définir implicitement $\phi \in \mathbb{R}^q$ par rapport à θ : $g(\phi, \theta) = 0$, en supposant que ϕ est défini de façon unique.

L'estimateur du maximum de vraisemblance du paramètre θ possède de nombreuses propriétés d'optimalité sous des hypothèses standards. A partir de la normalité asymptotique de $\hat{\theta}_n$, l'objectif est d'obtenir la normalité (asymptotique) de $\hat{\phi}_n$ qui est solution

de $g(\hat{\phi}_n, \hat{\theta}_n) = 0$. De ce résultat, on peut déduire une construction d'intervalle de confiance. Cette méthode est comparée à un calcul d'intervalle de confiance par bootstrap non paramétrique.

1.1 Théorème des fonctions implicites et Delta-méthode

La "méthode delta" (voir Billingsley 1986, Serfling, 1980) permet de déduire d'un résultat de normalité (asymptotique le plus souvent) d'un estimateur $\hat{\theta}_n \in \mathbb{R}^p$, une approximation en loi d'une statistique de type $\hat{\phi}_n = f(\hat{\theta}_n)$, où $\hat{\phi}_n \in \mathbb{R}^q$, f est une fonction continuellement différentiable de $\mathbb{R}^p$ dans $\mathbb{R}^q$. Si on connaît le gradient de f , évalué au point $\hat{\theta}_n$, et si on a un résultat du type

$$\Sigma_n^{-1/2}(\hat{\theta}_n - \theta) \rightarrow_d \mathcal{N}(0, Id_p)$$

où Σ_n est la matrice de variance asymptotique de $\hat{\theta}_n$, alors

$$(\nabla f' Var \nabla f)_{|\theta=\hat{\theta}_n}^{-1/2} (\hat{\phi}_n - \phi) \rightarrow_d \mathcal{N}(0, Id_q).$$

Couramment employée pour calculer la variance d'une transformation non linéaire des paramètres à partir de la normalité asymptotique d'un estimateur du maximum de vraisemblance, cette relation nécessite évidemment de connaître ou d'estimer la variance de $\hat{\theta}_n$ mais aussi d'explicitier le gradient de f . Or il existe des modèles où la quantité d'intérêt ϕ est définie implicitement à partir du paramètre θ , par exemple comme la racine d'une équation. L'objectif est donc de proposer, par une utilisation du théorème des fonctions implicites, une représentation du résultat ci-dessus dans le cas où ϕ est défini par $g(\phi, \theta) = 0$ où g est une fonction de $\mathbb{R}^{p+q}$ dans $\mathbb{R}^q$.

Le théorème des fonctions implicites (Taylor et Mann, 1983), affirme, sous certaines conditions, l'existence de fonctions continuellement dérivables à valeurs réelles $f_1, \dots, f_q$ dont on connaît les dérivées partielles et qui sont telles que $g(\phi, \theta) = 0 \iff \phi = (f_1(\theta), \dots, f_q(\theta))$. De plus, le gradient de $f = (f_1, \dots, f_q)$ est connu :

$$\nabla f = \left[\frac{\delta f_i}{\delta \theta_j} \right] = -J^{-1}H$$

avec J la matrice carrée $q \times q$ des $(\frac{\delta g_i}{\delta \phi_j})$ et H la matrice $p \times q$ des $(\frac{\delta g_i}{\delta \theta_j})$.

Ce résultat, déjà utilisé dans Benichou et Gail (1989), permet d'obtenir une estimation de la variance d'un estimateur d'un paramètre défini implicitement à partir des paramètres du modèle, et donc un intervalle de confiance approché de type Wald puisque la variance asymptotique de $\hat{\phi}_n$ peut être calculée et vaut $J^{-1}H\Sigma_n H'J^{-1'}$ si Σ_n est la matrice de variance asymptotique de $\hat{\theta}_n$ (les dérivées étant évaluées au point $\hat{\theta}_n$).

Si le paramètre d'intérêt est la racine $\phi \in \mathbb{R}$ d'une fonction réelle $g(., \theta)$, racine supposée unique, le résultat prend la forme plus simple

$$\hat{S}^{-1/2}(\hat{\phi} - \phi) \rightarrow_d \mathcal{N}(0, 1)$$

où

$$\hat{S} = \frac{1}{\left(\frac{\delta g}{\delta \phi}(\hat{\phi}_n, \hat{\theta}_n)\right)^2} \left[\frac{\delta g}{\delta \theta_1}, \dots, \frac{\delta g}{\delta \theta_p} \right]_{|(\phi, \theta) = (\hat{\phi}_n, \hat{\theta}_n)} \Sigma_n \begin{bmatrix} \frac{\delta g}{\delta \theta_1} \\ \cdot \\ \cdot \\ \cdot \\ \frac{\delta g}{\delta \theta_p} \end{bmatrix}_{|(\phi, \theta) = (\hat{\phi}_n, \hat{\theta}_n)}. \quad (1)$$

Un intervalle de confiance approché au niveau γ peut donc être obtenu par

$$IC_\gamma(\phi) = \left[\hat{\phi}_n - z_{\frac{1+\gamma}{2}} \sqrt{S}; \hat{\phi}_n + z_{\frac{1+\gamma}{2}} \sqrt{S} \right]$$

1.2 Intervalles de confiance par bootstrap

Une méthode alternative repose sur le ré-échantillonnage par bootstrap, soit des données de l'échantillon, soit du paramètre estimé $\hat{\theta}$ connaissant une estimation de sa matrice de variance. Que le paramètre d'intérêt ϕ soit défini implicitement ne pose pas de difficulté de calcul des intervalles de confiance par bootstrap (voir Davison et Hinkley 1997, pour plus de détails).

2 Application au calcul de l'optimum altitudinal de la présence d'espèces végétales

Les changements climatiques de ces dernières années préoccupent les écologistes de par leur rapidité et leur amplitude. En effet ils auraient des conséquences plus ou moins importantes sur les niches écologiques des espèces végétales, notamment dans les domaines montagneux. De nombreuses études ont montré que l'analyse du gradient altitudinal d'une espèce permettrait de mettre en évidence l'influence du facteur climatique sur les écosystèmes au cours du temps notamment en comparant la valeur de l'altitude où l'espèce est la plus abondante pour deux périodes données. C'est dans le but d'évaluer l'adaptation des espèces végétales aux modifications du facteur climatique que le laboratoire Biogeco analyse des données de présence de cinq espèces de feuillus au sein de deux gradients altitudinaux situés dans deux chaînes de montagnes en Espagne (les Pyrénées et le Système Ibérique) et pour deux inventaires forestiers séparés d'une période de 10 ans. Ainsi pour chaque espèce étudiée, l'altitude des plots à laquelle l'espèce était présente ou absente a été notée par inventaire et chaîne de montagne. L'objectif est d'analyser la répartition d'une espèce le long d'un gradient de température, mais également d'étudier l'évolution de la répartition altitudinale de l'espèce au cours du temps suivant le déplacement de sa niche écologique engendré par exemple par une augmentation de température dans le cadre du réchauffement climatique.

Les données, utilisées pour l'étude, correspondent à celles répertoriées lors de deux inventaires forestiers espagnols, qui ont eu lieu respectivement entre 1986 et 1996, et, 1997 et 2007 (notés SFI1990 et SFI2000). Chaque SFI correspond à un échantillonnage d'arbres effectué selon une grille systématique de placettes permanentes à travers l'Espagne au sein desquelles a été relevée la présence ou non des différentes espèces d'arbres. L'ensemble de la surface forestière est ainsi échantillonnée sur une grille carrée de 1 km de côté. Chaque placette est localisée par ses coordonnées géographiques UTM. Au total, 73772 et 67542 placettes sont suivies lors du SFI1990 et SFI2000 respectivement. Pour chaque inventaire, on a sélectionné deux zones d'étude où ont été effectués les relevés : le système ibérique et les Pyrénées. Pour chaque chaîne montagneuse a été notée l'altitude exacte de chaque placette où ont été observée la présence ou non de plusieurs espèces d'arbres.

2.1 le modèle asymétrique HOF V

Pour une année et une zone d'étude d'un inventaire donnés, on dispose d'un échantillon $(X_i, Y_i)_{i=1...n}$ où i est l'indice de la placette, X_i son altitude et Y_i l'indicateur de présence de l'espèce d'arbre à analyser. Différentes modélisations existent dans la littérature, les deux principales reposant sur un modèle de régression logistique et un modèle de présence-absence plus général, tous les deux utilisant l'altitude seule comme variable explicative de la présence d'une espèce d'arbre.

Pour obtenir une courbe de réponse unimodale, il est courant (Oksanen et al, 2001) de considérer un modèle classique de régression logistique

$$P(Y = 1|X = x) = \frac{1}{1 + e^{-(a+bx+cx^2)}}, \quad (2)$$

les coefficients a , b et c faisant de la courbe de probabilité de présence une courbe concave présentant un optimum en $alt_{opt} = -\frac{b}{2c}$. La répartition de présence autour de l'optimum d'altitude présentant une symétrie qui peut être difficilement compatible avec les données, Huisman et al (1993) ont proposé un modèle concurrent qui présente l'avantage de supporter des courbes de répartition symétrique et asymétrique. Le modèle *HOF V* est

$$P(Y = 1|X = x) = \frac{1}{1 + e^{a+bx}} \frac{1}{1 + e^{c+dx}} \quad (3)$$

où les coefficients a , b , c et d peuvent être contraints à prendre certaines valeurs fixées ce qui définit les sous modèles HOF IV ($b=-d$) et HOF III ($d=0$).

Les modèles HOF V et HOF IV (comme la régression logistique (2)) sont adaptés à la modélisation de la courbe de probabilité de présence des espèces végétales selon un gradient d'altitude car ils peuvent admettre un optimum en une valeur d'altitude noté alt_{opt} . Ceci-dit, seul le modèle HOF V présente une courbe de réponse asymétrique autour de son optimum mais, celui-ci n'étant pas explicite, le problème est celui du calcul de la variance de l'estimateur $\widehat{alt}_{opt}$ pour déterminer un intervalle de confiance.

La méthode d'estimation repose sur la maximisation de la vraisemblance, on dispose donc d'une estimation de la matrice de variance de l'estimateur $\hat{\theta}$.

2.2 Détermination d'un intervalle de confiance pour alt_{opt}

On considère le modèle HOF V, pour lequel la valeur de l'altitude optimale (notée ϕ dans la suite) est l'unique solution de

$$\frac{d}{dx}P(Y = 1|X = x) \propto g(x, \theta) = b e^{a+bx} + d e^{c+dx} + (b+d) e^{(a+c)+(b+d)x} = 0$$

Pour appliquer les résultats de la section précédente, on calcule :

$$\begin{aligned} \frac{\delta g}{\delta a} \Big|_{(\hat{\phi}, \hat{\theta})} &= -\hat{d} e^{\hat{c} + \hat{d}\hat{\phi}} \\ \frac{\delta g}{\delta b} \Big|_{(\hat{\phi}, \hat{\theta})} &= e^{\hat{a} + \hat{b}\hat{\phi}} + e^{\hat{a} + \hat{c} + (\hat{b} + \hat{d})\hat{\phi}} - \hat{d}\hat{\phi} e^{\hat{c} + \hat{d}\hat{\phi}} \\ \frac{\delta g}{\delta c} \Big|_{(\hat{\phi}, \hat{\theta})} &= -\hat{b} e^{\hat{a} + \hat{b}\hat{\phi}} \\ \frac{\delta g}{\delta d} \Big|_{(\hat{\phi}, \hat{\theta})} &= e^{\hat{c} + \hat{d}\hat{\phi}} + e^{\hat{a} + \hat{c} + (\hat{b} + \hat{d})\hat{\phi}} - \hat{b}\hat{\phi} e^{\hat{a} + \hat{b}\hat{\phi}} \end{aligned}$$

et

$$\frac{\delta g}{\delta \phi} \Big|_{(\hat{\phi}, \hat{\theta})} = -\hat{b}\hat{d} \left[e^{\hat{a} + \hat{b}\hat{\phi}} + e^{\hat{c} + \hat{d}\hat{\phi}} \right]. \quad (4)$$

Ainsi, connaissant une estimation $\hat{\Sigma}$ de la matrice de variance de $\hat{\theta} = (\hat{a}, \hat{b}, \hat{c}, \hat{d})$, l'application de (1) permet d'obtenir une estimation de la variance de $\widehat{alt}_{opt}$ et donc le calcul d'un intervalle de confiance approchée en utilisant la normalité approchée issue de la "méthode delta".

Bibliographie

- [1] Benichou, J. et Gail, M. (1989), A Delta Method for Implicitly Defined Random Variables, *The Amer. Statist.*, Vol. 43, No. 1, pp. 41-44.
- [2] Billingsley, P. (1986) *Probability and measure*, Wiley.
- [3] Davison, A.C. et Hinkley, D.V. (1997), *Bootstrap Methods and Their Application*, Cambridge University Press.
- [4] Huisman, J., Olf, H., Fresco, L.F.M. (1993) A hierarchical set of models for species response analysis, *Journal of Vegetation Science*, Vol 4, pp 37 - 46.
- [5] Lawesson, J.E., Oksanen, J. (2002). Niche characteristics of Danish woody species as derived from coenoclines, *Journal of Vegetation Science*, Vol 13, pp 279 - 290.
- [6] Lenoir, J., Gégout, J.C., Marquet, P.A., de Ruffray, P., Brisse, H. (2008) A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century, *Science*, Volume 320, p. 1768.

- [7] Oksanen, J., Laara, E., Tolonen, K. et Warner, B. (2001), Confidence intervals for the optimum in the gaussian response function, *Ecology*, Vol 82, pp 1191-1197.
- [8] Serfling, R.J. (1980) *Approximation Theorems of mathematical Statistics*, New York, John Wiley.
- [9] Taylor, A.E. et Mann, W.R. (1983) *Advanced Calculus* (3rd ed.), New York, John Wiley.

ANNEXE 2 : HISTORIQUE DES FORETS DUNAIRES SITUEES EN LIMITE NORD D'AIRE DE REPARTITION DU CHENE VERT

Les forêts dunaires du littoral atlantique ont été plantées majoritairement avec du Pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.) durant le XIX^{ème} siècle dans le but de fixer les dunes. La création des forêts dunaires a été réalisée sous la direction des Ponts et Chaussées puis de l'Administration des Eaux et Forêts en 1862 qui en a assuré par la suite la gestion dans un but essentiellement de production de Pin maritime. Au XX^{ème} siècle, l'Office National des Forêts a pris la succession de cette administration.

L'étude de la colonisation du Chêne vert au sein de ces forêts a été réalisable grâce à l'étude des plans d'aménagement de l'Office National des Forêts. Ces derniers constituent les traces écrites de la gestion passée, actuelles et futures des forêts. Un plan d'aménagement (Figure A-1) est un document établi pour chaque forêt pour une durée de 10 à 20 ans environ. Il contient des informations spatialisées sur la présence des espèces dominantes de chaque parcelle, sur l'état de la ressource (le Pin maritime dans notre cas), sur la gestion en vigueur et des conseils de gestion à appliquer dans l'avenir. L'étude des plans d'aménagement de chaque forêt de 1880 à nos jours nous a permis de retracer rétrospectivement l'établissement des populations de Chêne vert au sein des forêts étudiées peu de temps après leur création jusqu'à aujourd'hui.

Au cours de cette étude, il est apparu nécessaire de réaliser une recherche documentaire approfondie sur l'histoire de la fixation de la végétation au sein des dunes afin de trouver des indices sur l'origine du Chêne vert au sein des forêts dunaires actuelles. Il est toutefois impossible d'appréhender la végétalisation des dunes sans évoquer en parallèle la formation et la fixation de ces dernières.

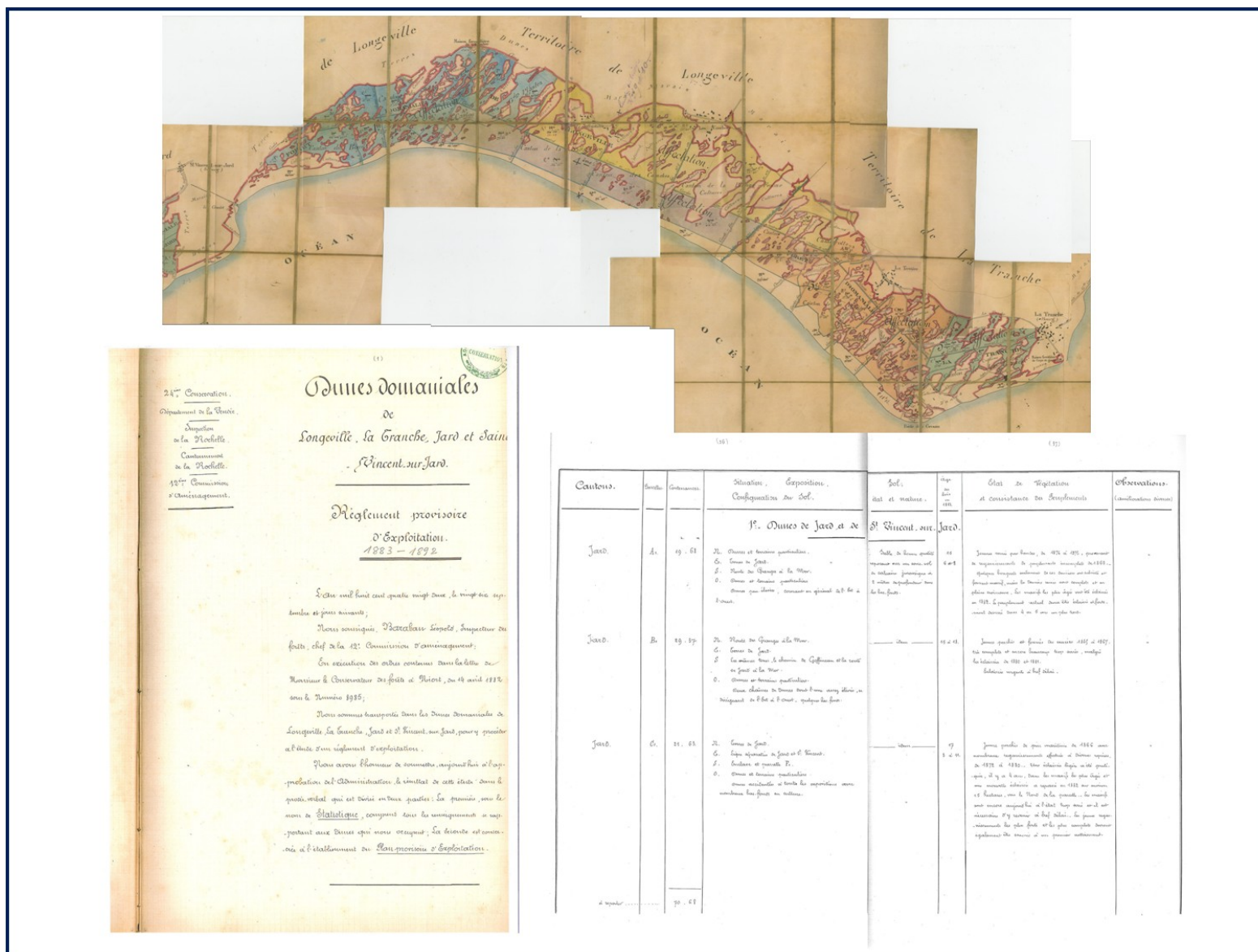
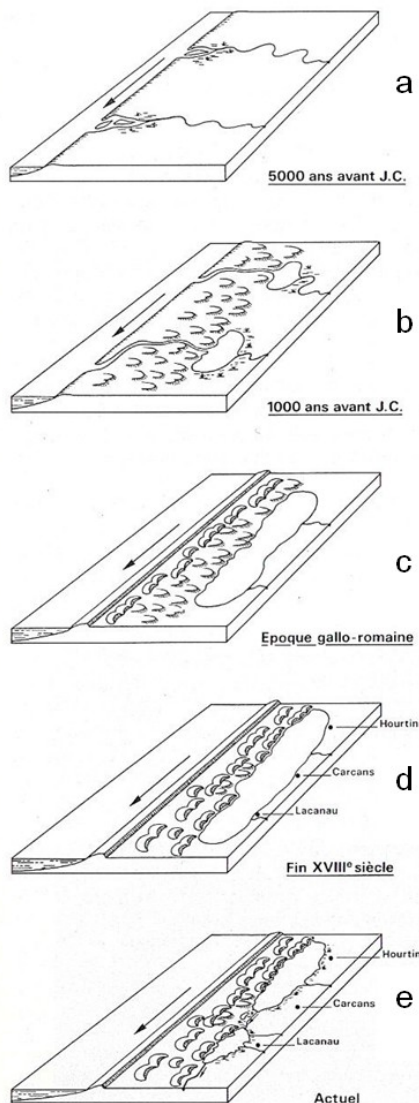


Figure A-1 Extraits du Plan d'aménagement des Dunes domaniales de Longeville, la Tranche, Jard et Saint Vincent-sur-Jard de 1883

Durant la dernière glaciation du Würm, de nombreux sédiments se sont déposés sur la plateforme continentale alors émergée. Lors de la transgression Flandrienne durant l'Holocène, la mer a repoussé devant elle ce stock de sable à mesure de l'élévation du niveau marin (120 environ). Ceci a eu pour conséquence de ralentir l'écoulement des cours d'eau vers la mer amenant à la formation de méandres et de zones humides à l'arrière du littoral (Figure A-2a). Lors de la stabilisation du niveau marin il y a environ 5000 ans, de belles plages se sont formées. Le sable remobilisé par le vent s'est accumulé en dépôts meubles formant les dunes paraboliques, encore appelées dunes anciennes ou primaires (Encart A-1) (Figure A-2b) (GEREA 1985, Paskoff 2003) (ONF 2010).

Figure A-2 Evolution du littoral atlantique durant l'Holocène : ralentissement des cours d'eau et formation de méandres lors la transgression flandrienne (a), formation des dunes paraboliques vers – 3000 ans (b), formation des dunes barkanoïdes à l'époque gallo-romaine (c et d), cordon dunaire d'Hourtin-Lacanau à l'époque actuelle (e). *Adaptée de GERA (1985).*



Encart A-1 Les formes majeures des dunes littorales boisées de la côte atlantique

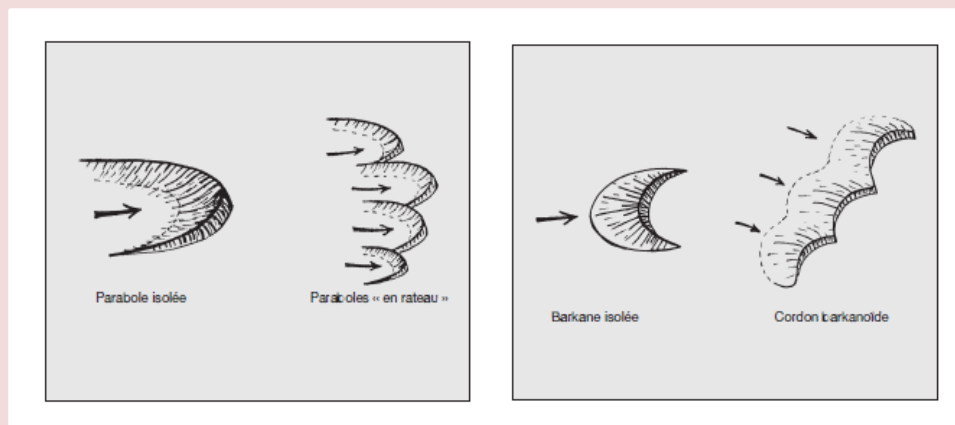
Le paysage des dunes boisées comprend deux types de formes majeures, les paraboles et les barkhanes, avec possibilités de formes intermédiaires. Ces types peuvent dériver l'un de l'autre, assèchement du climat et augmentation du transit sableux favorisent les barkhanes, alors que le climat plus humide et baisse des apports sableux favorisent les paraboles.

Les **systèmes paraboliques** internes (nommés aussi dunes anciennes, vieilles dunes ou dunes primaires) se sont mis en place il y a 3000 à 5000 ans, sous un climat relativement humide permettant une végétalisation partielle pendant leur phase de mobilité. Ce sont le plus souvent des formes de remaniement d'accumulations sableuses antérieures. Boisés naturellement dès la période historique, ils étaient nommés « montagnes » aux siècles passés, en raison de leur relief, mais aussi probablement par analogie avec les montagnes dans lesquelles transhumaient les troupeaux en période estivale.

Les vieilles dunes sont en forme de U, avec une concavité du côté des vents dominants. Les paraboles sont soit isolées, soit – le plus souvent – groupées.

Le **système barkanoïde** s'est mis en place plus récemment, au cours de la période historique, pendant des phases climatiques plus sèches. Alimenté à la fois de sables nouveaux et de produits de remaniement des systèmes antérieurs, il a en grande partie recouvert les dunes anciennes. Ces dunes, dites modernes, sont le plus souvent organisées en cordons barkanoïdes perpendiculaires aux vents dominants, dunes transversales souvent séparées par des couloirs à fond plat dénommés « lettres » en Aquitaine.

Les barkhanes en croissants à concavité opposée aux vents dominants présentent une face au vent en pente douce (10 à 15 degrés) et un talus sous le vent à « sable croulant » (32 degrés). Les cordons en nombre variables (de un à dix) sont larges de quelques centaines de mètres et longs de plusieurs kilomètres ; leur hauteur varie de 30 à 80 m.



Extrait de Favennec (1999).

Ces dunes anciennes étaient boisées comme l'indiquent les écrits de Buffault (1942) : « *La forêt, qui couvrait alors de façon presque continue le littoral [...], est mentionnée par Pline l'Ancien (23-79 av. J.-C.), qui la dénomme Saltus Vasconiae : A Pyreneo per Oceanum Vasconiae saltus. Ce dernier terme désignait une forêt livrée au pâturage, ce que, dans le pays, on appelle « montagne », [...]. Cette vaste forêt, installée sur les dunes anciennes, [...], cette vaste forêt était peuplée de pins maritimes et de chênes (pédonculé, tauzin, yeuse, occidental, suivant les régions) [...].* » Cette forêt dont parlait Buffault (1942) a été décrite par des auteurs gallo-romains et des textes du XVI^{ème} siècle et formait une bande plus ou moins continue de l'Adour à Arcachon et de Lacanau à Hourtin (Timbal et Savoie 1991). La fixation de la végétation se serait effectuée de manière naturelle après 2300 ans BP (Buffault 1942, Tastet 1998). Des études phytosociologiques comme celle de Timbal et Savoie (1991) en Aquitaine et celle de Des Abbayes (1953) en Vendée montrent que ces forêts anciennes sont représentées par des associations rassemblant des espèces méditerranéennes et atlantiques qui font l'originalité de la végétation des dunes littorales atlantiques. Ces associations se caractérisent par la présence de chênes sclérophylles comme le Chêne liège (uniquement au Sud du Bassin d'Arcachon) et le Chêne vert mêlée à celle du Chêne pédonculé et du Pin maritime¹.

Dès 1500 BP, une période d'intenses activités éolienne et marine attaquent la première génération de dunes paraboliques, mobilise du sable nouveau et celui des dunes anciennes ayant pour conséquence la formation de dunes barkanoïdes ou modernes (Encart A-1). Ces dunes modernes sont restées actives jusqu'au début du XIX^{ème} siècle lors de leur fixation (Encart A-2) (Tastet 1998). L'avancée de ce second système dunaire a provoqué l'ensevelissement des dunes anciennes ainsi que de leurs forêts : « *L'invasion des sables produit un ensevelissement lent et effrayant par son inéluctabilité et son silence, mais qui ne peut surprendre ni les hommes ni les animaux [...]. Cet ensevelissement se fait « sans rien détruire et, pour ainsi dire, sans rien offenser », selon la juste expression et de Brémontier² et de Thore³. Tout disparaît progressivement. Les végétaux périssent lentement par asphyxie sans changer de position et leur sommet reste encore verdoyant au moment de disparaître.* » (Buffault 1942).

¹ En phytosociologie, ces associations *Pino pinastri-Quercetum ilicis* (comprenant le Chêne vert) et *Pino pinastri-Quercetum suberis* (comprenant le Chêne liège) appartiennent à la sous alliance *Quercion ilicis* et comportent un nombre important d'autres espèces méditerranéennes-atlantiques comme *Arbutus unedo*, *Cistus salvifolius*, *Ilex aquifolium*, *Luzula forsteri*, *Ruscus aculeatus*, ... (Timbal et Savoie 1991)

² Nicolas-Thomas Brémontier (1738-1809) était un ingénieur français qui fut en charge de la fixation des dunes des Landes de Gascogne (Encart 3.2).

³ Jean Thore (1762-1823) était un médecin et botaniste français qui a publié en 1810 un livre intitulé « Promenade sur les côtes du golfe de Gascogne, ou Aperçu topographique, physique et médical des côtes occidentales de ce même golfe ».

Ainsi, aujourd'hui, il ne reste plus que des vestiges de ces forêts anciennes sur les dunes paraboliques subsistantes. L'étude des cartes des dunes anciennes et des affleurements d'ancien sol (Buffault 1942), de Cassini⁴ et de Belleyme⁵ (Figure A-3) ainsi que des analyses phytosociologiques (Des Abbayes 1954, Timbal et Savoie 1991) permet de situer ces forêts anciennes relictuelles. Il est intéressant d'observer la présence de ces forêts relictuelles aux abords de nos forêts étudiées : le bois du Petit et Grand Mont au Nord Ouest de la forêt d'Hourtin⁶ (Figure A-3 et Figure A-4); en Vendée, le Chêne vert est disséminée le long de la côte et l'on trouve des boqueteaux constitués essentiellement de cette espèce dès 1953 (Des Abbayes 1954). De plus, des bois comme celui du Veillon situé à six kilomètre au sud des

Sables d'Olonne ainsi que les bois de la Chaise et de la Blanche à Noirmoutier recensent des individus multicentennaires preuves de l'existence très anciennes de ces forêts⁷ (Figure A-4).

Le Chêne vert était donc naturellement présent au sein des dunes d'Aquitaine et de Vendée avant la fixation des dunes modernes par Brémontier au XIXème siècle. Des études palynologiques effectuées dans la presqu'île du Médoc (Diot et Tastet 1995) et sur une plage de Brétignolles-sur-Mer (Jolly et Visset 2005) montrent la présence presque constante en faible proportion⁸ du Chêne vert au sein des littoraux aquitain et vendéen depuis environ 6700 ans BP et plus de 7800 ans BP respectivement. La présence du Chêne vert semble donc être plus ancienne en Vendée qu'en Aquitaine (Figure A-4).

Toutefois, on ne peut attribuer la présence du Chêne vert au sein des forêts étudiées uniquement à l'existence des forêts anciennes relictuelles. Les forêts installées sur les dunes

⁴ La carte de Cassini est la première carte de base de la France. Elle a été établie, à la demande de Louis XV, par le maître d'œuvre César-François Cassini de Thury (Cassini III, 1714-1784) ainsi que par des savants, ingénieurs et graveurs qui ont mis au point de nouvelles méthodes de relevés pendant un siècle et demi. Elle restitue le paysage naturel et construit de la France de la seconde moitié du XVIIIème siècle (Des villages de Cassini aux communes d'aujourd'hui, <http://cassini.ehess.fr/cassini/fr/html/index.htm>).

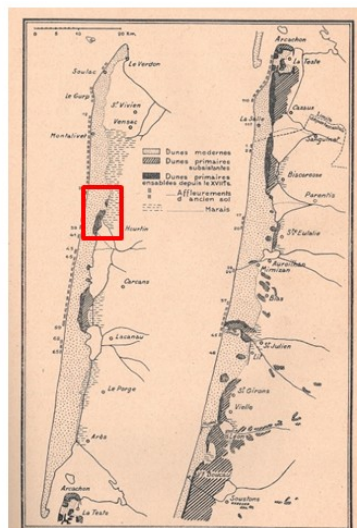
⁵ La carte de Belleyme, aussi connue sous le nom de carte de Guyenne, est publiée à partir de 1785. Elle fut établie par Pierre de Belleyme (1747-1819), ingénieur géographe du roi Louis XV. Elle cartographie la Guyenne de l'époque correspondant aux départements actuels de la Dordogne, Gironde, des Landes et du Lot et Garonne.

⁶ « *Sur la moitié occidentale du Médoc s'étendaient des bois dont l'ensemble, jusqu'au ruisseau de Lacanau, formait la forêt de Lesparre, appartenant au seigneur de Lesparre. C'était une partie de l'ancien Saltus Vasconiae. [...]. Les troncs et souches de chênes et de pins, mis à jour par l'érosion sur la côte, et ceux trouvés dans quelques îles littorales en sont les vestiges. Les bois du Petit et Grand-Mont et de la montagne de Carcans-Lacanau en sont des restes échappés à l'ensablement.* » (Buffault 1942)

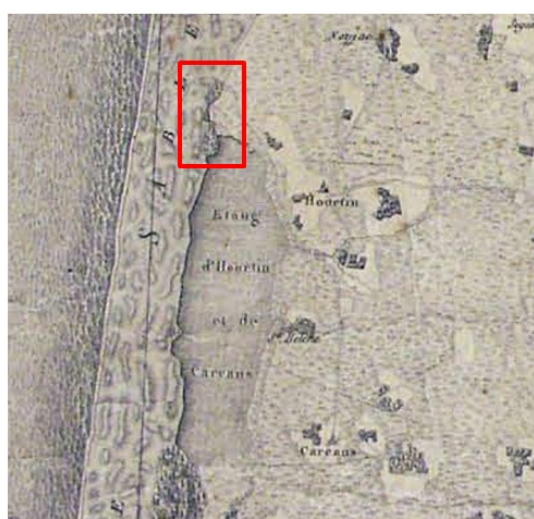
⁷ La toponymie de nombreux lieux au Nord de la Vendée (Ile d'Yeu, Pont d'Yeu, Pays d'Yeu) révèlent également l'existence ancienne de yeuse (forêts de Chêne vert) à ces endroits.

⁸ La présence du Chêne vert représente souvent moins de 1% des pollens de tous les taxons représentés sur les diagrammes polliniques étudiés.

a



b



c



Figure A-3 Cartes signalant les dunes anciennes ou les forêts anciennes aux abords de la forêt d'Hourtin : cartes des affleurements d'ancien sol, berceau des forêts anciennes, d'après Buffault (1942) (a), carte de Cassini et légende associée (b) et carte de Belleyne et légende associée (c).

modernes sont des forêts créées artificiellement par l'homme afin de fixer les systèmes dunaires et d'enrayer l'ensevelissement (Encart A-2). Ces dunes ont majoritairement été semées de Pin maritime, cependant de nombreuses autres espèces d'arbres dont le Chêne vert y ont été introduites souvent d'abord lors de différents essais de fixation des dunes à la fin du XVIIIème siècle puis lors de la création des forêts à proprement parler dans la deuxième moitié du XIXème siècle dans le but d'« obtenir un jour, sous le couvert, un sous-étage de feuillus qui donnera de la fraîcheur au sol et activera puissamment la végétation du pin » (ONF 1883).

Ainsi, le Chêne vert a été semé au Nord de la forêt d'Hourtin de 1893 à 1896 (Buffault 1942) d'où la présence de ce dernier au sein des parcelles du Nord-Est de la forêt d'Hourtin en 1916. La présence du Chêne vert au sein de la forêt de Pays de Monts semble, quant à elle, être d'origine naturelle d'après le patron de présence en mosaïque de cette espèce en 1952 et la présence de forêts très anciennes sur l'île de Noirmoutier. En effet, même si ces forêts sont situées à plusieurs kilomètres de la forêt de Pays de Monts, la dispersion du Chêne vert est possible de part la réalisation d'événements de dispersion à longue distance. Cette hypothèse est réaliste au vue de la répartition « en patch » des parcelles colonisées en 1952 (Clark *et al.* 2001). En ce qui concerne les forêts de Longeville-sur-Mer et d'Olonne-sur-Mer, il est impossible de trancher quant à l'origine naturelle ou anthropique de cette espèce au sein de ces massifs. En effet, le plan d'aménagement des dunes domaniales de Longeville, La Tranche, Jard et Saint Vincent-sur-Jard de 1883 (ONF 1883) fait mention de repiquage en rigole de Chêne vert (ainsi que d'autres espèces de chênes) sous le couvert de pins mais nous avons vu au Nord de cette forêt l'existence du massif du Veillon comportant des Chênes verts multiséculaires. Le Chêne vert a également été repiqué au sein de la forêt d'Olonne vers 1900 mais des individus âgés de 10 à 15 ans existaient au sud de la forêt d'Olonne dès 1891 dans les lieux dits de la Pironnière, la Rudelière et le Tanchet (ONF 1891).

Il est cependant important de noter pour la suite de l'étude qu'après son introduction, le Chêne vert n'a pas fait l'objet de nouvelles plantations dans aucune de nos forêts d'étude.

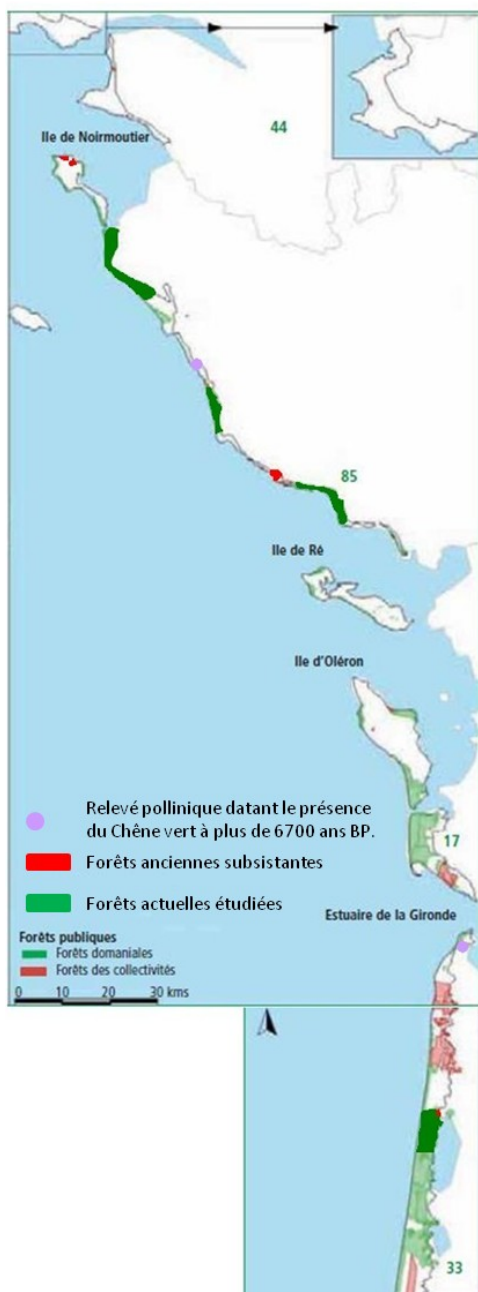


Figure A-4 Localisation des données concernant la présence du Chêne vert au sein des littoraux aquitain et vendéen : forêts actuelles étudiées, forêts anciennes subsistantes présentant des Chênes verts centenaires, localisation des relevés polliniques datant la présence du Chêne vert à plus de 6700 ans BP. A noter la présence de nombreux bosquets ou individus de Chêne vert le long de la côte non représentée ici. *Adaptée de Sardin (2009).*

Encart A-2 Histoire de la fixation des dunes des maritimes de la Gascogne

Du XVII^{ème} au XIX^{ème} siècle, de nombreux témoignages dont les mémoires de Massé, les écrits de Thore, Charlevoix de Villers, Brémontier et autres font état de l'ensevelissement des forêts, des villages et des champs par le sable des dunes modernes avançant progressivement vers l'Est. Les habitants de la Teste remarquent à la fin du XVII^{ème} siècle que la nature du sol entre les dunes anciennes et modernes est identique et que les dunes anciennes sont stables grâce à la végétation. Ils adressent donc une supplique au roi dès 1698 pour qu'il les aide « à entreprendre un ensemencement général de la côte, car les incendies et les sables détruisent les plantations partielles ». Mais, à cette époque, les autorités pensent qu'il est impossible de fixer les dunes.

Au XVIII^{ème} siècle, on remarque que le gourbet ou oyat retient le sable et le sieur de Ruat effectue des plantations de pins, genêts, ajoncs, ronces qui sont une réussite. Dans la deuxième moitié de ce siècle, Charlevoix de Villers, ingénieur de la Marine et des Colonies au service du roi, a pour mission d'étudier le projet d'ouverture de canaux dans les Landes. Il en conclut que ce projet n'est pas réalisable sans la fixation préalable des dunes et est le premier à trouver le procédé à appliquer pour lutter contre la mobilité des sables : il faut toujours commencer du côté de la mer, puis ensemercer de pins et enfin trouver une façon quelconque de retenir la graine. Les travaux de De Villers vont inciter Nicolas-Thomas Brémontier, ingénieur de Bordeaux dans l'Administration des Ponts et Chaussées de 1770 à 1780, à étudier le procédé de fixation des dunes. Ainsi, Brémontier écrit par la suite plusieurs mémoires à ce sujet dont celui du 20 mai 1786 dans lequel il propose de faire des essais de fixation des dunes. En 1787, il est décidé de faire les essais sur les terres de M. de Ruat à la Teste. Ces derniers sont une réussite et s'arrêtent en 1790. Après une période d'attente, l'arrêté des consuls de l'an IX (1801) prescrit la fixation générale des dunes de Gascogne.

La date du 17 thermidor an IX (17 août 1801) marque la création de la Commission des Dunes. Les ensemencements débutent en janvier 1802. (Ils seront effectués en 1806 à Hourtin). La technique d'ensemencement consiste en la création d'ateliers sur le terrain grâce à des pieux en Chêne. Lorsqu'à l'ouest de l'atelier, les dunes ne sont pas encore fixées, ces derniers sont protégés par des « défilements » côtés ouest, nord-ouest et sud-ouest. Les défilements sont des palissades ou clayonnages formés de planches de pin plantées dans le sol séparées par un intervalle de deux centimètres par où un peu de sable s'infiltre la consolidant. Ces palissades sont surélevées de 8 à 10 mètres et permettent au semis de lever et de grandir à l'abri. Elles sont également renforcées du côté des apports

sableux par la plantation de gourbet sur une largeur de 40 mètres. L'envahissement par le sable continue partout où les dunes ne sont pas fixées.

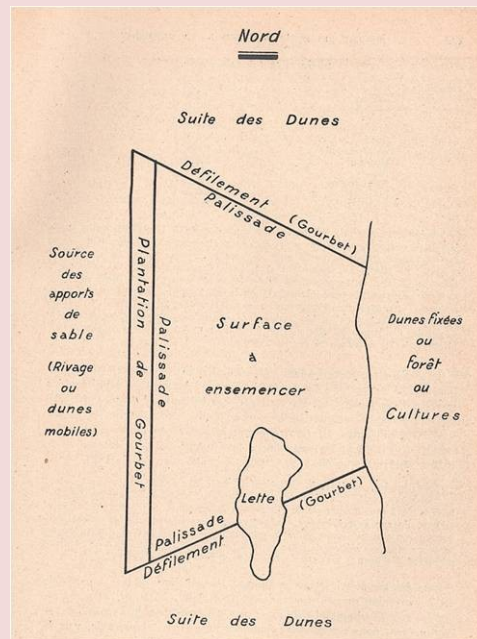


Schéma d'un atelier. D'après Buffault (1942).

En 1862, alors que la fixation des dunes est presque achevée, un décret du 29 avril confie le Service des Dunes sous la direction alors de l'Administration des Ponts et Chaussées à l'Administration des Forêts à partir du 1^{er} juillet de cette même année. En 1868, le *Rapport sur les Forêts de l'Etat adressé au ministre des Finances* prévoit l'aboutissement du boisement des dunes de littorales de Gascogne dans les cinq années suivantes. Ce constat est également vrai pour toutes les dunes maritimes de France dont celles de Vendée.

« Nous venons de suivre à travers plusieurs siècles les vicissitudes du littoral de Gascogne et de voir les sables stériles qui l'ont envahi enfin stabilisés et revêtus d'un manteau forestier. On ne saurait trop insister sur ce qu'à eu de grandiose cette lutte contre les éléments, cette création de la forêt sur plus de 88 000 hectares désertiques, sur une zone longue de 225 kilomètres et dont la largeur atteint, sur certains points, 7 km. 500. » (Buffault 1942).

REPONSES DES ARBRES FORESTIERS AUX CHANGEMENTS GLOBAUX : APPROCHES BIOGEOGRAPHIQUES ET ECOPHYSIOLOGIQUES

Résumé

Les aires de répartition des arbres pourraient être grandement affectées par le changement climatique. Les résultats d'analyses paléogéographiques ont montré que ces dernières se sont déjà déplacées avec les variations passées du climat. Ces études ont permis de déterminer la direction et la vitesse de migration des espèces, données utilisées actuellement pour générer des prédictions sur l'évolution de l'aire de répartition des espèces forestières en réponse au réchauffement du climat. Cependant, le contexte écologique dans lequel les arbres font face à ces changements est très différent par rapport aux changements climatiques passés : l'augmentation actuelle des températures est plus rapide, les surfaces susceptibles d'être colonisées sont occupées par des écosystèmes très différents et variés (forêts, surfaces agricoles, zones urbaines). Par conséquent, les arbres pourront-ils faire face à la rapidité des changements globaux actuels ? Auront-ils la capacité de migrer pour trouver des conditions plus favorables ou pourront-ils s'adapter et survivre à de nouvelles conditions environnementales ?

Dans un premier temps, l'analyse de données historiques (plans d'aménagements de l'Office Nationale des Forêts et Inventaires Forestiers Espagnols) a permis de mettre en évidence des événements de colonisation et d'extirpation et de quantifier la vitesse de migration de populations situées au cœur ou aux marges de leur aire de répartition. Une colonisation massive de *Quercus ilex* dans les dunes boisées atlantiques (limite Nord d'aire de répartition) a été mise en évidence au cours des 130 dernières années, confirmant les tendances prédites par les modèles. Cependant, les vitesses de colonisation de cette espèce restent bien inférieures aux déplacements de son bioclimat estimés à partir de modèles de niche. Les espèces localisées en limite Sud d'aire de répartition présentent des remontées altitudinales plus importantes que pour celles situées au cœur de leur aire. En conclusion, nos résultats montrent que les changements globaux ont déjà impactés la répartition des arbres malgré l'existence d'un décalage temporel entre les réponses migratoires des espèces forestières et le déplacement de leur bioclimat.

Le stress hydrique est le facteur prépondérant pouvant expliquer le dépérissement des arbres dans un milieu dont la disponibilité en eau est limitée, notamment en marge chaude d'aire de répartition. Nous avons, par conséquent, étudié la résistance à la sécheresse et ses mécanismes chez les plusieurs espèces d'Angiospermes. Nos résultats montrent qu'un seuil de 90% d'embolie mène à des dommages physiologiques irréversibles de la plante et à la mort par déshydratation. Ce seuil est considérablement plus élevé que celui précédemment observé chez les conifères. L'étude du fonctionnement hydraulique d'espèces de chênes co-occurentes nous a permis de montrer que la survie de *Q. robur* pourrait être menacée dans les forêts atlantiques dans un contexte de sécheresses de plus en plus intenses car il y a des taux d'embolie native élevés. Au contraire, *Q. ilex* présente des taux d'embolie négligeables sur ce même site d'étude.

Les vitesses réelles de migrations constituent des données empiriques essentielles qui nous renseignent sur les capacités migratoires effectives des arbres. Elles pourront être intégrées dans les modèles de répartition, tout comme les seuils d'embolie induisant la mort des arbres.

Mots-clés : Arbres, Changements globaux, Aire de répartition, Colonisation, Extinction, Sécheresse, Cavitation, Stratégies hydrauliques, Biogéographie, Ecophysiologie.

RESPONSES OF TREE SPECIES TO GLOBAL CHANGE: BIOGEOGRAPHIC AND ECOPHYSIOLOGICAL APPROACHES

Abstract

Tree distributions could be highly affected by climate change. Results of paleogeographic studies showed that tree distribution ranges have already shifted during past climate changes. These data are currently used to model the evolution of species distribution in response to global warming. However, the ecological context in which species have to cope with climate change is very different from past ones: the current increase of temperature is occurring faster than previous warming episodes and the areas likely to be colonized are covered by various ecosystems (forests, agricultural surfaces, urban areas). So will tree species be able to cope with the current global change? Will they be able to migrate to find more favourable conditions or to survive to drier environmental conditions?

Firstly, the analysis of historical data (French National Forest Office and Spanish National Forest Inventories) allowed determining colonization and extirpation events, and quantifying migration rates of tree species populations situated at the edges or the core of their distribution range. We evidenced that *Q. ilex* has substantially colonized new areas at its northern margin over the last 130 years, confirming the model trends. However, the colonization rates of *Q. ilex* are much lower than the shift of its bioclimate predicted by bioclimatic models. Species located at their rear edge showed higher upward shifts than other species located at the core of their range. To conclude, our results showed that global change has already impacted tree distributions in spite of a time-lag between forest species migration responses and their bioclimate shift.

Water stress is the main factor explaining tree dieback when water is limited and so particularly at the warm limit of tree species distribution range. Therefore, we studied drought resistance and its mechanisms in angiosperm tree species. Our results showed that embolism threshold of 90% leads to irreversible damage and tree death by dehydration. This threshold is considerably higher than that observed in Conifers. The study of hydraulic functioning of co-occurring oaks showed that the survival of *Q. robur* could be threatened in the context of increasing drought in the Atlantic forests because of its functioning at high levels of embolism. On the contrary, *Q. ilex* presented negligible levels of embolism in the same study area.

Migration rates form primordial empirical data that give us information about effective tree species migration abilities. They could be integrated within vegetation distribution models as well as embolism thresholds leading to tree mortality.

Keywords: Trees, Global change, Distribution range, Colonization, Extinction, Drought, Cavitation, Hydraulic strategies, Biogeography, Ecophysiology.



Biodiversité, gènes & communautés

Univ. Bordeaux, BIOGECO, UMR 1202, F-33400 Talence, France.
INRA, BIOGECO, UMR 1202, F-33610 Cestas, France.