

# Ecological response of beech and Norway spruce to climate change along an altitudinal gradient (CLIMARBRE): Final report in the FOEN/WSL research program forest and climate change

**Report****Author(s):**

Buttler, Alexandre; Signarbieux, Constant; Vollenweider, Pierre; Sangines, Paula

**Publication date:**

2016-11

**Permanent link:**

<https://doi.org/10.3929/ethz-b-000311160>

**Rights / license:**

In Copyright - Non-Commercial Use Permitted

# Schlussbericht des Projektes

## Ecological response of beech and Norway spruce to climate change along an altitudinal gradient (CLIMARBRE)

*Réponse écologique du hêtre et de l'épicéa au changement climatique le long d'un gradient altitudinal (CLIMARBRE)*

### im Forschungsprogramm Wald und Klimawandel

Alexandre Buttler (chef de projet), Constant Signarbieux (co-resp. scient.),  
Pierre Vollenweider (co-resp. scient.), Paula Sangines (PhD student)



Site de transplantation du projet Climarbre à St-Georges (1010 m, VD)

Novembre, 2016



Laboratoire des Systèmes écologiques (ECOS)

Institut fédéral de recherches sur la forêt, la neige et le paysage WSL, Site Lausanne

Ecole polytechnique fédérale Lausanne

## Autoren

Alexandre Buttler<sup>1,2</sup>, Paula Sanginés<sup>1,2</sup>, Pierre Vollenweider<sup>3</sup>, Constant Signarbieux<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup> *Ecole Polytechnique Fédérale de Lausanne EPFL, School of Architecture, Civil and Environmental Engineering ENAC, Laboratory of ecological systems ECOS, Station 2, 1015 Lausanne, Switzerland*

<sup>2</sup> *Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research WSL, Site Lausanne, Station 2, 1015 Lausanne, Switzerland.*

<sup>3</sup> *Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research WSL, Site Birmensdorf, 8903 Birmensdorf, Switzerland*

Ein Projekt-Schlussbericht aus dem Forschungsprogramm «Wald und Klimawandel» von BAFU und WSL

([www.wsl.ch/wald\\_klima](http://www.wsl.ch/wald_klima))

Projektlaufzeit: 1.12.2012 – 31.12.2016.

## Zitierung

Buttler, A.; Sanginés, P.; Vollenweider, P.; Signarbieux, C. 2016. Ecological response of beech and Norway spruce to climate change along an altitudinal gradient. Ecole polytechnique fédérale Lausanne EPFL, Institut fédéral de recherches WSL, 39 pp + annexes.

Im pdf-Format zu beziehen über [www.wsl.ch/wald\\_klima](http://www.wsl.ch/wald_klima)

Nous tenons à remercier le Forschungsprogramm Wald und Klimawandel (BAFU-WSL), le Wald- und Holzforschungsfonds (WHFF), ainsi que le Prof. J.-C. Badoux de la Fondation les Bois Chamblard (EPFL) pour les soutiens financiers et logistiques du projet, ainsi que les nombreuses personnes qui ont contribué au succès du projet, à savoir les responsables et gestionnaires forestiers, J.-F. Métraux, inspecteur cantonal (VD) des forêts, MM. E. Tréboux et M.A. Silva, respectivement inspecteurs forestiers des arrondissements 15 et 14 du Canton de Vaud, les responsables de l'Arboretum national du Vallon de l'Aubonne (MM. Jean-Paul Dégletane et Pascal Sigg), le Service Parcs et Domaines de la Ville de Lausanne (M. Schmidt) et les agriculteurs propriétaires ou gestionnaires (MM. Jean-Claude Pittet, Guy Berset). Nous exprimons aussi notre reconnaissance aux nombreux étudiants qui ont contribué à ce projet dans le cadre de stages ou travaux de master, à savoir Claire Berthelon (Univ. Nancy), Félix Hernandez (Erasmus, Université Polytechnique Madrid), Nadia Mudry (Univ. Neuchâtel), Ester Toledano (Erasmus, Université Polytechnique Madrid), Rocio Mijancos (Erasmus, Université Polytechnique Madrid), Matthieu Bidon (Univ. Bordeaux), Robin Hobkirk (EPFL) et François Pontvianne (EPFL). Nos remerciements vont aussi à nos collègues Rodolphe Schlaepfer (EPFL), Vincent Jassey (EPFL et WSL), Yann Vitasse (Univ. Bâle et WSL), Yongshou Fu (University Antwerp), Terry Menard (WSL), Tom Wohlgemuth (WSL) et Rita Bütler (WSL), ainsi qu'aux civilistes Sylvain Vitali (WSL), Lucas Wettstein, (WSL), Adrian Pulgarin (WSL) et Timothée Lottaz (WSL).

## Inhalt - Table des matières

Zusammenfassung	p.4
Résumé	p.6
Summary	p.8
1. Introduction	p.10
1.1 Etat des connaissances	p.10
1.2 Problématique, objectifs et hypothèses du projet	p.12
2. Matériel et méthodes	p.13
2.1 Site d'étude et gradient altitudinal	p.13
2.2 Plan expérimental	p.13
2.3 Mesures biométriques	p.15
2.4 Mesures de la biomasse	p.15
2.5 Mesures écophysiological	p.15
2.6 Mesures phénologiques et de l'état chimique des feuilles	p.16
2.7 Mesures morpho-anatomiques	p.17
2.8 Analyse des sols	p.17
2.9 Déroulement du projet	p.17
3. Résultats	p.19
3.1 Effet climatique de la transplantation	p.19
3.2 Modèle allométrique de la croissance et biomasse	p.20
3.3 Activité photosynthétique	p.24
3.4 Phénologie des feuilles du hêtre	p.25
3.5 Effet « carry-over » chez le hêtre	p.26
3.6 Modifications macro- et micromorphologiques du feuillage	p.27
3.7 Activité microbienne des sols en pots	p.28
3.8 Présentation des résultats et communications	p.30
4. Discussion	p.32
5. Littérature	p.35
6. Annexes	p.39

## Zusammenfassung

Ziel des CLIMARBRE Projektes war es, für Fichten und Buchen, beides ökonomisch wie auch landschaftlich wichtige Baumarten im Jura, Baumwachstum, Phänologie, Blattmorphologie und Anatomie, sowie die durch Klimawandel verursachten ökophysiologischen Reaktionen zu analysieren. Dabei standen junge Bäume beider Baumarten im Fokus (mittlere Höhe von 33 cm für die Buche, und 31 cm für die Fichte, für ein Alter von 4 bis 8 Jahren), zumal deren Fähigkeit sich unter den veränderten klimatischen Verhältnissen zu etablieren und anzupassen ausschlaggebend ist für die Zukunft der jurassischen Wytweiden-Landschaft und für deren adaptive Bewirtschaftung.

Entlang eines Höhengradienten im Kanton Waadt wurde der Klimaeffekt auf den Zuwachs und die Anpassungsfähigkeit von Jungbäumen untersucht. Dafür wurden junge Buchen und Fichten von einem Standort auf 1350 m ü. M zusammen mit Boden ausgegraben und weiter unten auf wärmeren und trockeneren Standorten wieder eingepflanzt (auf 1010, 570 und 395 m ü. M.). Mit diesem Vorgehen konnten in etwa drei Varianten von IPCC Klima Szenarios (A1B und A2) simuliert werden. Die klimatischen Unterschiede zwischen den Standorten beliefen sich bei der Temperatur auf über 6°C und beim Niederschlag auf bis zu 47% (zwischen höchst und tiefst gelegenen Standort) während der Vegetationsperiode. Der unterschiedliche Trockenstress zwischen den verschiedenen Höhen über Meer kann am besten mittels dem VPD (Sättigungsdefizit) zum Ausdruck gebracht werden. Während das Sättigungsdefizit im Jahr 2015 auf allen Höhenstufen hoch war (trocken, zwischen 119 (auf 1350 m ü. M) und 456 Stunden (auf 570 m ü. M) über 1.5 KPa während der Vegetationsperiode), war das Sättigungsdefizit im Jahr 2014 weniger ausgeprägt (zwischen 33 und 92 Stunden über 1.5 KPa) und im Jahre 2013 dazwischenliegend.

Bei beiden Baumarten profitierten die verpflanzten Bäume von einem früheren Blattaustrieb im Vergleich zu den Kontrollbäumen auf den Standorten von denen die verpflanzten Bäume stammten (1350 m ü. M). Fichten waren im Austrieb generell 15 Tage später als die Buchen.

Verpflanzte Buchen auf den am tiefsten gelegenen Standorten (395 m ü. M.) wiesen zwischen 2013 und 2015 einen signifikant höheren Zuwachs an Biomasse (gemessen mit allometrischen Modellen) auf als die Kontrollbäume (1350 m ü. M.). Das war dies für die Fichten nicht der Fall. Im Jahr der Verpflanzung 2013 und unter Berücksichtigung der Anzahl Wachstumstage in jeder Höhenstufe, produzierten die Buchen nach der Verpflanzung über 1% mehr von ihrer initialen Biomasse pro Tag auf 395 m ü. M als auf 1350 m ü. M., wohingegen junge Fichten 2013 in ihrem Zuwachs keine Auswirkungen des Höhengradienten zeigten. Im Jahr 2014 wuchsen alle verpflanzten Fichten und Buchen stärker als die Kontrollbäume auf 1350 m. Im Jahr 2015, welches durch ein hohes Sättigungsdefizit geprägt war, zeigten alle verpflanzten Bäume auf 395 und auf 570 m ü. M. Wachstumseinbussen gegenüber den Kontrollbäumen auf 1350 m ü. M., mit Ausnahme der verpflanzten Buchen auf 1010 m ü. M.

Photosynthesekapazitätsmessungen, welche in den Jahren 2013 und 2014 gemacht wurden, konnten die Unterschiede im Zuwachs der Buchen über den Höhengradienten nicht erklären. Im Gegenteil war die Photosynthesekapazität der verpflanzten Bäume für beide Baumarten kleiner als bei den Kontrollbäumen auf 1350 m ü. M.

Bei einer Ernte im 2014 zeigte sich, dass sich die Baumarten in der Biomassenverlagerung unterschieden: die Buchen verfügten über ein stärkeres Wurzelwachstum, während die Fichten mehr Biomasse in das Triebwachstum investierten.

In einem gegenseitigen Verpflanzungsexperiment von Buchen zwischen der tiefsten und höchsten Lage (395 und 1350 m ü. M.) wurde der Effekt von wärmeren oder kühleren Wintern auf den Blattaustrieb und die Knospenentwicklung getestet. Es zeigte sich, dass der frühere Austrieb der Bäume im Frühling eine vorzeitige Knospenentwicklung im Herbst nach sich zog. Es kam demnach nicht wie erwartet zu einer Verzögerung der Blattseneszenz im Herbst. Das weist darauf hin, dass die potentielle Verlängerung der Vegetationsperiode durch die Klimaerwärmung kleiner sein könnte als erwartet.

Die Stickstoffkonzentration in den Blättern stieg nach dem Austrieb bis zu einem Sättigungspunkt (abhängig vom der Höhe ü. M.) an. Während des Alterungsprozesses der Blätter korrelierten Blattfarbe mit Stickstoffkonzentration und Photosynthesekapazität.

Obwohl es zwischen Buchen und Fichten wichtige ontogenetische Unterschiede gibt, führte die Verpflanzung auf tiefergelegene Standorte bei beiden Baumarten zu signifikanten Modifikationen der Blattmorphologie, hauptsächlich im Zusammenhang mit dem Temperaturanstieg. Als Reaktion auf die sehr unterschiedlichen Wuchsbedingungen in den Vegetationsperioden 2013 und 2014 fielen auch die Reaktionen der Blattmorphologie auf den Höhengradienten zwischen den Jahren unterschiedlich aus. Insbesondere die verpflanzten Buchen zeigten auf den tiefergelegenen Standorten Blätter mit xeromorphen Charakteristiken. Fichtennadeln weisen generell xeromorphe Züge auf und verfügen über eine gute intrinsische Adaptation an Trockenheit. Trotzdem konnten bei den verpflanzten Fichten morphologische und anatomische Anpassungen der Nadeln beobachtet werden. Die Parameter, die die höchste phänotypische Plastizität entlang des Höhengradienten zeigten, waren für die Buchen die Blattfläche sowie Blattmasse pro Blattfläche und für die Fichten die Nadelquerschnittsfläche und relative Fläche von Harzkanälen.

Das mikrobielle C/N Verhältnis nahm für die Buchen mit sinkender Höhe ü. M. zu, während sich dieser Trend für die Fichte nicht abzeichnete. Das weist darauf hin, dass die beiden Baumarten unter Einfluss des Klimawandels den Boden unterschiedlich beeinflussen könnten.

In unserem Projekt zeigten sowohl Buchen als auch Fichten durch die Verpflanzung auf tiefergelegene Standorte Anpassungen ihrer Blattmorphologie und Anatomie an die trockeneren Verhältnisse. Die Buchen waren stärker als die Fichten in der Lage, die höhere Temperatur an den tiefergelegenen Standorten für grösseren Zuwachs zu nutzen, ausserdem schränkten sie ihren Zuwachs bei Trockenheit weniger stark ein.

Übersetzung : Kathrin Streit

## Résumé

Le but du projet CLIMARBRE a été d'étudier la croissance, la phénologie, la morphologie et l'anatomie foliaire, ainsi que la réponse éco-physiologique aux changements climatiques de deux espèces d'importance majeure (hêtre et épicéa) d'un point de vue écologique et économique dans le paysage jurassien. Le projet s'est concentré sur les jeunes stades de développement de ces deux espèces (hauteur moyenne de 33 cm pour le hêtre et 31 cm pour l'épicéa, pour des âges des plantules entre 4 et 8 ans), car leur faculté d'acclimatation et de régénération dans un contexte de changement climatique sera déterminante pour le devenir des paysages sylvo-pastoraux du Jura et pour les mesures de gestion adaptative. Nous avons testé, le long d'un gradient altitudinal dans le Jura vaudois la réaction de croissance et la capacité d'acclimatation de jeunes arbres prélevés avec leur sol en montagne (site donneur à 1350 m), puis transplantés à de plus basses altitudes dans des conditions plus chaudes et plus sèches (sites receveurs à 1010, 570 et 395 m) de manière à simuler trois variantes de scénarios IPCC de réchauffement climatique (A1B et A2).

La transplantation dans les trois sites receveurs a exposé les jeunes arbres à des températures plus élevées (plus de 6 °C en moyenne aux basses altitudes par rapport au site donneur) et des précipitations réduites (jusqu'à 47% de moins à la plus basse altitude comparé au site contrôle) durant la période de végétation. Le déficit de pression de vapeur de l'air (VPD) résume le mieux les conditions de stress subies par les plantes aux différentes altitudes. A cet égard, l'année 2015 a été celle avec les valeurs les plus élevées à toutes les altitudes (entre 119 heures à 1350 m et 456 heures à 570 m au-delà de 1.5 KPa durant la période de végétation), 2014 a été la moins extrême (entre 33 et 92 heures au-delà de 1.5 KPa) et 2013 a été intermédiaire. Avec le réchauffement induit par la transplantation, les deux espèces ont été capables d'avancer le débourrement de leurs feuilles et aiguilles, l'épicéa ayant démarré environ 15 jours après le hêtre.

L'accroissement de biomasse, mesurée au moyen de modèles allométriques, des jeunes hêtres durant la période 2013-2015 a été significativement plus grande à la plus basse altitude (395 m) par rapport au site donneur (1350 m). Étonnamment, l'épicéa n'a pas augmenté significativement sa biomasse à la plus basse altitude par rapport au site donneur pendant la même période de croissance. Au cours de la saison de croissance 2013, et en tenant compte du nombre de jours de croissance dans chaque site, les jeunes hêtres dans les sites les plus bas ont produit plus de 1% de leur biomasse initiale par jour de plus que les plantes témoins dans le site donneur. En revanche, les jeunes épicéas n'ont pas poussé plus que ceux dans le site de contrôle et n'ont pas montré de réponse au gradient altitudinal. Au cours de l'année 2014, tous les jeunes arbres ont poussé plus que les arbres du site contrôle des deux espèces à 1350 m. Finalement, les individus qui ont poussé à basse altitude en 2015 ont présenté un déclin de la croissance par rapport à ceux du site donneur, à l'exception du hêtre à 1010 m. Ces résultats peuvent être mis en relation avec un VPD élevé. En revanche, les mesures de la capacité photosynthétique effectuées en 2013 et 2014 n'expliquent pas les différences observées au niveau de l'accroissement de biomasse, car cette capacité est apparue plus faible à basse altitude que dans le site donneur en altitude, pour les deux espèces. En ce qui concerne l'allocation de la biomasse (mesure directe par récolte en 2014), la masse sèche des différentes parties de l'arbre montre un pourcentage plus élevé de biomasse souterraine pour le hêtre, alors que l'épicéa a un pourcentage de feuilles notablement plus élevé par rapport au hêtre.

L'avancement et le retard de l'éclosion des bourgeons du hêtre provoqués expérimentalement par une transplantation réciproque aux deux altitudes extrêmes du gradient altitudinal, ce qui a créé des conditions avec des hivers plus chauds ou plus froids, a significativement impacté la phénologie à l'automne suivant : un débourrement précoce au printemps a entraîné une formation précoce des bourgeons d'automne. Le retard potentiel du processus de sénescence, souvent préconisé en relation avec le réchauffement global, pourrait être moins important que prévu, de même que l'extension de la durée de la période de végétation. Après le débourrement des feuilles, on a observé un incrément de la concentration de l'azote (NBI) avec la maturité des feuilles, jusqu'à un certain seuil, qui dépendait de l'altitude à laquelle les arbres ont poussé. Le suivi de la

sénescence foliaire a montré qu'il existe une corrélation entre la coloration de la feuille, le taux d'azote dans la feuille et le taux d'assimilation du CO<sub>2</sub>.

Malgré des différences ontogénétiques importantes, les deux espèces ont montré des modifications significatives de la morphologie de leur feuillage en réponse avant tout à l'augmentation des températures à plus basse altitude, quelle que soit l'échelle structurale considérée. En outre, et suite aux conditions climatiques contrastées pendant les saisons de végétation 2013 et 2014, ces changements ont connu une forte variabilité interannuelle. En particulier chez le hêtre, les changements structuraux observés ont globalement signifié une augmentation des caractéristiques xéromorphiques du feuillage. Malgré leur xéromorphie constitutive et une adaptation intrinsèque à des conditions hydriques plus contraignantes, différents ajustements morpho-anatomiques ont également été observés dans les aiguilles d'épicéa. Les paramètres montrant la plus grande plasticité phénotypique comprenaient la surface foliaire et la masse foliaire par unité de surface chez le hêtre *versus* la surface transversale des aiguilles et la surface relative des canaux à résine chez l'épicéa

Le rapport C/N microbien a augmenté à basse altitude chez le hêtre, ce qui n'a pas été observé pour l'épicéa. Ces résultats donnent une indication que les deux espèces ont une influence différente sur le sol quand ils sont exposés au même changement des conditions climatiques.

Dans ce projet, à la fois le hêtre et l'épicéa ont montré, avec la transplantation, une acclimatation de la morphologie et de l'anatomie foliaire à des environnements plus chauds et secs à basse altitude. Le hêtre a été davantage capable que l'épicéa de profiter des conditions plus chaudes de basse altitude pour l'accroissement de biomasse et de plus, cette espèce a moins réduit sa croissance lors des périodes sèches.



## Summary

The aim of the project CLIMARBRE was to study the growth, the phenology, the leaf morphology and anatomy, as well as the ecophysiological response to climate change of two species of major importance (beech and spruce) for the landscape and the economy in the Jura mountains. The project focused on young trees (average height of 33 cm for beech and 31 cm for spruce, for a relative age of about 4 to 8 years old) of these two species since their faculty of acclimation and regeneration in a context of climate change will be critical for the fate of the sylvopastoral landscape of the Jura and for adaptive management. We tested along an altitudinal gradient in the canton of Vaud the growth response and the adaptation capacity of young trees sampled with their soil in a mountain area (donor site at 1350 m. a.s.l.) and transplanted downhill to warmer and dryer conditions (recipient sites at 1010, 570 and 395 m a.s.l.), so that three variants of IPCC climate warming scenarios could be simulated (A1B and A2).

The transplantation down to the three recipient sites exposed the young trees to higher temperatures (more than + 6°C at the lower sites compared to the donor site) and reduced precipitation (up to 47% less precipitation at the lowest site compared to the donor site) during the growing season. The air vapor pressure deficit (VPD) best reflects the stress conditions for the plants at the different altitudes. The year 2015 had the highest values at all altitudes (between 119 hours at 1350 m a.s.l. and 456 hours at 570 m a.s.l. above 1.5 KPa during the vegetation period), while 2014 had the least extreme conditions (between 33 and 92 hours above 1.5 KPa) and 2013 was intermediate. With the warming induced by the transplantation, both species were able to advance budburst of leaves and needles, with spruce starting its growth period 15 days later than beech.

Biomass increment, measured by means of allometric models, of young beech during the period 2013-2015 was significantly higher at the lowest altitude (395 m a.s.l.) as compared to the donor site (1350 m a.s.l.). Surprisingly, spruce did not increase its biomass at the lowest altitude as compared to the donor site during the same growing period. During the 2013 growing season, while accounting for the number of days of growth in each site, the young beech in the lowest site produced more than 1% of their initial biomass per day more than what was produced by the control plants in the donor site. But young spruce did not grow more than those in the control site and did not respond to the altitudinal gradient. During 2014, all young trees did grow more than the control plants of both species at 1350 m a.s.l. Finally, individuals that grew at low altitude in 2015 did show a decrease of their growth as compared to those in the control donor site, except beech at 1010 m a.s.l. These results can be linked to the VPD. On the other hand, measures of photosynthetic capacity undertaken in 2013 and 2014 did not explain the pattern of biomass increment since this capacity was lower at low altitudes than in the donor site at higher elevation, for both species. With respect to biomass allocation (direct measure with a harvest in 2014), the dry mass of the different parts of the trees showed a higher percentage of belowground biomass for beech, while spruce had a higher percentage of biomass in the foliage as compared to beech.

The advance and the delay of budburst induced in a reciprocal transplantation experiment between the two extreme sites of the altitudinal gradient, which created warmer or cooler winter conditions, has significantly impacted the following autumn phenology: an advanced spring budburst has led to an earlier autumn bud set. Thus, the potential delay in senescence processes due to global warming might be smaller than expected, as well as the assumption of longer growing seasons under climate change. After budburst, leaf nitrogen content (NBI) increased with leaf maturity up to a certain threshold that depended on the altitude where the trees grew. The monitoring of leaf senescence showed a correlation between the color of leaves, the leaf nitrogen content and the assimilation rate.

Despite important ontogenetic differences, both species showed significant changes in their foliage morphology in response mainly to temperature increase at lower altitudes, irrespective of the structural scale considered. Furthermore, as a result of contrasted climate conditions during the vegetation periods 2013 and 2014, these changes had a high interannual variability. For beech in particular, structural changes indicated increased expression of xeromorphic characteristics of

foliage. Spruce already has some constitutive xeromorphic traits and an intrinsic adaptation to more constraining hydric conditions, but still showed some morpho-anatomical adjustments in the needles. Parameters that showed the highest phenotypic plasticity were leaf area and leaf mass per unit area for beech, and needles cross section and percentage of resin ducts for spruce.

The microbial C/N ratio increased at lower altitudes for beech, a trend which was not observed with spruce. This result gives an indication that the two species might impact the soil differently when they are exposed to the same climate warming.

In our project, both beech and spruce showed with the transplantation a leaf morphological and anatomical adaptation to warmer and dryer environments at lower altitudes. Beech was more capable than spruce of using higher temperatures at low altitudes to increase biomass. Furthermore, beech was better able to limit its growth reduction during dry periods.

## 1. Introduction

### 1.1 Etat des connaissances

On s'attend à ce que le climat mondial change de manière significative ce siècle, avec une augmentation généralisée des températures, un changement du régime des précipitations et une augmentation des fréquences et de l'intensité des événements climatiques extrêmes, conduisant à plus de variabilité climatique (IPCC 2002). Le réchauffement global et les changements environnementaux associés auront des impacts particulièrement importants sur les écosystèmes montagnards (IPCC 2007). Les tendances observées dans les montagnes suisses durant le 20<sup>ème</sup> siècle, d'une augmentation de 1.5 °C des températures moyennes annuelles (Beniston et al. 1997), s'accompagnent par une augmentation des événements de températures estivales extrêmes et des sécheresses prolongées (Schär et al. 2004, Beniston 2009). Pour ce siècle, les prédictions annoncent un renforcement de ces tendances et les régions tempérées des montagnes de l'hémisphère nord subiront les réchauffements les plus marqués, qui pourraient être deux à trois fois supérieurs (+2.8 à +5.3 °C) à ce qui a été enregistré au 20<sup>ème</sup> siècle (Nogues-Bravo et al. 2007). Par exemple, à la limite supérieure de la forêt dans les Alpes suisses, une augmentation de 2.5 °C de la température moyenne a été enregistrée durant le 20<sup>ème</sup> siècle, avec une accentuation de la tendance depuis 1980 à 1 °C (Gehrig-Fasel et al. 2007). En conséquence, les événements de réchauffements extrêmes et la diminution de 30% des précipitations durant la période de croissance des végétaux va intensifier les périodes de sécheresse en Europe centrale (Beniston et al. 2007, CS2M 2011). Ceci va modifier la disponibilité de l'eau dans les sols durant la saison de croissance des végétaux, la phénologie des plantes, la durée de la saison de croissance des végétaux, et finalement se répercuter sur la répartition des écosystèmes et leur fonction (Parry 2000, FOEN/FSO 2011). De manière générale, on s'attend à ce que les forêts tempérées profitent de conditions plus chaudes, avec une augmentation de leur croissance (Way & Oren 2010), tandis que les forêts méditerranéennes et tropicales pourraient y répondre avec une diminution de croissance (Ogaya & Peñuelas 2007, Way & Oren 2010). Ceci s'explique partiellement par le fait que la croissance des arbres dans les hautes latitudes et altitudes est généralement limitée par la température, tandis que les arbres des régions méditerranéennes sont limités par la disponibilité en eau (Ogaya & Peñuelas 2007, Way & Oren 2010).

Dans les écosystèmes montagnards, les plantes sont plus sensibles au changement climatique et peuvent y répondre de trois manières: 1) par la persistance dans un environnement climatique modifié, 2) par la migration dans des environnements au climat mieux adapté ou 3) par l'extinction (Theurillat & Guisan 2001). Le changement de distribution des espèces et en particulier la remontée à des altitudes plus élevées ont déjà été démontrés (Lenoir et al. 2008, Peñuelas et al. 2007, Walther et al. 2005, Wardle et al. 2011). Par exemple, une remontée des forêts tempérées de hêtre a été observée dans les montagnes du Montseny de Catalogne, en réponse aux changements climatiques et d'utilisation des terres au 20<sup>ème</sup> siècle (Peñuelas and Boada 2003). Certaines plantes comme le sapin ont montré une chute de leur croissance et de leur vitalité, les conduisant à déplacer leur aire de distribution vers les altitudes supérieures, avec une disparition concomitante à plus basse altitude, pour laisser place à des espèces plus tolérantes à la sécheresse, telles que le hêtre et le chêne pubescent (Cailleret and Hendrik 2011). De tels changements environnementaux provoquent la perte de certaines espèces et le gain

d'autres, résultant dans le changement des traits d'espèces et des interactions dans les communautés végétales, avec des effets en cascade sur le fonctionnement des écosystèmes et sur les services qu'ils procurent (Wardle et al. 2011, Gimmi et al. 2010). Cela conduira fatalement à un changement de la composition des forêts, de la production de bois, et donc de l'économie forestière et du paysage en général (Peringer et al. 2013).

Toutefois, le changement climatique actuel ou à venir pourrait être trop rapide pour permettre une migration naturelle efficace dans de nouveaux habitats adéquats, (Rice & Emery 2003), typiquement durant les événements de températures extrêmes qui poussent les organismes aux limites de leur capacité de croissance. Dans cette situation, les plantes doivent faire face et subir sur place les changements environnementaux (Allen et al. 2010, Bonn 2000, Petriccione 2005) par une plasticité phénotypique à court terme (Vitasse et al. 2010), laquelle peut se définir comme la capacité d'un génotype de développer différents phénotypes en réponse à un changement environnemental (Bradshaw 1965).

Ainsi, en réponse au réchauffement climatique, le hêtre pourrait démarrer un processus de défense en fermant ses stomates de façon à limiter l'évapotranspiration. Toutefois, ce processus provoque une diminution de l'activité photosynthétique, et ainsi de la croissance (Jump et al. 2006). En revanche, un effet positif des températures élevées sur les forêts de conifères a été démontré. Grâce à l'activité photosynthétique hors-saison de végétation de l'épicéa, des températures modérées à cette saison impactent le bilan de carbone de la plante et favorisent une croissance précoce (Guehl 1985). Cela permet aussi une diminution de l'embolisme des tissus conducteurs, favorise le débourrement des feuilles et augmente la période de végétation (Rolland et al. 1998). Certaines espèces d'arbres peuvent être plus affectées que d'autres par les changements climatiques en raison de leur sensibilité intrinsèque et leurs différentes capacités d'adaptation (Davis and Shaw 2001). A cet égard, la diversité génétique et la plasticité phénotypique sont deux processus clefs qui permettent la survie des plantes et leur développement dans les nouveaux environnements. Fondamentalement, une grande diversité génétique au sein des populations facilite l'adaptation sur le long terme, alors que la plasticité phénotypique à court terme est une voie efficace par laquelle les plantes peuvent s'adapter aux changements environnementaux rapides (Vitasse et al. 2010). Cependant, la plasticité phénotypique plus que la diversité génétique pourrait jouer un rôle crucial en permettant à la plante de persister dans son nouvel environnement (Rehfeldt et al. 2001). La plasticité phénotypique induite par les températures influence de manière significative la distribution des espèces, où les traits comme la phénologie, la croissance et la résistance au gel semblent largement impliqués dans les patrons de distribution (Vitasse et al. 2010). Ainsi, on constate que les traits fonctionnels du chêne et du hêtre répondent clairement au changement de température le long des gradients altitudinaux, montrant ainsi la capacité d'adaptation inhérente de ces plantes aux futurs climats (Vitasse et al. 2009, 2010, Cailleret and Hendrick 2011, Davi et al. 2011). De plus, la composition et la stabilité des écosystèmes dépendent de l'influence mutuelle des compartiments aériens et souterrains. Ainsi, les réponses des communautés biologiques du sol aux changements climatiques influencent en retour les plantes (Wagg et al. 2011). Par exemple, les symbiotes mycorhiziens facilitent l'accès aux nutriments limitants avec, pour conséquence, un feedback positif sur la productivité des plantes (Whitfield 2007). De fait, tout changement dans la composition microbienne du sol sous l'effet des changements climatiques pourrait largement influencer la biomasse et le statut nutritif des plantes, en influençant leur performance et leur densité (Wardle et al. 2004). De nombreuses observations indiquent que les plantes et plus particulièrement les arbres pourraient s'adapter aux changements climatiques grâce à leur plasticité phénotypique (Pieruschka et al. 2010, Vitasse et al. 2010) et par des adaptations

physiologiques (adaptation à l'optimum de température pour la photosynthèse, Zufferey et al. 2000).

Les écosystèmes sylvopastoraux des montagnes du Jura Suisse sont utilisés traditionnellement comme une source de fourrage et de bois, mais leur sensibilité aux changements d'utilisation des terres et au climat les met en péril (Buttler 2014). La régénération et la croissance des deux espèces principales, l'épicéa (*Picea abies*) et le hêtre (*Fagus sylvatica*), est déterminante pour la structuration de ces écosystèmes et du paysage semi-boisé, et en particulier pour maintenir la coexistence dynamique, dans l'espace et dans le temps, d'arbres isolés, de lambeaux de forêts et des pâturages. Aussi, il est important de comprendre les processus de régénération des arbres pour l'utilisation durable de ces écosystèmes et pour maintenir leur valeur multifonctionnelle, y compris leur biodiversité. Dans la perspective inéluctable de la transformation du paysage avec le changement climatique (Peringer et al. 2013), la gestion adaptative est cruciale pour assurer les biens et services écologiques attendus, notamment le fourrage d'alpage, le bois, la biodiversité et la beauté du paysage. Dans ce contexte, la réaction des jeunes arbres aux changements climatiques prend toute son importance.

## 1.2 Problématique, objectifs et hypothèses du projet

Le projet s'appuie sur l'expérience du projet des EPF CCES « Mountland » dans laquelle des monolithes de sol, avec leur végétation herbacée en provenance de trois habitats représentatifs d'un gradient d'intensité d'utilisation des sols dans les pâturages boisés du Jura, ont été transplantés dans des cuves lysimétriques à différentes altitudes. Cette étude a porté sur la végétation herbacée (Gavazov et al. 2013, 2014) et les sols (Puissant et al. 2015). Dans le projet CLIMARBRE, nous avons utilisé le même transect altitudinal, allant des Amburnex dans le Parc Naturel Régional du Jura Vaudois, le site donneur à 1350 mètres d'altitude, à trois sites de plus basses altitudes, respectivement à St-George (1010 m), à l'Arboretum National d'Aubonne (570 m), ainsi qu'à Bois Chamblard, site appartenant à une Fondation EPFL (395 m). Nous avons testé avec ces transplantations la croissance et la capacité d'adaptation de jeunes épicéas (*Picea abies*) et hêtres (*Fagus sylvatica*) pris dans le site donneur d'altitude et adaptés à ce climat froid, aux conditions plus chaudes et plus sèches des sites de plus basses altitudes. Le but était d'étudier les réponses adaptatives de la croissance, de la morphologie, de l'anatomie et de l'écophysiologie à l'effet combiné de l'augmentation des températures et de la diminution des précipitations de ces deux espèces d'importance majeure du point de vue écologique, économique et paysager dans les montagnes du Jura. Outre la variabilité inter- et intra- spécifique des réponses qui peut être quantifiées avec une telle expérience, les résultats serviront aussi à calibrer notre modèle spatial et dynamique WoodPam, lequel a déjà été utilisé pour prédire l'évolution des paysages et des espèces d'arbres dans les montagnes jurassiennes (Peringer et al. 2013, Buttler et al. 2012).

Nos hypothèses étaient que (i) l'épicéa et le hêtre s'adaptent aux changements climatiques simulés, (ii) les réponses spécifiques de ces deux espèces diffèrent selon les mécanismes phénotypiques et physiologiques impliqués, et (iii) ces mécanismes sont limités par un seuil le long du gradient altitudinal.

Dans ce rapport final du projet CLIMARBRE, nous présentons brièvement les méthodes utilisées et donnons quelques résultats, qui viennent en complément de ce qui a été présenté dans les rapports intermédiaires. Les thèmes abordés comprennent l'effet de forçage climatique par la transplantation (3.1), le modèle allométrique de croissance et la

biomasse qui en résulte (3.2), l'activité photosynthétique (3.3), la phénologie du feuillage chez le hêtre (3.4), l'effet « carry-over » (3.5), les modifications macro- et micromorphologiques du feuillage (3.6) et l'activité microbienne des sols (3.7). Les articles annexés (publiés ou en cours de soumission) donnent une description plus complète pour les parties 3.2, 3.5 et 3.6.

## 2. Matériel et Méthodes

### 2.1 Site d'étude et gradient altitudinal

Dans le projet CLIMARBRE, nous avons repris l'approche par gradient altitudinal utilisée par Gavazov et al. (2013, 2014) et Puissant et al. (2015) pour étudier la réponse de la végétation herbacée des pâturages subalpins et des sols à un climat plus chaud et plus sec, mais en s'intéressant cette fois aux plantules de hêtre et d'épicéa qui forment le stade de régénération (et l'avenir) des écosystèmes sylvo-pastoraux du Jura. Les plantules (hauteur moyenne de 33 cm pour le hêtre et 31 cm pour l'épicéa, pour des âges des plantules entre 4 et 8 ans) ont été prélevées en altitude, dans le site donneur du Marchairuz (Combe des Amburnex, 1350 m) et transplantées à plus basse altitude, dans des environnements plus chauds et plus secs de manière à étudier les réactions d'accroissement, écophysologiques, morpho-anatomiques et phénologiques des jeunes arbres. Les sites de transplantation ont été choisis à St-Georges (1010 m), à l'Arboretum d'Aubonne (570 m) et à Buchillon Les Bois Chamblard (395 m) de manière à simuler trois scénarios IPCC de changement climatique : modéré à 1010 m (en moyenne +2°C et 20% de réduction des précipitations), intermédiaire à 570 m (+4°C et 40% de réduction des précipitations) et extrême à 395 m (+5°C et 50% de réduction des précipitations). Ces données ont été interpolées à partir des stations météorologiques de proximité (source : MeteoSwiss, Agroscope 2016) et les altitudes choisies de manière à représenter les scénarios IPCC d'un réchauffement modéré (A1B) et intensif (A2), ainsi que les réductions de précipitations prédites dans les régions tempérées (Meehl et al. 2007, C2SM et al. 2011, Frei et al. 2006). Parallèlement, ce gradient correspondait aussi à une diminution de la couverture neigeuse et de la durée de la saison de végétation.

### 2.2 Plan expérimental

Les jeunes plantes de hêtre et d'épicéa ont été prélevées au printemps 2012 aux Amburnex, sur deux surfaces suffisamment limitées pour obtenir des individus d'une même population (provenance). Les individus de hêtre ont été prélevés dans une clairière d'une forêt dominée par le hêtre, tandis que ceux de l'épicéa ont été pris dans un pâturage boisé dominé par l'épicéa. Les plantes ont été placées en pots de 20 litres avec leur sol et réparties dans les quatre sites aux altitudes de 1350 m, 1010 m, 570 m et 395 m (Figure 1).

Le design expérimental a consisté en un plan en bloc généralisé avec mesures répétées. Les quatre blocs fixés étaient les quatre sites aux différentes altitudes. A l'intérieur de chaque bloc, un facteur traitement à deux niveaux (TP pour l'effet combiné température et précipitation des conditions locales, et T pour le traitement irrigué, les plantes recevant l'équivalent des pluies du site donneur), et un facteur espèce à deux niveaux (hêtre et épicéa), avec chaque combinaison répétée cinq fois, attribués aléatoirement aux 20 pots de 20 litres (les plantes ont été transférées dans des pots de 45 litres deux ans plus tard à l'automne 2014) dans chaque bloc. Le but du traitement T était d'isoler l'effet du

réchauffement de celui de l'effet combiné de la température et des précipitations. Le facteur année a été répété au sein des pots. L'unité expérimentale était le pot avec chacun une plante. Les pots ont été arrangés aléatoirement dans chaque site, selon une grille avec des mailles assez espacées pour éviter la compétition pour la lumière. Les pots ont été enfouis dans le sol. Un géotextile a été placé au fond des pots et à la surface du sol dans les pots pour, respectivement, éviter la croissance des racines hors du pot et pour limiter l'évaporation de l'eau du sol.

De plus, dans les trois sites receveurs, d'autres jeunes individus de chaque espèce (5 répétitions) ont été collectés localement et transplantés aux côtés des écotypes de montagne, avec soit le sol du site donneur, soit le sol local, afin d'obtenir un contrôle en référence aux individus natifs (Figure 1). Cette partie de l'expérience n'est pas traitée dans ce rapport.

Chaque site a été équipé d'une station météorologique pour la mesure continue de la température et de l'humidité de l'air et des précipitations. Ces mesures sont accessibles sur le site web (Sensorscope, Climaps: <https://www.climaps.com/>).

En plus de l'expérience principale décrite ci-dessus, une expérience additionnelle de transplantation réciproque (effet « carry-over ») a été conduite avec de jeunes plantes de hêtre, en utilisant uniquement le site donneur et le site receveur de basse altitude.

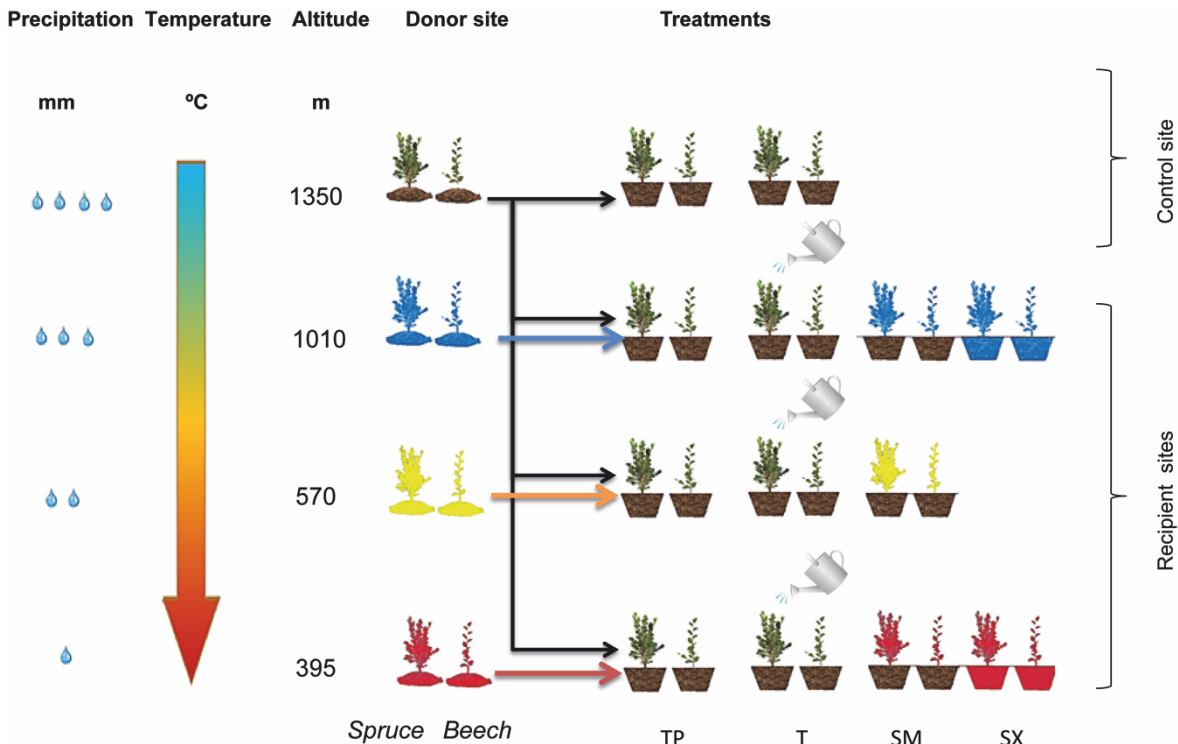


Figure 1 : Schéma du dispositif expérimental principal. TP et T (irrigué selon le régime de précipitation du site donneur) correspondent aux traitements de l'expérience principale faite avec les jeunes arbres de hêtre et d'épicéa prélevés dans le site donneur à 1350 m. SM et SX représentent des pots additionnels contenant des individus de hêtre et d'épicéa pris à proximité des trois sites récepteurs, avec soit le même sol que les pots de l'expérience principale (SM), soit le sol local (SX) ; ces pots servent de contrôle pour la provenance des deux espèces.

### 2.3 Mesures biométriques

La biomasse aérienne a été estimée pendant la période 2013-2015. Ceci a été fait de façon non-destructive à partir d'équations allométriques, qui permettent de prédire la biomasse des arbres à partir de caractéristiques dendrométriques faciles à mesurer. Plusieurs modèles ont été testés en utilisant notamment le diamètre basal du tronc et la hauteur des jeunes arbres. Finalement, une régression linéaire simple, avec comme variable réponse la biomasse aérienne et comme variable explicative le volume total, comprenant les quatre branches principales et le tronc, a été retenue, avec des paramètres adaptés aux patterns de croissance différents des deux espèces. Le volume de chaque élément a été considéré comme étant un cône, dont le diamètre basal et apical et la longueur a été mesuré. Avec ces modèles, la croissance en hauteur typique du hêtre et la ramification latérale de l'épicéa ont été correctement pris en compte. Le modèle a été construit à partir d'échantillons de jeunes arbres pris dans le site donneur (1350 m) de tailles similaires à ceux de l'expérience, mais en incluant aussi des individus avec des tailles plus grandes. Les modèles ont ainsi mis en relation les variables biométriques avec la masse sèche des différents compartiments (tronc, racines, branches, feuilles).

À partir de ces modèles, la croissance annuelle en biomasse de chaque arbre a pu être calculée. Les mesures biométriques ont été effectuées chaque année en début de saison végétative, avant le débourrement, et à la fin de la saison végétative (après la sénescence du hêtre). La différence de biomasse entre la fin et le début de saison donne la croissance annuelle de l'arbre. Cependant, cette différence a été normalisée à la taille initiale de l'arbre pour éliminer tout biais dû aux différences de taille entre arbres dans les pots.

### 2.4 Mesures de la biomasse

Afin de valider les modèles de biomasse et pour avoir une meilleure appréciation de l'allocation de biomasse dans les feuilles et les racines, nous avons sacrifié la moitié des arbres de l'expérience de transplantation en automne 2014. De manière similaire aux mesures faites pour l'établissement des modèles allométriques, des mesures biométriques du tronc et des quatre branches principales ont été effectuées sur le matériel frais, juste après la récolte. Ensuite, le sol a été lavé et les racines séparées à l'aide d'un tamis de 2mm. Les différentes composantes de l'arbre (tronc, branches, feuilles et racines) ont été séchées à 65°C jusqu'à poids constant. Pour le hêtre, les feuilles ont été récoltées avec un filet de nylon placé autour de l'arbre avant la chute de la litière foliaire. Les aiguilles d'épicéa ont été récoltées après séchage, lorsqu'elles pouvaient être facilement retirées des branches.

### 2.5 Mesures écophysiologicals

Des mesures écophysiologicals ont été effectuées durant la période de végétation pour déterminer les plasticités phénotypiques et physiologiques des deux espèces d'arbres, lors des années 2013 et 2014, respectivement à +1 et +2 années après la transplantation. En effet, nous voulions tester si les plantes allaient acclimater leurs propriétés physiologiques aux nouvelles conditions de croissance dans les sites receveurs et voir s'il existait un lien avec les croissances observées. Un suivi biannuel, en début et fin de saison de végétation, a été réalisé pour les paramètres physiologiques tels que l'assimilation nette de CO<sub>2</sub> et la conductance stomatique (Signarbieux and Feller 2012, Zufferey et al. 2000), la fluorescence de la chlorophylle  $a$ , ainsi que le potentiel hydrique des feuilles.



Afin de pouvoir comparer correctement les propriétés physiologiques des deux espèces aux différentes altitudes, nous avons, pour chaque campagne de mesures, apporté toutes les plantes à mesurer dans leurs pots à une même altitude (site de St-George à 1010 m) le jour précédant. De cette manière, le jour des mesures, les plantes des deux espèces provenant des différentes altitudes présentaient les mêmes conditions environnementales pour l'humidité de l'air, la température, ainsi que pour la pression partielle de CO<sub>2</sub> ; ce dernier paramètre influençant grandement l'assimilation de CO<sub>2</sub> par les feuilles.

Les mesures de photosynthèse ont été effectuées avec un analyseur de gaz à infrarouge (CIRAS 2, PP-System) équipé d'une chambre circulaire (PLC-6) pour le hêtre et d'une chambre à conifère pour l'épicéa (PLC-5). Les paramètres de mesures tels que la lumière, la température, le déficit de pression de vapeur (VPD) et la concentration de CO<sub>2</sub> ont été fixés pour tous les individus. La fluorescence de la chlorophylle *a* a été mesurée à l'aide d'un fluoromètre (PAM-2500, WALZ) pour indiquer la limitation de la photosynthèse par les processus de régulation non-stomatique (Signarbieux et al. 2011, Flexas et al. 2004). Le potentiel hydrique des feuilles, en tant que bio-indication de l'état de stress hydrique des arbres transplantés le long du transect altitudinal, a été mesuré à l'aide d'une chambre à pression de type Scholander (Scholander et al. 1965).

## 2.6 Mesures phénologiques et de l'état chimique des feuilles

Généralement, les mesures écophysiologicals sont effectuées lorsque les feuilles sont mures, mais le moment exact de ce stade n'est pas clairement défini. Par exemple, les mesures de photosynthèse sont fortement influencées par la teneur en azote des feuilles. On fait l'hypothèse que l'azote dans la feuille évolue jusqu'à la maturité et que sa concentration peut varier en cas de stress. Par conséquent, le moment dans lequel les mesures de la photosynthèse sont prises est crucial pour l'évaluation correcte de la capacité photosynthétique. En conséquence, nous avons évalué la teneur en azote des feuilles au moyen de l'indice de balance d'azote NBI (Dualox Dx4) des feuilles du hêtre après le débourrement jusqu'à la campagne de mesures écophysiologicals. Cette indice apporte une information sur le statut azoté des plantes. Etant donné que la date du débourrement est décalée entre les différents sites, cette mesure nous a permis, en 2014, de faire les mesures écophysiologicals au même stade de maturité des feuilles le long du gradient (voir rapport de thèse de Master, Rocio Mijancos).

Les stades de développement au printemps sont en général les plus observés lors des études phénologiques. On définit alors les phases phénologiques suivantes : 1) bourgeons dormants, 2) bourgeons gonflés, 3) ouverture du bourgeon ou débourrement, 4) feuilles en dehors du bourgeon mais encore pliées et 5) au moins une feuille dépliée. Ces stades s'appliquent au hêtre, mais les stades 1 à 3 sont aussi utilisés pour l'épicéa. Si la phénologie printanière est largement étudiée, les détails des processus phénologiques des feuilles à l'automne restent peu connus. Par conséquent, nous avons voulu mettre en relation le statut azoté des feuilles (mesure indirecte à l'aide du Dualox Dx4), l'assimilation de CO<sub>2</sub> (Ciras-2 PP-System) et la coloration des feuilles pendant la période de sénescence. Les mesures de la chlorophylle (Chf), de l'index azoté (NBI) et de l'assimilation photosynthétique ( $A_n$ ) ont été enregistrées. Au total, six jeunes hêtres du site le plus bas (395 m) ont été suivis pendant la période de sénescence (octobre-novembre 2013). Les mesures ont été effectuées une fois par semaine sur deux à quatre feuilles par individu et les feuilles ont été échantillonnées pour des analyses ultérieures en laboratoire (teneur en chlorophylle et azote). Chaque mesure d'échange de gaz (une par feuille) a été reliée à la

moyenne de trois mesures du contenu en azote. Ces mesures ont toujours été effectuées au centre de la feuille.

## 2.7 Mesures morpho-anatomiques

Pour analyser les modifications macro- et micromorphologiques du feuillage en réponse au forçage climatique expérimental dans CLIMARBRE, des échantillons matures de feuilles et d'aiguilles (5 générations) ont été prélevés en 2013 et 2014, pendant l'été et différentes caractéristiques morphologiques (taille, biomasse, couleur, contenu en eau) ont été analysées. Des disques foliaires (7 mm) ou des segments médians d'aiguilles (5 mm) ont été prélevés en vue d'analyses en microscopie et fixés sous vide (glutaraldéhyde 2.5% tamponnée à pH 7.0 avec un tampon phosphate 0.067M) puis conservés à 4 °C (Vollenweider et al. 2013). Après observation directe des réseaux de nervures foliaires (hêtre), des coupes épaisses (30-50 µm) ont été réalisées avec un microtome à main puis, pour certaines, colorées (hêtre : bleu alcian, Arend et al. 2008 ; épicéa : fluoral yellow 088 Brundrett et al. 1991), dans le but de contraster les cuticules. La taille et la densité des stomates a été mesurée à partir d'empreintes de feuilles séchées, réalisées avec du vernis à ongle. Les préparations ont été observées avec un microscope Leica Leitz DM/RB, les objectifs 5x (réseaux de nervures), 10x (histologie des aiguilles), 20x (stomates), 40x (cuticule des aiguilles/histologie des feuilles) et 100x (cuticule des feuilles), en lumière transmise et à fluorescence. La prise d'images et les mesures uni-dimensionnelles (taille des stomates, épaisseur des tissus et des cuticules) ont été effectuées avec une caméra Infinity2-1R et le module de mesures inclus dans le logiciel de prise de vues (Infinity Analyze 6.4.1., Lumenera Corp., Ottawa, Canada). Les mesures de surface (réseaux de nervure et histologie des aiguilles) ont été réalisées par analyse d'images (WinCell Pro V 2011 a et Adobe Photoshop CS6). Les résultats ont été analysés par ANOVA à mesures répétées. Les composantes principales de la variation des données morpho-anatomiques ont été extraites et rapportées à différents cofacteurs caractérisant les périodes climatiques les plus contraignantes pendant la saison de végétation, par ordination sous contrainte (RDA) La plasticité phénotypique a été analysée selon Valladares et al. (2002).

## 2.8 Analyse des sols

Pour l'estimation de l'activité microbienne dans le sol, le rapport C/N de la biomasse microbienne (bactéries et champignons) a été mesuré par la méthode de la fumigation au chloroforme. Trois campagnes d'échantillonnage ont eu lieu à trois moments différents de la saison de croissance 2014 : avant le débourrement des feuilles, pendant la saison de croissance et pendant la sénescence. Au total, trois prélèvements par espèce, traitement et site ont été analysés. Cette analyse nous a permis d'avoir une estimation de la dynamique de la matière organique dont on s'attendait à ce qu'elle réagisse assez vite au changement de conditions du milieu.

## 2.9 Déroulement du projet

Les activités principales sont résumées dans le tableau 1. Le travail s'est déroulé conformément à ce qui a été annoncé dans le projet initial et les activités ont toutes été réalisées. Certaines analyses concernant les sols n'ont cependant pas été faites (p.ex. activités enzymatiques). En revanche, une expérience additionnelle a été faite sur l'effet « carry-over ». De nombreuses collaborations ont été établies et le projet a été

formateur pour de nombreux étudiants de l'EPFL, des Universités de Neuchâtel, de Lorraine, de Bordeaux et de l'Universidad Politécnica de Madrid, notamment dans le cadre d'échange ERASMUS. Actuellement, un article dans une revue nationale est publié (La Forêt), nous avons contribué à un chapitre dans le livre issu du programme Wald und Klimawandel (OFEV/BAFU) et deux articles sont soumis dans des revues internationales à comité de lecture (annexés). En raison d'un problème médical, la doctorante a dû interrompre son travail pendant 4 mois, puis elle a repris à 80% seulement (voir rapport intermédiaire 2015). Ce retard a pu être partiellement compensé par l'engagement de plusieurs étudiants pour des stages ou travaux de master.

Tableau 1 Aperçu des activités de recherche

Activités	Type de mesures, protocoles	Année de mesure	Types de publication
Etude préliminaire (expérience principale)	Mise en place de l'expérience sur le gradient d'altitude, prélèvements des plantes, transplantation, équipement des sites, mesures éco-physiologiques préliminaires (échange gazeux, fluorescence de la chlorophylle, potentiel hydrique).	2012	MSc Claire Berthelon
Prélèvement des plantes et installation des sites (expérience principale)	Mesures climatiques : température et humidité de l'air, entretien des sites, rempotage en 2014.	2012-2016	Données climatiques accessibles sur site web Sensorscope
Mesures éco-physiologiques (expérience principale)	Activité photosynthétique ( $A_{max}$ ), courbes de réponse à la température en laboratoire avec VPD contrôlée, conductance stomatique, potentiel hydrique ( $\Psi_B$ et $\Psi_M$ ), fluorescence de la chlorophylle (Fv/Fm), contenu foliaire en azote (NBI), C/N foliaire.	2012 à 2014 juillet, août	PhD Paula Sanginés MSc Rocio Mijancos
Mesures biométriques (expérience principale)	Mesures de croissance : diamètre basal, hauteur du tronc, volume (tronc et branches) sur pied, modèle allométrique pour les mesures indirectes d'accroissement annuel.	2013 à 2016 (printemps et automne)	PhD Paula Sanginés MSc Félix Hernandez MSc Matthieu Bidon Travail de semestre de Robin Hobkirk
Mesures de biomasse (expérience principale)	Récolte d'une partie des plantes et séparation tronc, branches, feuilles/aiguilles et racines.	2014	PhD Paula Sanginés Travail de semestre de Mathilde Menoud Article à soumettre fin 2016
Mesures morpho-anatomiques (expérience principale)	Morphologie, histologie, indices de plasticité phénotypique, caractéristiques xéromorphiques.	2013-2015	PhD Paula Sanginés Travail de semestre Nadia Mudry Article à soumettre fin 2016
Analyse des sols (expérience principale)	Respiration (Reco), C/N, C et N totaux et microbiens, minéralisation de l'azote, nutriments.	2014	PhD Paula Sanginés
Effet de « carry over » (expérience additionnelle)	Phénologie du débournement et de la sénescence du hêtre, carbohydrates	2013 - 2015	PhD Paula Sanginés MSc Ester Toledano

Activités	Type de mesures, protocoles	Année de mesure	Types de publication
de transplantation réciproque)	non structuraux des feuilles/aiguilles (NSC).		Article soumis
Relation débourrement-sénescence (expérience principale)	Phénologie du débourrement et de la sénescence, durée de la saison de croissance, «chilling hours» et «forcing hours», contenu foliaire en chlorophylle (Chlf) et azote (index NBI), température et humidité (sondes).	2013-2015	MSc Rocio Mijancos

### 3. Résultats

#### 3.1 Effet climatique de la transplantation

Les données météorologiques sont enregistrées en continu depuis 2012 et sont encore actuellement disponibles en temps réel sur le site web (Sensorscope, Climaps: <https://www.climaps.com/>). Dans le site donneur (1350 m), les années 2013, 2014 et 2015 ont été plus chaudes (respectivement 0.5, 1.4 et 1.6 °C) que la température moyenne sur le long terme, qui est de 4.5 °C (Tableau 2). Les précipitations ont été comparables aux précipitations moyennes sur le long terme (1750 mm) uniquement en 2013, alors que les années 2014 et 2015 ont été plus sèches. La transplantation dans les trois sites récepteurs a exposé les plantules à des températures plus élevées et des précipitations réduites durant la période de végétation (Tableau 2). Durant les trois années 2013, 2014 et 2015, le gradient de température a été moins régulier qu'attendu selon les calculs initiaux, basés sur des moyennes de températures et de précipitations à long terme (cf. Gavazov et al. 2013). L'augmentation ciblée de +2 °C à 1010 m a été obtenue, voire dépassée en 2014 et 2015, mais pas en 2012 (+ 0.5 °C). A 570 m, l'augmentation de +4 °C a été dépassée les trois années. Il en est allé de même dans le site à 395 m dont l'augmentation de +5 °C a été dépassée les trois années. Finalement, les deux sites de basse altitude ont des températures relativement semblables, malgré la différence d'altitude, en raison d'un effet microclimatique. En ce qui concerne les réductions de précipitations le long du gradient, la diminution de 20% à 1010 m a été dépassée en 2014, mais cette réduction a été insignifiante en 2013 et il a plu davantage en 2014. La diminution des précipitations de 40% à 570 m a été atteinte en 2013, mais pas en 2014, ni en 2015, tandis que la diminution de 50% à 395 m n'a pas été atteinte en 2013 et 2014, mais presque en 2015.

Le gradient d'altitude est bien reflété dans les températures extrêmes durant la période de végétation, à savoir le nombre de jours avec des températures minimales journalières en-dessous de 5 °C et maximales au-dessus de 25 °C (Tableau 2). Mais le déficit de pression de vapeur de l'air résume le mieux les conditions de stress subies par les plantes aux différentes altitudes (Tableau 2). A cet égard, l'année 2015 a été celle avec les valeurs les plus élevées à toutes les altitudes, et 2014 a été la moins extrême. Il apparaît aussi que les deux sites de basse altitude ne sont guère différents, malgré la différence d'altitude.

De manière générale, les conditions climatiques dans les sites récepteurs suggèrent que les plantules n'ont pas été limitées dans leur approvisionnement en eau. Les précipitations mesurées aux différentes altitudes sont suffisantes pour les exigences hydriques des deux espèces. Ceci est confirmé par l'absence de différence observée dans plusieurs analyses (voir par exemple la morpho-anatomie et les croissances) entre les pots ayant subi à la fois

le réchauffement et la réduction des précipitations aux différentes altitudes (TP) et les pots ayant été irrigués et n'ayant subi que le réchauffement de l'altitude du site de transplantation (T).

Tableau 2 : Conditions climatiques dans le site donneur (1350 m) et les sites receveurs (1010, 570 et 395 m) durant les années 2013, 2014 et 2015.

Altitude (m)	Year		Jan	Feb	Mar	Apr	May	Jun	Jul	Aug	Sep	Oct	Nov	Dec	Mean annual temperature (0C)	Mean temperature during the vegetation period (0C) ( $\Delta$ 0C)	Number of days during the vegetation period with daily minimum temperature < 5 0C	Number of days during the vegetation period with daily maximum temperature > 25 0C	Total annual precipitation (mm)	Total precipitation during the vegetation period (mm) ( $\Delta$ mm, %)	Vapor pressure deficit during the vegetation period, mean of the 10 max. daily values (KPa)	Vapor pressure deficit during the vegetation period (number of hours above 1.5 kPa)
			Jan	Feb	Mar	Apr	May	Jun	Jul	Aug	Sep	Oct	Nov	Dec								
1350	Temperature	2013	-2.8	-6	-0.3	3.8	4.6	10.6	15.4	12.8	9.8	9.4	2.5	-0.3	5.0	9.5	107	7			1.08	8
		2014	-0.3	-0.6	2.1	4.9	6.6	12.3	12.2	10.7	10.3	8.6	4.9	-0.9	5.9	9.5	86	1			1.74	41
		2015	-1.9	-3.7	1.6	4.8	8.5	13	16.5	14.4	8.1	5.1	3.5	3.1	6.1	10.9	83	12			2.35	119
	Precipitation	2013	112	105	100	172	200	129	134	52	195	208	214	85					1706	882		
		2014	81	65	32	65	103	95	197	127	63	134	113	49					1124	650		
		2015	115	53	264	121	199	40	84	108	112	61	91	24					1272	664		
1010	Temperature	2013	-1.1	-3.7	0.4	5.9	7.4	12.3	13.5	12	8.8	7.2	0.1	-1	5.2	10 (+0.5)	46	21			1.9	48
		2014	0.5	0.8	4.3	7.5	9	14.5	14.2	13.1	12.3	9.9	5	0.7	7.7	11.8 (+2.3)	42	7			1.93	33
		2015	-0.6	-2.3	3.4	7.9	10.8	15.8	19	16	10.4	6.4	5.2	3.1	7.9	13.3 (+2.4)	33	35			2.87	223
	Precipitation	2013	88	113	112	179	201	71	200	74	158	183	229	149					1757	883 (+0.1)		
		2014	168	263	72	84	144	34	248	155	103	163	146	84					1664	768 (+18.2)		
		2015	120	90	160	101	237	56	105	172	185	81	152	4					1462	856 (-28.9)		
570	Temperature	2013	0.7	-0.5	3.4	9.4	10.8	16.2	21.4	20.6	19	11.3	4.4	0.8	9.8	16.2 (+6.7)	22	29			2.06	166
		2014	3.4	3.6	7.4	10.7	12.2	17.8	16.9	16.7	16.4	13.5	7.8	4.5	10.9	15.1 (+5.6)	10	22			1.94	67
		2015	2.9	1.2	6.9	10.3	14	18.5	22.1	19.1	13.4	9.4	6.4	3.2	10.6	16.2 (+5.3)	18	50			3.44	456
	Precipitation	2013	50	98	125	157	160	70	39	0	64	172	150	165					1250	490 (-44.4)		
		2014	134	231	62	70	106	99	166	105	24	111	113	47					1268	570 (-12.3)		
		2015	106	79	117	74	164	68	51	111	172	65	112	33					1153	640 (-3.6)		
350	Temperature	2013	1.9	0.5	3.9	9.7	11.3	16.6	21.5	19.6	15.8	12.3	5.5	2.1	10.1	15.8 (+6.3)	13	46			2.4	234
		2014	3.8	4.3	7.6	11.4	13	18.8	18	17.4	16.4	13.4	7.8	4.4	11.4	15.8 (+6.3)	6	19			2.06	92
		2015	2.8	1.6	7.7	10.8	14.6	19.4	23.3	20.2	14.8	10.5	7.6	4.7	11.5	17.2 (+6.3)	7	53			2.97	372
	Precipitation	2013	57	97	116	132	135	92	169	54	126	194	148	131					1451	708 (-19.7)		
		2014	102	152	46	53	94	61	148	96	28	113	107	39					1039	480 (-26.2)		
		2015	109	67	125	78	115	47	32	41	38	7	81	28					769	351 (-47.1)		

Months considered for vegetation period are in bold!

### 3.2 Modèle allométrique de croissance et biomasse

La croissance, en terme de biomasse aérienne, des jeunes plantes de hêtre et épicéa exposés au changement climatique simulé a été estimée à partir de la régression linéaire suivante :

$$\ln(B) = c + a\ln(V) \quad \text{Eq. (1)}$$

avec  $B$  pour la biomasse aérienne exprimée en grammes,  $V$  pour le volume total des quatre branches principales et du tronc, exprimé en  $\text{cm}^3$ ,  $c$  pour l'intercept et  $a$  pour la pente de la droite de régression.

L'équation allométrique obtenue pour estimer la biomasse du hêtre est :

$$B = \exp^{(1.012535 * (\ln(V)) - 0.585528)}$$

avec un  $R^2$  ajusté de 0.995 et une p-value <0.0001. Pour l'épicéa, le modèle obtenu est :

$$B = \exp^{1.00926 * (\ln V)}$$

avec un  $R^2$  ajusté de 0.997 et une p-value < 0.0001. La distribution des résidus était normale dans les deux cas. A partir de ces modèles, nous avons pu calculer la biomasse initiale et finale de chaque arbre dans la période considérée, soit par année, soit pour toute la période d'étude.

L'accroissement de biomasse des jeunes hêtres durant la période 2013-2015 a été significativement plus grande à la plus basse altitude (395 m) par rapport au site donneur (1350 m) (Figure 2). Étonnamment, l'épicéa n'a pas augmenté significativement sa biomasse à la plus basse altitude par rapport au site donneur pendant la même période de croissance. Ainsi, différentes réponses de croissance ont été observées entre ces deux espèces au bout de quatre ans d'exposition à des conditions plus chaudes et plus sèches. Ceci peut en partie s'expliquer par l'allongement de la saison de végétation aux altitudes plus basses.

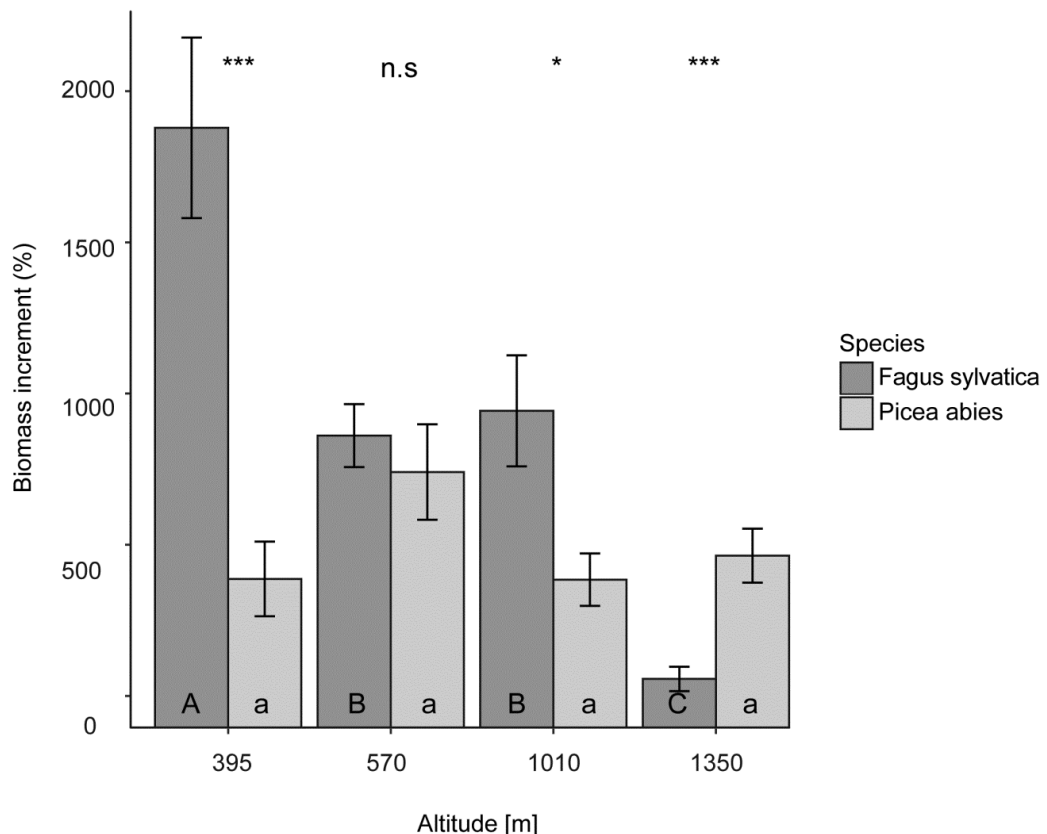


Figure 2 : Biomasse formée durant la période du printemps 2013 à l'automne 2015 pour les jeunes plantes de hêtre et d'épicéa le long du gradient d'altitude. Les traitements T et TP ont été regroupés en l'absence de différence significative (p-value > 0.05). L'augmentation de biomasse est donnée en pourcentage de la biomasse initiale de chaque individu. Les lettres représentent les différences au sein de chaque espèce ; les étoiles représentent les différences entre espèces au sein de chaque altitude (ANOVA).

Les observations phénologiques montrent un allongement général de la période de croissance vers les altitudes plus basses pour les deux espèces (Figure 3), quelle que soit la méthode considérée (fin de formation des bourgeons ou sénescence). Cependant, vouloir comparer la croissance d'une espèce feuillue (hêtre) avec celle d'un conifère (épicéa) n'est pas aisée étant donné que l'épicéa ne montre pas de stade de sénescence. Une solution

consiste à fixer la fin de la croissance par la date de fin de formation des bourgeons automnaux, ce qui permet une comparaison facilitée de ces deux espèces. Malheureusement, cette idée n'est venue que pendant l'année 2014, ce qui fait qu'aucun suivi de la formation des bourgeons n'a été réalisé en 2013. Par contre, une comparaison entre les résultats obtenus (incrément de biomasse standardisés par le nombre de jours de croissance) de ces deux approches (en utilisant soit la sénescence ou la fin de formation du bourgeon) montre des résultats similaires pour le hêtre. Par conséquent, l'emploi de la date de sénescence du hêtre pour déterminer la fin de saison de croissance pour comparer les deux espèces se justifie.

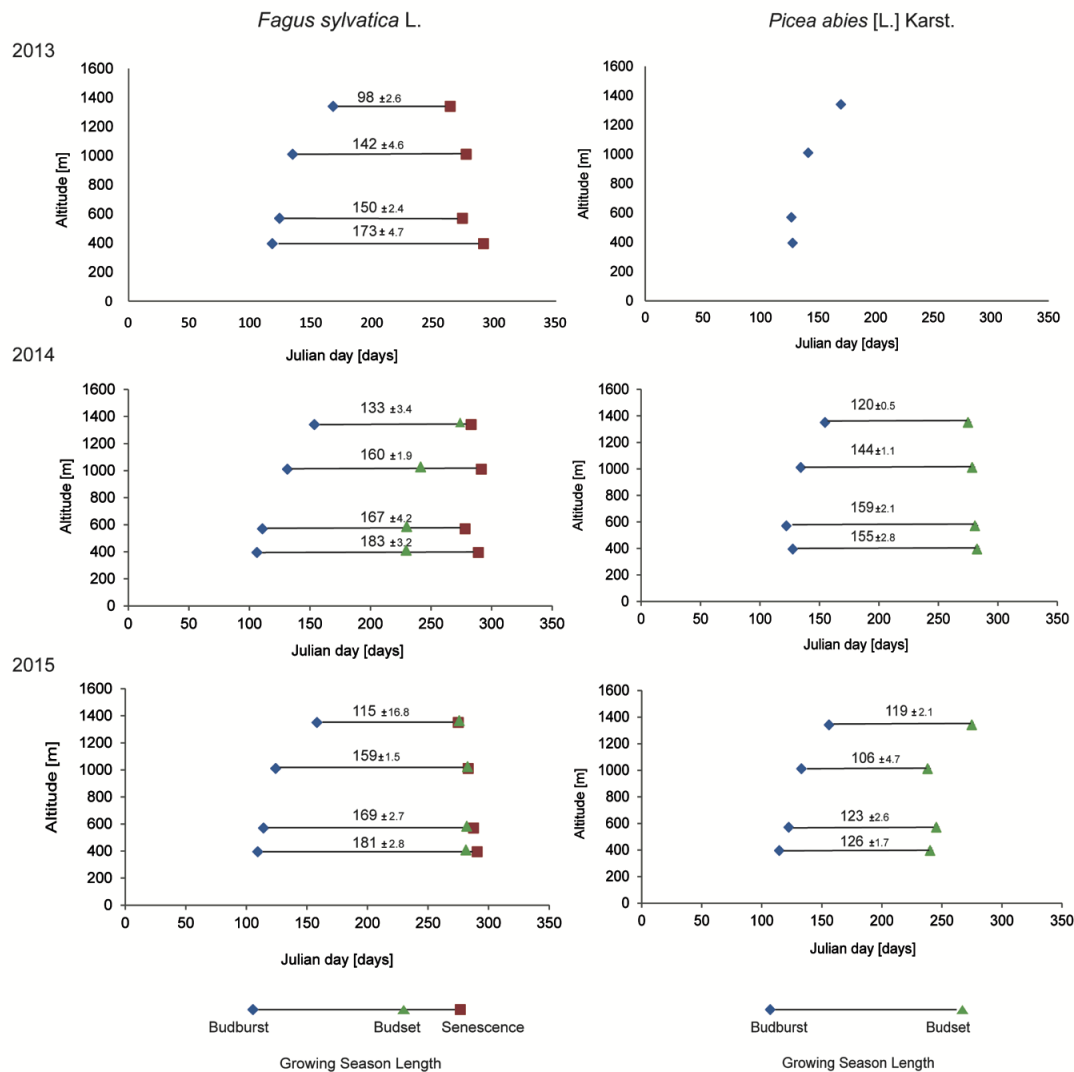


Figure 3 : Durée de la période de croissance du hêtre et de l'écicéa (moyenne et erreur standard) le long du gradient altitudinal en utilisant pour la fin de la période de croissance à la fois le moment de la formation des bourgeons et la sénescence des feuilles du hêtre. Les traitements T et TP ont été confondus étant donné qu'aucune différence significative n'a été trouvée entre les stades phénologiques. Le nombre de répétitions est ainsi de 20 en 2013 et 2014, et 10 en 2015 (après la récolte de la moitié des plantes) pour chaque espèce et altitude.

La quantification des incréments annuels de biomasse pour chaque espèce et dans chaque site révèle différentes réponses des jeunes plantes de hêtre et d'écicéa en rapport avec les conditions climatiques de l'année. Le schéma de croissance le long du gradient altitudinal n'est pas toujours cohérent entre les espèces. Par la standardisation de la croissance annuelle par la durée de la saison de végétation, on supprime l'effet du nombre

de jours de croissance, ce qui permet une comparaison plus utile de l'incrément annuel de biomasse (Figure 4). Nous observons que les arbres qui ont poussé dans leur site d'origine (1350 m a.s.l.) ont maintenu des réponses de croissance similaires au cours des années, avec une croissance plus élevée de l'épicéa par rapport au hêtre. En prenant ces croissances comme traitements témoins, on peut alors comparer l'effet des conditions climatiques chaque année et pour chaque espèce. Au cours de la saison de croissance 2013, les jeunes hêtres dans les sites les plus bas ont produit plus de 1% de leur biomasse initiale par jour de plus que les plantes témoins. En revanche, les jeunes épicéas n'ont pas poussé plus que ceux dans le site de contrôle et n'ont pas montré de réponse au gradient altitudinal. Au cours de l'année 2014, tous les jeunes arbres ont poussé plus que leurs arbres de contrôle respectifs à 1350 m. Par rapport à 2013, aucune différence notable n'a été observée entre les espèces. Finalement, les individus qui ont poussé à basse altitude en 2015 ont présenté un déclin de la croissance par rapport à ceux du site d'origine, mais le hêtre a été moins pénalisé et a même augmenté sa croissance à 1010 m.

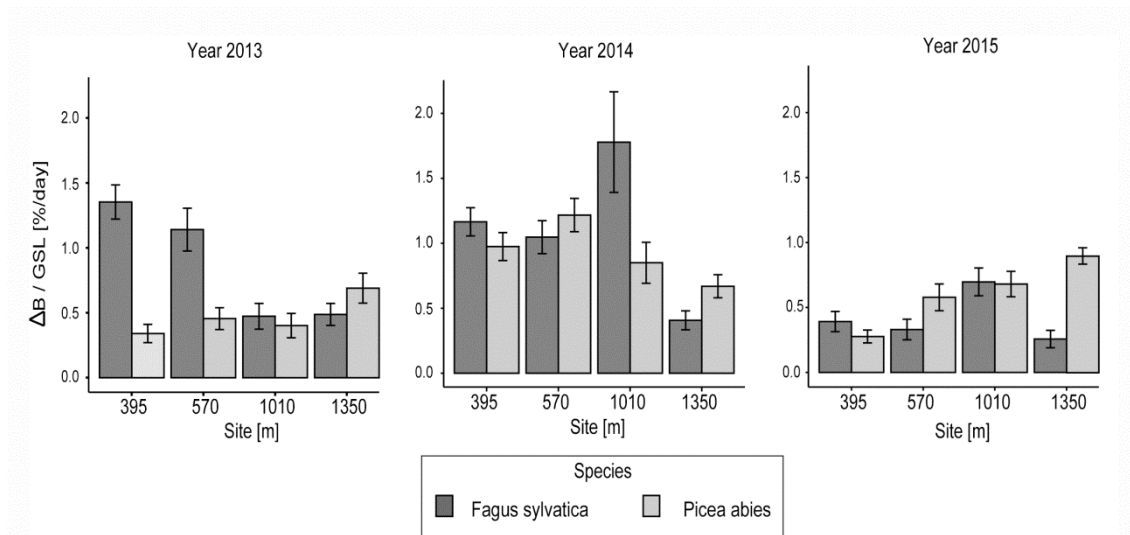


Figure 4 : Augmentation de biomasse ((biomasse finale - biomasse initiale)/biomasse initiale) exprimée en nombre de jours de croissance durant la saison de végétation. Cette expression de la mesure permet d'enlever à la fois l'effet de la taille initiale de la plante et les différences de durée de la saison végétative. La durée de la saison végétative (GSL : growing season length) a été déterminée par le nombre de jours entre l'éclosion des bourgeons et la sénescence des feuilles pour le hêtre. Pour l'épicéa, la date moyenne de la sénescence par site et par année a été employée.

On peut faire l'hypothèse que cette variation interannuelle de croissance est due à des valeurs variables du déficit de pression de vapeur de l'air (VPD) pendant la période d'étude. Il est connu dans la littérature, mais pas encore totalement démontré, que l'épicéa est plus sensible que le hêtre à l'augmentation de VPD au-dessus de 1.5 à 2 kPa. Le tableau climatique (Tableau 1) nous montre que les valeurs de VPD les plus élevées ont été enregistrées en 2015 aux basses altitudes, dépassant le seuil de 2kPa. En fait, au cours de cette année, aucune des espèces n'a grandi à 395 et 570 m. Si l'on regarde les conditions de VPD aux basses altitudes en 2014, on observe le nombre de 67 et 92 heures, respectivement, au-dessus de 1.5kPa, ce qui a priori ne semble pas avoir limité la croissance de ces espèces, alors qu'en 2015 ces valeurs étaient de 456 et 372 heures, respectivement. En revanche en 2013, les valeurs de VPD n'ont pas été limitantes ni pour la croissance de l'épicéa, ni pour celle du hêtre. A l'heure de ce rapport, cette interprétation est encore en



processus de validation.

En ce qui concerne l'allocation de la biomasse, la masse sèche des différents compartiments de l'arbre montre un pourcentage plus élevé de biomasse souterraine pour le hêtre, alors que l'épicéa a un pourcentage de feuilles notablement plus élevé par rapport au hêtre (Figure 5).

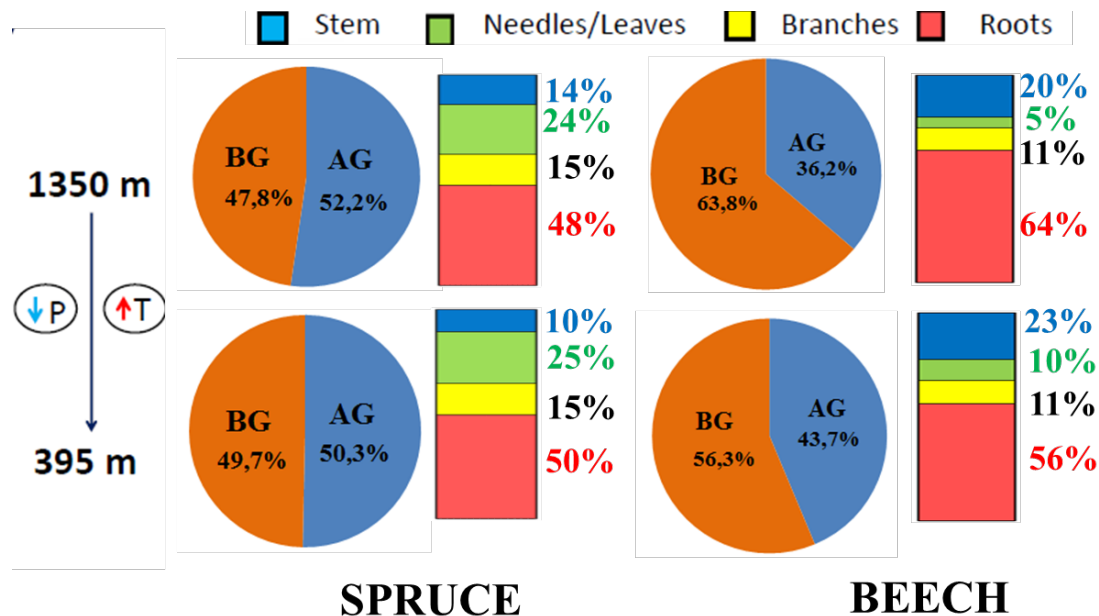


Figure 5 : Répartition de la biomasse après trois ans de simulation de changement climatique dans l'expérience de transplantation. Ces résultats proviennent d'une récolte destructive à l'automne 2014. BG : biomasse souterraine ; AG : biomasse aérienne.

### 3.3 Activité photosynthétique

Les mesures de photosynthèse à l'échelle de la feuille nous permettent d'estimer la quantité de carbone fixé sous forme de CO<sub>2</sub> par la plante, afin de produire de la matière organique pour sa croissance, son métabolisme de maintenance et pour accumuler ses réserves. Les mesures de capacité photosynthétique sont des mesures réalisées dans des conditions optimales pour la plante et représentent ainsi un potentiel maximal pour la fixation de carbone. Ces conditions sont nécessaires afin de pouvoir comparer les performances de différentes espèces entre-elles, soumises également à différentes conditions de croissance, ici le long du gradient altitudinal.

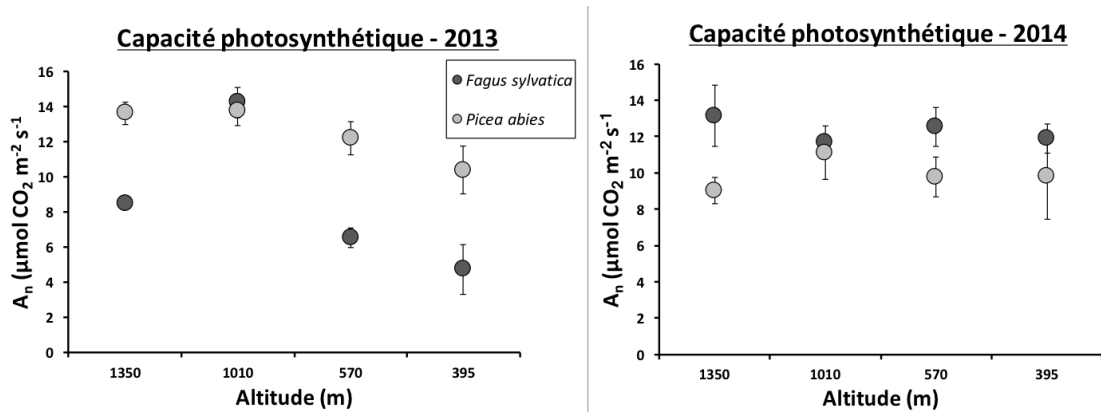


Figure 6 : Capacité photosynthétique du hêtre et de l'épicéa en milieu de saison de végétation à un an (2013) et deux ans (2014) après la transplantation, aux différentes altitudes de croissance. La capacité photosynthétique représente l'assimilation de CO<sub>2</sub> par les feuilles en conditions optimales pour la lumière et la température. Lors des mesures, les plantes ont toutes été regroupées à la même altitude (1010 m), afin que les conditions de déficit de pression de vapeur (VPD) et de pression partielle de CO<sub>2</sub> soient identiques et n'influencent pas la comparaison des valeurs en fonction de l'altitude. Les valeurs de photosynthèse sont calculées sur l'aire projetée des feuilles de hêtre et des aiguilles d'épicéa. Les barres d'erreurs représentent l'erreur standard.

Dans notre cas, les réponses des deux espèces ont montré des différences de comportement d'une année à l'autre (Figure 6). En 2013, les capacités photosynthétiques des deux espèces ont présenté globalement une diminution des valeurs le long du gradient, avec des valeurs plus élevées à 1350 m qu'à 395 m. De plus, cette année-là, l'épicéa a montré des valeurs généralement plus fortes que le hêtre, à l'exception du site à 1010 m, où les valeurs des deux espèces étaient identiques. En revanche, en 2014, nous n'avons pas observé de différence de capacité photosynthétique le long du gradient au sein de chaque espèce. Par contre, cette fois-ci, le hêtre a montré des valeurs globalement plus fortes que celle de l'épicéa.

### 3.4 Phénologie des feuilles du hêtre

Le suivi de la sénescence foliaire montre qu'il existe une corrélation entre le taux d'azote dans la feuille (NBI) et le taux d'assimilation (Figure 7). De même, il y a une relation de ces variables avec la coloration de la feuille. Cependant, on observe que la mesure avec le Dualox Dx4 est moins précise dans l'estimation de la teneur en azote quand les feuilles tournent à la sénescence. En ce qui concerne le suivi de l'azote après la date de débourrement des feuilles, on a observé un incrément de la concentration de l'azote avec la maturité jusqu'à un certain seuil, qui dépendait de l'altitude à laquelle l'arbre a poussé (cf. rapport de Master de Rocío Mijancos).

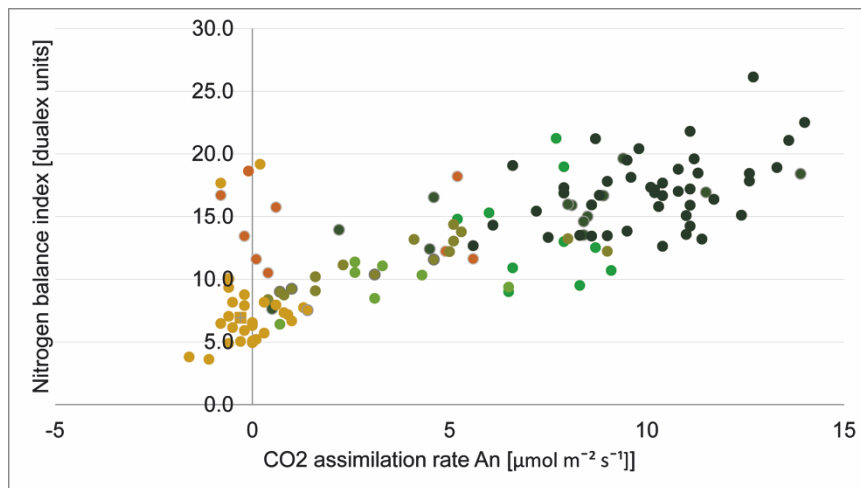


Figure 7 : Relation entre l'index de balance d'azote (NBI) dans les feuilles de hêtre et le taux d'assimilation de CO<sub>2</sub> (A<sub>n</sub>). Les mesures ont été faites durant la période de la sénescence des feuilles en 2013. La coloration des feuilles a été mesurée à l'aide des codes de Biesalski (1957) et est représentée en couleur sur le graphique.

### 3.5 Effet « carry-over » chez le hêtre

Nous avons conduit une expérimentation supplémentaire, en dehors de l'expérimentation principale, afin d'étudier plus particulièrement la réponse de la phénologie du hêtre aux changements des conditions environnementales. En effet, l'étude des variations annuelles du début et de la fin de la période de croissance dans les forêts tempérées est devenue un sujet de recherche important dans les études sur les changements climatiques à cause de son rôle dans la régulation des structures et fonctions des écosystèmes. Il a été montré que le changement climatique peut résulter aussi bien en un réchauffement ou un refroidissement de la période printanière. Mais l'effet particulier d'un refroidissement du printemps sur les phases phénologiques consécutives (formation du bourgeon automnale et sénescence des feuilles) n'a pas encore été bien étudié et n'est pas bien compris (effet dit "carry-over").

Pour cela, nous avons mis en place une expérience de transplantation réciproque sur le même gradient que l'expérimentation principale de CLIMARBRE, en utilisant les deux extrémités du gradient (395 et 1350 m). Nous avons exposé de jeunes plants de hêtre à des conditions plus froides ou plus chaudes que leur site d'origine pendant la période hivernale 2013, en les transplantant respectivement à l'altitude la plus haute ou la plus basse, et nous les avons ensuite ramenés à leur altitude d'origine juste après le débourrement des feuilles au printemps 2014. Cela a eu pour effet de retarder (refroidissement de l'hiver) ou d'avancer (réchauffement de l'hiver) la date de débourrement des feuilles. De plus, les résultats ont montré que le retard ou l'avancement du débourrement ont modifié la phénologie consécutive en automne: un avancement du débourrement au printemps, induit expérimentalement, a conduit à un avancement de la formation des bourgeons en automne, mais pas de manière significative (Figure 8), alors qu'un retard du débourrement au printemps, à lui conduit à un retard significatif de la formation des bourgeons d'automne (cf. article "Carry-over" annexé). Nous avons observé que cet effet "mémoire" pourrait être relié à l'accumulation des carbohydrates non-structuraux (NSC). Cette étude suggère que le retard potentiel des processus de sénescence dû aux changements climatiques pourrait être moins important que prévu et que l'hypothèse d'une période de croissance prolongée ne s'applique pas nécessairement. Ce travail a fait l'objet d'un article qui sera soumis

prochainement et qui est annexé au rapport (cf. « The impact of warmer or cooler winter on European beech phenology lasts beyond spring », to be submitted to Global Change Biology).

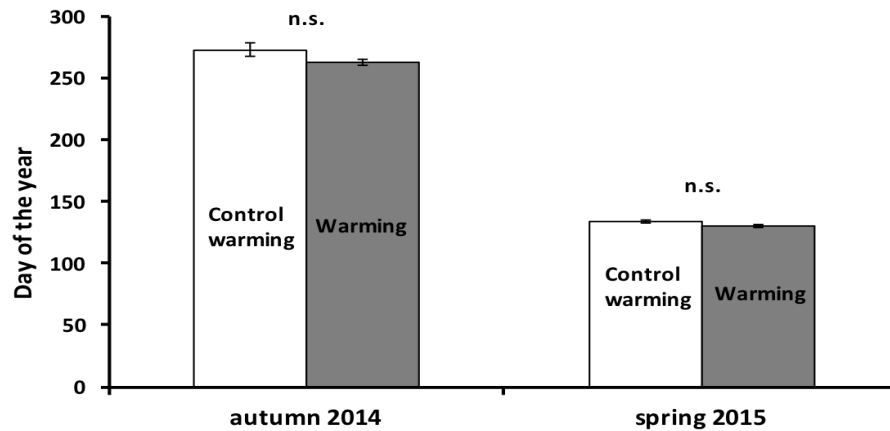


Figure 8 : Date de formation du bourgeon automnale en 2014 (budset) et débourrement des feuilles au printemps 2015 (budburst) pour les jeunes hêtres ayant subi l'hiver 2013-2014 à leur altitude d'origine à 1350 m (Control Warming) et pour les jeunes hêtres ayant subi en réchauffement durant l'hiver 2013-2014 à l'altitude de 350 m (Warming). Après le débourrement, au printemps 2014, les hêtres ayant subi le traitement « Warming » à basse altitude ont été rapportés à leur altitude d'origine à 1350 m jusqu'à la fin de l'expérimentation en 2015.

### 3.6 Modifications macro- et micromorphologiques du feuillage

Malgré des différences ontogénétiques importantes, les deux espèces étudiées ont montré des modifications significatives de la morphologie de leur feuillage en réponse avant tout à l'augmentation des températures à plus basse altitude, quelle que soit l'échelle structurale considérée. En outre et suite aux conditions climatiques contrastées pendant les saisons de végétation 2013 et 2014, ces changements ont connu une forte variabilité interannuelle, suggérant une importante sensibilité de la morphologie foliaire aux conditions climatiques ambiantes pendant l'élongation et la maturation des organes foliaires. En particulier chez le hêtre - et comme indiqué par un parenchyme palissadique et une cuticule plus épaisse, une plus grande surface foliaire (Figure 9), un pourcentage plus élevé de nervures ou une diminution de la taille des stomates, les changements structuraux observés ont globalement signifié une augmentation des caractéristiques xéromorphiques du feuillage. Des stomates de plus petite taille permettent en effet une plus grande réactivité stomatale et donc une optimisation des performances assimilatrices (Zhao et al. 2015). Avec l'épaississement de la cuticule, cet ajustement structural contribue à un meilleur contrôle du bilan hydrique foliaire. L'ajustement de la surface foliaire est une réaction typique d'adaptation altitudinale aux changements de température (Scheepens et al. 2010) mais l'augmentation observée à basse altitude va à l'encontre du renforcement des caractéristiques xéromorphiques observée par ailleurs (Fahn et Cutler 1992). L'ensemble de ces réactions suggère une réponse intégrative du feuillage aux contraintes environnementales, similairement à ce qui est observé dans d'autres contextes environnementaux (Vollenweider et al. 2013). Malgré leur xéromorphie constitutive et une adaptation intrinsèque à des conditions hydriques plus contraignantes, différents ajustements morpho-anatomiques - tels qu'une augmentation de la masse spécifique, une

diminution de la fréquence des lignes de stomates, un renforcement des épidermes, davantage de mésophyle et moins de tissus conducteurs ont été observés dans les aiguilles d'épicéa. Comme pour le hêtre, ces changements suggèrent une réponse intégrative du feuillage aux contraintes environnementales perçues en cours d'élongation et de maturation du feuillage, et variant annuellement. Les paramètres montrant la plus grande plasticité phénotypique comprenaient la surface foliaire et la masse foliaire par unité de surface chez le hêtre *versus* la surface transversale des aiguilles et la surface relative des canaux à résine chez l'épicéa. Globalement, la plasticité foliaire a été légèrement plus grande en 2013 qu'en 2014, ce qui suggère une influence prépondérante de la VPD sur les caractéristiques morphologiques du feuillage.

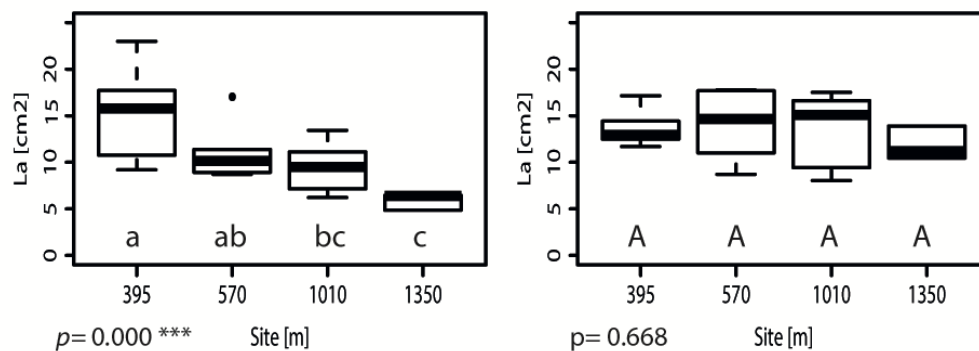


Figure 9 : Surface foliaire chez le hêtre aux différentes altitudes en 2013 (graphique de gauche) et 2014 (graphique de droite).

### 3.7 Activité microbienne des sols en pots

Des mesures de respiration du sol des pots dans lesquels les jeunes plants de hêtre et d'épicéa ont grandi durant l'expérimentation ont été effectuées pendant la saison de végétation 2014. Ces mesures nous permettent d'estimer l'activité des micro-organismes présents dans le sol grâce au dioxyde de carbone qui est rejeté lors des processus de dégradation de la matière organique. Elles ont été effectuées, comme pour la photosynthèse, à la même altitude sur le site à 1010 m dans les pots provenant de chaque site étudié. Deux ans après la transplantation, les deux espèces ont présenté des réponses quelque peu contrastées (Figure 10). Alors que l'épicéa n'a montré aucune variation des flux de respiration du sol le long du gradient altitudinal avec des valeurs aux alentours de  $4 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , le hêtre a quant à lui, présenté des valeurs légèrement plus basses sur le site de plus basse altitude ( $\sim 3 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) comparé aux autres sites du gradient ( $\sim 5$  à  $6 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ). Cependant, au sein de chaque site, la différence entre les deux espèces n'a pas semblé flagrante au vu des variabilités exprimées pour ces mesures. Il semblerait donc que seules les communautés microbiennes du sol du hêtre aient été affecté par les conditions de croissance du site le plus bas.

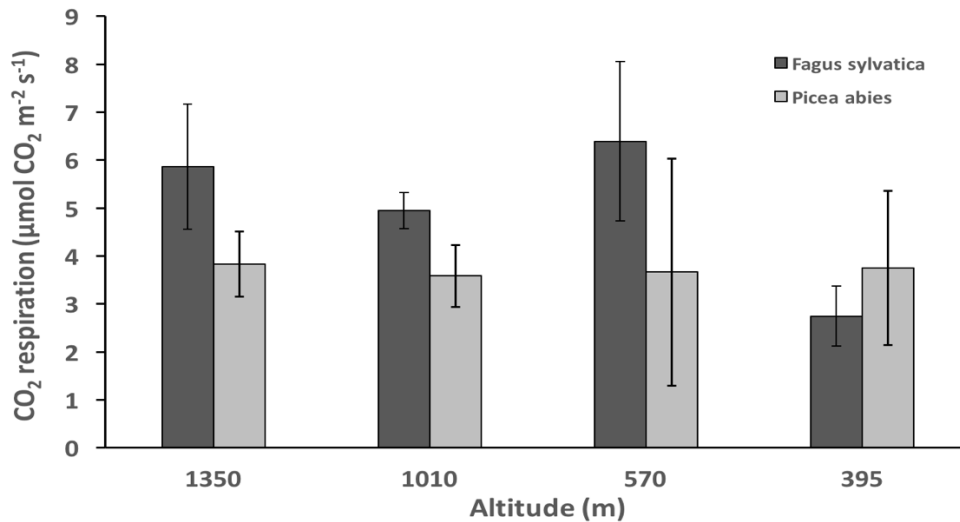


Figure 10 : Respiration du sol dans les pots de hêtre et d'épicéa au milieu de la saison de végétation en juillet 2014 le long du gradient altitudinal. Les mesures ont toutes été réalisées sur le site intermédiaire à 1010 m afin d'exposer les plantes et leurs pots à des conditions environnementales similaires.

Le carbone microbien dans le sol du hêtre a montré une tendance à des teneurs croissantes vers les altitudes plus basses pendant la saison de croissance (Figure 11). Par contre, l'épicéa n'a pas réagi au gradient altitudinal. Cependant, pour les deux espèces, les taux de carbone microbien étaient plus élevés pendant la saison de croissance par rapport à la senescence ou après l'hiver. Si nous considérons le rapport C/N (Figure 12), nous observons qu'il y a eu une augmentation de ce rapport à basse altitude pour le hêtre, ce qui n'a pas été observé pour l'épicéa. Ces résultats donnent une indication que les deux espèces ont une influence différente sur le sol quand ils sont exposés au même changement des conditions climatiques. Une recherche plus approfondie sur ce sujet est en cours au moment de la rédaction de ce rapport.

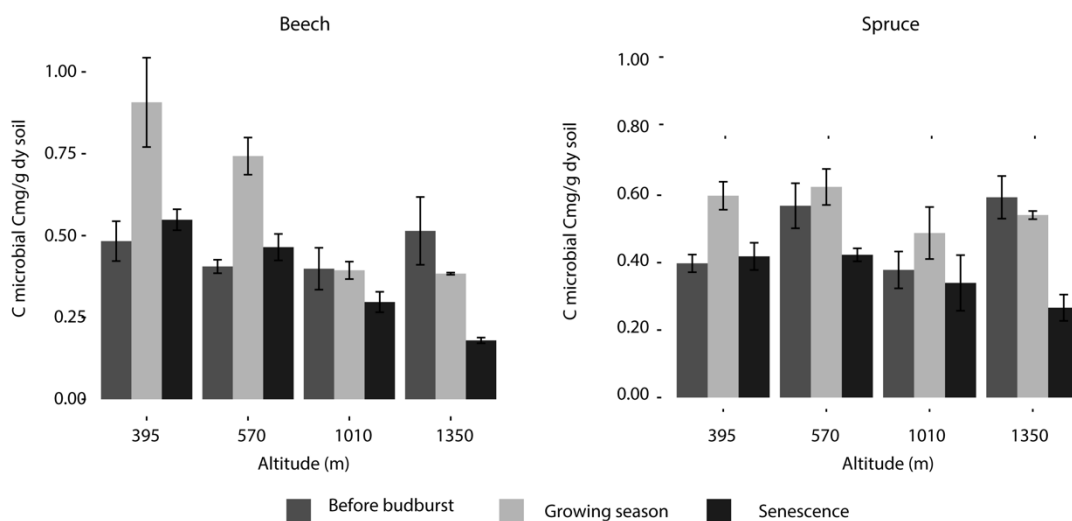


Figure 11 : Variation temporelle du carbone microbien durant trois stades de développement des plantes de hêtre et d'épicéa.

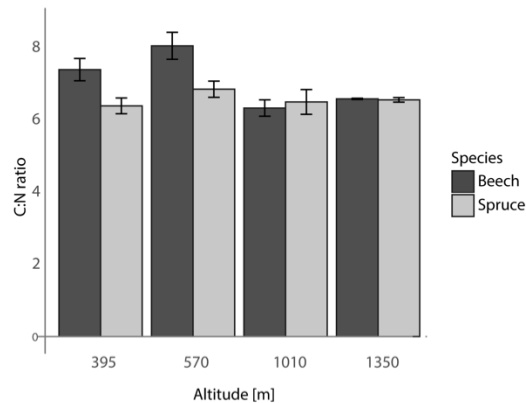


Figure 12 : Rapport C/N microbien dans le sol des pots des deux espèces le long du gradient altitudinal.

### 3.8 Présentation des résultats et communications

#### Présentation des résultats lors de congrès internationaux :

Ecophysiological response of beech and spruce to simulated climate change across an altitudinal gradient: a field study. Poster and Workshop: Constant Signarbieux. 16th International on Photosynthesis Research, St-Louis, MO, USA (11-16 of August 2013).

European beech shows higher phenotypic plasticity than Norway spruce under simulated climate change". Speaker: Paula Sanginés. Session Title: Plant (Physiological) Ecology". British Ecological Society Annual Meeting in Edinburgh (13-16 of December 2015).

The effect of warmer or cooler winters on European beech phenology carries over the phenophases of next growing season." Speaker: Constant Signarbieux. Session Title: Global Change Ecology". British Ecological Society Annual Meeting in Edinburgh (13-16 of December 2015).

#### Présentation des résultats lors de congrès nationaux :

NCCR Climate Change Summer School in Grindelwald (31/08-5/09-2014), Presentation by P. Sangines.

Growth response of beech and spruces saplings reveal different strategies under simulated climate change. Mijancos, R., Sanginés, P., Buttler, A. and Signarbieux, C. 16th Swiss Global Change Day on Wednesday 1st of April 2015 in Bern.

Transplant experiment conducted on beech saplings shows that the effect of a warmer or cooler winter on phenology lasts beyond spring. Toledano, E., Sanginés, P., Buttler, A., Vitasse, Y. and Signarbieux, C. 16th Swiss Global Change Day on Wednesday 1st of April 2015 in Bern.

#### Rapports de stage et master MSc :

Berthelon C. 2012. Impact du changement climatique sur le hêtre et l'épicéa, le long d'un gradient altitudinal. Travail de master FAGE, Université de Lorraine.

Hernandez F. 2013. Ecological response of trees to simulated climate change along an altitudinal gradient. Travail de master MSc Universidad Politécnica de Madrid.

Menoud M. 2013. Perfectionnement du modèle de biomasse de plantules d'épicéa et de hêtre dans le cadre du projet CLIMARBRE. Projet SIE, EPFL.

Bidon M. 2014. Réponse écologique de deux essences d'arbres à un changement

climatique simulé par un gradient altitudinal. Travail de master, Université de Bordeaux.

Hobkirk R. 2015. Complementary work linked to the « Ecological response of trees to simulated climate change along an altitudinal gradient CLIMARBRE » project. Projet SIE, EPFL.

Mijancos R. 2015. Ecological responses of beech and spruce saplings to simulated climate change in the swiss jura mountains. Travail de master MSc Universidad Politécnica de Madrid et Ecole polytechnique fédérale de Lausanne.

Toledano E. 2015. Carry over « warming-cooling » effect on beech saplings phenology. Travail de master MSc Universidad Politécnica de Madrid et Ecole polytechnique fédérale de Lausanne.

### **Publications :**

Sangines P, Bütler R, Signarbieux C. 2016. Changement climatique : comment réagissent le hêtre et l'épicéa. La Forêt 7/8/16.

Arend M, Braun S, Buttler A, Siegwolf RTW, Signarbieux C, Körner K.

2016. *Ökophysiologie: Reaktionen von Waldbäumen auf Klimaänderungen*. In: Wald und Klimawandel, Red. A.R. Pluess, S. Augustin, P. Brang. Office fédéral de l'Environnement OFEV/BAFU (in press).

Sanginés P, Signarbieux C, Mudry N, Schlaepfer R, Buttler A., Vollenweider P. Foliage responses of beech (*Fagus sylvatica*) and spruce (*Picea abies*) sapling to simulated climate change in a transplantation experiment in mountain sylvopastoral systems. (to be submitted to Experimental Botany).

Signarbieux C, Toledano E, Sanginés P, Fu YH, Schlaepfer R, Buttler A, Vitasse Y. The impact of warmer or cooler winter on European beech phenology lasts beyond spring (submitted to Global Change Biology).

Sanginés P. et al. Vapor pressure deficit-driven changes in the growth of spruce and beech saplings exposed to simulated climate change (in preparation).



## 4. Discussion

Le projet CLIMARBRE a été effectué dans le Jura, une région de moyenne montagne où l'on s'attend à ce que les changements climatiques soient le plus accentués (Beniston et al. 1997, Beniston et al. 2007, Beniston 2009, Schär et al. 2004) et aient un impact prononcé sur l'évolution et l'utilisation du paysage. De plus, dans cette région, les forêts ont une grande valeur pour l'économie locale. Ainsi, tout changement climatique toucherait profondément l'économie forestière dans cette région. Le projet CLIMARBRE, qui se situe à l'interface entre la recherche fondamentale en écologie forestière et les sciences appliquées, devait attirer l'attention des exploitants forestiers, des gestionnaires de milieux naturels (e.g. Parc Jura vaudois) et du public en général à l'impact des changements climatiques sur les écosystèmes. Un de nos sites d'étude a été choisi dans le très visité Arboretum National d'Aubonne; à de nombreuses reprises nous avons pu expliquer nos recherches et les enjeux du changement climatique au grand public.

Avec l'expérience CLIMARBRE, nous pouvons donner aux praticiens une information objective et tangible sur la réaction aux changements climatiques de deux espèces importantes dans le paysage jurassien et nourrir la réflexion pour une gestion adaptative. L'investigation avec de jeunes individus de hêtre et d'épicéa permet de montrer les facultés d'acclimatation et de plasticité phénotypique de « l'ensemble de l'avenir » pour la structuration des paysages sylvopastoraux du Jura, dont la sensibilité au changement de gestion (Chételat et al. 2013), au changement climatique (Peringer et al. 2013, Buttler et al. 2012) et l'impact sur l'économie (Huber et al. 2013) ont été démontrés pour cette même région.

L'approche principale de ce projet de recherche a été d'étudier la réponse écologique de jeunes essences d'importance pour le Jura face à un changement climatique graduel simulé. Avec un changement de climat imposé pendant plusieurs années aux deux espèces, la question principale, certainement aussi la plus intéressante pour la pratique, était de déterminer la réponse de la croissance des jeunes arbres soumis à un climat graduellement plus chaud et plus sec. Ensuite, de manière à pouvoir expliquer les différentes réponses de croissance, l'approche physiologique nous a conduit à nous intéresser à la partie foliaire des arbres pour savoir comment les processus phénologiques responsables de la longueur de la saison de végétation, les performances photosynthétiques ou encore la morphologie et l'anatomie des feuilles étaient liés à la croissance observée. Pour finir, une étude sommaire des propriétés des sols des pots dans lesquels les arbres ont poussé et de leur évolution sous conditions environnementales changeantes, nous a permis d'élargir le champ d'étude et d'affiner la réponse à nos questions.

Le projet CLIMARBRE a fait la démonstration expérimentale de la réponse de jeunes plantes de ces deux espèces transplantées le long d'un gradient altitudinal, simulant ainsi des conditions environnementales de climats futurs. L'expérience a permis d'obtenir des données expérimentales dans un cadre contrôlé avec des conditions climatiques réalistes à quatre altitudes différentes, permettant de simuler trois scénarios climatiques IPCC possibles : le site à 1010 m, équivalent au scénario A1B pour une augmentation modérée des gaz à effet de serre, le site à 570 m, pour le scénario A2 dans le cas d'une augmentation importante des gaz à effet de serre, et finalement le site à 395 m représentant le scénario extrême avec des variables climatiques se situant à l'extrémité positive du modèle de prédiction du scénario A2. Le gradient altitudinal choisi *a priori* selon ces scénarios, sur la base de données météorologiques régionales, devait reproduire, par rapport au site de contrôle à 1350 m, à 1010 m le scénario de changement climatique modéré avec une

augmentation moyenne des températures de +2°C et une réduction des précipitations de 20%, à 570 m un scénario intermédiaire avec une température de +4°C et 40% de réduction des précipitations, et à 395 m un scénario extrême avec une augmentation de +5°C et 50% de réduction des précipitations. Ainsi, durant les trois années 2013, 2014 et 2015, ce gradient s'est marqué sur les plantes transplantées par une augmentation de la température et une réduction des précipitations vers les plus basses altitudes. Cependant, le gradient des conditions climatiques n'a pas été linéaire par rapport à l'altitude et des irrégularités ont été observées pour les quatre sites choisis, notamment en raison des conditions microclimatiques locales. Par exemple, certaines années il pleut davantage à 1010 m qu'à 1350 m, et les températures peuvent être relativement similaires à 570 et à 395 m. Finalement, la meilleure variable pour refléter le gradient altitudinal et qui influence les jeunes plantes de l'expérience, a été le déficit de pression de vapeur (VPD), notamment quand il est exprimé soit par la moyenne des dix valeurs journalières maximales durant la période de végétation, soit par le nombre d'heures au-dessus du seuil de 1,5 kPa, durant la période de végétation. Ces critères montrent que, le plus souvent, dans les quatre sites, mais de façon plus marquée dans les deux sites de basse altitude, 2015 a été l'année avec une période de végétation la plus extrême pour les plantes, 2014 a été la moins extrême.

L'expérience a permis de distinguer les réponses sur le court terme (2012-2015) dans le cadre du programme « Forêt et changements climatiques ». La possibilité pour un suivi et une démonstration sur le long terme est envisageable, mais dépendra de la survie des plantes.

Les performances observées des jeunes plantes de hêtre par rapport aux jeunes plantes d'épicéa pourraient confirmer les résultats des inventaires forestiers nationaux, qui attestent déjà d'une diminution de la contribution des épicéas - l'essence commerciale par excellence - dans toutes les régions de basse et moyenne montagne (Brändli 2010 - Inventaire forestier national - IFN, page 73), mais cette diminution a aussi d'autres causes (coupes sanitaires, forte demande pour cette essence). De manière générale, le hêtre est davantage capable que l'épicéa d'utiliser les conditions plus chaudes de basse altitude pour l'accroissement de biomasse et de plus, cette espèce réduit moins sa croissance lors des périodes sèches. L'épicéa, lui, utilise moins cette opportunité de meilleures conditions climatiques pour sa croissance. Cette réponse de croissance est le reflet d'une période de végétation allongée à plus basse altitude. Toutefois, en standardisant la croissance annuelle par la durée de la saison de végétation, on montre que la meilleure performance du hêtre pour la croissance à basse altitude est maintenue. Cependant, cette différence entre espèces ne se marque pas toutes les années. Elle s'est marquée en 2013, mais pas en 2015, quand les conditions étaient extrêmes (e.g. VPD) et qu'une réduction de croissance est intervenue aux basses altitudes. Lors d'une année climatiquement moyenne, comme en 2014, la différence entre les deux espèces ne se marque pas ou beaucoup moins, car elles sont les deux plus performantes aux basses altitudes. Ces réponses de croissance suivent bien les différences annuelles observées pour les valeurs de VPD.

Une stratégie intéressante à noter est l'investissement accru des jeunes hêtres dans les parties souterraines, ce qui contribue probablement à la meilleure résilience de cette espèce lors du réchauffement climatique, alors que l'épicéa, avec sa plus grande proportion de biomasse dans les aiguilles, est davantage exposé à ces changements environnementaux et en particulier à des VPD extrêmes. Une meilleure efficacité photosynthétique de l'épicéa lors d'une année sèche comme 2013 n'a apparemment pas été suffisante pour compenser la croissance.

Nos résultats indiquent qu'à la fois le hêtre et l'épicéa ont montré, avec la transplantation, une adaptation de la morphologie et de l'anatomie foliaire à des environnements plus chauds et secs à basse altitude, notamment par des traits de xéromorphie. Les changements suggèrent une réponse intégrative du feuillage aux contraintes environnementales perçues en cours d'élongation et de maturation du feuillage, et variant annuellement. Globalement, la plasticité foliaire a été légèrement plus grande en 2013 qu'en 2014, ce qui suggère une influence prépondérante du VPD sur les caractéristiques morphologiques du feuillage.

Bien que le sol n'ait pas été central dans cette étude, les quelques mesures préliminaires semblent indiquer que le hêtre influencerait davantage les processus microbiens du sol, spécialement à basse altitude. Ces investigations mériteraient sans nul doute d'être poursuivies et approfondies.

Finalement, l'ensemble de nos résultats récoltés sur les sites aux quatre altitudes le long du transect altitudinal tendent à indiquer qu'il existe un seuil pour les réponses à partir de l'altitude de 570 m (altitude du site de l'Arboretum d'Aubonne) et vers les plus basses altitudes, où les changements observés sont en rupture. A 570 m, le scénario intermédiaire A2 avec une température de +4°C et 40% de réduction des précipitations était ciblé, mais les mesures climatiques durant les années 2013 à 2015 montrent que ces conditions ont été quelque peu dépassées pour la température, et atteintes certaines années pour les précipitations.

Dans l'ensemble, nos résultats, qui doivent encore être analysés de manière plus poussée avant d'en tirer des conclusions définitives, confirment que dans les écosystèmes sylvo-pastoraux du Jura, où l'épicéa est encore dominant à ce jour, cette espèce pourrait céder sa place au hêtre, dont la performance lors du réchauffement climatique constituera un avantage compétitif. A terme, ceci pourrait modifier la dominance des espèces dans les paysages de montagne et profondément transformer le paysage, comme l'ont montré certaines simulations paysagères (Buttler et al. 2012, Peringer et al. 2013). Ces travaux de modélisation prédisent le début d'un remplacement de l'épicéa par le hêtre dans trois écosystèmes sylvo-pastoraux de montagne à partir de 2100 pour le scénario IPCC B2, et un changement de dominance à partir de 2300, notamment en raison de l'effet des sécheresses. Toutefois, ce processus sera lent et pourrait s'échelonner sur plusieurs siècles selon l'intensité du réchauffement et les modes d'utilisation des pâturages de montagne.

## 5. Littérature

Agroscope, 2016. Agrometeo. Available at: <http://www.agrometeo.ch/>.

Allen CD, Macalady AK, Chenchouni H, Bachelet D, McDowell N, Vennetier M, Kitzberger T, Rigling A, Breshears DD, Gonzalez P, Fensham R, Zhang Z, Castro J, Demidova N, Lim JH, Allard G, Running SW, Semerci A, 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(4): 660–684.

Arend M, Muninger M, Fromm J. 2008. Unique occurrence of pectin-like fibrillar cell wall deposits in xylemfibres of poplar. *Plant Biol (Stuttg)* 10: 763–770.

Beniston M, Diaz HF, Bradley RS. 1997. Climatic change at high elevation sites: an overview. *Climatic Change* 36: 233–251.

Beniston M, Stephenson DB, Christensen OB, Ferro CAT, Frei C, Goyette S, Halsnaes K, Holt T, Jylha K, Koffi B, Palutikof J, Scholl R, Semmler T, Woth K. 2007. Future extreme events in European climate: an exploration of regional climate model projections. *Climatic Change* 81: 71–95.

Beniston M. 2009. Decadal-scale changes in the tails of probability distribution functions of climate variables in Switzerland. *International Journal of Climatology* 29 : 1362-1368.

Biesalski E. 1957. Pflanzenfarbenatlas für Gartenbau, Landwirtschaft und Forstwesen mit Farbzeichen nach DIN 6164. Göttingen, Germany, Musterschmidt-Verlag.

Bonn S. 2000. Competition dynamics in mixed beech-oak stands and its modifications expected due to climate changes. *Allgemeine Forst- und Jagdzeitschrift* 171(5-6): 81–88.

Bradshaw AD. 1965. Evolutionary Significance of Phenotypic Plasticity in Plants. *Advances in Genetics* 13(C): 115–155.

Brändli UB. 2010. Inventaire forestier national suisse. Résultats du troisième inventaire 2004-2006. Birmensdorf, Institut fédéral de recherches sur la forêt, la neige et le paysage WSL. Berne, Office fédéral de l'environnement, OFEV. 312 p.

Brundrett MC, Kendrick B, Peterson CA. 1991. Efficient lipid staining in plant material with sudan red 7B or fluoral yellow 088 in polyethylene glycol-glycerol. *Biotech & Histochem* 66: 111-116.

Buttler A. 2014. Grasslands in silvopastoral mountain ecosystems, in: *Grasslands biodiversity and conservation in a changing world*. Mariotte P & Kardol P (Eds). Nova Publisher, New York, ISBN 978-1-61761-619-8, p. 187-217.

Buttler A, Spiegelberger T, Chételat J, Kalbermatten M, Lannas K, Peringer, A, Wettstein JB, Gillet F. 2012. Evolution récente et future des paysages sylvo-pastoraux du Parc Jurassien Vaudois. *Schweiz. Z. Forstwes.* 163(12): 469-480.

C2SM Center for Climate Systems Modeling 2011. *Swiss Climate Change Scenarios CH2011*. C2SM/MeteoSwiss/ETH/NCCR Climate/OcCC, Zurich.

Cailleret M & Hendrik D. 2011. Effects of climate on diameter growth of co-occurring *Fagus sylvatica* and *Abies alba* along an altitudinal gradient. *Trees-Structure and Function* 25: 265-276.

Chételat J, Kalbermatten M, Lannas KSM, Spiegelberger T, Wettstein JB, Gillet F, Peringer A, Buttler A. 2013. A Contextual Analysis of Land-Use and Vegetation Changes in Two Wooded Pastures in the Swiss Jura Mountains. *Ecology and Society* 18 (1): 39.

Davi H, Gillmann M, Ibanez T, Cailleret M, Bontemps A, Fady B & Lefevre F. 2011. Diversity of leaf unfolding dynamics among tree species: New insights from a study along an altitudinal gradient. *Agricultural and Forest Meteorology* 151: 1504-1513.

Davis MB & Shaw RG. 2001. Range shifts and adaptive responses to Quaternary climate change.

Science 292, 673-679.

Fahn A, Cutler DF. 1992. Xerophytes. Borntraeger, Berlin

Flexas J, Bota J, Loreto F, Cornic G, Sharkey TD. 2004. Diffusive and Metabolic Limitations to Photosynthesis under Drought and Salinity in CPlants. *Plant Biology* 6 : 269-279.

FOEN/FSO Federal Office for the Environment and Federal Statistical Office. 2011. Environment Switzerland 2011. Bern and Neuchâtel, Switzerland.

Frei C, Scholl R, Fukutome S, Schmidli J & Vidale PL. 2006. Future change of precipitation extremes in Europe: an intercomparison of scenarios from regional climate models. *J Geophys Res Atmospheres* 111: D06105.

Gavazov K, Peringer A, Buttler A, Gillet F & Spiegelberger T. 2013. Dynamics of Forage Production in Pasture-woodlands of the Swiss Jura Mountains under Projected Climate Change Scenarios. *Ecology and Society* 18 (1): 38.

Gavazov K, Spiegelberger T & Buttler A. 2014. Transplantation of subalpine wood-pasture turfs along a natural climatic gradient reveals lower resistance of unwooded pastures to climate change compared to wooded ones. *Oecologia* 174: 1425-1435.

Gehrig-Fasel J, Guisan A & Zimmermann NE. 2007. Tree line shifts in the Swiss Alps: Climate change or land abandonment? *Journal of Vegetation Science* 18(2005): 571–582.

Gimmi U, Wohlgemuth T, Rigling A, Hoffmann CW and Burgi M. 2010. Land-use and climate change effects in forest compositional trajectories in a dry Central-Alpine valley. - *Annals of Forest Science* 67, DOI: 10.1051/forest/2010026.

Guehl JM. 1985. Étude comparée des potentialités hivernales d'assimilation carbonée de trois conifères de la zone tempérée (*Pseudotsuga menziesii* Mirb., *Abies alba* Mill. et *Picea excelsa* Link). *Annales des Sciences forestières* 42 : 23-38.

Huber R, Briner S, Peringer A, Lauber S, Seidl R, Widmer A, Gillet F, Buttler A, Bao Le Q, Hirschi C. 2013. Modeling social-ecological feedback effects in the implementation of payments for environmental services in pasture-woodlands. *Ecology and Society*, 18, 2: 41.

IPCC, 2002. Climate Change and biodiversity, IPCC Technical Paper V. Group, 24, p.77.

IPCC 2007. Climate Change 2007: synthesis report . Contribution of Working Groups I, II and III to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Geneva, Switzerland.

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.

Lenoir J, Gégout JC, Marquet PA, de Ruffray P & Brisse H. 2008. A Significant Upward Shift in Plant Species Optimum Elevation During the 20th Century. *Science (New York, N.Y.)* 320: 1768–1771.

Meehl GA, Stocker TF, Collins WD, Friedlingstein P, Gaye AT, Gregory JM, Kitoh A, Knutti R, Murphy JM, Noda A, Raper SCB, Watterson IG, Weaver AJ & Zhao ZC. 2007. *Global Climate Projections*. In: Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Solomon S, Qin D, Manning M, Chen Z, Marquis M, Averyt KB, Tignor M and Miller HL(eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.

Nogués-Bravo D, Araújo MB, Errea MP & Martínez-Rica JP. 2007. Exposure of global mountain systems to climate warming during the 21st century. *Global Environmental Change-Human and Policy Dimensions* 17: 420–428.

Ogaya R & Peñuelas J. 2007. Species-specific drought effects on flower and fruit production in a Mediterranean holm oak forest. *Forestry* 80(3): 351–357.

- Parry ML. 2000. Assessment of potential effects and adaptations for climate change in Europe: the Europe ACACIA project. Jackson Environmental Institute, University of East Anglia, Norwich, UK.
- Penuelas J & 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 & 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.
- Peringer A, Siehoff S, Chételat J, Spiegelberger T, Buttler A & Gillet F. 2013. Past and future landscape dynamics in pasture-woodlands of the Swiss Jura Mountains under climate change. *Ecology and Society* 18(3): 11.
- Petriccione B. 2005. Short-term changes in key plant communities of Central Apennines (Italy). *Acta botanica Gallica* 152(4): 545–561.
- Pieruschka R, Huber G and Berry JA. 2010. Control of transpiration by radiation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 107: 13372-13377.
- Puissant J, Cécillon L, Mills R, Robroek B, Gavazov K, De Danieli S, Spiegelberger T, Buttler A & Brun JJ. 2015. Seasonal influence of climate manipulation on microbial community structure and function in mountain soils. *Soil Biology and Biochemistry* 80: 296–305.
- Rehfeldt GE, Wykoff WR & Ying CC. 2001. Physiologic plasticity, evolution, and impacts of a changing climate on *Pinus contorta*. *Climatic Change* 50 : 355-376.
- Rice KJ & Emery NC. 2003. Managing microevolution: restoration in the face of global change. *Frontiers in Ecology and the Environment* 1(9): 469–478.
- Rolland C, Petitcolas V, Michalet R. 1998. Changes in radial tree growth for *Picea abies*, *Larix decidua*, *Pinus cembra* and *Pinus uncinata* near the alpine timberline since 1750, *Trees* 13 : 40-53.
- Schär 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*, vol 427: 332-336.
- Scheepens J, Frei ES, Stöcklin J. 2010. Genotypic and environmental variation in specific leaf area in a widespread Alpine plant after transplantation to different altitudes. *Oecologia* 164: 141–150.
- Scholander PF, Hammel HT, Bradstre ED and Hemmingsen EA. 1965. Sap pressure in vascular plants - Negative hydrostatic pressure can be measured in plants. *Science* 148 : 339-346.
- Signarbieux C & Feller U. 2011. Non-stomatal limitations of photosynthesis in grassland species under artificial drought in the field. *Environmental and Experimental Botany* 71 : 192-197.
- Signarbieux C & Feller U. 2012. Effects of an extended drought period on physiological properties of grassland species in the field. *Journal of Plant Research* 125 : 251-261.
- Theurillat JP & Guisan A. 2001. Potential Impact of Climate Change on Vegetation in the European Alps: A Review. *Climatic Change* 50(1-2): 77–109.
- Valladares F, Chico J, Aranda I, Balaguer L, Dizengremel P, Manrique E. & Dreyer E. 2002. The greater seedling high-light tolerance of *Quercus robur* over *Fagus sylvatica* is linked to a greater physiological plasticity. *Trees* 16(6): 395–403.
- Vitasse Y, Delzon S, Bresson CC, Michalet R & Kremer A. 2009. Altitudinal differentiation in growth and phenology among populations of temperate-zone tree species growing in a common garden. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere* 39 : 1259-1269.
- Vitasse Y, Bresson CC, Kremer A, Michalet R & Delzon S. 2010. Quantifying phenological plasticity to temperature in two temperate tree species. *Functional Ecology* 24(6): 1211–1218.
- Vollenweider P, Fenn ME, Menard T, Günthardt-Goerg M, Bytnerowicz A. 2013. Structural injury

underlying mottling in ponderosa pine needles exposed to ambient ozone concentrations in the San Bernardino Mountains near Los Angeles, California. *Trees* 27 (4): 895-911.

Wagg C, Husband BC, Green DS, Massicotte HB & Peterson RL. 2011. Soil microbial communities from an elevational cline differ in their effect on conifer seedling growth. *Plant and Soil* 340 : 491-504.

Way DA & Oren R. 2010. Differential responses to changes in growth temperature between trees from different functional groups and biomes: a review and synthesis of data. *Tree Physiology* 30 (6): 669-688.

Walther GR, Beißner S & Burga CA. 2005. Trends in the upward shift of alpine plants. *Journal of Vegetation Science* 16: 541–548.

Wardle DA, Bardgett RD, Callaway RM & Van der Putten WH. 2011. Terrestrial Ecosystem Responses to Species Gains and Losses. *Science (New York, N.Y.)* 332: 1273–1277.

Wardle DA, Bardgett RD, Klironomos JN, Setälä H, van der Putten WH & Wall DH. 2004. Ecological linkages between aboveground and belowground biota. *Science* 304 : 1629-1633.

Whitfield J. 2007. Fungal roles in soil ecology: Underground networking. *Nature* 449 : 136-138.

Zhao W, Sun Y, Kjellgren R, Liu X. 2015. Response of Stomatal Density and Bound Gas Exchange in Leaves of Maize to Soil Water Deficit. *Plants, Soils, and Climate Faculty Publications*. Paper 732.

Zufferey V, Murisier F and Schultz HR. 2000. A model analysis of the photosynthetic response of *Vitis vinifera* L. cvs Riesling and Chasselas leaves in the field: I. Interaction of age, light and temperature. *Vitis* 39: 19-26.

## 6. Annexes

Sangines P, Bütler R, Signarbieux C. 2016. Changement climatique : comment réagissent le hêtre et l'épicéa. La Forêt 7/8/16.

Sanginés P, Signarbieux C, Mudry N, Schlaepfer R, Buttler A., Vollenweider P. Foliage responses of beech (*Fagus sylvatica*) and spruce (*Picea abies*) sapling to simulated climate change in a transplantation experiment in mountain sylvopastoral systems. (to be submitted to Experimental Botany).

Signarbieux C, Toledano E, Sanginés P, Fu YH, Schlaepfer R, Buttler A, Vitasse Y. The impact of warmer or cooler winter on European beech phenology lasts beyond spring (submitted to Global Change Biology).