



Impacts of a rapid climate warming event on forest plant species distribution along the elevation gradient

Jonathan Roger Michel Henri Lenoir

► To cite this version:

Jonathan Roger Michel Henri Lenoir. Impacts of a rapid climate warming event on forest plant species distribution along the elevation gradient. Sciences of the Universe [physics]. AgroParisTech, 2009. English. NNT : 2009AGPT0009 . pastel-00005231

HAL Id: pastel-00005231

<https://pastel.hal.science/pastel-00005231>

Submitted on 22 Jul 2009

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

N° / _ / _ / _ / _ / _ / _ / _ / _ / _ / _ / _ / _ / _ / _ / _ /

THÈSE

pour obtenir le grade de

Docteur

de

**l'Institut des Sciences et Industries du Vivant et de l'Environnement
(Agro Paris Tech)**

Spécialité : Sciences Forestières

présentée et soutenue publiquement par

Jonathan LENOIR

Le 27 Février 2009

**IMPACTS D'UN RECHAUFFEMENT RAPIDE DU CLIMAT SUR LA
DISTRIBUTION DES ESPECES VEGETALES FORESTIERES LE
LONG DU GRADIENT D'ALTITUDE**

Directeur de thèse : Jean-Claude GEGOUT

*AgroParisTech-INRA, UMR1092, Laboratoire d'Etude des Ressources Forêt-Bois (LERFoB),
14 rue Girardet, F-54000 Nancy*

Devant le jury :

M. Daniel EPRON, Professeur, **Université Henri Poincaré Nancy**
M. Didier ALARD, Professeur, **Université Bordeaux 1**
M. Pierre COUTERON, Directeur de recherche, **IRD Montpellier**
M. Jean-Luc DUPOUEY, Directeur de recherche, **INRA Nancy**
M. Pablo MARQUET, Professeur, **Universidad Católica de Chile**
M. Wilfried THUILLER, Chargé de recherche, **LECA-CNRS Grenoble**
M. Jean-Claude GEGOUT, Professeur, **AgroParisTech Nancy**

Président
Rapporteur
Rapporteur
Examineur
Examineur
Examineur
Directeur de thèse



Pic de Bure, France (Photo : Marage D, Composition : Lenoir J.)

A Akvile...

REMERCIEMENTS

J'adresse mes sincères remerciements à Didier Allard et Pierre Couteron d'avoir jugé mon travail de thèse en leur qualité de rapporteur, à Jean-Luc Dupouey, Pablo A. Marquet et Wilfried Thuiller d'avoir examiné mes travaux, ainsi qu'à Daniel Epron d'avoir présidé ce Jury. Merci également aux membres de mon comité de thèse : Bernard Amiaud, Laurent Berges, Damien Marage et Jean-Claude Pierrat qui ont apporté un regard nouveau au milieu de mon parcours. Leurs précieux conseils ont fortement contribué dans l'orientation de ma thèse. Au sein de ce noyau d'écologues, je tiens tout particulièrement à remercier à nouveau ici : Pablo A. Marquet, à qui je dois beaucoup dans la concrétisation et la valorisation de ma thèse (au passage, merci à mon micro-casque Logitech®, ma webcam Creative®, et à Skype® bien sur...), et Jean-Luc Dupouey qui a largement contribué à l'avancement de mes travaux au travers de nombreuses discussions que ce soit devant une fenêtre de commandes SAS® ou un foyer de cheminée dans une maison forestière d'Arc-en-Barrois®.

Merci à Jean-François Dhôte d'avoir soutenu mon dossier de candidature en thèse et rempli le rôle de directeur de thèse "légal" aux balbutiements de celle-ci. Sans ton appui "administratif" Jean-François, je ne serais pas là aujourd'hui à chercher mes mots pour remercier toutes les personnes qui ont apporté leur contribution directe ou indirecte à l'élaboration de ce travail de thèse.

Bien sur merci à toi Jean-Claude, mon directeur de thèse officiel depuis la seconde moitié de mon parcours, alias "JCG" ici pour te distinguer des autres "J-Cs" de la bande (au passage, merci à tous les Jean-gens du LERFoB, et ils sont nombreux...). Oui JCG, merci de pratiquement tout et c'est sincère, je ne dis pas cela simplement parce que tu es mon directeur de thèse et que cela fait partie du protocole que de remercier son directeur de thèse, mais parce que je le pense vraiment. Il m'est d'ailleurs impossible d'énumérer ici toutes les raisons pour lesquels je te dois mes plus humbles remerciements, mais je vais essayer d'aborder les plus importantes à mes yeux. Tout d'abord, merci d'avoir cru en moi dès le départ en transformant ce qui devait, au tout début, être un stage de DEA (pour ne pas dire "mise à l'essai") en un sujet de thèse pour lequel tu m'as proposé de me porter candidat. A l'époque, j'étais dans ma crise existentielle : Qu'est ce que j'ai vraiment envie de faire ??? On est tous passé par là, enfin je pense ? Bref, tu vois bien de quoi je parle ! Tu as, je dirai, bousculé mon choix avec ce sujet "brûlant", sans vouloir faire de jeu de

mots bidon... J'en profite pour remercier, également, Nathalie Frascaria Lacoste qui m'a été de bons conseils pendant cette période de doute. Mais l'histoire ne s'arrête pas là, l'école doctorale RP2E, pour ne pas la nommer, rejette mon dossier de candidature : beaucoup moins confiante que toi sur la capacité d'un élève ingénieur à accomplir une thèse en 3 ans (pas très ouvert ces universitaires). Heureusement, tu as de bons contacts sur Paris. Et oui, il ne suffisait pas d'avoir les financements, encore fallait-il trouver une école doctorale d'accueil. Merci donc à l'école doctorale ABIES d'avoir été plus ouverte d'esprit que ne l'a été RP2E à mon égard. Au final, je suis bien content d'avoir été inscrit à l'ABIES, où j'ai bénéficié d'une formation continue de qualité et très variée. Mais la majeure partie de ma formation, c'est de toi que je l'ai reçue. Pendant ces trois années, j'ai profité de tes qualités de pédagogue en écologie forestière. Je mesure la chance que j'ai eue d'avoir bénéficié d'un encadrement aussi didactique que le tien. Merci d'avoir été si disponible, même si sur la fin de ma thèse tu étais de plus en plus divisé entre la France et le Chili. Merci pour ta persévérance à me soutenir dans les moments difficiles qui ont bien failli avoir raison de moi parfois, nul besoin de les mentionner, tu vois bien à quoi je fais référence ici. Enfin, merci de m'avoir accordé autant de liberté pour l'orientation que j'ai finalement donnée à ma thèse. Et oui, je n'ai pas vraiment respecté l'intitulé de départ... Bon, il est temps que je m'arrête, les lignes n'en finissent plus de défiler et il me reste tellement de personnes à remercier... Quoiqu'il en soit, j'ai beaucoup apprécié de travailler à tes côtés et je souhaite que notre collaboration perdure au-delà de l'exercice de la thèse.

Un grand, que dis-je, un magnanime MERCI à vous tous, membres de l'équipe Ecologie Forestière du LERFoB, pour votre accueil et surtout votre soutien durant ces trois années de prolongation à Nancy qui ont suivi ma formation d'ingénieur forestier. Je n'oublierai pas vos enseignements en tant qu'élève de la 13^{ème} promotion de la FIF et en tant que membre de l'équipe. Alors, par où commencer ces remerciements à l'équipe ? Peut-être par le 1^{er} étage du gradient Ile-de-Corse, à la marge inférieure de la distribution du LERFoB, là où l'on peut trouver l'association du synphyto-statistici-sigetum, classe des bioclimaetea. Au sein de cette association, un grand merci à Syn-Benoît®, mon compagnon d'habitat passé maître d'arme dans le maniement du tableau floristique. Je n'oublierai pas tes joutes téméraires contre le démoniaque Excel®, de grands moments. Je n'oublierai pas non plus le soutien que vous m'avez apporté toi et Solène à la fin de mon parcours, notamment pour ta relecture finale Solène (merci merci d'avoir filtré toutes mes co\$qui#lles et fotes d'ortograpes). Merci à Jean-Dan®, mon thésard aîné et S-Plus® master, un modèle à lui tout seul. Merci pour les lundis roller, pour les dégustations de *Vitis vinifera* au Cyrano et bien sur pour tes craquages philosophiques de fins de soirées (tu crois

qu'il y a de l'intelligent design dans la remontée des espèces ?). Tu sais, parfois je te vois encore grignoter ces petits grains de café avec en toile de fond, des courbes de croissance production qui se promènent sur les fenêtres de ton bureau. Merci également à Jean-Claude Pierrat, S-Plus® master bis but R® friendly, d'avoir démêlé mes nœuds de statistiques. Merci à la dream team du SIG : Christian Piedallu et Vincent Perez pour les cours accélérés sur Arc-View et les multiples croisements. Merci François de m'avoir encouragé au quotidien et à ta façon. Merci pour les messages de veille surprise sur mon PC, pour les post-it magiques collés un peu partout sur mon bureau, pour les chouquettes d'encouragements... A l'étage supérieur, dans l'association du disperso-administratii-stagieretum sur sol brun, je remercie Damien Marage, le gardien des traits de vie, Isabelle et Evelyne qui ont assuré toute la logistique administrative de ma thèse ainsi que mes nombreux déplacements au pays du Comté, du vin Jaune et du Macvin. Merci évidemment à toute la bande des joyeux thésards et stagiaires : Linde, Marie, Pierre, Fabrice et l'homme aux deux prénoms bien sur, alias Sponge-Bob®. A quand la parution du premier numéro de Journal of Sponge Ecology ? Un grand merci également à Isabelle Vinkler et Bernard Jabiol. Bernard, j'ai trouvé en toi un vrai rival, presque aussi gourmand que moi de pâtisseries et autres sucreries. Enfin, au troisième étage, à l'interface entre tempéré et tropical, j'aimerais remercier Ingrid Seynave, gardienne d'EcoPlant, Bruno Ferry pour les virées jogging du jeudi midi et enfin Meriem Fournier qui a géré le côté diplomatique de ma boulette concernant un certain organisme oublié dans une certaine publication... Impact factor, ton univers impitoyable...

Merci Didier et Roger pour cette magnifique manip dans le Jura. Je n'oublierai pas cette semaine de folie passée avec vous à Gilley, dans la république du Saugeais, entre diversité floristique et gastronomique : la saucisse de Morteaux au tuyé de papy Gaby, le Pontarlier-anis, la raclette au Morbier... Mathieu, mille fois merci d'avoir toléré mon impatience sur le terrain, mes sautes d'humeur, d'avoir partagé mes craquages dans la régé de sapin, de t'être adapté au rythme amphibie du massif Jurassien après plusieurs semaines de pluies sans interruption (au passage je remercie mon parapluie de pêcheur Géologic® qui ne nous a pas quitté pendant ces trois mois de terrain). Bien sur, je n'oublierai pas les soirées guitare au milieu des gentianes jaunes et des Jurassiennes. Merci aussi à Linde et Benoît qui ont participé à cette phase de terrain. Remerciement spécial pour toi Linde, d'avoir apporté le soleil avec toi pendant deux semaines, non consécutives.

Mais la thèse, ce n'est pas seulement l'environnement du labo. Et oui, comme le dit si bien l'ami François : "mes petits poussins, il y a une vie après la thèse !!!". Yes François, il y a une vie après

et pendant la thèse... Merci donc à tous les potes qui m'ont apporté ces petites et grandes bouffées d'oxygène. Merci Manu, pour toutes ces soirées passées à la coloc, pour les soupes maisons préparées avec amour avec les légumes de l'AMAP, pour les fondues, pour les crumbles sucrés et salés, pour les soirées ciné suivies d'interminables discussions autour d'une bonne tisane, pour cette fameuse énième soirée reverse à la FIF, horrible, et ça tu peux pas le nier Manu... Merci Galou, pour les weekends passés sur Nancy ou sur Chaumont, pour ce road-trip mémorable au pays de Vlad Tepes, pour les dégustations binouzes chez les Frères Berthom ou à la coloc, pour les virées au Café des Anges... Merci Jib, pour les god damned fukin' weekends à Pub-the-Duke® et au VIP fifty-five®, pour les perles cinématographiques dans notre palmarès des navets ("Gabrielle, oh Gabrielle..."), pour les weekends rando dans les Vosges... C'est promis Jib, je n'en profiterais pas pour tripoter les gens quand je serai doc... Merci Philippon et les toulousains de l'ENSAIA, surtout toi Mathieu, merci de m'avoir fait découvrir cette belle contrée des Pyrénées Catalanes dont tu es si fier. Merci à PM, Vinc, Moustibat et Vivien, mes fidèles compagnons galériens du Robillard. Merci pour vos visites, trop courtes, sur Nancy et pour les weekends organisés aux quatre coins de la France : vive la Prépa... Enfin, merci Manu, Jess, Galou et Vinc d'avoir été présent et à l'écoute au milieu de ce parcours, lorsque j'étais au plus mal sur le plan sentimental...

Bien sur, merci à toute ma famille d'avoir été toujours présente malgré la distance. Merci à tous donc, cousines, cousins, tantes, oncles, grands-parents. Merci à Laurence et Céline de m'avoir hébergé maintes et maintes fois sur Paris, même lorsque je préviens à la dernière minute. Merci à ma sœur Jennifer, mon frère Jeremy et à mes parents Evelyne et Roger. Merci d'avoir assuré tout les préparatifs de mon pot de thèse lors du dernier rush.

Enfin et surtout merci à Akva qui a été aux premières loges de mes crises d'hystérie, mes craquages, mes déceptions après les multiples rejets d'article, mes craintes de ne pas terminer ce parcours. Tu as toujours été présente, au quotidien, que ce soit à Nancy, ou derrière une webcam chez toi à Kaunas. Merci donc de m'accepter tel que je suis, à la fois pour mes bons côtés, mais aussi avec mes doutes, mon manque de confiance en moi, mes hésitations. Je sais que cela a été particulièrement difficile pour toi sur la fin : partagée entre la France, la Lituanie et le Danemark, tu as choisie de me suivre dans un pays dont tu ne connais pas la langue et qui t'es complètement étranger. Ce choix, tu l'as fait pour moi et j'en suis heureux. Aujourd'hui, je n'ai qu'une chose à te dire : "as tave myliu mano gelyte".

AVANT-PROPOS

Cette étude a été financée par une bourse de thèse de l'INRA, et a été conduite au Laboratoire d'Etude des Ressources Forêts Bois de Nancy (UMR 1092).

Ce document est composé de parties rédigées en français (introduction générale, méthodologie générale, discussion générale et conclusion) et de parties rédigées en anglais (résultats principaux rédigés au format article scientifique).

TABLE DES MATIERES

REMERCIEMENTS	5
AVANT-PROPOS.....	9
TABLE DES MATIERES.....	11
INDEX DES FIGURES	15
INDEX DES TABLES	19
CHAPITRE 1: INTRODUCTION.....	23
1.1 CONTEXTE : L'IMPACT DEJA VISIBLE DU RECHAUFFEMENT CLIMATIQUE RECENT SUR LES ESPECES	23
1.2 ENJEUX : LA DISTRIBUTION DES ESPECES VEGETALES EN CONTEXTE TEMPERE, AU-DELA DES ECOSYSTEMES LES PLUS SENSIBLES.....	31
1.2.1 <i>Le concept de distribution.....</i>	31
1.2.2 <i>Le rôle du climat dans la distribution des espèces</i>	33
1.2.3 <i>Du règne végétal au règne animal, déséquilibre des observations de changements de distribution dans la littérature scientifique</i>	36
1.3 CADRE : LA THEORIE DE LA NICHE ECOLOGIQUE DES ESPECES ET LE POSTULAT D'EQUILIBRE DE LA DISTRIBUTION AVANT UN EPISODE DE RECHAUFFEMENT RAPIDE.....	39
1.3.1 <i>Définition de la niche climatique</i>	39
1.3.2 <i>Equilibre de la distribution vis-à-vis du climat</i>	42
1.4 PROBLEMATIQUE : UN RECHAUFFEMENT BRUTAL DU CLIMAT, QUELLES CONSEQUENCES SUR LA NICHE CLIMATIQUE ET L'EQUILIBRE DE LA DISTRIBUTION DES ESPECES ?	44
1.4.1 <i>Niche climatique : adaptation ou conservation ?.....</i>	44
1.4.2 <i>Distribution : équilibre ou déséquilibre ?</i>	48
1.5 HYPOTHESE : REMONTEE DE LA DISTRIBUTION DES ESPECES VEGETALES VERS LES SOMMETS.....	50
1.5.1 <i>Lien altitude-température : étagement de la végétation en altitude.....</i>	50
1.5.2 <i>Remontée en altitude : migration par le haut et/ou extinction par le bas</i>	51
1.6 OBJECTIF : EVALUER LES CHANGEMENTS DE DISTRIBUTION DES ESPECES VEGETALES LE LONG D'UN GRADIENT COMPLET DE TEMPERATURE, SOUS LA ZONE SOMMITALE DES ECOSYSTEMES DE MONTAGNE.....	53
CHAPITRE 2: METHODOLOGIE D'EVALUATION DES CHANGEMENTS DE DISTRIBUTION DES ESPECES VEGETALES FORESTIERES EN LIEN AVEC LE RECHAUFFEMENT	59
2.1 LES MONTAGNES FRANÇAISES : UN SPECTRE CLIMATIQUE LARGE ET REPRESENTATIF DE L'ENSEMBLE DES FORMATIONS VEGETALES DE L'ETAGE FORESTIER EUROPEEN	59
2.1.1 <i>Délimitation de la zone d'étude : les régions de montagne.....</i>	59
2.1.2 <i>Variabilité des conditions climatiques étudiées : le gradient d'altitude.....</i>	62
2.1.3 <i>Diversité végétale étudiée : les formations végétales de l'étage forestier</i>	64

2.2	CHANGEMENT DE DISTRIBUTION ALTITUDINALE, CONSERVATION DE LA NICHE THERMIQUE ET EQUILIBRE DE LA DISTRIBUTION : ILLUSTRATION AVEC LA DISTRIBUTION DU SAPIN DANS LES ALPES DU NORD ET DANS LES ALPES DU SUD.....	65
2.3	MISE EN EVIDENCE D'UN CHANGEMENT TEMPOREL DE DISTRIBUTION : ECHELLE ET REFERENTIEL D'ETUDE.....	70
2.3.1	<i>Changement spatio-temporel de l'environnement et choix de l'échelle d'étude.....</i>	70
2.3.2	<i>Changement temporel de distribution et choix du référentiel d'étude.....</i>	72
2.3.3	<i>Adaptation du référentiel à l'échelle.....</i>	75
2.4	LES DONNEES UTILISEES : DE L'EXPLOITATION DE BASES DE DONNEES NATIONALES A LA VALIDATION REGIONALE.....	77
2.4.1	<i>Les sources d'information : échelles globale et régionale.....</i>	77
2.4.2	<i>L'approche macroécologique : stratégie d'échantillonnage a posteriori dans des bases de données nationales.....</i>	78
2.4.3	<i>L'approche mésoécologique : échantillonnage diachronique à partir d'une étude régionale</i>	92
 CHAPITRE 3: APPROCHE MACROECOLOGIQUE DANS UN REFERENTIEL ESPECE :		
REMONTEE SIGNIFICATIVE DE L'OPTIMUM ALTITUDINAL DES PLANTES AU COURS DU 20^{EME} SIECLE		105
3.1	ABSTRACT.....	105
3.2	INTRODUCTION.....	105
3.3	MATERIALS AND METHODS	106
3.4	RESULTS AND DISCUSSIONS	111
3.5	CONCLUSIONS.....	123
3.6	SUPPLEMENTARY MATERIALS	124
3.6.1	<i>Collecting and extracting data.....</i>	124
3.6.2	<i>Monitoring changes in altitudinal position</i>	125
3.6.3	<i>Species level statistical analysis.....</i>	126
 CHAPITRE 4: APPROCHE MACROECOLOGIQUE DANS UN REFERENTIEL POPULATION :		
DIFFERENCE DE DISTRIBUTION ALTITUDINALE ENTRE LES STADES JUVENILE ET ADULTE DES ESSENCES FORESTIERES (1986-2006)		131
4.1	ABSTRACT.....	131
4.2	INTRODUCTION.....	132
4.3	MATERIALS AND METHODS	134
4.3.1	<i>Study area</i>	134
4.3.2	<i>Retrospective approach.....</i>	137
4.3.3	<i>Data collection</i>	138
4.3.4	<i>Species selection</i>	138
4.3.5	<i>Exploring differences between distributions at central positions and edges</i>	140
4.3.6	<i>Modelling distribution and computing differences between central positions.....</i>	140
4.3.7	<i>Analysing differences between distributions over the entire gradient.....</i>	142
4.4	RESULTS.....	143

4.4.1	<i>Data exploration focusing on central positions: median and mean</i>	143
4.4.2	<i>Data exploration focusing on edges: 1st and 9th deciles</i>	144
4.4.3	<i>Distribution models and differences between life stages at central positions</i>	146
4.4.4	<i>Distribution models and differences between life stages over the entire gradient</i>	150
4.5	DISCUSSIONS.....	150
4.5.1	<i>A general pattern with differences at a specific level</i>	150
4.5.2	<i>Change in abiotic and biotic conditions: human-induced modifications</i>	152
4.5.3	<i>Change in species-environment relationships: ontogenetic niche shift</i>	155
4.6	CONCLUSIONS.....	156

CHAPITRE 5: APPROCHE MESOECOLOGIQUE DANS UN REFERENTIEL COMMUNAUTE : IMPACT DU RECHAUFFEMENT SUR LA COMPOSITION DES COMMUNAUTES DANS LES SAPINIERES DU JURA ENTRE 1989 ET 2007 159

5.1	ABSTRACT.....	159
5.2	INTRODUCTION.....	159
5.3	MATERIALS AND METHODS.....	161
5.3.1	<i>Study area</i>	161
5.3.2	<i>Initial sampling set-up in 1989</i>	164
5.3.3	<i>Re-survey of the sampling design in 2007</i>	165
5.3.4	<i>Multivariate analysis: assessing vegetation changes between the historical and the present species lists</i>	166
5.3.5	<i>Indicator values analysis: testing natural forest ageing and management practices between uneven-aged and even-aged stands</i>	167
5.3.6	<i>Presence records analysis: detecting distribution shifts for mountain and lowland species</i>	167
5.4	RESULTS.....	168
5.4.1	<i>Stability of environmental factors that control the distribution of forest plant species in the Jura range</i>	168
5.4.2	<i>Overall shift in plots positions along both elevation and water availability gradients between 1989 and 2007</i>	169
5.4.3	<i>Changes in environmental conditions and forest stand characteristics</i>	171
5.4.4	<i>Species dynamics and geographical distribution pattern</i>	171
5.5	DISCUSSIONS.....	173
5.5.1	<i>Significant changes in plant community composition between 1989 and 2007</i>	173
5.5.2	<i>Significant changes towards better light conditions in even-aged stands</i>	175
5.5.3	<i>Significant decline of mountain species at the low altitudinal limit</i>	175
5.5.4	<i>Climatic conditions and vegetation changes between 1989 and 2007</i>	176
5.5.5	<i>Other drivers of vegetation changes</i>	177

CHAPITRE 6: DISCUSSION GENERALE..... 183

6.1	IDENTIFICATION DES ESPECES QUI CHANGENT DE DISTRIBUTION AVEC L'ALTITUDE.....	188
6.1.1	<i>Récapitulatif du mouvement des espèces végétales forestières</i>	188
6.1.2	<i>Limites des résultats observés</i>	190
6.1.3	<i>Complémentarité des échelles spatiales globale et régionale</i>	205
6.2	CONFRONTATION DES OBSERVATIONS AVEC LES CONNAISSANCES ACTUELLES.....	215

6.2.1	<i>Conservation de la niche climatique et déséquilibre de la distribution face au réchauffement brutal du climat</i>	215
6.2.2	<i>Considérations théoriques des changements de distribution basées sur les caractéristiques biologiques, écologiques et biogéographiques des espèces.....</i>	216
6.2.3	<i>Confrontation des considérations théoriques avec nos résultats</i>	219
6.3	TYPLOGIE DES ESPECES ET SENS DU DEPLACEMENT	236
6.3.1	<i>Etat des connaissances sur les relations connues entre les caractéristiques biologiques, écologiques et biogéographiques des espèces</i>	236
6.3.2	<i>Réalisation d'une typologie des espèces basée sur leurs caractéristiques biologiques, écologiques et biogéographiques....</i>	237
6.3.3	<i>Lien entre le sens des déplacements observés et les groupes d'espèces issus de la typologie.....</i>	247
	CHAPITRE 7: CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES	255
7.1	RETOUR SUR LES RESULTATS ET PERSPECTIVES DE RECHERCHE	255
7.1.1	<i>Bilan quantitatif et mise en évidence des changements de distribution des espèces végétales forestières au sein des montagnes françaises</i>	255
7.1.2	<i>Bilan qualitatif et compréhension des déplacements observés d'après les caractéristiques biologiques, écologiques et biogéographiques des espèces.....</i>	260
7.1.3	<i>Bilan spécifique et identification des espèces qui ont changé de distribution altitudinale au cours des dernières décennies... ..</i>	261
7.2	RETOUR SUR LES NOTIONS DE CONSERVATION VS ADAPTATION DE LA NICHE CLIMATIQUE ET D'EQUILIBRE VS DESEQUILIBRE DE LA DISTRIBUTION SPATIALE	262
7.3	RETOUR SUR LE POINT DE VUE DU GESTIONNAIRE FORESTIER ET PERSPECTIVES DE DEVELOPPEMENT ..	264
	REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	269

INDEX DES FIGURES

Figure 1-1 : Evolution des anomalies des températures entre 1850 et 2006 par rapport à la moyenne de la période 1961-1990	24
Figure 1-2 : Estimation des changements de production primaire nette entre 1982 et 1999	27
Figure 1-3 : Histogrammes des tendances phénologiques	27
Figure 1-4 : Représentations hypothétiques de l'abondance d'une espèce au sein de son aire de répartition géographique	32
Figure 1-5 : Illustration originale d'Erickson correspondant à la distribution de <i>Clematis fremontii</i> à différentes échelles spatiales	32
Figure 1-6 : Niveaux de hiérarchisation des différents facteurs pouvant affecter la distribution d'une espèce	34
Figure 1-7 : Schématisation dans l'espace écologique (niche) des taux de natalité (trait plein) et de mortalité (trait pointillé) d'une espèce en fonction des conditions de température	41
Figure 1-8 : Représentation de la niche climatique, des cartes de localisation en fonction du relief et de la distribution altitudinale d'une espèce : avant une phase de réchauffement brutal.....	45
Figure 1-9 : Remontée de la distribution d'une espèce en altitude par migration au-delà de la limite supérieure	47
Figure 1-10 : Représentation schématique de l'articulation des chapitres 3, 4 et 5 à travers une frise spatio-temporelle	55
Figure 2-1 : Les montagnes françaises – zone d'étude	60
Figure 2-2 : Découpage du territoire en zones écologiquement homogènes	61
Figure 2-3 : Précipitations annuelles et températures moyennes annuelles au sein de la zone d'étude.....	63
Figure 2-4 : Distribution des relevés dans les Alpes.....	67
Figure 2-5 : Courbes de réponse du sapin dans les Alpes	67
Figure 2-6 : Schématisation des différentes manières d'observer un mouvement.....	73
Figure 2-7 : Croisement des 27 305 relevés forestiers localisés et datés issus des bases EcoPlant et Sophy	82
Figure 2-8 : Distribution des relevés au cours du temps sur la zone d'étude	84
Figure 2-9 : Répartition des relevés en France	84
Figure 2-10 : Evolution des températures moyennes annuelles en France entre 1950 et 2004	84

Figure 2-11 : Répartition des relevés contenant la distinction entre stades juvéniles et adultes....	91
Figure 2-12 : Répartition des 208 placettes dans 6 associations phytosociologiques différentes au sein du massif jurassien (France et Suisse)	95
Figure 2-13 : Schéma représentant un relevé.....	98
Figure 2-14 : Répartition des 154 placettes ré-échantillonnées au cours de l'été 2007 dans le massif jurassien (France et Suisse)	100
Figure 3-1: Location of the 7,982 forest sites in Western European mountains.....	107
Figure 3-2: Altitudinal distribution of surveys.....	108
Figure 3-3: Climatic trends from 1965 to 2006.....	110
Figure 3-4: Scatter diagram of forest plant species 'optimum elevation'.....	112
Figure 3-5: Examples of Western European plant distributions that have shifted upward	114
Figure 3-6: Magnitude of optimum elevation shifts for plant species in relation to their ecological and life history traits	122
Figure 4-1: Location of mountain ranges in France	135
Figure 4-2: Trends in mean annual temperatures and precipitation sums from 1965 to 2006 ...	136
Figure 4-3: Comparison between seedling and adult presence records along the elevation gradient	145
Figure 4-4: Elevational response curves derived with logistic regression models	149
Figure 5-1: Location of re-sampled forest sites.....	162
Figure 5-2: Trends in mean annual temperatures and precipitation sums from 1965 to 2007...	163
Figure 5-3: Changes in plot conditions between 1989 and 2007.....	170
Figure 5-4: Changes in 1st, 5th and 9th deciles of altitudinal distribution for both lowland and mountain species between 1989 and 2007	174
Figure 6-1 : Comparaison de la position centrale de la distribution altitudinale des espèces.	189
Figure 6-2 : Fréquences en fonction du nombre d'espèces cumulés	195
Figure 6-3 : Evolution du déplacement altitudinal en fonction de la fréquence moyenne.....	195
Figure 6-4 : Représentation de 5 modèles de réponse classés par ordre de complexité vis-à-vis du nombre de paramètres.....	199
Figure 6-5 : Déplacement le long de l'axe F1 entre 1989 et 2007 (échelle régionale) par rapport au déplacement de l'optimum altitudinal entre 1905-1985 et 1986-2005 (échelle globale) ..	207

Figure 6-6 : Déplacement le long de l'axe F1 entre 1989 et 2007 (échelle régionale) par rapport au déplacement de la position moyenne des présences le long du gradient altitudinal entre stade juvénile et stade adulte (échelle globale)	207
Figure 6-7 : Déplacement standardisé moyen le long du gradient altitudinal en fonction de la fréquence standardisée moyenne	213
Figure 6-8 : Diagramme en boîtes à moustaches du déplacement standardisé moyen le long du gradient altitudinal par type de forme biologique suivant la classification de Raunkier	230
Figure 6-9 : Diagramme en boîtes à moustaches du déplacement standardisé moyen le long du gradient altitudinal par type de distances de dispersion.....	231
Figure 6-10 : Représentation des variables dans le plan 1-2 de l'Analyse des Correspondances Multiples	239
Figure 6-11 : Plan factoriel 1-2 de l'ACM et représentation des 3 groupes d'espèces et des 6 sous-groupes issus de la CAH	240
Figure 6-12 : Déplacement standardisé moyen le long des axes 1 et 2 de l'ACM.....	246
Figure 6-13 : Représentation des espèces et des modalités de la variable supplémentaire de sens de déplacement dans le plan 1-2 de l'ACM	250
Figure 7-1 : Représentation schématique de l'impact du réchauffement climatique sur la distribution des espèces végétales forestières en contexte de montagne	259

INDEX DES TABLES

Table 1–1 : Liste de 30 travaux sur les changements de distribution en latitude et en altitude des espèces et en relation avec le réchauffement au cours du 20ème siècle.....	29
Table 2–1 : Liste de 19 travaux sur les changements de distribution des espèces végétales au cours du 20ème siècle	73
Table 2–2 : Etudes et relevés recueillis dans la bibliographie (Renaux, comm. pers.) en complément des relevés issus des bases EcoPlant et Sophy.....	80
Table 2–3 : Présentation des différentes strates du plan d'échantillonnage <i>a posteriori</i> et nombre de relevés potentiels par tranche de 1 °C de température moyenne annuelle, par massif et par période.....	87
Table 2–5 : Relevés recueillis au cours des exercices phytoécologiques des élèves de la Formation des Ingénieurs Forestiers.....	89
Table 2–6 : Présentation des différentes strates du plan de ré-échantillonnage et du nombre de relevés disponibles dans chaque strate selon les trois facteurs de stratification : altitude, profondeur de sol et type de traitement sylvicole.....	98
Table 2–7 : Plan de ré-échantillonnage effectué selon les trois facteurs de stratification : altitude, profondeur de sol et type de traitement sylvicole.....	98
Table 3–1: Species list displaying a highly significant Gaussian logit model within their elevation range for both periods (1905-1985 and 1986-2005).....	114
Table 3–2: Magnitude of shift, optimum elevation (OPT) and 95% confidence interval (INF.CI and SUP.CI) around each species optimum elevation for both periods (1905-1985 and 1986-2005).....	117
Table 4–1: Logistic regression models (GLM) relating tree species occupancy to elevation at both life stages over the 1986-2006 period.....	139
Table 4–2: Differences in central position and over the entire elevation range between seedling and adult life stages	147
Table 5–1: Estimated coefficients and their significance from multiple linear regressions between CA second axis plot scores and environmental variables related to water availability.....	170
Table 5–2: Landolt's mean ecological values for light (L), temperature (T), continentality (K), humidity (F), pH (R) and nitrogen (N) in uneven-aged stands (UEAS) and even-aged stands (EAS).....	172
Table 5–3: Species frequency (i.e. number of plots in which the species was recorded) in 1989 and 2007 for mountainous and lowland species, and changes as a percentage of the total number of plots (154).....	172
Table 6–1 : Résultats par indice et tests de comparaison de moyenne entre deux échantillons appariés	189

Table 6–2 : Récapitulatif des trois points de vues étudiés dans les chapitres 3, 4 et 5	189
Table 6–3 : Liste des 171 espèces pour lesquelles ont été calibrés trois types de modèles basés sur les techniques GLM, GAM et HOF	201
Table 6–4 : Liste des 87 espèces issues de la fusion entre le croisement des 171 espèces du chapitre 3 avec les 135 espèces du chapitre 5 et le croisement entre les 17 essences du chapitre 4 avec les 135 espèces du chapitre 5	210
Table 6–5 : Description des différentes modalités utilisées pour 5 variables qualitatives	222
Table 6–6 : Effectifs des espèces étudiées par modalité	222
Table 6–7 : Analyse de variance (ANOVA) à plusieurs facteurs du déplacement standardisé moyen pour les espèces dont la fréquence est supérieure à 80 présences à l'échelle globale et à 6 présences à l'échelle régionale	228
Table 6–8 : Effectifs et moyennes des déplacements standardisés moyens des espèces étudiées en fonction de la distance de dispersion et du type biologique	234
Table 6–9 : Résultat de la Classification Ascendante Hiérarchique (CAH) sur les 87 espèces étudiées	244

-INTRODUCTION-



Lost lake trail, Alaska (Photo : Dauphin J.-B.)

Chapitre 1: Introduction

1.1 Contexte : l'impact déjà visible du réchauffement climatique récent sur les espèces

Le développement des activités humaines est à l'origine de transformations de l'espace mais également d'évolutions sans précédent. Tous les organismes modifient leurs environnements, mais l'Homme en est le principal acteur avec près d'un tiers à la moitié de la surface terrestre transformée par les actions humaines (Vitousek *et al.*, 1997). Au cours des trois dernières décennies, de nombreuses preuves de l'augmentation de la teneur en gaz à effet de serre (dioxyde de carbone et méthane principalement), liée à l'activité humaine, ont été rassemblées par le GIEC¹ et reliées aux modifications récentes et brutales du climat (IPCC, 2007b). La température à la surface du globe a augmenté de 0.74 °C ($\pm$ 0.18) en moyenne entre 1906 et 2005 avec un réchauffement récent² sur les continents de l'ordre de 0.27 °C ($\pm$ 0.07) par décennie depuis 1979, plus marqué dans l'hémisphère nord (0.33 °C ($\pm$ 0.09) par décennie) que dans l'hémisphère sud (0.13 °C ($\pm$ 0.07) par décennie) (Figure 1-1) (IPCC, 2007b). Cet épisode de réchauffement se distingue des précédentes fluctuations du climat par sa rapidité et son intensité, qui en font un événement brutal.

¹ Le GIEC (Groupe Intergouvernemental des experts sur l'Evolution du Climat) a pour rôle d'évaluer l'information scientifique, technique et socio-économique qui concerne le risque de changement climatique provoqué par l'homme. Il a été créé en 1989 par l'OMM (Organisation Météorologique Mondiale) et le PNUE (Programme des Nations Unies pour l'Environnement) à la demande du G7 (les sept pays les plus industrialisés) qui souhaitait disposer de données scientifiques fiables et consensuelles sur l'évolution du climat, ses causes et ses conséquences.

² Même s'il est difficile de dater le début de la période du réchauffement, plusieurs sources s'accordent autour de la décennie 1980 (IPCC, 2007b; Moisselin *et al.*, 2002; WMO, 2002). Moisselin *et al.* (2002) soulignent que les effets du réchauffement climatique sont davantage marqués depuis le milieu des années 1980 en France.

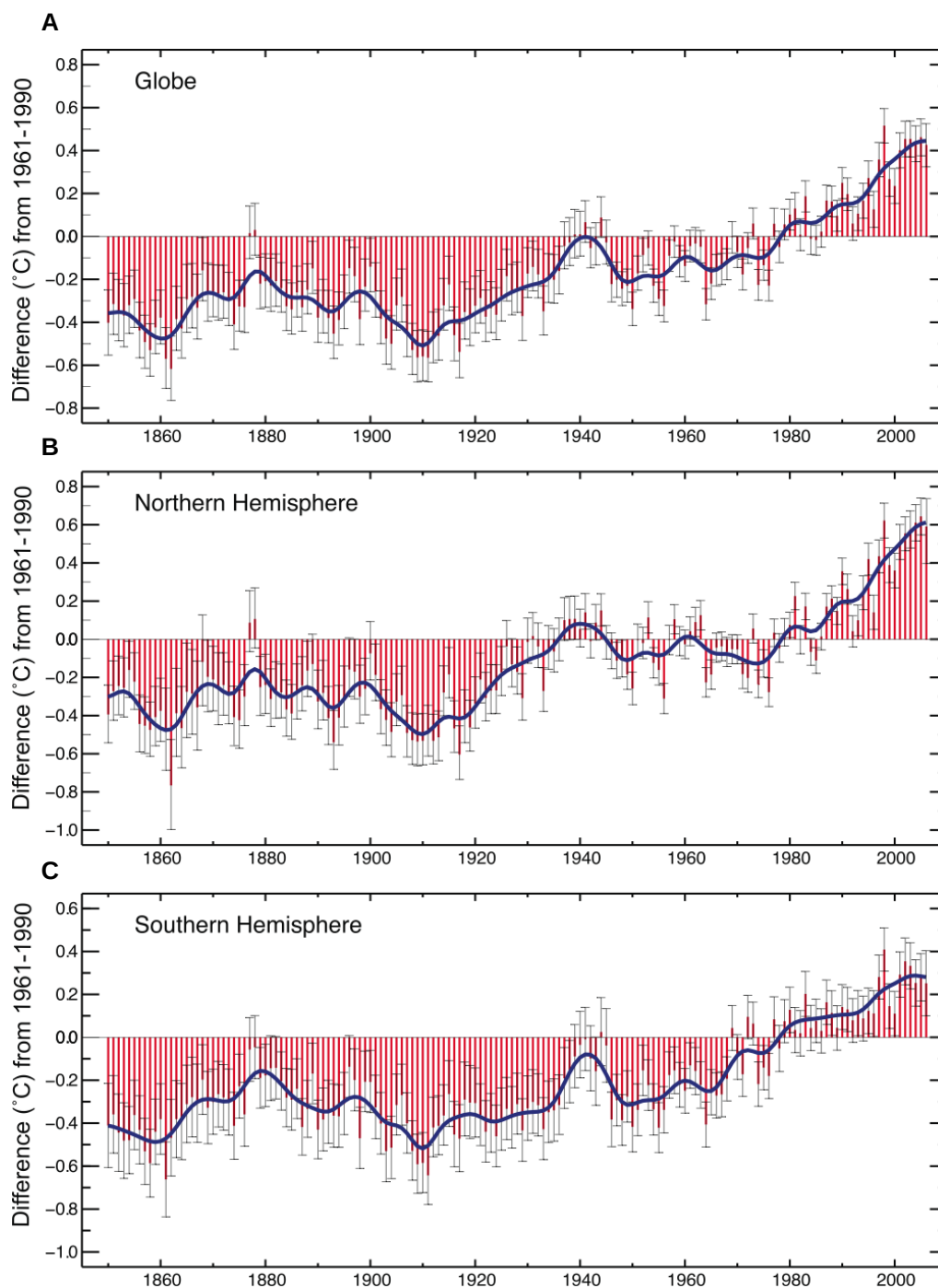


Figure 1-1 : Evolution des anomalies des températures entre 1850 et 2006 par rapport à la moyenne de la période 1961-1990 à l'échelle du globe (A), de l'hémisphère nord (B) et de l'hémisphère sud (C). Les barres d'erreurs représentent l'intervalle de confiance à 95% autour de la moyenne. Les courbes de tendance représentent les variations par décennie (Source : IPCC (2007), The Physical Science Basis, In contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the IPCC : 236-336, Fig. 3-6).

Les processus écologiques³ en lien avec le climat (Stenseth *et al.*, 2002) sont en train de subir de profondes altérations, modifiant ainsi les conditions écologiques des milieux tels que nous les connaissons. Les principaux changements de conditions environnementales attendus au cours du 21^{ème} siècle concernent le climat, la nutrition azotée, et l'occupation du sol (Sala *et al.*, 2000). A l'échelle mondiale, un réchauffement des températures de 1.8 à 4.0 °C est prévu d'ici la fin du 21^{ème} siècle (IPCC, 2007b). Les conditions écologiques à la surface du globe évoluent de plus en plus rapidement et ces modifications ont des conséquences d'ores et déjà visibles à la fois sur : (i) la physiologie, (ii) la phénologie et (iii) la chorologie des espèces (Hughes, 2000; McCarty, 2001) :

- **La physiologie** implique les processus métaboliques liés au développement des espèces. Chez les végétaux, l'augmentation des températures agit sur l'activité photosynthétique et donc sur la croissance et la productivité. De nombreux exemples de changements de croissance ont été documentés. Notamment, l'acquisition de données satellites a permis de mettre en évidence, pour les hautes latitudes, une nette augmentation de l'activité photosynthétique (Myneni *et al.*, 1997). Parallèlement, la production primaire nette de la surface terrestre a augmenté de 6% entre 1982 et 1999 (Nemani *et al.*, 2003) (Figure 1-2). Chez certains animaux, le sex-ratio d'une population composée d'individus mâles et femelles est influencé par les conditions thermiques qui règnent au cours du développement embryonnaire. Par exemple, chez la chrysémide peinte (*Chrysemys picta*), les faibles températures sont plus favorables au développement des individus mâles, tandis que les températures plus chaudes favorisent le développement des individus femelles (Janzen, 1994). Sur la base de ces observations, McCarthy (2001) conclut à une asymétrie potentielle du sex-ratio induite par le réchauffement climatique. En Pologne du sud, une étude récente a montré une diminution de la taille des œufs de la pie-grièche écorcheur (*Lanius collurio*) probablement liée à l'augmentation du niveau des températures (Tryjanowski *et al.*, 2004). Une autre étude a montré une diminution de la masse corporelle de plusieurs passereaux au cours de la seconde moitié du 20^{ème} siècle (Yom-Tov, 2001). Pour expliquer cette diminution, Yom-Tov (2001) suggère un impact potentiel du réchauffement climatique récent en lien avec la loi de Bergmann qui stipule que chez les animaux à sang chaud, les races issues des régions chaudes sont plus petites que les races issues des régions froides ;

³ Par processus écologiques, nous désignons les processus internes liés à la physiologie de l'espèce et externes liés aux interactions biotiques.

- **La phénologie** implique les événements liés à la période d'activité des espèces. La précocité des dates de débourrement, de floraison, de fructification et de chute des feuilles chez les végétaux, de même que l'avancée des périodes de chant, de reproduction, de ponte et de migration chez les animaux sont des phénomènes qui se sont multipliés au cours du siècle passé (Both *et al.*, 2004; Bradley *et al.*, 1999; Cotton, 2003; Fitter & Fitter, 2002; Gibbs & Breisch, 2001; Menzel & Fabian, 1999; Menzel *et al.*, 2006; Root *et al.*, 2003; Walkovszky, 1998). Ainsi, Root *et al.* (2003) ont montré par une méta-analyse portant sur de nombreux taxons (végétaux et animaux), une avancée dans les périodes de reproduction de 5.1 jours par décennie au cours de la seconde moitié du 20^{ème} siècle. Une autre méta-analyse concernant en grande majorité le règne végétal a montré une avancée moyenne significative de 2.5 jours par décennie pour les dates de débourrement, de floraison et de maturation des fruits, ainsi qu'un retard moyen non significatif de 1.3 jours par décennie de la date de chute des feuilles sur la période 1971-2000 (Menzel *et al.*, 2006) (Figure 1-3). En Hongrie, le robinier (*Robinia pseudoacacia*) planté pour la production de bois et de miel fleurit entre 3 et 8 jours plus tôt sur la période 1851-1994 et ceci de manière corrélée avec l'évolution des températures moyennes de printemps (Walkovszky, 1998). Pour les oiseaux, Cotton (2003) montre une avancée de 8 jours des dates d'arrivée ainsi qu'une avancée de 8 jours des dates de départ de 20 espèces de migrateurs entre 1971 et 2000. Parallèlement, Both *et al.* (2004) mettent en évidence, sur un lot de 25 populations différentes de gobe-mouche noir (*Ficedula hypoleuca*), une avancée de la période de ponte proportionnellement à l'intensité du réchauffement climatique sur la période 1990-2000 ;

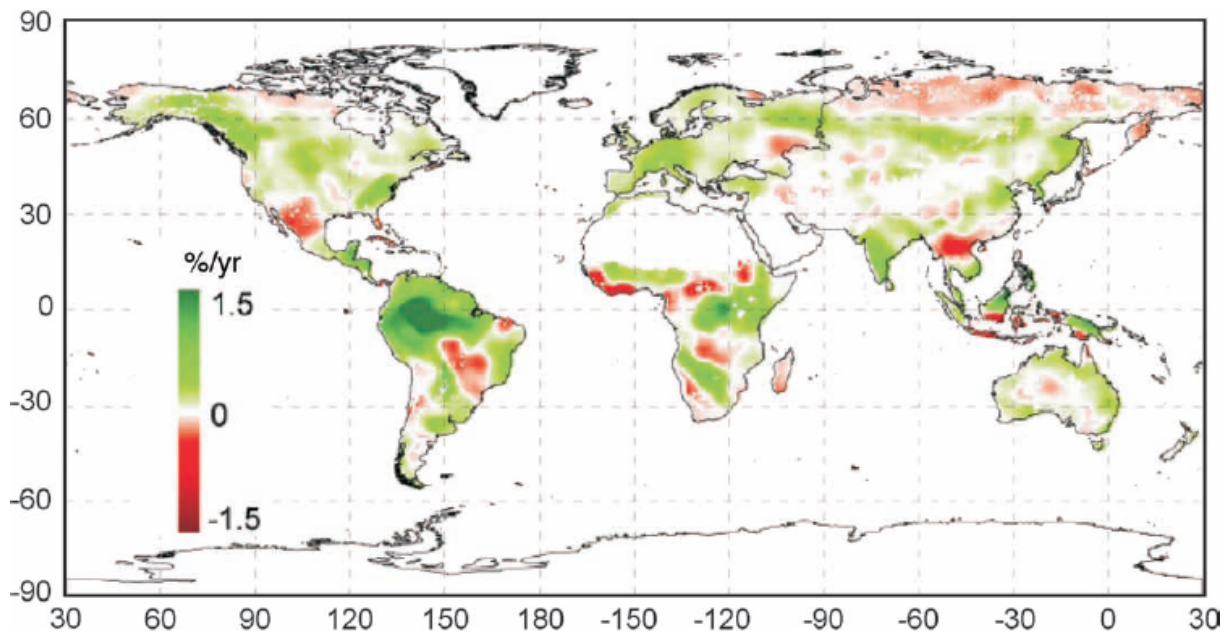


Figure 1-2 : Estimation des changements de production primaire nette entre 1982 et 1999. L'augmentation de production primaire nette est indiquée en vert, tandis que la diminution est représentée en rouge (Source : Nemani *et al.* (2003), Science 300 : 1 560-1 563, Fig. 2).

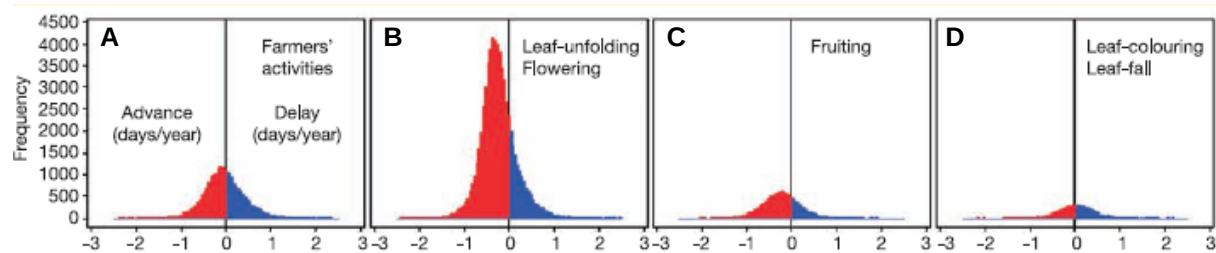


Figure 1-3 : Histogrammes des tendances phénologiques en nombre de jours par an (abscisse) entre 1971 et 2000 pour 542 espèces végétales dans 21 pays d'Europe et pour 4 phénophases : activités agricoles (A), débourrement et floraison (B), maturation des fruits (C) et chute des feuilles (D) (Source : Menzel *et al.* (2006), Global Change Biology 12 : 1 969-1 976, Fig. 3).

- **La chorologie** implique les caractéristiques géographiques liées à la distribution des espèces. Que ce soit chez les plantes, les invertébrés ou les vertébrés, des changements latitudinaux de répartition ont été documentés (en direction des pôles), de même que des changements altitudinaux (en direction des sommets) (Table 1–1). Ainsi Parmesan & Yohe (2003) ont estimé par une méta-analyse portant sur de nombreux taxons (végétaux et animaux) qu'en moyenne, la limite de répartition des espèces s'était déplacée vers le nord de 6.1 km par décennie depuis 1950. Ces déplacements latitudinaux concernent de nombreuses espèces, qu'elles occupent les milieux : aquatiques (Beare *et al.*, 2004; Perry *et al.*, 2005), terrestres (Lindgren *et al.*, 2000; Sturm *et al.*, 2001; Walther *et al.*, 2005b) ou aériens (Brommer, 2004; Hickling *et al.*, 2005; Thomas & Lennon, 1999). En ce qui concerne les déplacements altitudinaux, pratiquement tous les travaux s'accordent sur le constat général d'une remontée de la distribution des espèces végétales et animales vers les sommets, par des changements qui s'opèrent : à la limite supérieure (Dobbertin *et al.*, 2005; Parolo & Rossi, 2008; Pauli *et al.*, 2007; Penuelas & Boada, 2003; Raxworthy *et al.*, 2008; Sanz-Elorza *et al.*, 2003; Tryjanowski *et al.*, 2005; Vittoz *et al.*, 2008; Walther *et al.*, 2005a), au centre (Franco *et al.*, 2006; Hickling *et al.*, 2006; Hill *et al.*, 2002; Kelly & Goulden, 2008; Konvicka *et al.*, 2003; Raxworthy *et al.*, 2008; Shoo *et al.*, 2006), et/ou à la limite inférieure de la distribution (Lesica & McCune, 2004; Moritz *et al.*, 2008; Pauli *et al.*, 2007; Raxworthy *et al.*, 2008; Wilson *et al.*, 2005). Seul Archaux (2004) observe une absence de changement de distribution altitudinale malgré le réchauffement récent.

L'accumulation récente de telles modifications renforce la perception du réchauffement climatique comme un facteur majeur de perturbations dans le fonctionnement des écosystèmes. Hugues (2000) affirme notamment que toutes ces observations impliquent d'importantes modifications des interactions biotiques conduisant à terme à des bouleversements dans la structure et la composition des communautés. Si les preuves de l'impact du réchauffement climatique sur les êtres vivants se multiplient aujourd'hui, l'aspect systématique de ces changements et surtout la compréhension des processus écologiques sous-jacents restent encore peu explorés, particulièrement en ce qui concerne les changements de distribution.

"I have lately been especially attending to Geographic Distributions, and a most splendid sport it is, a game of chess with the World for a Board" (C. Darwin)

Table 1-1 : Liste de 30 travaux sur les changements de distribution en latitude et en altitude des espèces et en relation avec le réchauffement au cours du 20^{ème} siècle. Les références listées ci-dessous concernent uniquement les études comparant 2 ou plusieurs inventaires sur une période donnée. Des renseignements sont donnés sur le lieu de l'étude, la tranche d'altitude parcourue, la période d'étude, la nature des espèces observées, le nombre d'espèces concernées (N) et le résultat principal associé. A noter que l'effort bibliographique a été plus important pour le gradient d'altitude que pour le gradient de latitude étant donné l'objet de notre étude.

Référence bibliographique	Localité	Gradient	Période	Espèce	N	Résultat
Archaux, 2004	Alpes françaises nord et sud	620-3 099 m et 350- 1 919 m d'altitude	1970-2000	Oiseaux	41	Pas de changement de distribution avec l'altitude
Beare <i>et al.</i> , 2004	Mer du nord	Le gradient de latitude de la mer du nord	1925-2003	Poisson	2	Augmentation de l'abondance d' <i>Engraulis encrasicolus</i> et de <i>Sardina pilchardus</i>
Brommer, 2004	Finlande	Le gradient de latitude en Finlande	1974-1979 et 1986-1989	Oiseaux	116	Déplacement vers le nord de 18.8 km
Dobbertin <i>et al.</i> , 2005	Suisse	450-1 550 m d'altitude	1910-2005	Epiphytes	1	Remontée de 200 m de l'altitude maximale de <i>Viscum album</i>
Franco <i>et al.</i> , 2006	Angleterre	Le gradient d'altitude total en Angleterre	1970-1990 et 2004-2005	Papillons	4	Remontée de 130 à 150 m de l'altitude moyenne de <i>Erebia epiphron</i>
Grabherr <i>et al.</i> , 1994	Alpes suisses	Sommets des massifs à l'est de la Suisse et l'ouest de l'Autriche	1895-1918 1947-1953 et 1992	Plantes alpines et nivales	60	Augmentation du nombre d'espèces
Hickling <i>et al.</i> , 2005	Angleterre	Le gradient de latitude en Angleterre	1960-1970 et 1985-1995	Libellules	37	Déplacement vers le nord de 74 km
Hickling <i>et al.</i> , 2006	Angleterre	Le gradient d'altitude total en Angleterre	1960-2000	Papillons libellules poissons reptiles et oiseaux	329	Remontée de 2.8 à 10.1 m par décennie de l'altitude moyenne
Hill <i>et al.</i> , 2002	Angleterre	Le gradient d'altitude total en Angleterre	1970-1982 et 1995-1999	Papillons	51	Remontée de 40.7 m et de 22.3 m de l'altitude moyenne pour les espèces distribuées au nord et au sud de l'Angleterre respectivement
Kelly & Goulden, 2008	Californie	Le gradient d'altitude total 244-2 560 m	1977-1978 et 2006-2007	Plantes	10	Remontée de 64.7 m de l'altitude moyenne
Klanderud & Birks, 2003	Norvège	1 500-2 200 m	1930-1931 et 1998	Plantes	100	Augmentation du nombre d'espèces et de l'abondance des ligneux
Konvicka <i>et al.</i> , 2003	République Tchèque	Le gradient d'altitude total 115-1 602 m	1950-2001	Papillons	119	Remontée de 60 m pour l'altitude moyenne et de 90 m pour l'altitude médiane
Lesica & McCune, 2004	Parc National de Glacier	2 164-2 344 m d'altitude	1989-2002	Plantes alpines et arctiques	7	Baisse de 31 à 65 % de l'abondance en espèces alpines et arctiques
Lindgren <i>et al.</i> , 2000	Suède	Le gradient de latitude en Suède	1980-1995	Insectes	1	Augmentation de l'abondance de <i>Ixodes ricinus</i>

Chapitre 1 – Introduction

Moritz <i>et al.</i> , 2008	Parc National du Yosemite	Le gradient d'altitude total 60-3 300 m	1914-1920 et 2003-2006	Animaux	28	Remontée de 475 m de l'altitude minimale
Parmesan & Yohe, 2003	Europe	Le gradient de latitude en Europe	1950-2000	Plantes et animaux	99	Déplacement vers le nord de 6.1 km par décennie
Parolo & Rossi, 2008	Alpes italiennes	2 310-3 256 m d'altitude	1954-1958 et 2003-2005	Plantes alpines	52	Remontée de 23.9 m par décennie de l'altitude maximale
Pauli <i>et al.</i> , 2007	Alpes GLORIA	2 900-3 450 m d'altitude	1994-2004	Plantes alpines et nivales	43	Contraction de la marge inférieure des espèces sub-nivales et expansion de la marge supérieure des espèces pionnières alpines
Penuelas & Boada, 2003	Montagnes de Montseny	800-1 400 m et 1 600-1 700 m d'altitude	1945-2001	Arbres et arbustes	3	Remontée de 70 m de <i>Fagus sylvatica</i> à haute altitude (1 600-1 700 m)
Perry <i>et al.</i> , 2005	Mer du nord	Le gradient de latitude en mer du nord	1977-2001	Poissons	36	Déplacement vers le nord de 172.3 km
Raxworthy <i>et al.</i> , 2008	Montagnes de Tsaratanana	1 400-2 876 m d'altitude	1993-2003	Reptiles	30	Remontée de 76.2 m de l'altitude minimale, de 57.8 m pour l'altitude maximale, et de 65.3 m pour l'altitude moyenne
Sanz-Elorza <i>et al.</i> , 2003	Massif de Penalara	2 300-2 428 m d'altitude	1957-1991	Arbustes	2	Remplacement de la pelouse alpine à <i>Festuca aragonensis</i> par <i>Juniperus communis</i> et <i>Cytisus oromediterraneus</i>
Shoo <i>et al.</i> , 2006	Nord est de l'Australie	Le gradient d'altitude total au nord est de Queensland	2000-2004	Oiseaux	34	Remontée de 20 à 39 m de l'altitude moyenne de distribution en altitude
Sturm <i>et al.</i> , 2001	Arctique	Extrémité nord du gradient de latitude	1948-1950 et 1999-2000	Arbustes	4	Augmentation de l'abondance des ligneux arbustifs sur 320 km ²
Thomas & Lennon, 1999	Angleterre	Le gradient de latitude en Angleterre	1968-1972 et 1988-1991	Oiseaux	59	Déplacement vers le nord de 18.9 km
Tryjanowski <i>et al.</i> , 2005	Montagnes Tatra	400-900 m d'altitude	1974-2003	Oiseaux	1	Remontée de 120 m de l'altitude maximale de la zone de nidification de <i>Ciconia ciconia</i>
Vittoz <i>et al.</i> , 2008	Isla Persa	2 450-2 850 m d'altitude	1906-2004	Plantes alpines	31	Apparition de 31 espèces non présentes dans les premiers inventaires
Walther <i>et al.</i> , 2005a	Alpes suisses sud	2 959-3 262 m d'altitude	1905-1985 et 1985-2003	Plantes alpines et nivales	18	Augmentation du nombre d'espèces et remontée de 27.8 m par décennie de l'altitude maximale
Walther <i>et al.</i> , 2005b	Allemagne, Danemark, Suède et Norvège	Le gradient de latitude en Europe du nord	1944-2004	Plantes	1	Présence de <i>Ilex aquifolium</i> plus haut en latitude dans des localités où il était noté absent autrefois
Wilson <i>et al.</i> , 2005	Espagne centrale	Le gradient d'altitude total 500-2 000 m	1967-1973 et 2004	Papillons	16	Remontée de 212 m de l'altitude minimale et contraction à la marge inférieure

1.2 Enjeux : la distribution des espèces végétales en contexte tempéré, au-delà des écosystèmes les plus sensibles

1.2.1 Le concept de distribution

Pour une espèce⁴, l'aire de répartition ou distribution correspond à la portion de territoire occupé par l'ensemble des populations de cette espèce sur la zone étudiée. Il s'agit d'un concept complexe en écologie souvent lié aux patrons d'abondance en nombre d'individus (Brown, 1984). Par exemple, Brown (1984) distingue trois formes hypothétiques de relations entre distribution et abondance de l'espèce plus ou moins adaptées de l'hypothèse de centre abondant (Figure 1-4). Cette hypothèse considère que l'abondance des populations en situation centrale dans l'espace géographique, supposées être en situation optimale dans l'espace écologique, est plus forte que celle des populations périphériques ou en situation limite dans l'espace géographique, supposées être en situation marginale dans l'espace écologique (Brown, 1995). Enfin, la caractérisation de la distribution d'une espèce est complexe car dynamique dans l'espace et dans le temps. La représentation même de la distribution d'une espèce est différente suivant les échelles considérées (Figure 1-5). Brown (1995) distingue deux formes de représentation de la distribution d'une espèce : (i) « zonale » (échelle de la planète) qui s'attache à rendre compte des limites longitudinales, latitudinales et altitudinales où l'espèce est présente, par une projection aux formes irrégulières et (ii) « ponctuelle » (échelle du territoire) qui correspond à l'ensemble des localités où l'espèce a été observée.

⁴ Le concept d'espèce a fait l'objet de nombreuses discussions scientifiques tout au long de l'Histoire. La première définition employée par Carl von Linné au 18^{ème} siècle était intuitive et principalement liée à la description morphologique des êtres vivants : « appartiennent à la même espèce tous les êtres vivants qui se ressemblent suffisamment pour recevoir le même nom ». Ce concept devient biologique en 1942 avec Ernst Mayr qui considère que les espèces sont des groupes de populations dont les individus peuvent se reproduire entre eux et dont la descendance est fertile. Par exemple, la descendance non fertile entre lion et tigre implique la distinction entre deux groupes du genre *Panthera* : *Panthera leo* et *Panthera tigris*. Ces groupes sont isolés d'un point de vue reproductif d'autres groupes semblables.

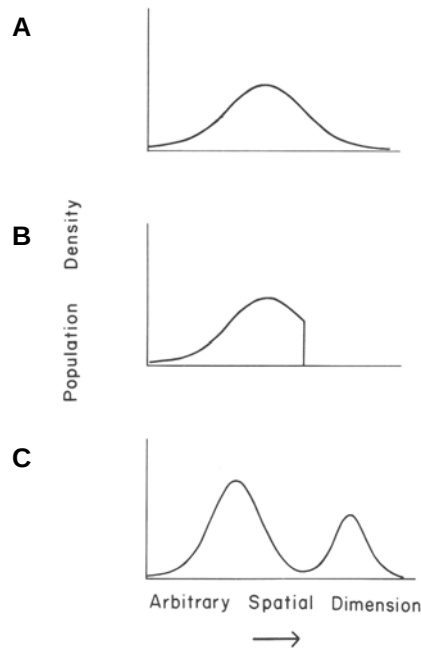


Figure 1-4 : Représentations hypothétiques de l'abondance d'une espèce au sein de son aire de répartition géographique (dimension spatiale fictive). Distribution unimodale, de type normale, impliquant des variations continues vis-à-vis des paramètres constituant l'espace écologique de l'espèce (A). Distribution tronquée, impliquant une discontinuité brutale dans la variation d'un paramètre de l'espace écologique (B). Distribution multimodale, impliquant une irrégularité ou une périodicité dans la variation d'un ou plusieurs paramètres de l'espace écologique (C) (Source : Brown (1984), *The American Naturalist* 124 : 255-279, Fig. 8).

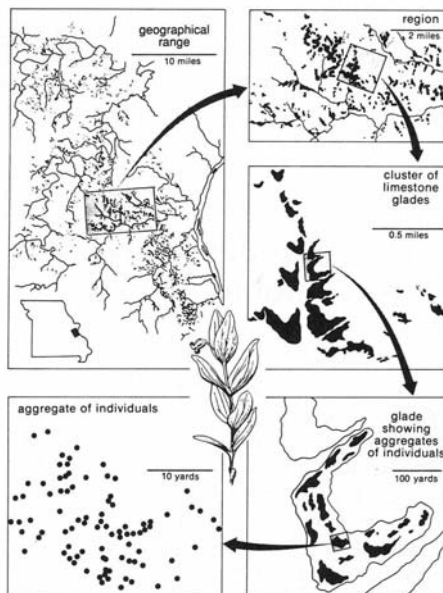


Figure 1-5 : Illustration originale d'Erickson correspondant à la distribution de *Clematis fremontii* à différentes échelles spatiales dans l'état du Missouri (Source : Erickson (1945), *Annals of the Missouri Botanical Garden* 32 : 413-460, Fig. 4).

Si dans la première représentation le défaut est de considérer que l'espèce est présente partout dans la zone, y compris dans les localités où elle est absente, dans la seconde représentation l'absence de points dans une localité ne signifie pas forcément que l'espèce est absente sauf si l'ensemble des localités de la zone considérée a été visité (Brown, 1995). Il est également indispensable de garder en tête qu'une espèce identifiée comme présente sur un site peut très bien avoir disparu de ce site aujourd'hui, de même qu'une espèce peut coloniser une localité autrefois inoccupée, ce qui suggère une mise à jour de ces représentations (Brown *et al.*, 1996). Il convient donc lorsque l'on parle de distribution pour une espèce, de bien définir les échelles spatiale et temporelle étudiées. Dans la suite de la thèse, nous avons admis la définition « ponctuelle » donnée par Brown (1995) et pour laquelle nous avons précisé à chaque fois l'échelle spatio-temporelle abordée dans nos différentes analyses.

1.2.2 Le rôle du climat dans la distribution des espèces

L'importance du climat dans l'explication de la distribution des animaux et des plantes a été reconnue très tôt en écologie (de Candolle, 1855; von Humboldt & Bonpland, 1807). Le contrôle climatique est en effet un principe central de la biogéographie⁵. Depuis le 19^{ème} siècle, le climat est considéré par de nombreux biogéographes comme le premier facteur, à l'échelle globale, ayant une influence sur la distribution des espèces (Pearson & Dawson, 2003). Ce dernier agit notamment sur la limite de distribution des espèces soit par l'intermédiaire de limitations physiologiques directes telles que les dommages dus au gel (destruction des tissus, mortalité et incapacité à se reproduire) (Korner & Paulsen, 2004), soit par limitations indirectes liées aux interactions biotiques (Case *et al.*, 2005). Plus largement, les limites de distribution pour une espèce impliquent deux causes principales : une liée à un stress physique, et l'autre liée à un stress biotique (Brown *et al.*, 1996). Néanmoins, les facteurs biotiques d'interactions affectent la distribution des espèces à des échelles beaucoup plus locales (Figure 1-6). Pearson & Dawson (2003) discutent de l'importance du facteur climatique dans l'explication de la distribution des espèces à différentes échelles et proposent une hiérarchisation des facteurs en fonction de l'échelle étudiée (Figure 1-6).

⁵ La biogéographie est une branche de l'écologie en lien avec la géographie physique qui étudie la répartition spatio-temporelle des êtres vivants et des communautés.

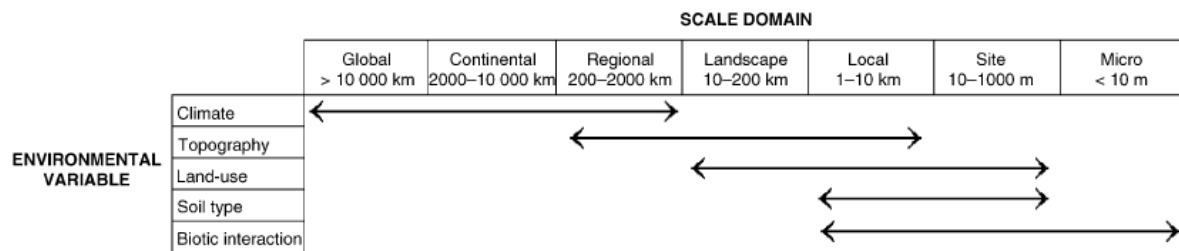


Figure 1-6 : Niveaux de hiérarchisation des différents facteurs pouvant affecter la distribution d'une espèce à travers différentes échelles spatiales. Il est supposé qu'à des échelles larges correspond une résolution grossière de l'information, tandis que les échelles plus locales impliquent une résolution plus fine (Source : Pearson & Dawson (2003), *Global Ecology and Biogeography* 12 : 361-371, Fig. 4).

Cette hiérarchisation est cependant très schématique et reflète en partie seulement à la réalité. Elle exclut par exemple l'influence du climat aux échelles les plus locales, ce qui peut sembler très réducteur, de même qu'elle occulte l'influence des facteurs édaphiques aux échelles régionales voire paysagères, ce qui est contestable (Coudun *et al.*, 2006). Plus simplement, nous avons considéré le climat comme un facteur qui influence la distribution des espèces à toutes les échelles mais de manière prépondérante sur les autres facteurs aux échelles les plus globales, tandis qu'aux échelles les plus locales son influence peut être masquée par d'autres facteurs plus importants, tels que les facteurs édaphiques et/ou biotiques. Récemment, une loi thermodynamique a été développée en écologie végétale, démontrant le lien entre température et distribution des espèces végétales à l'échelle globale (Criddle *et al.*, 2005).

Finalement, le climat est un facteur majeur pour expliquer et comprendre la distribution des espèces, surtout à l'échelle globale. La vitesse de réaction des espèces face au caractère brutal du réchauffement climatique reste fortement méconnue. Malgré certaines manifestations d'ores et déjà visibles sur la distribution des végétaux et des animaux (Table 1–1), le caractère systématique de ces changements de distribution reste discutable. En effet, la majorité des observations concernent quelques espèces, le plus souvent emblématiques, tandis que peu d'études analysent les changements de distribution sur un nombre important d'espèces, ce qui permettrait d'atténuer les effets aléatoires et/ou liés à d'autres facteurs plus locaux que le climat. Parmesan & Yohe (2003) abordent en partie cet aspect, grâce à une méta-analyse regroupant l'ensemble des études qui ont mis en évidence des changements récents de distribution. Néanmoins, ce type de méta-analyse basée uniquement sur les résultats publiés est fortement influencé par le biais de publication, d'autant plus que celui-ci concerne ici un sujet d'actualité. Ce problème est identique à celui déjà évoqué par les phénologues, tels que Menzel *et al.* (2006) qui contournent la difficulté en réalisant une méta-analyse qui utilise des données brutes issues de plusieurs réseaux d'observation. L'analyse de patrons systématiques dans les changements de distribution reste encore peu explorée car ce type d'information est difficile à acquérir pour plusieurs espèces et à l'échelle globale (Parmesan, 2006). Les différents déplacements déjà observés de manière isolée ou agrégée dans la littérature constituent-ils un changement significatif de la distribution des espèces et d'une ampleur aussi importante que l'intensité du réchauffement climatique ? Cette question intéresse de nombreux biogéographes dont l'objectif est de prédire l'impact des scénarii climatiques futurs (IPCC, 2007b) sur l'aire de répartition des êtres vivants quel que soit le règne :

animal ou végétal (Bakkenes *et al.*, 2002; Loarie *et al.*, 2008; Peterson *et al.*, 2002; Skov & Svenning, 2004; Thomas & Lennon, 1999).

1.2.3 Du règne végétal au règne animal, déséquilibre des observations de changements de distribution dans la littérature scientifique

Il existe à l'heure actuelle de nombreuses preuves de changements de distribution chez les animaux, particulièrement chez les arthropodes et les chordés. Pour l'embranchement des arthropodes, les résultats concernent essentiellement les papillons et les libellules de l'hémisphère nord dont la distribution se décale vers le nord en latitude et/ou vers les sommets de montagne en altitude (Franco *et al.*, 2006; Hickling *et al.*, 2005; Konvicka *et al.*, 2003; Wilson *et al.*, 2005). Au sein de l'embranchement des chordés, les principales classes, telles que les poissons, les amphibiens, les reptiles, les oiseaux et les mammifères présentent également des décalages de leur distribution vers le nord et/ou les sommets (Brommer, 2004; Moritz *et al.*, 2008; Perry *et al.*, 2005; Raxworthy *et al.*, 2008; Thomas & Lennon, 1999; Tryjanowski *et al.*, 2005). Si le constat apparaît clair dans le règne animal, il n'est pas aussi net pour le règne végétal (IPCC, 2007a). Les véritables déplacements observés sont plutôt rares (Kelly & Goulden, 2008; Parolo & Rossi, 2008). La plupart du temps il s'agit d'observations de changements locaux liés à la variation du nombre d'espèces au sein d'une communauté (Grabherr *et al.*, 1994; Keller *et al.*, 2000; Klanderud & Birks, 2003; Walther *et al.*, 2005a), et/ou de l'abondance du nombre d'individus au sein d'une population (Klanderud & Birks, 2003; Lesica & McCune, 2004; Pauli *et al.*, 2007; Sturm *et al.*, 2001). Si la plupart des animaux sont dotés de la capacité de se déplacer, l'incapacité des plantes à se mouvoir directement dans l'espace rend plus difficile et indirecte la mise en évidence de changements de distribution. La majorité des résultats chez les végétaux correspond donc à des cas emblématiques, mais ne rapporte pas de cas de migrations massives (Dupouey & Bodin, 2007).

Pour le règne animal, les changements ont été aussi bien documentés en périphérie de la distribution des espèces (Brommer, 2004; Hickling *et al.*, 2005; Hill *et al.*, 2002; Moritz *et al.*, 2008; Raxworthy *et al.*, 2008; Thomas & Lennon, 1999; Tryjanowski *et al.*, 2005; Wilson *et al.*, 2005) que dans la zone centrale (Archaux, 2004; Franco *et al.*, 2006; Hickling *et al.*, 2006; Konvicka *et al.*, 2003; Perry *et al.*, 2005; Raxworthy *et al.*, 2008; Shoo *et al.*, 2006). En revanche, pour les végétaux, les témoignages, lorsqu'ils existent, concernent essentiellement la marge froide de la distribution

latitudinale ou altitudinale des espèces (Danby & Hik, 2007; Lloyd & Fastie, 2003; Penuelas & Boada, 2003; Sanz-Elorza *et al.*, 2003; Sturm *et al.*, 2001; Walther *et al.*, 2005b; Wardle & Coleman, 1992). Dans ces situations marginales, telles que les limites supraforestières par exemple, bien souvent les changements de distribution des espèces végétales sont rapportés comme étant cohérents avec un réchauffement du climat (Kullman, 2002, 2007; Lloyd & Fastie, 2003; Sanz-Elorza *et al.*, 2003; Truong *et al.*, 2007; Wardle & Coleman, 1992). Cependant, d'autres études dans des situations similaires montrent que les changements de distribution sont attribuables à des facteurs autres que le réchauffement, tels que les changements d'usages du sol (Gehrig-Fasel *et al.*, 2007), la gestion du gibier (Cairns & Moen, 2004) ou encore les phénomènes de facilitation entre espèces (Akhalkatsi *et al.*, 2006). Seule une étude récente relate une remontée en altitude de la distribution moyenne pour quelques espèces végétales forestières (Kelly & Goulden, 2008). Néanmoins, cette étude reste localisée à un transect et le résultat ne porte que sur 10 espèces. Contrairement au règne animal, il n'existe pas à l'heure actuelle, pour un large spectre d'espèces végétales, d'observations de changements au centre de la distribution.

Au-delà des écosystèmes arctiques et alpins qualifiés de très sensibles au changement climatique, il existe dans le règne animal de nombreuses observations de changements de distribution en milieu tempéré (Hickling *et al.*, 2005; Konvicka *et al.*, 2003; Thomas & Lennon, 1999; Tryjanowski *et al.*, 2005; Wilson *et al.*, 2005), et même en milieu tropical (Raxworthy *et al.*, 2008). Parallèlement, chez les végétaux, les témoignages concernent uniquement les écosystèmes sensibles situés dans des conditions froides, du type milieu boréo-arctique, arctico-alpin, alpin ou nival (Grabherr *et al.*, 1994; Keller *et al.*, 2000; Klanderud & Birks, 2003; Lesica & McCune, 2004; Pauli *et al.*, 2007; Sturm *et al.*, 2001; Walther *et al.*, 2005a). Peu d'études montrent pour les végétaux, des changements de distribution au-delà de ces écosystèmes, en milieu tempéré notamment. Lorsqu'elles existent, ces études concernent un nombre restreint d'espèces (Gworek *et al.*, 2007; Kelly & Goulden, 2008; Penuelas *et al.*, 2007) ou une partie seulement de la distribution, restreinte à un écotone (Allen & Breshears, 1998; Beckage *et al.*, 2008). Si l'on peut aisément conclure que le réchauffement climatique a un impact sur la distribution des espèces animales même en milieu tempéré, la question demeure entière pour le cas des espèces végétales.

En définitive, l'impact du changement climatique sur la distribution des espèces végétales en situation optimale et en contexte tempéré reste encore mal connu, d'où l'enjeu de mieux connaître les effets décelables aujourd'hui pour mieux réagir face à l'avenir climatique annoncé.

Chapitre 1 – Introduction

Dans le domaine forestier, les enjeux visent à prendre en compte, dans la gestion forestière quotidienne, l'impact du réchauffement sur l'aire de répartition des espèces végétales : pour le choix des essences à cultiver aujourd'hui et qui seront récoltées à l'avenir et également pour la conservation des espèces à forte valeur patrimoniale et/ou à fort risque d'extinction.

"...For a niche is elusive, deceitful, confusive...It's quite clear it's a feminine ploy" (G. Cottam)

1.3 Cadre : la théorie de la niche écologique des espèces et le postulat d'équilibre de la distribution avant un épisode de réchauffement rapide

1.3.1 Définition de la niche climatique

L'idée que les besoins écologiques d'une espèce, désignés sous le terme de niche écologique, et sa distribution soient liés est très ancienne (Grinnell, 1917). Par exemple, la niche d'une espèce permet de définir les habitats où l'espèce peut être présente. Par habitat, on considère l'espace géographique de l'espèce, tandis que la niche représente un espace écologique ou statut de l'espèce au sein d'une communauté ou d'un écosystème (Odum, 1959). Odum (1959) pousse même l'analogie jusqu'à parler de « l'habitat-adresse » et de « la niche-profession » biologiquement parlant. En effet, la niche d'une espèce ne se définit pas par une position le long des gradients physiques (latitude, longitude, altitude), mais plutôt par une position le long des gradients géographiques (température, précipitation, azote). Notons dès à présent qu'une espèce n'habite pas forcément au meilleur endroit vis-à-vis de ses besoins écologiques et qu'elle n'a pas forcément les mêmes besoins écologiques que ceux fournis par son habitat. Historiquement, deux formes différentes et complémentaires de la niche se sont distinguées. D'un côté, un point de vue selon lequel les conditions de l'environnement agissent sur les espèces (Grinnell, 1917), et de l'autre, un point de vue totalement inverse où ce sont les espèces qui agissent sur leur environnement (Elton, 1927). Ainsi, Grinnell définit la niche par rapport à l'environnement d'une espèce (conditions thermiques, hydriques et édaphiques), tandis qu'Elton la définit par rapport aux fonctions assurées par l'espèce (producteurs primaires, secondaires et prédateurs). Dans la définition donnée par Elton, les espèces influencent l'environnement dans lequel elles évoluent. Selon cette définition, une espèce qui modifie son environnement à un endroit donné va également modifier celui des autres espèces qui coexistent à cet endroit. Il y a donc une notion d'interaction forte chez Elton. La dualité entre niche au sens de Grinnell et niche au sens d'Elton a été récemment reprise et intégrée dans une vision plus complète (Chase & Leibold, 2003). L'unification de cette dualité est certes intéressante, mais ces deux regards s'appuient sur des échelles différentes (Chase & Leibold, 2003; Soberon, 2007). Par analogie avec Pearson & Dawson (2003) qui proposent une hiérarchisation des facteurs intervenant dans la distribution des espèces, Soberon (2007) suppose qu'à une échelle suffisamment large, seule la définition de la niche au sens de Grinnell importe pour expliquer la distribution, mais qu'à une échelle plus fine, il est nécessaire de considérer la définition donnée par Elton. Soberon (2007) conserve donc cette

idée de dualité dans la définition de la niche écologique en séparant les « conditions » environnementales globales non consommables directement et non modifiées par l'espèce (température, lumière) qui se rattachent à la niche de Grinnell, des « ressources » environnementales locales directement consommées et modifiées par l'espèce (eau, nutriment) qui se rattachent à la niche d'Elton.

Il faudra attendre Hutchinson (1957) pour formaliser ce concept abstrait sous la forme d'un hypervolume à n dimensions, où chaque dimension correspond à une condition ou une ressource nécessaire à la croissance, la reproduction et la survie d'une espèce. Il appelle l'ensemble des points de l'espace écologique défini par l'hypervolume de variables environnementales où les individus de l'espèce peuvent croître et se reproduire indéfiniment : la niche fondamentale (Hutchinson, 1957). Mais, la niche fondamentale telle que Hutchinson la présente, ne fait pas la différence entre conditions et ressources. Soberon (2007) propose de faire la distinction entre niche fondamentale au sens de Grinnell (vis-à-vis des conditions) et niche fondamentale au sens d'Elton (vis-à-vis des ressources). En ce qui concerne les conditions thermiques, la niche fondamentale telle qu'elle est définie par Hutchinson se rapproche plus de la vision globale de Grinnell que celle d'Elton qui est plus locale. C'est pourquoi nous avons assimilé par la suite niche fondamentale et niche de Grinnell. D'un point de vue géographique, la niche fondamentale d'une espèce pour la température (I) correspond à la distribution potentielle de cette espèce vis-à-vis des conditions de température (I^+) dans la zone étudiée (Figure 1-7). On parle de distribution potentielle, car la distribution réelle en conditions naturelles implique très souvent l'absence de l'espèce dans des milieux favorables. De même, il est possible d'observer des individus de l'espèce dans des milieux défavorables. La prise en compte, pour une espèce, de l'existence de limitations géographiques à la dispersion (océans, mers ou montagnes), et de la dynamique des populations (source et puits), permet d'illustrer ce phénomène (Pulliam, 2000). Par exemple, la présence d'une barrière naturelle empêchant la dispersion, telle qu'une montagne (M), peut expliquer l'absence de l'espèce ($I^+ \cap M^-$) (Figure 1-7B) même si les conditions sont favorables à l'installation d'une population source (i.e. taux de mortalité inférieur au taux de natalité (Figure 1-7A)). Parallèlement, un individu situé dans une population puits (i.e. taux de mortalité supérieur au taux de natalité (Figure 1-7A)) peut être observé en dehors de la distribution potentielle de l'espèce vis-à-vis des conditions de température ($I^- \cap M^+$) (Figure 1-7B).

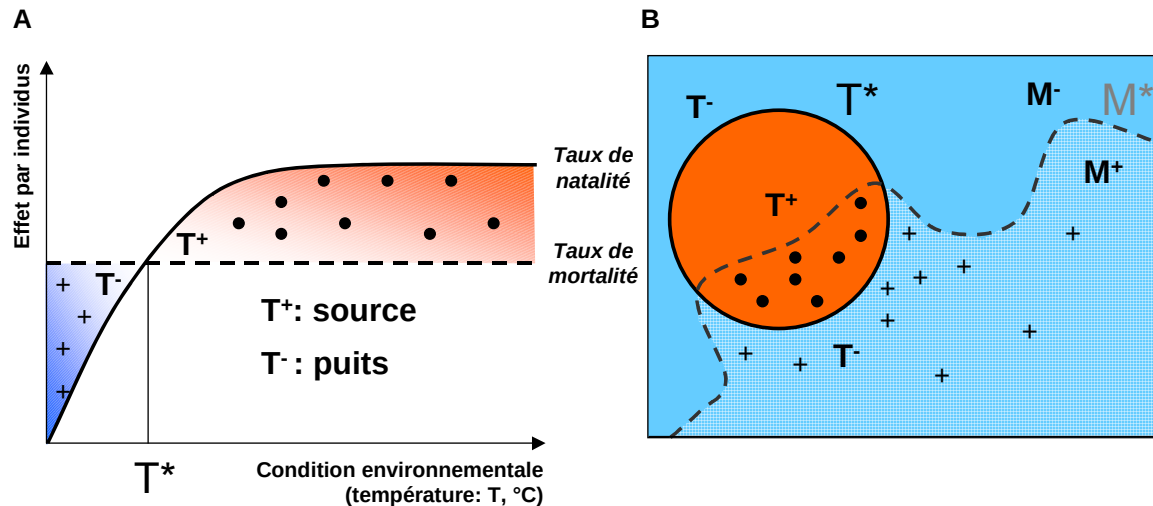


Figure 1-7 : Schématisation dans l'espace écologique (niche) des taux de natalité (trait plein) et de mortalité (trait pointillé) d'une espèce en fonction des conditions de température T (A) (graphique adapté de Chase & Leibold (2003), *Ecological Niche* : p 21, Fig. 2-1). Représentation dans l'espace géographique (habitat) de la distribution potentielle (disque rouge) et de la distribution réelle vis-à-vis de T (symboles) (B) (schéma adapté de Soberon (2007), *Ecology Letters* 10 : 1115-1123, Fig. 1). T^* correspond à la valeur de température où le taux de natalité est égal au taux de mortalité. T^+ représente les populations sources (points), tandis que T^- représente les populations puits (croix). M^* représente une barrière naturelle (montagne) qui constitue une limite géographique à l'intérieur de laquelle la dispersion est possible (zone quadrillée, M^+).

Une autre cause possible de la différence observée entre distribution potentielle et distribution réelle, notamment en ce qui concerne l'absence d'une espèce dans des milieux qui lui sont favorables, implique la notion de niche réalisée. En effet, Hutchinson (1957) distingue une niche dite réalisée qui correspond à la modification de la niche fondamentale par la présence de compétiteurs ayant des niches analogues. La niche réalisée est donc plus petite que la niche fondamentale car elle est constituée des portions de la niche fondamentale où l'espèce est dominante par rapport à ses compétiteurs. Pour Soberon (2007), cette définition n'a pas de sens à l'échelle globale de la niche de Grinnell, étant donné l'absence de compétition directe pour les conditions environnementales. Cependant, une forme de compétition indirecte pour la température est toujours possible. Même si elle ne modifie pas directement les conditions thermiques par consommation, une espèce peut indirectement, par son développement dans une certaine gamme de températures, empêcher d'autres espèces de se développer normalement, voire même les éliminer. Par conséquent, pour comprendre la distribution réelle d'une espèce, il convient de considérer la niche réalisée telle que définie par Hutchinson, même pour des variables environnementales non consommées comme la température.

Le cadre théorique général dans lequel nous avons travaillé pour étudier les changements de distribution des espèces végétales forestières correspond à l'hypervolume défini par Hutchinson (1957). Plus particulièrement, nous nous sommes intéressés à la niche climatique pour la température. Cela signifie que la distribution réelle que nous observons pour chaque espèce implique à la fois un déterminisme global vis-à-vis de la température (niche climatique fondamentale) et un déterminisme local lié à la compétition indirecte pour certaines gammes de températures (niche climatique réalisée). Face à ce déterminisme climatique, la question est de savoir comment les espèces végétales réagissent à une augmentation brutale des températures ?

1.3.2 Equilibre de la distribution vis-à-vis du climat

Nous avons évoqué le rôle central du climat dans l'explication de la distribution des espèces à large échelle spatiale (Pearson & Dawson, 2003). Cependant, certaines études récentes ont montré l'importance de l'histoire et de la géographie pour expliquer la distribution des espèces (Svenning & Skov, 2004; Van der Veken, 2008). Svenning & Skov (2004) rapportent que de nombreuses espèces d'arbres présentent des distributions réelles très limitées par rapport à leurs

distributions potentielles vis-à-vis des variables climatiques. En lien avec le cadre théorique de la niche détaillé précédemment, le rapport entre distribution réelle et distribution potentielle (R/P) présenté par Svenning & Skov (2004) correspond au rapport $(T^+ \cap M^-) / T^+$ (Figure 1-7B) (Soberon, 2007). Lorsque ce rapport est inférieur à 1 ($T^+ \cap M^- < T^+$), il s'agit d'une situation de déséquilibre, tandis que la situation d'équilibre correspond à un rapport de 1 ($T^+ \cap M^- = T^+$), c'est à dire en l'absence : de barrières physiques à la dispersion et/ou de compétition indirecte pour la température. La plupart des études ayant mis en évidence une situation de déséquilibre, font référence aux limitations géographiques liées à la dispersion des espèces (Svenning, 2003; Svenning & Skov, 2007; Van der Veken, 2008). Par exemple, l'orientation globalement longitudinale de l'arc alpin aurait représenté une barrière plus difficile à franchir lors des migrations latitudinales que les Montagnes Rocheuses, globalement orientées parallèlement à l'axe latitudinal (Svenning, 2003). Pour les migrations dans le plan latitude-longitude, l'orientation des chaînes de montagnes constitue une barrière majeure et donc défavorable au postulat d'équilibre. Néanmoins, si l'on considère des migrations en altitude au sein des chaînes de montagnes, celles-ci ne représentent alors plus une barrière majeure, ce qui tend à favoriser le postulat d'équilibre. Enfin, chez les plantes, l'existence d'un équilibre de la distribution vis-à-vis du climat passé est bien documenté (Cheddadi *et al.*, 2005; Prentice *et al.*, 1998; Webb, 1986; Webb *et al.*, 2004). Par conséquent, postuler l'équilibre avant la période de réchauffement apparaît raisonnable en situation de montagne.

Nous avons restreint notre analyse des changements de distribution des espèces végétales forestières au cas des montagnes françaises. Nous nous sommes focalisés sur les écosystèmes de montagne pour lesquels le postulat d'équilibre semble acceptable vis-à-vis des conditions climatiques passées et si l'on fait bien sûr abstraction des changements climatiques actuels. Toute la question est de savoir si cet équilibre est toujours valable aujourd'hui dans un contexte de réchauffement rapide du climat ?

"Without narrativium, the cosmos has no theory, no purpose, no destination [...], the narrativium of a fish tells it [...] that it is a fish, was a fish...and might eventually be something else...perhaps..." (T. Pratchett)

1.4 Problématique : un réchauffement brutal du climat, quelles conséquences sur la niche climatique et l'équilibre de la distribution des espèces ?

1.4.1 Niche climatique : adaptation ou conservation ?

Face au changement rapide des conditions thermiques, et dans le cadre du déterminisme de la distribution des espèces (Hutchinson, 1957) vis-à-vis du climat (i.e. niche climatique), nous avons considéré deux grands types de réactions possibles pour les espèces végétales forestières de montagne (Figure 1-8) : (i) persister pour rester à son domicile géographique et adapter ses besoins aux nouvelles conditions (i.e. stabilité de la distribution et modification de la niche) (Figure 1-8B) ou (ii) changer d'adresse géographique pour conserver ses besoins vis-à-vis des conditions du milieu (i.e. conservation de la niche et changement de distribution) (Figure 1-8C).

Dans le premier cas, il existe deux mécanismes différents pour permettre à une plante de montagne de persister et ainsi de conserver la même distribution au cours d'un épisode climatique de réchauffement (Theurillat & Guisan, 2001) : (1) - la plasticité phénotypique, et (2) - l'adaptation génétique :

- **La plasticité phénotypique** est liée à la variabilité des traits de vie biologiques des individus d'une même espèce. Pour un trait de vie particulier, la variabilité morphologique ou physiologique observée entre les individus de la même espèce permet à certains d'entre eux de faire face à des variations rapides de leur environnement. Néanmoins, l'existence d'individus pré-adaptés à de nouvelles conditions de l'environnement au sein d'une même génération a ses propres limites (Bradshaw & McNeilly, 1991). Par exemple, l'augmentation de la fréquence d'événements climatiques extrêmes tels que les épisodes de sécheresse peut compromettre cette capacité des plantes à s'adapter à des changements rapides. Finalement, il s'agit d'une forme d'adaptation qui permet aux espèces végétales dont la durée de vie est supérieure à la période d'occurrence des changements de faire face aux nouvelles conditions (Jump & Penuelas, 2005) ;

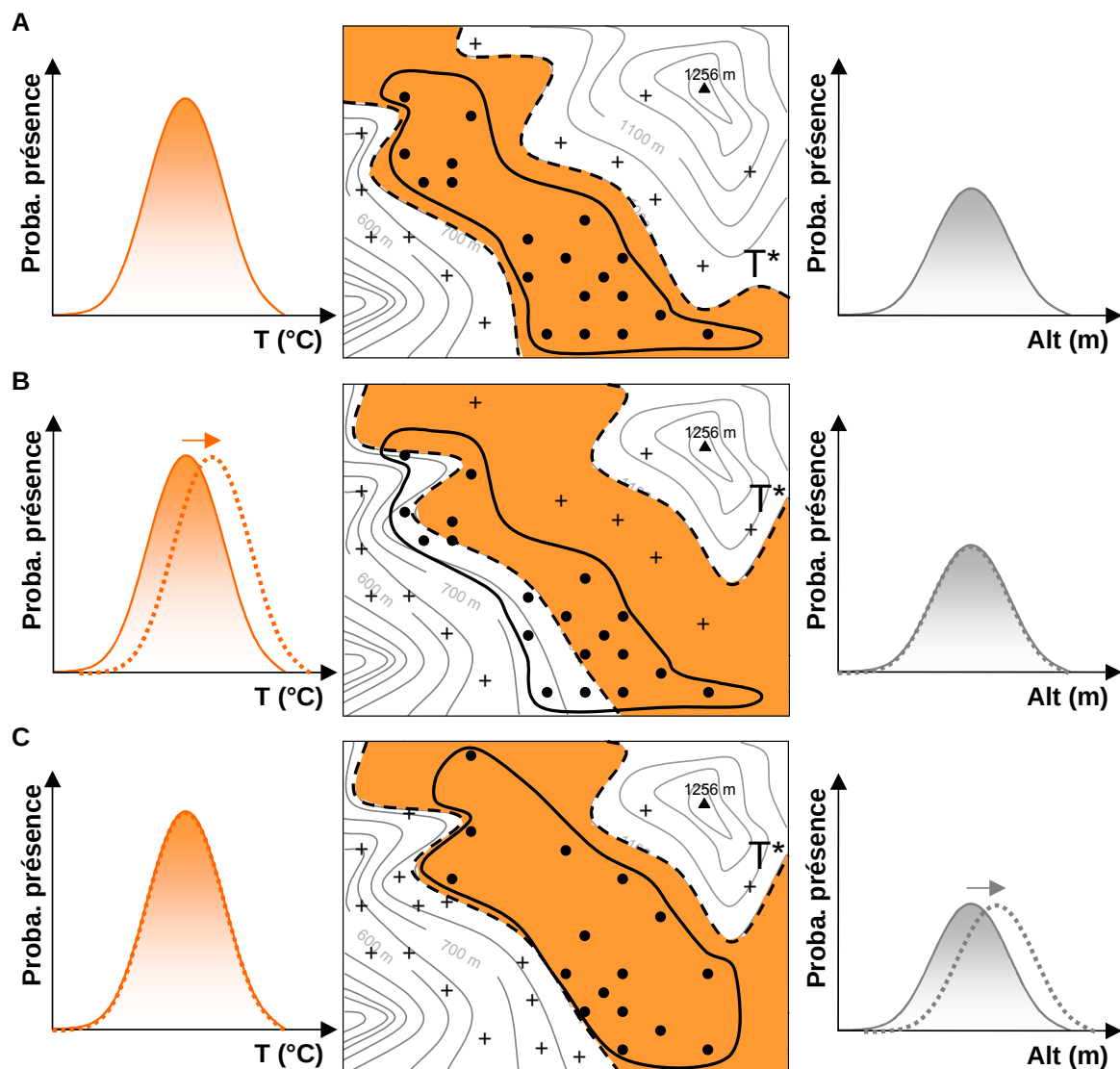


Figure 1-8 : Représentation de la niche climatique, des cartes de localisation en fonction du relief et de la distribution altitudinale d'une espèce : avant une phase de réchauffement brutal (A), après une phase de réchauffement brutal sous l'hypothèse de modification de la niche climatique (B) et après une phase de réchauffement brutal sous l'hypothèse de conservation de la niche climatique (C). La distribution potentielle est délimitée par la zone en pointillé (T*) qui inclut les situations où les conditions de température sont favorables, tandis que la distribution réalisée est indiquée par les points noirs (populations sources). Les croix représentent les populations puits pour lesquelles les conditions de température sont défavorables.

- **L'adaptation génétique** est liée à la variabilité génétique des populations d'une même espèce. Cette forme de persistance vis-à-vis du changement climatique a été largement discutée et constitue un véritable débat parmi les scientifiques (Davis *et al.*, 1998; Davis & Shaw, 2001; Davis *et al.*, 2005; Etterson & Shaw, 2001; Jump & Penuelas, 2005; Skelly *et al.*, 2007). Du fait de son importance croissante et de la rapidité à laquelle les changements climatiques se sont opérés au cours des dernières décennies, il est peu probable que les espèces végétales disposent de suffisamment de temps pour s'adapter génétiquement (Etterson & Shaw, 2001), étant donné l'échelle de temps à laquelle de telles modifications s'opèrent dans le patrimoine génétique des individus. Certaines espèces ne pourront être en mesure de s'adapter aussi rapidement que le climat se réchauffe (Davis *et al.*, 2005), exception faite des espèces capables de se reproduire très rapidement et dont la durée de vie d'une génération est suffisamment courte (Skelly *et al.*, 2007).

Le second cas consiste à dire que les espèces conservent les mêmes besoins écologiques sur l'échelle de temps des changements récents du climat. Dans ce cas, on considère l'idée d'une forme de conservation de la niche écologique des espèces au cours du temps (Martinez-Meyer & Peterson, 2006; Martinez-Meyer *et al.*, 2004; Peterson *et al.*, 1999). L'implication directe de cette hypothèse correspond à un déplacement de la distribution des espèces. Dans le contexte actuel de réchauffement climatique et dans le cadre théorique de la niche, l'enjeu pour les espèces serait de se déplacer pour conserver des conditions de température favorables au développement, à la reproduction et à la survie de l'espèce. Un tel déplacement de la distribution implique deux mécanismes majeurs : (1) - la migration pour trouver de nouvelles localités devenues favorables en terme de conditions de température (Figure 1-9A) (Pitelka *et al.*, 1997) et/ou (2) - l'extinction des populations dans des situations sub-optimales où les conditions sont devenues trop défavorables (Figure 1-9B) (Eriksson, 2000) :

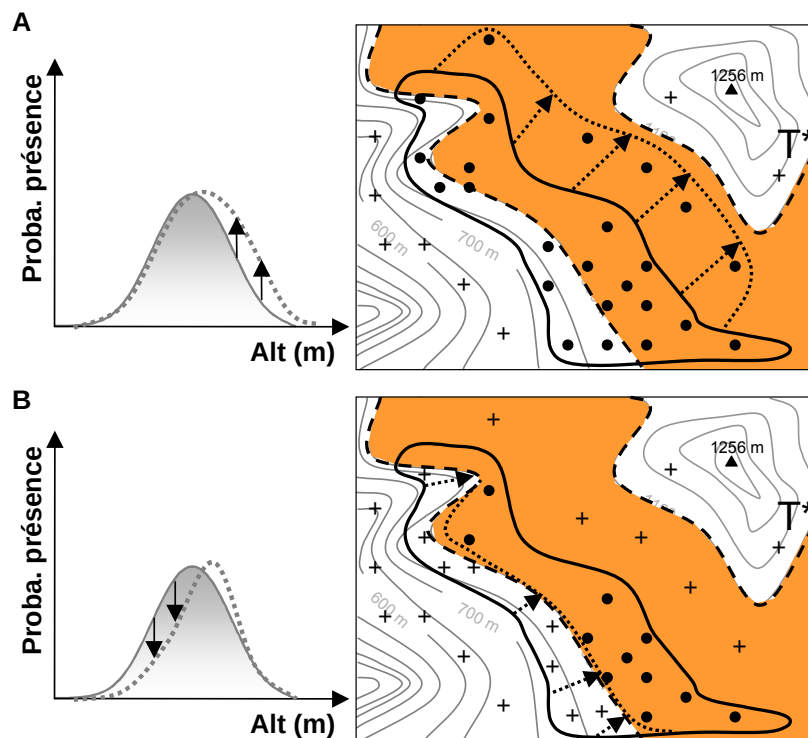


Figure 1-9 : Remontée de la distribution d'une espèce en altitude par migration au-delà de la limite supérieure (A), ou par extinction à la limite inférieure (B). La distribution potentielle est délimitée par la zone en pointillés (T*) qui inclut les situations où les conditions de température sont favorables, tandis que la distribution réelle est indiquée par les points noirs (populations sources). Les croix représentent les populations puits pour lesquelles les conditions de température sont défavorables.

- **La migration** chez les végétaux implique un processus de dispersion des graines et d'installation des populations dans des situations devenues plus favorables au-delà de la limite de l'aire de répartition de l'espèce. Le succès de cette migration dépend bien sûr des caractéristiques écologiques des espèces. Celles-ci incluent : la fécondité, la viabilité des graines, la croissance des jeunes semis et surtout la nature des mécanismes de dispersion. La capacité des espèces à se disperser suffisamment loin pour profiter d'un réchauffement du climat constitue un enjeu de première importance pour les espèces (Pearson, 2006) ;
- **L'extinction** est associée à un processus de déclin de la présence d'une espèce sur un territoire. Par extinction nous avons donc considéré la définition basée sur une baisse de la probabilité de présence de l'espèce. En terme de dynamique des populations, cela pourrait être illustré par une population initiale source en situation sub-optimale qui bascule à l'état de population puits (Pulliam, 2000), voir même qui disparaît.

Le débat entre processus adaptatifs favorables à la différenciation de la niche et mécanismes de déplacements favorables à la conservation de la niche est encore ouvert (Losos, 2008a, b; Pearman *et al.*, 2008; Wiens, 2008; Wiens & Graham, 2005), mais le contexte actuel de changements importants des conditions climatiques tend à bousculer ce débat de fond.

Face au caractère brutal du réchauffement et malgré l'existence de cas isolés d'adaptations rapides lors des changements climatiques passés (Davis & Shaw, 2001), l'hypothèse de conservation de la niche des espèces (Peterson *et al.*, 1999) semble plus vraisemblable étant donné le décalage temporel trop important entre processus adaptatifs et rapidité du réchauffement observé (Etterson & Shaw, 2001).

1.4.2 Distribution : équilibre ou déséquilibre ?

Entre le début du dernier maximum glaciaire (21 000 ans BP) et notre époque moderne, Webb *et al.* (2004) ont mis en évidence, en étudiant les pollens de plusieurs espèces d'Amérique du nord, des changements dans les successions végétales en lien avec le climat. D'autre part, il a été rapporté que la recolonisation postglaciaire des espèces est achevée depuis l'optimum climatique (6 000 ans BP) (Prentice *et al.*, 1998). Plus récemment, Cheddadi *et al.* (2005) ont montré une

étrange similitude des successions végétales pour 5 périodes interglaciaires qui sont très différentes d'un point de vue de leur durée, suggérant un rythme de succession plus rapide pendant une période interglaciaire courte et plus lent pendant une période interglaciaire longue. Toutes ces études évoquent des changements à des échelles de temps de l'ordre du millénaire. Cependant, la période actuelle correspond à un changement rapide du climat, inférieur au siècle, et la question de la stabilité de cet équilibre n'est plus aussi évidente. Le postulat d'équilibre que nous avons admis en contexte de montagne et vis-à-vis des conditions climatiques passées en faisant abstraction du réchauffement est donc discutable aujourd'hui, et nous pouvons distinguer deux situations : (i) le maintien d'un équilibre de la distribution des espèces végétales vis-à-vis du climat (Araujo & Pearson, 2005) et (ii) le creusement d'un écart à l'équilibre lié à des contraintes de dispersion qui constitueraient un frein prédisposant au déséquilibre (Svenning & Skov, 2004). En effet, la fragmentation des paysages due aux activités humaines (Pitelka *et al.*, 1997) constitue un premier frein d'ordre physique en zone de montagne. Au-delà de l'entrave à la dispersion causée par la forte fragmentation des paysages, certaines études ont montré que les plantes forestières présentent de faibles capacités de dispersion (Bossuyt *et al.*, 1999; Brunet & Von Oheimb, 1998; Hermy *et al.*, 1999; Honnay *et al.*, 2002). Ainsi, même en négligeant l'effet négatif de la fragmentation, l'amplitude du réchauffement est telle qu'elle est certainement beaucoup plus forte que la capacité de ces espèces à migrer. Honnay *et al.* (2002) prédisent que les taux de migration maximum chez les espèces végétales forestières seraient insuffisants pour suivre le déplacement des isothermes. Si la question de l'équilibre de la distribution constituait déjà un débat controversé vis-à-vis des épisodes climatiques passés (Cheddadi *et al.*, 2005; Svenning & Skov, 2004; Van der Veken, 2008; Webb, 1986), ce débat est d'autant plus important aujourd'hui qu'il est nécessaire de tenir compte de la rapidité à laquelle les changements climatiques s'opèrent.

La vitesse à laquelle les changements climatiques ont eu lieu au cours des dernières décennies (IPCC, 2007b) et la faible capacité des espèces végétales forestières à se disperser (Hermy *et al.*, 1999; Honnay *et al.*, 2002) rendent peu probable le maintien d'un équilibre de la distribution des espèces végétales vis-à-vis du climat (Svenning *et al.*, 2008; Van der Veken, 2008).

"Take a mountain and warm it up, and maybe [alpine ecosystems] shift upward, but only until they reach the top"
(J. H. Brown)

1.5 Hypothèse : remontée de la distribution des espèces végétales vers les sommets

1.5.1 Lien altitude-température : étagement de la végétation en altitude

L'écosystème de montagne apporte un environnement idéal pour étudier des changements de distribution de la végétation en lien avec le réchauffement climatique. Les conditions climatiques en montagne changent très vite et il est possible de traverser un gradient climatique quasi-complet sur des distances très courtes, à l'image d'une traversée latitudinale complète de la ceinture tempérée. La modification du paramètre thermique en montagne est responsable d'un constat ancien et central en biogéographie : il s'agit du principe d'étagement de la végétation en altitude⁶ qui constitue le cœur de cette étude. La zonation des formations végétales le long du gradient d'altitude dans les régions de montagnes a permis à de nombreux biogéographes de comprendre les relations qui existent entre le climat et la distribution des espèces (Smith & Smith, 2003). A la limite supérieure de l'aire de répartition altitudinale des plantes, les températures minimales constituent une limite physiologique au-dessous de laquelle certains processus nécessaires au développement, à la reproduction et à la survie de l'espèce sont altérés (Korner, 2003; Korner & Paulsen, 2004; Vetaas, 2002). En revanche, à la limite inférieure, les températures plus clémentes ne constituent pas une limite physiologique directe, mais indirecte par modification du niveau de disponibilité en eau qui est un facteur beaucoup plus limitant (Stephenson, 1990).

Finalement, l'idée d'un gradient thermique vertical suivant la troisième dimension de l'espace responsable de la succession des niveaux de végétation, et qui évoque la zonation circumterrestre suivant la deuxième dimension de l'espace, s'impose partout (Braque, 1987). Mais si l'enchaînement est comparable, les types de végétation ne sont pas identiques (Ozenda, 1982). En raison de ce lien très étroit entre température et étagement de la végétation en altitude, le gradient d'altitude constitue un outil intéressant d'observation et de prédiction des impacts du

⁶ C'est à Alexander von Humboldt (1769-1859) qu'a été attribuée la compréhension de la répartition des végétaux sur de vastes territoires. En 1805, dans son ouvrage sur la géographie des plantes équinoxiales, il publiait ses observations concernant l'étagement des formations végétales en fonction de l'altitude, sur les flancs du mont Chimborazo au Pérou. Il avait abouti à la même conclusion que pour la zonation circumterrestre en fonction des latitudes : l'ensemble des facteurs physiques propres aux différents climats est la cause essentielle de la répartition des végétaux sur la surface de la Terre.

réchauffement climatique sur la distribution des espèces végétales. Néanmoins, comme nous l'avons déjà précisé pour le règne végétal, les observations à l'heure actuelle restent très marginales et essentiellement concentrées en périphérie de distribution et/ou dans des écosystèmes sensibles (sommets des montagnes).

1.5.2 Remontée en altitude : migration par le haut et/ou extinction par le bas

Dans le cadre de la niche climatique et du postulat d'équilibre, nous avons exposé la problématique liée à un contexte de réchauffement brutal du climat. A présent que le cadre et la problématique sont bien posés, nous nous sommes basés sur le principe d'étagement de la végétation en altitude exposé ci-dessus pour distinguer deux hypothèses vis-à-vis du réchauffement récent :

- (i) Remontée totale de la distribution altitudinale des espèces végétales forestières liée au postulat d'équilibre et à la conservation de la niche climatique ;
- (ii) Remontée partielle de la distribution altitudinale des espèces végétales forestières liée à un déséquilibre et/ou à des phénomènes adaptatifs.

Considérons une augmentation de 0.33 °C par décennie entre 1979 et 2006 (IPCC, 2007b), soit un réchauffement de l'ordre de 0.7 à 0.9 °C au cours des 2 à 3 dernières décennies. Sur la base de cette augmentation des températures et en considérant un gradient thermique adiabatique⁷ de 0,6 °C/100 m, cela entraînerait un décalage de la distribution des espèces végétales en altitude de 120 à 150 m pour les 2 à 3 dernières décennies. Une telle remontée en altitude des espèces végétales

⁷ La variation de température avec l'altitude correspond au gradient thermique adiabatique qui dépend de la pression atmosphérique. Au sein des montagnes françaises, ce gradient est de 0,5 à 0,6 °C/100 m (Source : Météo France). L'existence d'un gradient thermique adiabatique est liée aux propriétés physiques de l'air. Le poids des masses d'air agit comme une force sur la surface du globe appelée pression atmosphérique. Force qui s'applique en chaque point du globe par la pression d'une colonne d'air verticale. La pression en chaque point de la colonne d'air peut être mesurée par la masse totale d'air située au-dessus de ce point. Plus on monte en altitude et plus la masse d'air au dessus du point diminue. Du fait de la plus forte pression atmosphérique à basse altitude, la densité de l'air (nombre de molécules d'air par unité de volume) est plus forte. Plus on monte en altitude et plus la densité de l'air diminue parallèlement à la pression atmosphérique. Cette forte densité de l'air à basse altitude génère un nombre de collisions entre molécules qui est plus important et donc une chaleur dégagée par ces collisions qui est plus forte. D'autre part, l'absorption des rayons solaires par la surface de la Terre entraîne une émission d'énergie depuis la surface de la Terre vers l'atmosphère réchauffant ainsi l'air situé au dessus de manière décroissante avec l'altitude par dissipation de l'énergie (Smith & Smith, 2003).

qu'elle soit totale (de 120 à 150 m selon la première hypothèse) ou partielle (inférieure à 120 m selon la seconde hypothèse) suppose, au cours des 2 à 3 dernières décennies, une migration par le haut et/ou une extinction par le bas (Figure 1-9).

De la même manière, certaines études prédictives ont montré qu'une augmentation de 3 °C du niveau des températures, impliquant un décalage de 500 m en altitude suivant le même gradient thermique adiabatique, pourrait entraîner l'élimination, sur certains massifs, des étages supérieurs, ainsi que la disparition de certaines espèces animales inféodées à ces habitats de haute montagne (Brown, 1995; McDonald & Brown, 1992). Les formations végétales de l'étage alpin se retrouveraient ainsi repoussées à l'étage nival à la fois par migration à la limite altitudinale supérieure de l'aire de répartition des plantes alpines et subalpines (Gottfried *et al.*, 1999), mais également par extinction à la limite altitudinale inférieure de leurs aires de distribution dans la zone de combat avec la limite forestière supérieure (Dirnbock *et al.*, 2003), subissant donc une réduction de leurs habitats potentiels (Guisan & Theurillat, 2000).

A partir de ces exemples concrets, nous venons d'illustrer une cascade d'événements dont la conséquence pourrait être la disparition complète des écosystèmes qui occupent actuellement les sommets des montagnes. Si des observations de ce genre sont déjà disponibles pour les écosystèmes les plus sensibles, tels que les pelouses d'altitudes (Grabherr *et al.*, 1994; Keller *et al.*, 2000; Klanderud & Birks, 2003; Parolo & Rossi, 2008; Pauli *et al.*, 2007; Vittoz *et al.*, 2008; Walther *et al.*, 2005a), que se passe-t-il en milieu tempéré, sous la limite altitudinale qui sépare l'étage subalpin forestier de l'étage des pelouses alpines ? L'objectif de la thèse consiste donc à valider l'une des deux hypothèses présentées ci-dessus en analysant les changements de distribution des espèces végétales forestières et en comparant l'amplitude des déplacements altitudinaux avec ceux attendus qui sont de l'ordre de 120 à 150 m pour les 2 à 3 dernières décennies.

"On ne fait jamais attention à ce qui a été fait ; on ne voit que ce qui reste à faire" (M. Curie)

1.6 Objectif : évaluer les changements de distribution des espèces végétales le long d'un gradient complet de température, sous la zone sommitale des écosystèmes de montagne

Jusqu'à présent, les études de changements de distribution de la végétation en altitude concernent quelques cas emblématiques (étages alpin et nival), mais pas de migrations massives (Dupouey & Bodin, 2007). L'objectif de cette étude est justement de s'attaquer au caractère général de ces changements dans un contexte plus tempéré (étages forestiers), au-delà des cas les plus emblématiques mentionnés au cours de cette introduction. Pour répondre à cet objectif, nous nous sommes positionnés dans le cadre théorique de la niche écologique définie par Hutchinson (1957). Dans ce cadre, nous avons considéré l'hypothèse de conservation (Peterson *et al.*, 1999) comme la plus probable, à cause de la rapidité du réchauffement, sans rejeter pour autant la possibilité d'occurrences de phénomènes adaptatifs. En ce qui concerne l'équilibre de la distribution (Araujo & Pearson, 2005), nous avons considéré, toujours à cause du caractère rapide de l'épisode de réchauffement, l'éventualité d'un déséquilibre (Van der Veken, 2008) comme hautement probable sans exclure celle d'un équilibre potentiel. Ces considérations nous ont amené à poser deux hypothèses concernant la remontée des espèces végétales en altitude : l'une liée à un déplacement total (équilibre et conservation) et l'autre liée à un déplacement partiel (déséquilibre et/ou adaptation). Si l'objectif principal consiste à évaluer l'intensité des changements de distribution des espèces végétales forestières dans le but de départager ces deux hypothèses, nous avons décliné celui-ci en trois questions :

- (i) Peut-on **déceler et quantifier un patron général** de changement dans la distribution altitudinale des espèces végétales forestières à l'échelle de l'ensemble des montagnes françaises et retrouve-t-on ce patron à l'échelle régionale ?
- (ii) Quelle sont les caractéristiques écologiques, biologiques et biogéographiques des espèces qui permettent de **qualifier et de comprendre les changements observés** ?
- (iii) Y-a-t-il possibilité d'**isoler et d'identifier quelques espèces clés** dont on peut être sûr qu'elles ont réellement changé de distribution altitudinale au cours des dernières décennies ?

La structure du présent mémoire de thèse reprend ces trois interrogations (quoi ?, comment ? et qui ?) au travers des chapitres qui suivent. Le chapitre 2 est consacré à la présentation de la zone d'étude, des données utilisées et des méthodes employées. Plus particulièrement ce chapitre permet de resituer les trois points de vue que nous avons explorés dans les chapitres 3, 4 et 5 (Figure 1-10). En effet, une des originalités de cette étude est d'appréhender la notion de déplacement sous trois points de vue complémentaires en mêlant des échelles spatiales différentes (**globale** et **régionale**) avec des référentiels d'étude variés (**espèce**, **population** et **communauté**). L'intérêt d'utiliser différents points de vue est de pouvoir confirmer l'effet d'un même facteur non contrôlable, tel que le réchauffement climatique, en intervenant indirectement sur les autres facteurs dits de confusion.

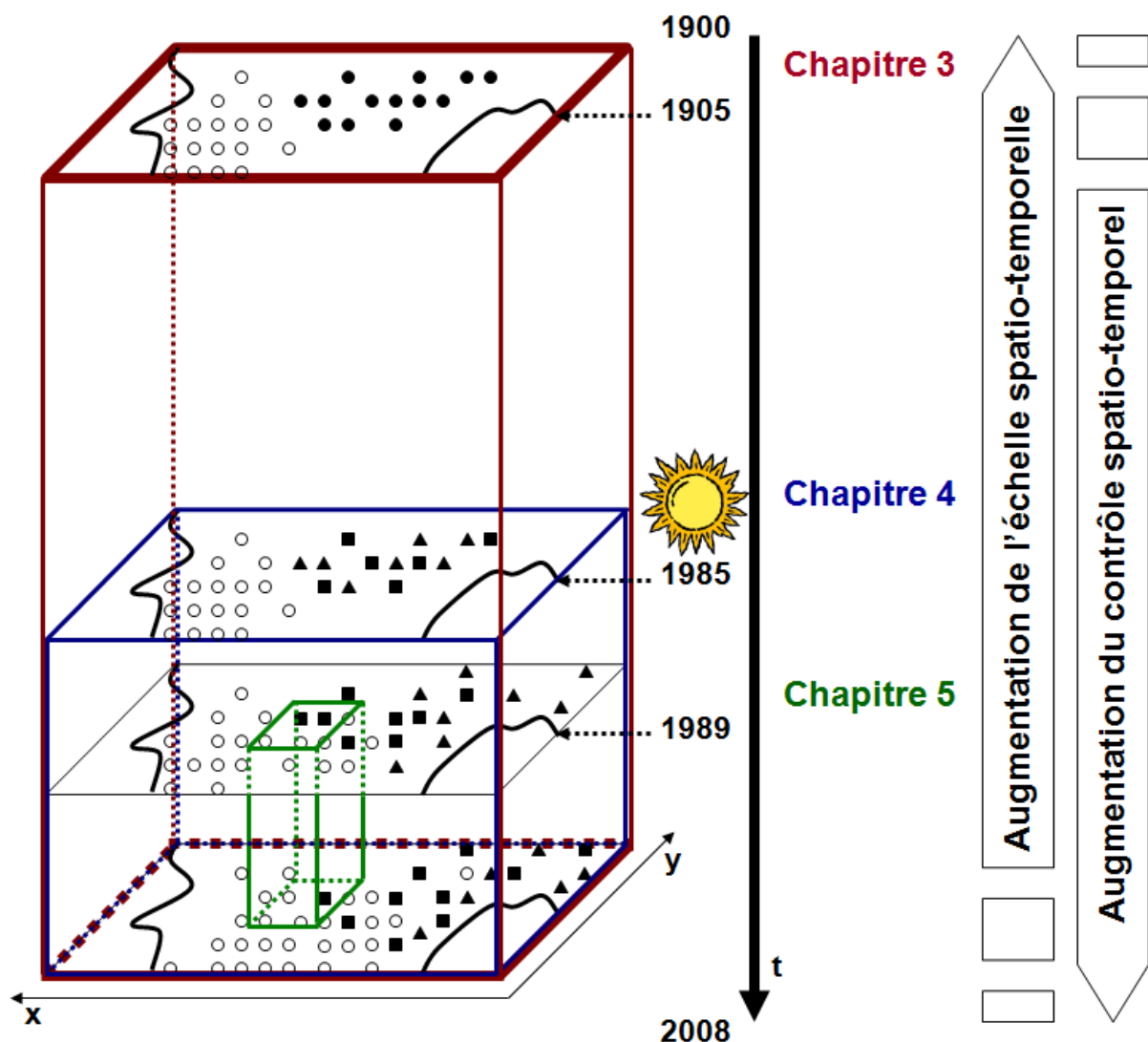


Figure 1-10 : Représentation schématique de l'articulation des chapitres 3, 4 et 5 à travers une frise spatio-temporelle qui présente les trois points de vue abordés à deux échelles spatiales différentes (globale et régionale) et dans 3 référentiels d'étude distincts (espèce, population et communauté). Plus le volume du cube est important, plus l'échelle spatio-temporelle étudiée est importante. Le chapitre 3 (référentiel espèce) est représenté par le cube de plus grand volume, pour lequel l'emprise est maximale (échelle globale) mais le contrôle faible, tandis que le cube de plus petit volume correspond au chapitre 5 (référentiel communauté), dans lequel la visibilité générale est réduite (échelle régionale), mais le contrôle est maximum. Le chapitre 4 (référentiel population) se situe à un niveau intermédiaire de contrôle. Les symboles noirs et blancs correspondent à la distribution des présences de deux espèces différentes. La forme des symboles représente les populations juvéniles (triangles), adultes (carrés), et l'absence de distinction entre populations juvéniles et adultes (points).

A l'échelle **globale** du chapitre 3 nous avons étudié les changements de distribution de manière directe en comparant l'aire de répartition des **espèces** végétales forestières entre deux périodes distinctes : la seconde (1986-2005) globalement plus chaude que la première (1905-1985) pour tester l'effet du réchauffement (Figure 1-10). Les facteurs de confusion potentiels dans ce chapitre sont nombreux étant donné le faible contrôle de la masse d'information, ce qui implique des changements potentiellement liés : à la variabilité spatiale du milieu, aux changements d'occupation du sol et aux phénomènes de pollution atmosphérique. Dans le chapitre 4, nous sommes restés à l'échelle **globale**, mais nous avons étudié les changements de distribution de manière indirecte. Nous avons comparé au sein des mêmes localités, la répartition des **populations** juvéniles des principales essences forestières, représentatives de la période analysée (1986-2006), par rapport à celles des adultes, représentatives d'une période plus ancienne et globalement moins chaude (Figure 1-10). Dans ce chapitre, nous avons contrôlé le facteur de confusion lié à variabilité spatiale du milieu, mais nous avons été confrontés à un autre facteur de confusion lié cette fois-ci à la différence d'autécologie entre les populations juvéniles et adultes d'une même espèce. A l'échelle **régionale** du chapitre 5, nous avons observé les changements de distribution d'un point de vue du flux d'espèces qui transitent au sein des **communautés** végétales et dont nous connaissons les localités exactes. Pour cela, nous avons comparé la composition de ces communautés végétales à deux dates différentes, entre le début de l'épisode de réchauffement (1989) et aujourd'hui (2007) (Figure 1-10). Ce point de vue nous a permis de contrôler la plupart des facteurs de confusion présentés à l'échelle globale. En revanche, nous nous sommes heurtés à d'autres facteurs de confusion plus locaux et susceptibles de masquer les changements liés au réchauffement climatique, tels que la dynamique naturelle de vieillissement des forêts, la variabilité climatique inter annuelle ou encore l'effet observateur. Par ce jeu des points de vue, nous avons progressivement diminué l'échelle d'étude (baisse de la quantité d'information étudiée) pour augmenter en contrepartie le contrôle spatio-temporel (hausse du nombre de paramètres contrôlés) (Figure 1-10). Le chapitre 6 reprend l'ensemble de ces trois points de vue dans une discussion générale qui croise les différents déplacements observés en les associant aux caractéristiques biologiques, écologiques et biogéographiques des espèces. Ce chapitre permet de faire un bilan et de comprendre les liens entre les différents résultats obtenus dans les chapitres 3, 4 et 5, complétant ainsi les réponses aux questions posées ci-dessus. Enfin, le dernier chapitre conclut de manière générale et aborde les perspectives et les pistes de travail dégagées par l'étude.

-MATERIELS ET METHODES-



Chapitre 2: Méthodologie d'évaluation des changements de distribution des espèces végétales forestières en lien avec le réchauffement

2.1 Les montagnes françaises : un spectre climatique large et représentatif de l'ensemble des formations végétales de l'étage forestier Européen

2.1.1 Délimitation de la zone d'étude : les régions de montagne

L'étude s'étend sur 6 massifs montagneux : les Alpes françaises, la Corse, le Jura français, le Massif Central, les Pyrénées françaises et les Vosges (Figure 2-1). Parmi les 3 massifs transfrontaliers étudiés, seul le Jura suisse a été intégré dans une sous-partie de l'étude qui porte plus spécifiquement sur le Jura dans son intégralité. D'un point de vue biogéographique, la zone étudiée fait partie de la région eurosibérienne, exceptée pour le sud des Alpes, l'est des Pyrénées et la Corse inclus dans la région méditerranéenne (Lacoste & Salanon, 1969).

Les limites de chaque massif ont été définies suite à un découpage du territoire français en plusieurs zones présentant une certaine homogénéité géologique, géomorphologique, géographique et climatique : les écozones (Figure 2-2D). Le découpage a été réalisé sur la base de zonages préexistants (Gégout *et al.*, 2008; Seynave *et al.*, 2006; Seynave *et al.*, 2005), ainsi que par croisement de plusieurs couches d'informations spatialisées sous SIG (Figure 2-2) : la carte géologique de la France à l'échelle du millionième (Source : BRGM) (Figure 2-2A), le modèle numérique de terrain au pas du km² (Source : BDalt IFN) (Figure 2-2B) et la carte des déficits hydriques climatiques de Thornthwaite au pas du km² (Source : LERFoB) (Figure 2-2C). Les limites géologiques ont été prioritairement utilisées pour permettre un premier découpage excluant la plupart des situations de plaines (Bassin Aquitain, Bassin Parisien, Bretagne, Lorraine et Plaine d'Alsace), secondairement affiné à l'aide des altitudes pour la Vallée de la Saône et du déficit hydrique climatique du mois de Juillet pour le Bassin Méditerranéen et la Vallée du Rhône.

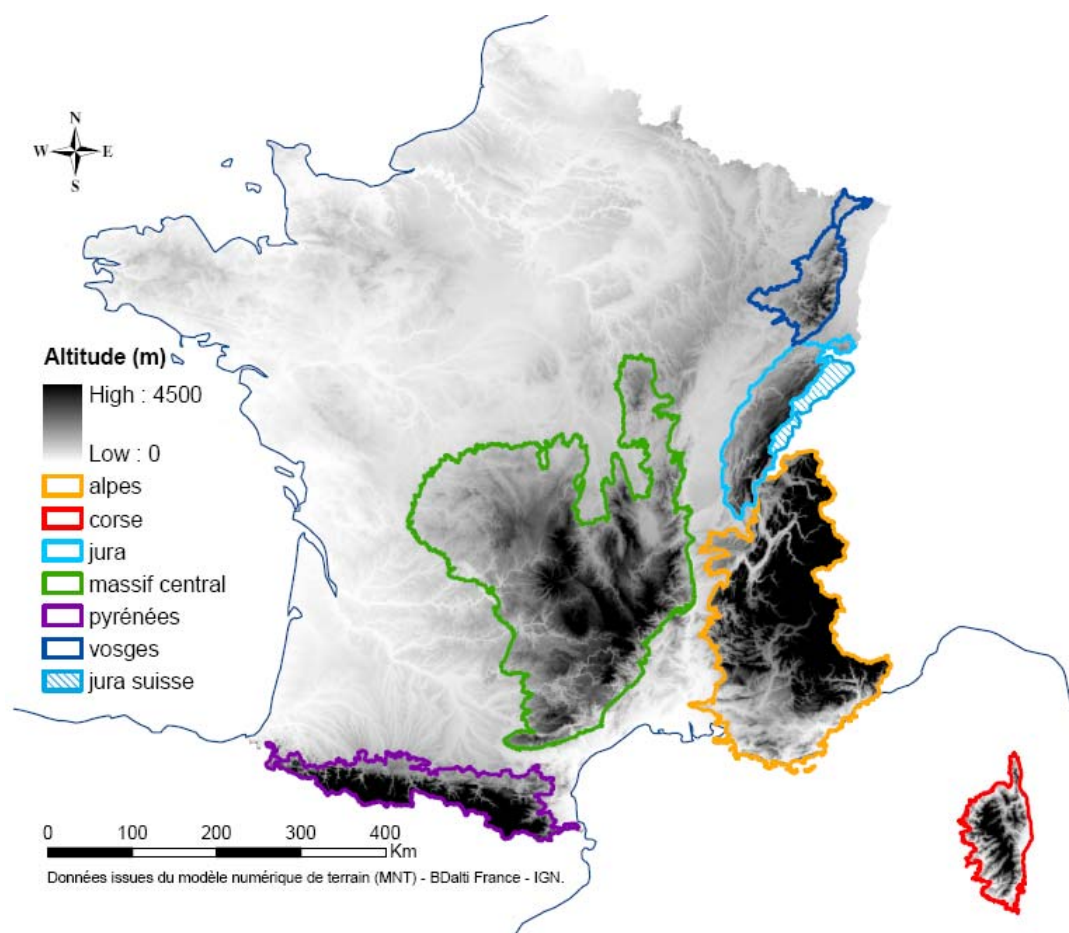


Figure 2-1 : Les montagnes françaises – zone d'étude.

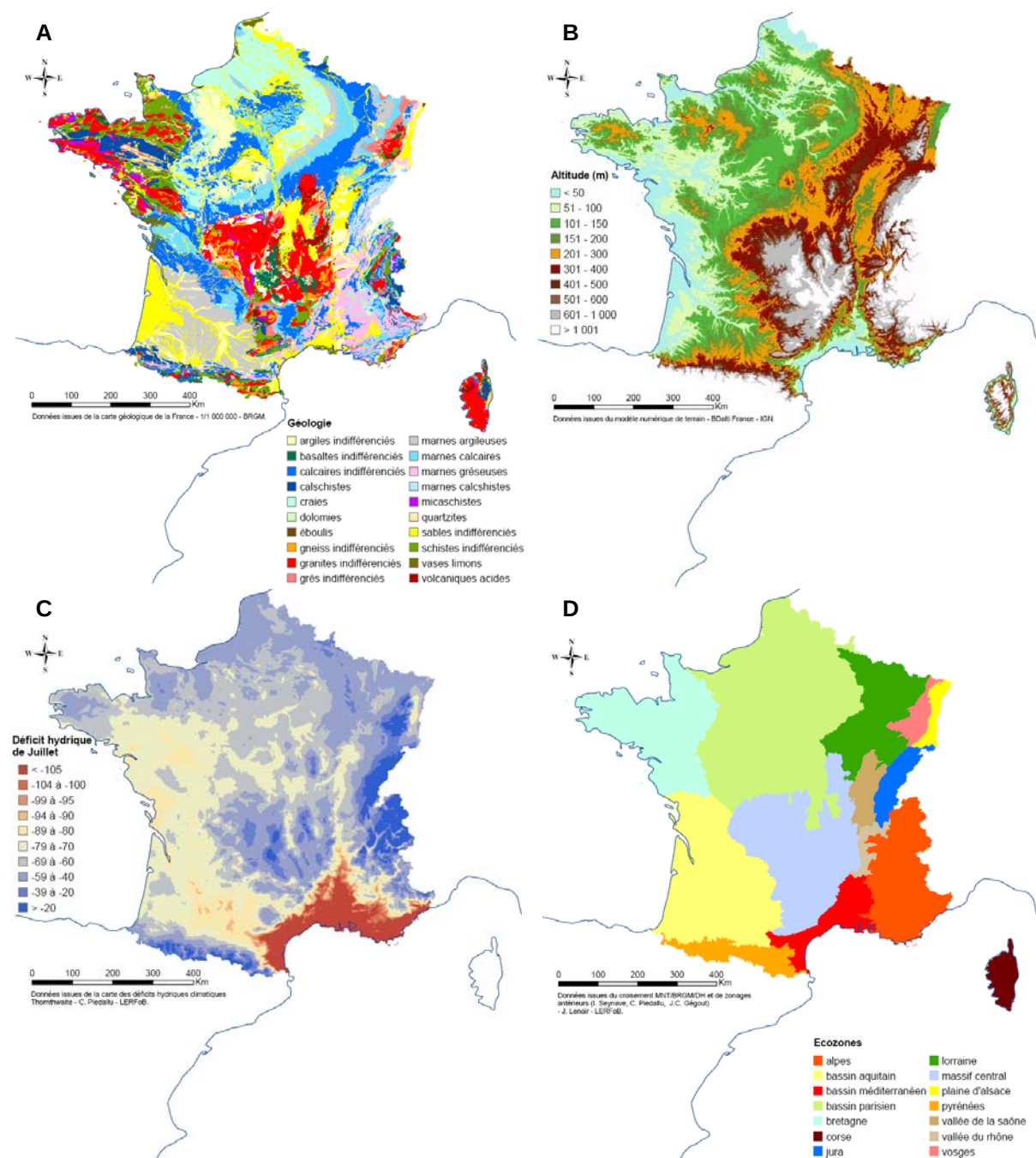


Figure 2-2 : Découpage du territoire en zones écologiquement homogènes (D), par croisement des informations issues de la carte géologique de la France (A), du modèle numérique de terrain (B) et de la couche des déficits hydriques climatiques du mois de Juillet (C).

Le massif des Vosges a été délimité principalement à l'aide de la nature géologique de la roche mère (Vosges gréseuses et granitiques). Le Jura a été individualisé grâce à l'homogénéité géologique du massif (plateaux calcaires). Le massif Central correspond au regroupement des Cévennes siliceuses au nord et des Causses calcaires au sud et dont les contours ont été affinés par l'exclusion de la plaine de la Limagne. Les Alpes et les Pyrénées ne présentent pas d'homogénéité géologique particulière et ont été individualisées à l'aide du modèle numérique de terrain prioritairement et du déficit hydrique climatique du mois de Juillet secondairement. Enfin, la Corse a été considérée dans sa totalité. D'un point de vue spatial, la zone étudiée représente un ensemble qui s'étend sur 900 km du sud de la Corse au nord des Vosges et sur 4 500 m d'altitude de l'étage supra méditerranéen à l'étage nival caractérisé par une forte variabilité climatique.

2.1.2 Variabilité des conditions climatiques étudiées : le gradient d'altitude

Le territoire français présente trois grands domaines climatiques : océanique à l'ouest, semi-continentale à l'est et méditerranéenne au sud. Ces différents domaines climatiques sont largement influencés en montagne par l'altitude qui apporte une composante de type montagnarde. La zone étudiée présente ainsi un climat qui subit à la fois des influences océaniques (Massif Central nord et Pyrénées occidentales), des influences semi-continentales (Alpes du nord, Jura, Massif Central et Vosges), des influences méditerranéennes (Alpes du sud, Corse, Massif Central sud et Pyrénées orientales) et des influences montagnardes d'altitude (Alpes, Corse, Jura, Massif Central, Pyrénées et Vosges). Les massifs montagneux français constituent donc un véritable carrefour qui entraîne des différences climatiques fortes liées à leur extension géographiques sur le gradient latitudinal, l'étendue de leurs gradients d'altitude, l'orientation de leurs versants et la forme de leurs reliefs. Les précipitations annuelles et les températures moyennes annuelles de la zone d'étude ont été spatialisées (Figure 2-3) à partir du modèle AURELHY (1961-1990) (Source : Météo France) (Benichou & Le Breton, 1987). Les précipitations annuelles varient entre 500 mm dans les Alpes du sud, la Corse et les Pyrénées orientales à plus de 2 500 mm dans les Alpes du nord (Figure 2-3A). Les températures moyennes annuelles varient entre des valeurs inférieures à 0 dans les Alpes du nord à plus de 15 °C dans les Alpes du Sud et la Corse (Figure 2-3B).

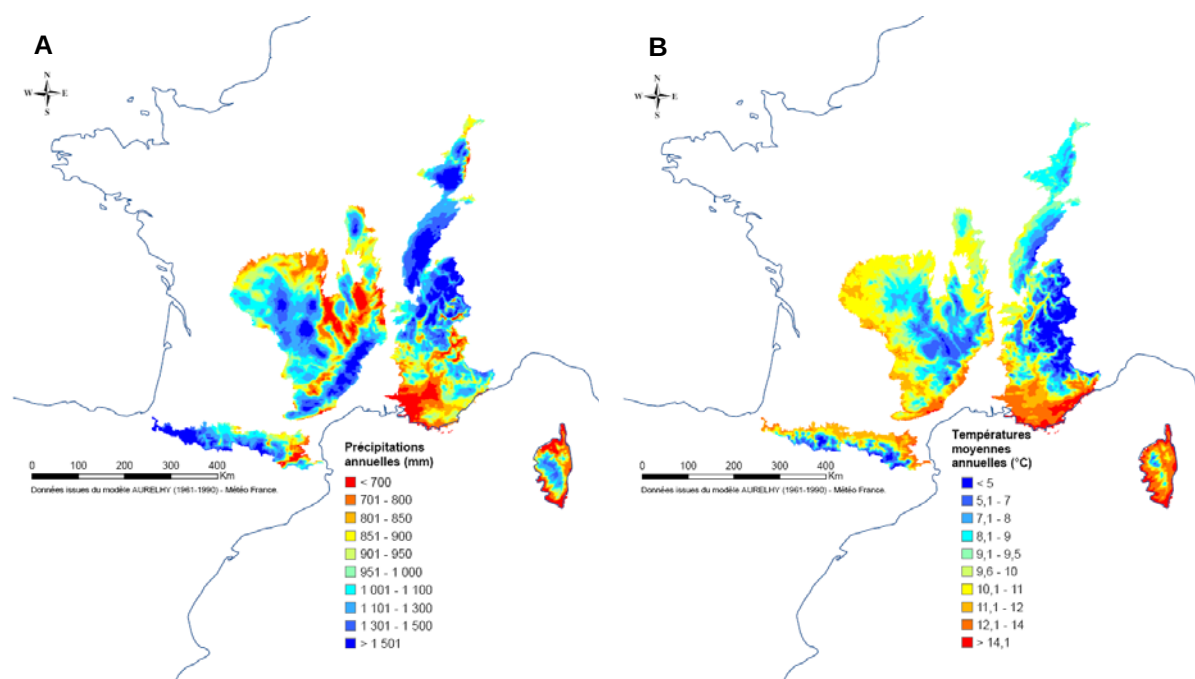


Figure 2-3 : Précipitations annuelles (A) et températures moyennes annuelles (B) au sein de la zone d'étude.

Globalement, le niveau des précipitations augmente progressivement avec l'altitude, tandis que les températures diminuent fortement entre la partie basse et la partie haute des chaînes étudiées. Le lien avec l'altitude apparaît plus clairement pour la température que pour les précipitations, notamment les parties sommitales de chaque massif se distinguent mieux sur la carte des températures. Les précipitations sont plutôt influencées par l'orientation des versants battus par les vents dominants. Par exemple, le relief du massif Vosgien entraîne des différences fortes du niveau des précipitations entre les versants exposés à l'ouest et les versants exposés à l'est. Le gradient latitudinal, dans un deuxième temps, entraîne également des différences de températures marquées. A altitude équivalente (altitudes inférieures à 1 000 m), le sud de la zone d'étude (Alpes du sud, Corse, Massif Central sud et Pyrénées) (latitudes inférieures à 44.3 °) présente des températures plus élevées qu'au nord (Alpes du nord, Jura, Massif Central nord et Vosges) (latitudes supérieures à 44.3 °) d'environ 1.6 °C (températures moyennes annuelles calculées à partir de 57 postes sur la période 1965-2006) (Source : Météo France).

2.1.3 Diversité végétale étudiée : les formations végétales de l'étage forestier

Comme nous l'avons déjà mentionné pour les zones de montagne, les variations thermiques et plus précisément la diminution progressive de la température avec l'altitude sont à l'origine d'une succession d'étages de végétation. Cependant, si l'on retrouve ce phénomène d'étagement sur l'ensemble des six massifs étudiés, les limites altitudinales entre ces différents étages de végétation sont différentes selon la latitude et la situation géographique de la chaîne (Lacoste & Salanon, 1969), à l'image des différences de température observées entre le nord et le sud de la zone d'étude pour une même altitude.

D'une manière générale sur l'ensemble de la zone étudiée, l'étagement des formations végétales peut se distinguer en deux grands niveaux : les étages inférieurs à essences feuillues seulement et les étages supérieurs comportant des essences résineuses seules ou en mélanges avec les feuillus. Les étages inférieurs sont composés, dans la région eurosibérienne, de forêts caducifoliées entre 0 et 1 000 m (Charmaies, Chênaies sessiliflores et pédonculées), tandis que pour la région méditerranéenne, les forêts sempervirentes entre 0 et 700 m (Chênaies vertes) se distinguent des forêts caducifoliées entre 700 et 1 000 m (Chênaies pubescentes). Les étages supérieurs sont composés de forêts de conifères (Sapinières) et de feuillus (Hêtraies), parfois en mélange (Hêtraies-Sapinières) entre 1 000 et 1 600 m, de forêts résineuses (Pessières, Mélézins, Cembraies)

entre 1 600 et 2 300 m et de pelouses à Graminées, Cypéracées et Joncacées entre 2 300 et 2 800 m (Lacoste & Salanon, 1969). Entre certaines de ces formations végétales, les transitions sont plus ou moins brutales. Elles correspondent à une frange de variation accélérée des effets d'au moins un des gradients écologiques qui ont normalement des effets plus modérés au sein de l'aire de distribution de chacune des formations végétales considérées (Braque, 1987), c'est le principe d'écotone. L'écotone forêt/pelouse à l'image de l'écotone forêt/toundra présente des conditions particulières de température correspondant à une limite physiologique constituant une zone de combat où l'arbre prend des formes pathologiques. Néanmoins l'écotone forêt/pelouse présente des conditions encore plus complexes que l'écotone forêt/toundra en raison de l'importance des facteurs anthropiques en région de montagne (Braque, 1987). Pour cette raison, l'étude a été restreinte aux étages forestiers seuls, excluant la zone problématique de transition entre forêts et pelouses d'altitudes. Par la suite, l'ensemble des analyses ont été menées dans des écosystèmes forestiers matures afin d'éviter les stades dynamiques de re-colonisation forestière suite à l'abandon de terres agricoles.

L'étagement de la végétation en altitude du fait de la forte variation des conditions climatiques dans les régions de montagne constitue un principe de base important. L'altitude a souvent été utilisée par le passé comme un facteur indirect pour comprendre la distribution des espèces végétales vis-à-vis des facteurs climatiques. Aujourd'hui, l'altitude peut être utilisée pour étudier les effets des changements climatiques récents sur la distribution des espèces. Avant d'analyser l'effet d'un réchauffement dans le temps, il est possible de tester les hypothèses de conservation de la niche thermique et d'équilibre de la distribution le long d'un gradient d'altitude en observant si un décalage latitudinal conduit à une différenciation de la distribution des espèces en altitude liée aux différences de température entre régions.

2.2 Changement de distribution altitudinale, conservation de la niche thermique et équilibre de la distribution : illustration avec la distribution du sapin dans les Alpes du nord et dans les Alpes du sud

Une illustration du changement de distribution en altitude liée à l'hypothèse de conservation de la niche climatique et d'équilibre de la distribution spatiale a été réalisée en comparant la distribution du sapin dans les Alpes du nord et dans les Alpes du sud. La distinction entre Alpes du nord et Alpes du sud correspond à une influence climatique différente : semi-continentale au nord et

méditerranéenne au sud. Cette manipulation a été mise en place dans le but d'illustrer pour la dimension spatiale l'effet d'un réchauffement sur la distribution altitudinale du sapin.

Les données utilisées sont extraites de deux bases de données floristiques : EcoPlant, une base de données phytoécologiques contenant majoritairement des relevés forestiers (Gégout *et al.*, 2005) et Sophy, une base de données phytosociologiques contenant des relevés de tous types de milieux (Brisse *et al.*, 1995b). Chaque relevé stocké dans ces bases a été effectué à un moment donné et sur un site donné couvrant une surface variable suivant le type de milieux (la plupart du temps 400 m² en milieu forestier). Un inventaire des valeurs en abondance de chaque espèce présente sur le site, selon l'échelle de Braun-Blanquet (Braun-Blanquet, 1932), a été réalisé pour chaque relevé. Les relevés utilisés dans cet exemple concernent uniquement des relevés forestiers au stade mature inclus dans les Alpes au sein de la zone étudiée (Figure 2-2D). Tous les relevés dans des stades dynamiques de jeunes successions végétales (stade pionniers, fruticées, recolonisations secondaires, etc.) ont été exclus de la sélection. Les relevés trop proches d'un point de vue à la fois spatial (situés dans un rayon de moins de 500 m) et écologique (même contexte écologique) sont sous-échantillonnés en sélectionnant de manière aléatoire un seul relevé sur l'ensemble, afin d'éviter les problèmes d'auto-corrélation spatiale (Diniz-Filho *et al.*, 2003). Après sélection spatiale, le nombre total de relevés utilisés dans les Alpes est de 3 772 relevés, dont 1 197 relevés dans les Alpes du nord (année moyenne de l'échantillon : 1981) et 2 575 relevés dans les Alpes du sud (année moyenne de l'échantillon : 1982) (Figure 2-4). Chaque relevé sélectionné a été croisé avec la couche des températures moyennes spatialisées sur la zone d'étude (Figure 2-3B) à partir du modèle AURELHY (1961-1990) (Source : Météo France) (Benichou & Le Breton, 1987).

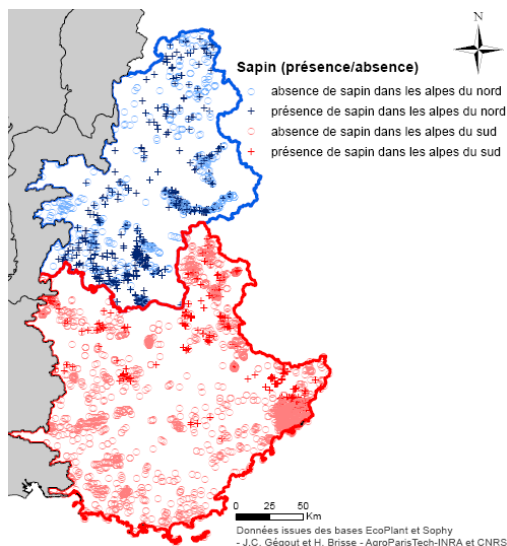


Figure 2-4 : Distribution des relevés dans les Alpes du nord (en bleu) et les Alpes du sud (en rouge). Les relevés pour lesquels le sapin est présent sont représentés par une croix. Les relevés pour lesquels le sapin est absent sont représentés par un cercle.

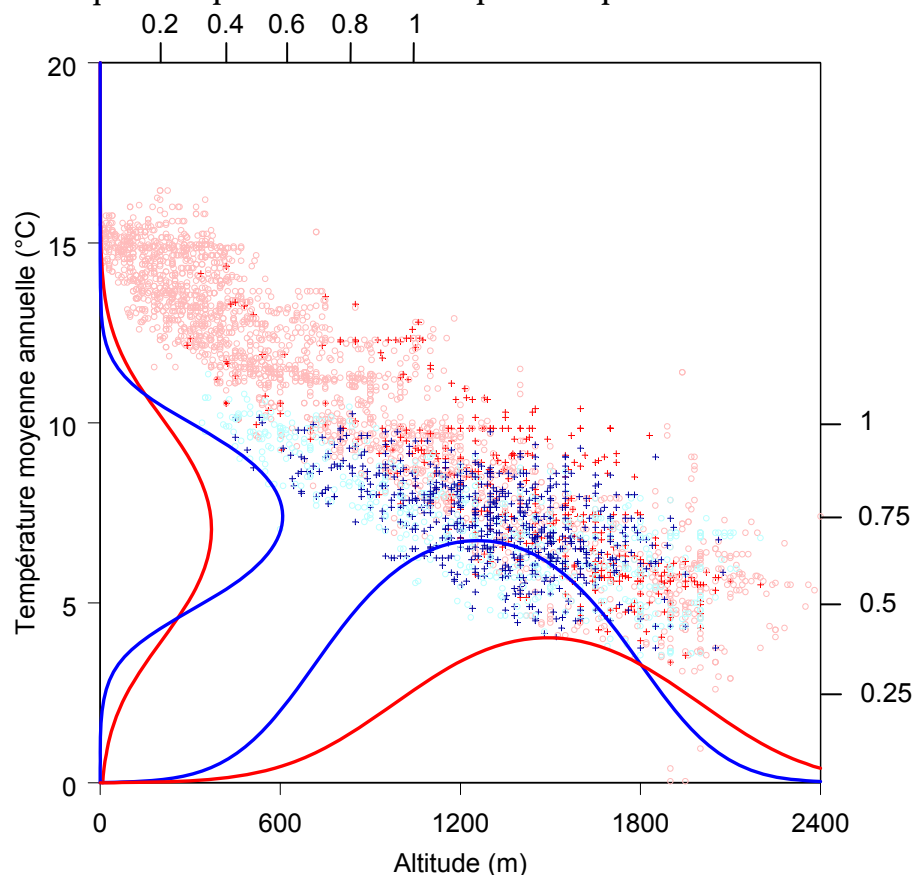


Figure 2-5 : Courbes de réponse du sapin dans les Alpes du nord (en bleu) et les Alpes du sud (en rouge) le long du gradient d'altitude et vis-à-vis de la température. Les présences sont représentées par une croix de couleur tandis que les absences sont représentées par un cercle de couleur plus pâle. A chaque courbe unimodale correspond un modèle logistique pour lequel les paramètres b_0 , b_1 et b_2 sont tous significatifs au seuil de probabilité de 0,001 (McCullagh & Nelder, 1997). Les échelles de la probabilité de présence du sapin ont été surimposées sur le graphique pour : l'altitude (échelle des ordonnées à droite) et la température (échelle des abscisses en haut).

La distribution du sapin le long du gradient d'altitude a été modélisée à l'aide des données de présence/absence du sapin (Figure 2-4). Le tracé de la courbe de réponse du sapin (s) en fonction de l'altitude (alt) est définie par la probabilité conditionnelle de présence du sapin connaissant l'altitude $p(s/alt)$ le long du gradient d'altitude, et sa forme conceptuelle est unimodale (en forme de cloche), ce qui signifie, dans une approche par la régression logistique que $p(s/alt)$ soit liée, sous une forme transformée, à une fonction quadratique de l'altitude (Coudun, 2005; ter Braak & Looman, 1986) (Equation 2-1) :

$$\text{Equation 2-1 : } \log\left(\frac{p(s/alt)}{1-p(s/alt)}\right) = b_0 + b_1 \cdot alt + b_2 \cdot alt^2 = a - \frac{(x - opt)^2}{2 \cdot tol^2}$$

Où b_0 , b_1 et b_2 sont les paramètres de la régression issus d'un calcul exécuté avec le logiciel S-Plus (MathSoft, 1999), et opt , tol et a sont respectivement l'optimum, la tolérance et un paramètre lié à $pmax$, la valeur maximale de $p(s/alt)$ (Coudun, 2005). Les trois paramètres opt , tol et $pmax$ peuvent être facilement liés aux coefficients de régression (ter Braak & Looman, 1986) (Equation 2-2) :

$$\text{Equation 2-2 : } opt = \frac{-b_1}{2 \cdot b_2}, \quad tol = \frac{1}{\sqrt{-2 \cdot b_2}}, \quad pmax = \frac{1}{1 + \exp\left(\frac{b_1^2}{4 \cdot b_2} - b_0\right)}$$

La significativité des paramètres de la régression est testée par un test du Khi-2 (au seuil de 0,001) sur la perte de déviance entre le modèle nul (b_1 et b_2 égal à zéro), le modèle sigmoïdal (b_2 égal à zéro) et le modèle unimodal (b_0 et b_2 positifs et b_1 négatif) (McCullagh & Nelder, 1997).

En accord avec l'hypothèse de conservation de la niche (Peterson *et al.*, 1999), la distribution du sapin vis-à-vis de la température est globalement similaire entre Alpes du nord et Alpes du sud (Figure 2-5). L'optimum pour la température est presque identique entre nord (7.27 °C) et sud (7.07 °C) des Alpes, tandis que l'amplitude est plus large dans les Alpes du sud (Figure 2-5). Parallèlement, l'optimum de la distribution en fonction de l'altitude entre Alpes du nord (1 261 m) et Alpes du sud (1 479 m) est très différent (Figure 2-5). L'ensemble de la distribution du sapin dans les Alpes du sud est décalée vers le haut par rapport à la distribution du sapin dans les Alpes du nord. Ce décalage correspond à des conditions thermiques plus élevées dans les Alpes du sud. Il faut donc monter plus haut en altitude dans les Alpes du sud pour trouver du sapin dans des conditions thermiques similaires à celles observées dans les Alpes du nord. L'optimum

de distribution est ainsi décalé d'environ 220 m en altitude entre nord et sud des Alpes, ce qui correspond à un réchauffement de 1.3 °C si l'on considère un gradient thermique adiabatique de 0.6 °C/100 m. Ce décalage correspond approximativement à la différence de température moyenne annuelle de l'ordre de 1.6 °C entre les Alpes du nord (8.9 °C) et les Alpes du sud (10.5 °C) (températures moyennes annuelles calculées à partir de 14 postes sur la période 1965-2006 : 8 postes dans les Alpes du nord pour une altitude moyenne de 810 m et 6 postes dans les Alpes du sud pour une altitude moyenne de 850 m) (Source : Météo France). Cette différenciation de la distribution altitudinale (220 m), même si elle n'est pas totale (270 m) plaide en faveur d'un équilibre entre distribution des espèces végétales et conditions thermiques (Webb, 1986). L'exemple du sapin dans les Alpes illustre donc bien l'effet potentiel du réchauffement sur l'étagement de la végétation en altitude.

S'il est possible de mettre en évidence des différences de distribution en altitude entre deux contextes climatiques différents d'un point de vue spatial, qu'en est-il de l'effet d'une différence de contexte climatique d'un point de vue temporel ? Dans un contexte climatique changeant et où la distribution des espèces végétales est fortement déterminée par les conditions climatiques du milieu (étagement de la végétation en altitude), l'enjeu est d'évaluer dans quelle mesure la distribution des espèces végétales change au cours du temps, pas seulement dans les écosystèmes les plus sensibles (zones sommitales des massifs montagneux), mais pour un spectre plus large de conditions. Dans ce cas, il est cohérent de prévoir un effet du réchauffement dans le temps en un même lieu, qui soit semblable à celui qui peut être observé dans l'espace entre deux régions aux latitudes différentes. Pour cela, il est nécessaire de réfléchir à la manière de mettre en évidence un changement temporel de distribution, à la fois en termes d'échelle et d'angle d'approche.

2.3 Mise en évidence d'un changement temporel de distribution : échelle et référentiel d'étude

2.3.1 Changement spatio-temporel de l'environnement et choix de l'échelle d'étude

Les changements de l'environnement se mesurent à la fois dans l'espace et dans le temps. Ils affectent le fonctionnement des écosystèmes à différents niveaux suivant l'échelle spatio-temporelle des changements considérés. Ainsi les changements liés au climat concernent une échelle spatiale globale de l'ordre de 100 000 km² et une échelle de temps équivalente à celle de la décennie (National Aeronautics and Space Administration, 1988). Ces changements spatio-temporels de l'environnement sont perçus par tous les niveaux organisationnels du vivant : de la cellule, jusqu'au fonctionnement d'un écosystème. En écologie, le fonctionnement d'un écosystème (Tansley, 1935) implique trois niveaux d'organisations⁸ de la biocénose : l'individu, la population et la communauté (Begon *et al.*, 1996). Au sein des écosystèmes forestiers tempéré et méditerranéen étudiés au cours de cette thèse, nous nous sommes intéressés à la distribution des espèces végétales forestières constituées de plusieurs populations et constituant les éléments des communautés au sein desquelles ces espèces se distribuent. Quel que soit le niveau d'organisation étudié, la notion d'espèce est transversale : une même espèce est constituée de plusieurs individus qu'on retrouve dans plusieurs populations différentes, ou même dans plusieurs communautés différentes. Par contre, un même individu ne peut faire partie que d'une population et d'une communauté à la fois, de même qu'une population donnée ne peut appartenir qu'à une seule communauté. L'espèce en tant qu'entité transversale des niveaux d'organisation du vivant subit donc, elle aussi, ces changements spatio-temporels de l'environnement.

A quelles échelles ces changements spatio-temporels sont-ils décelables ? Brown (1995), à partir de l'exemple du réchauffement climatique, distingue et présente deux grands types d'approches suivant l'échelle spatio-temporelle. D'une part, une approche non-expérimentale, inductive et

⁸ Physiologistes et ethologistes s'intéressent plus particulièrement à l'individu qui constitue un premier niveau d'organisation en écologie. La coexistence de plusieurs individus d'une même espèce dans un ensemble répondant aux mêmes besoins constitue un second niveau possédant des caractéristiques telles que densité, sex-ratio, taux de natalité, taux de mortalité, immigration et émigration, propre à la population. L'association de plusieurs populations d'espèces différentes dans l'espace et dans le temps constitue un troisième niveau, la communauté (Begon *et al.*, 1996). Traditionnellement, ces différents niveaux qui constituent la biocénose (ensemble des êtres vivants et de leurs interactions dites biotiques) évoluent dans un biotope (ensemble des conditions physiques de l'environnement dites abiotiques), le tout formant un écosystème (Tansley, 1935).

holistique utilisée par les biogéographes et liée à une échelle globale : **l'approche « macroécologique »** (Brown & Maurer, 1989; Gaston & Blackburn, 2000; Marquet, 2001; Maurer, 1999). D'autre part, une approche expérimentale, hypothético-déductive et réductionniste utilisée par les écologues et liée à une échelle plus petite : **l'approche « microscopique »** définie par Brown *et al.* (1986). Ces approches qualifiées de macroécologique et de « microscopique » possèdent leurs propres avantages et inconvénients mais se complètent l'une et l'autre par leurs échelles et leurs modes de pensées respectives (Brown, 1995). Si l'approche macroécologique est une méthode globale, statistique et sans contrôle *a priori* des facteurs étudiés, l'approche « microscopique » traditionnelle est au contraire une méthode locale, expérimentale et avec un contrôle *a priori* des facteurs étudiés. Néanmoins, le contrôle des facteurs liés à l'approche expérimentale implique des contraintes matérielles et financières, ce qui tend à limiter l'échelle spatio-temporelle d'étude et donc à sous-estimer l'influence de processus plus globaux. Les résultats observés à l'échelle de ce type d'approche restent difficilement extrapolables à plus large échelle. Brown (1995) donne de nombreux exemples pour lesquels des travaux issus d'expérimentations similaires effectuées dans des endroits différents impliquent des résultats parfois contradictoires. En théorie, les effets des changements spatio-temporels de l'environnement sur le fonctionnement des écosystèmes ne peuvent être évalués qu'en installant des répétitions de dispositifs expérimentaux en différents endroits et à différentes périodes. En pratique, ceci représenterait un programme de recherche souvent trop lourd. C'est pour répondre à ce type de limite que l'approche macroécologique est intéressante et complémentaire de l'approche « microscopique » traditionnelle. Maurer (1999) distingue une approche intermédiaire permettant d'analyser des processus écologiques intervenant à une échelle suffisamment large : **l'approche « mésoécologique »**. Cette approche apporte un compromis entre l'avantage d'une vision globale propre à l'approche macroécologique et l'avantage d'un meilleur contrôle des variables étudiées caractéristique d'une approche « microscopique ». Il s'agit de se placer à une échelle suffisamment large pour pouvoir étudier des processus globaux comme le climat, et en même temps suffisamment locale pour pouvoir contrôler certains paramètres locaux qui sont susceptibles d'interférer dans le message analysé.

Etant donné le caractère global de l'objectif de la thèse qui est d'évaluer l'impact des changements d'ordre temporels du climat sur la distribution spatiale des espèces végétales forestières, il a été jugé nécessaire de traiter le problème à la fois sous l'angle de l'approche macroécologique telle qu'elle est définie par Brown (1995), et sous l'angle de l'approche mésoécologique au sens de

Maurer (1999). L'approche « microscopique » par contrôle expérimental a été jugée inadaptée pour répondre à notre question, étant donné notre objectif qui consiste à évaluer les changements de distribution récents des espèces végétales forestières, difficilement décelable à des échelles plus fines que celle de la région. Le fil directeur qui relie les différentes méthodes utilisées au cours de cette thèse consiste donc à glisser d'une approche macroécologique avec peu de contrôle vers une approche mésoécologique de validation.

2.3.2 Changement temporel de distribution et choix du référentiel d'étude

Mettre en évidence un changement de distribution au cours du temps implique une notion de mouvement. En dynamique des fluides, le mouvement peut être décrit de deux manières différentes selon que l'on adopte un point de vue Lagrangien ou Eulérien. Dans le référentiel Lagrangien, on s'accroche à une particule fluide et on suit son déplacement (l'œil de l'observateur balaye l'ensemble du déplacement de la particule dans un système non délimité). Dans le référentiel Eulérien, on se place en un point donné et on décrit le flux de particules qui passent par ce point (l'œil de l'observateur fixe un système délimité et regarde les différentes particules qui y transitent). D'une manière analogue, on peut considérer le mouvement des espèces végétales forestières le long du gradient d'altitude, soit en mesurant le **déplacement en altitude d'une espèce entre t_1 et t_2** (changement de position de l'espèce i entre t_1 et t_2) (Figure 2-6A), soit en mesurant le **flux d'espèces à une altitude fixée entre t_1 et t_2** (changement de composition en espèces entre t_1 et t_2) (Figure 2-6B). Dans un cas, on s'intéresse à une espèce végétale forestière particulière et on décrit son déplacement au cours du temps dans l'espace géographique. Ce point de vue concerne les études qui montrent des **déplacements géographiques des espèces végétales** par migration et/ou extinction (Table 2-1). Dans l'autre cas, on s'intéresse à un espace géographiquement délimité et on décrit le changement de la communauté floristique lié au flux d'espèces végétales forestières au cours du temps. Ce point de vue concerne une majorité d'études qui montrent des **fluctuations dans la composition des communautés végétales** indiquant un changement du milieu vers des conditions plus chaudes, plus sèches, plus lumineuses, plus riches ou plus acides (Table 2-1).

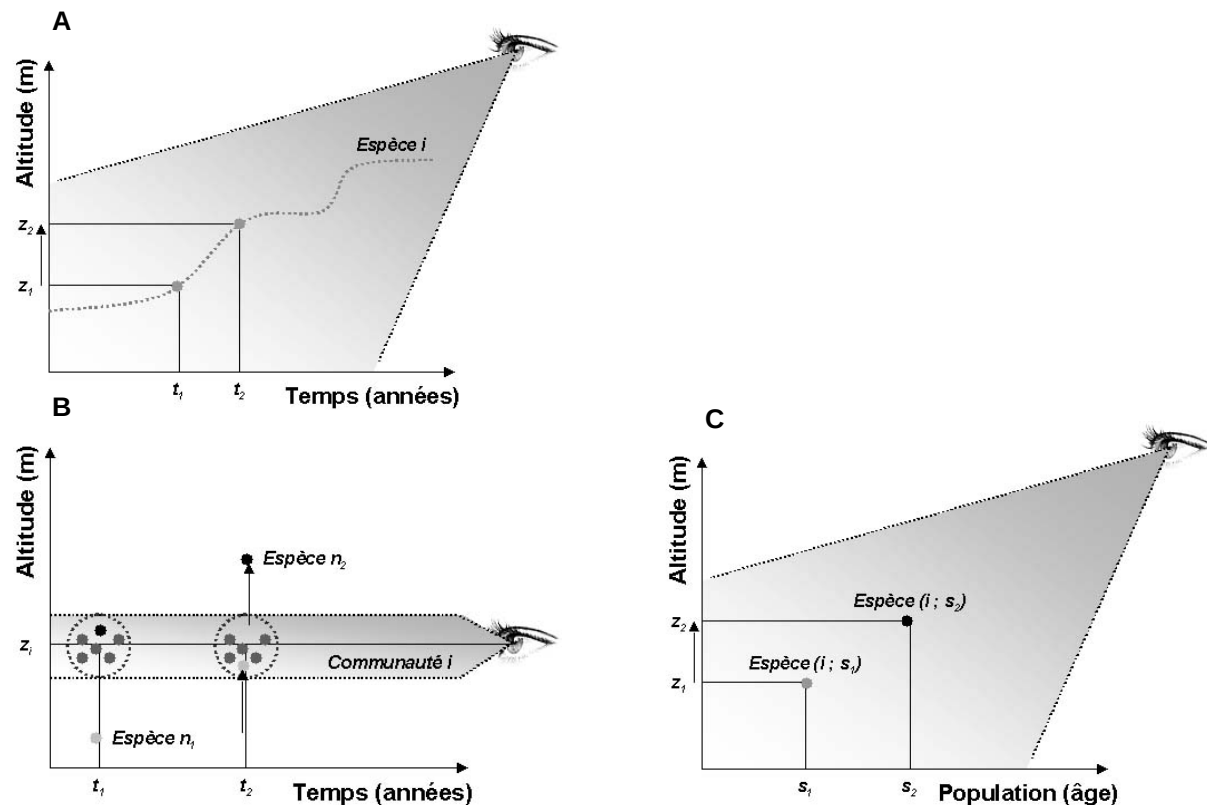


Figure 2-6 : Schématisation des différentes manières d'observer un mouvement : directement au cours du temps en observant le déplacement d'une espèce i (A) ou les fluctuations dans une communauté i (B) et indirectement par la différence entre deux populations d'une espèce i dans deux stades successifs différents (C).

Table 2-1 : Liste de 19 travaux sur les changements de distribution des espèces végétales au cours du 20^{ème} siècle. Des renseignements sont donnés sur le type de formation végétale, l'échelle spatio-temporelle, le type de référentiel étudié ainsi que les principaux changements observés.

Référence bibliographique	Formation végétale concernée	Echelle spatiale étudiée	Echelle temporelle étudiée	Référentiel étudié	Changement observé
Bennie <i>et al.</i> , 2006	Pelouses calcaires	Nationale	Demi siècle	Fluctuation dans la composition des communautés	Communautés plus héliophiles et xérophiiles
Brunet <i>et al.</i> , 1997	Forêts tempérées	Régionale	Décennie	Fluctuation dans la composition des communautés	Communautés plus sciaphiles ou héliophiles
Czerepko, 2008	Forêts humides	Locale	Décennie	Fluctuation dans la composition des communautés	Communautés plus sciaphiles et xérophiiles
Falkengren-Grerup, 1986	Forêts tempérées	Locale	Décennie	Fluctuation dans la composition des communautés	Communautés plus nitrophiles et acidiphiles
Grabherr <i>et al.</i> , 1994	Pelouses alpines et nivales	Régionale	Siècle	Déplacement spatial des espèces	Remontée en altitude
Gworek <i>et al.</i> , 2007	Forêts tempérées	Locale	Génération	Différence de position spatiale entre populations	Taux de mortalité élevé à basse altitude
Hattenschwiler & Körner, 1995	Forêts tempérées	Régionale	Génération	Différence de position spatiale entre populations	Installation de semis plus bas en altitude

Chapitre 2 – Matériels et méthodes

Kelly & Goulden, 2008	Formations végétales	Locale	Demi siècle	Déplacement spatial des espèces	Remontée en altitude
Okland <i>et al.</i> , 2004	Forêts boréales	Nationale	Décennie	Fluctuation dans la composition des communautés	Communautés plus acidiphiles et xérophiles
Parmesan & Yohe, 2003	Formations végétales	Globale	Siècle	Déplacement spatial des espèces	Déplacement vers le Nord
Parolo & Rossi, 2008	Pelouses alpines	Locale	Demi siècle	Déplacement spatial des espèces	Remontée en altitude
Penuelas & Boada, 2003	Forêts méditerranéennes	Locale	Demi siècle	Déplacement spatial des espèces	Remontée en altitude
Penuelas <i>et al.</i> , 2007	Forêts méditerranéennes	Locale	Génération	Différence de position spatiale entre populations	Meilleur taux de recrutement en altitude
Petriccione, 2005	Pelouses alpines et forêts tempérées	Régionale	Décennie	Fluctuation dans la composition des communautés	Communautés plus xérophiles et thermophiles en pelouses
Thimonier <i>et al.</i> , 1994	Forêts tempérées	Régionale	Décennie	Fluctuation dans la composition des communautés	Communautés plus nitrophiles et acidiphiles
Truong <i>et al.</i> , 2007	Limite supérieure forestière	Locale	Génération	Différence de position spatiale entre populations	Installation de semis plus haut en altitude
Walther <i>et al.</i> , 2005a	Pelouses alpines	Régionale	Siècle	Déplacement spatial des espèces	Remontée en altitude
Wardle & Coleman, 1992	Limite supérieure forestière	Régionale	Génération	Différence de position spatiale entre populations	Installation de semis plus haut en altitude
Wild <i>et al.</i> , 2004	Forêts tempérées	Locale	Décennie	Fluctuation dans la composition des communautés	Communautés plus héliophiles et acidiphiles

Enfin, un mouvement peut se mesurer à un instant donné en étudiant la position d'une même particule au même moment mais dans des états différents qui se succèdent (l'œil de l'observateur balaye l'ensemble du système pour comparer la position de la particule au cours de ses différents états). En ce qui concerne l'étude des changements de distribution des espèces végétales forestières en altitude, cette fois on ne mesure pas le déplacement d'une espèce ou le flux d'espèces, mais une **différence de position altitudinale de l'espèce à deux stades successifs s_1 et s_2** (différence de position de l'espèce i à t fixé entre s_1 et s_2) (Figure 2-6C). Dans ce cas, on s'intéresse à deux populations différentes et qui se succèdent entre un stade juvénile et un stade adulte et on compare leurs positions. Ce point de vue concerne les études qui montrent des **différences géographiques entre populations d'âges différents** impliquant une modification des taux de recrutement et/ou de mortalité au cours du temps (Table 2–1).

Suivant le référentiel choisi (espèce, communauté ou population), l'observateur porte un regard plus ou moins général sur l'espace qui l'entoure et sur le temps qui s'écoule. La notion de référentiel entraîne donc une notion d'échelle d'observation.

2.3.3 Adaptation du référentiel à l'échelle

A partir de ces trois manières d'appréhender la notion de mouvement, l'objectif de départ a été décliné en trois points de vue différents et hiérarchisé suivant un gradient spatio-temporel allant du global (approche macroécologique) au régional (approche mésoécologique) :

- Le premier est **basé sur le déplacement altitudinal de l'espèce entre deux instants différents** : on s'accroche à une espèce et on suit son déplacement le long du gradient d'altitude (œil porté par le biogéographe sur deux photographies **macroécologiques** prises à deux instants différents) (Figure 2-6A) ;
- Le second est **basé sur la différence de position altitudinale entre deux populations à des stades de développement différents** : on se place à un instant donné et on compare la position altitudinale d'une espèce entre le stade juvénile et le stade adulte (œil porté par le biogéographe sur deux populations différentes dans une photographie **macroécologique** prise à un instant donné) (Figure 2-6C) ;

- Le troisième est **centré sur la composition d'une communauté d'altitude connue à deux instants différents** : on se place dans une communauté à altitude donnée et on décrit le flux d'espèces qui passent par ce point (œil porté par l'écologue sur deux photographies **mésocéologiques** prises à deux instants différents) (Figure 2-6B).

Pour le premier et le troisième point de vue, l'effet du réchauffement climatique a été intégré dans le temps par comparaison entre un instant plus « froid » et un instant plus « chaud ». Dans le second point de vue, l'effet du réchauffement climatique a été intégré dans la notion de successions végétales par comparaison entre une population plus ancienne (adulte) témoignant des conditions climatiques passées globalement plus « froides » et une population plus récente (juvénile) témoignant des conditions actuelles globalement plus « chaudes ».

La complémentarité des approches macroécologique et mésocéologique en adéquation avec les différents regards possibles que peut porter un observateur sur le mouvement permet de vérifier et/ou de compléter certains résultats avant de conclure sur des changements de distribution au cours d'un épisode climatique de réchauffement. Les données qui ont été utilisées pour répondre à cet objectif proviennent de sources très variées.

2.4 Les données utilisées : de l'exploitation de bases de données nationales à la validation régionale

2.4.1 Les sources d'information : échelles globale et régionale

Trois sources de données distinctes ont été utilisées pour étudier les changements de distribution des espèces végétales forestières en altitude. Les deux premières, utilisées pour l'approche macroécologique, sont issues de deux bases de données nationales :

- **EcoPlant** : une base de **données phytoécologiques** qui a été conçue en 2000 pour permettre la caractérisation quantitative des relations entre la distribution des espèces et leurs environnements, sur la base de mesures réelles (Gégout, 2001; Gégout *et al.*, 2005). EcoPlant permet le stockage de relevés phytoécologiques majoritairement forestiers contenant pour chaque site : (i) un relevé floristique exhaustif ; (ii) des variables écologiques mesurées ; (iii) des coordonnées géographiques ; (iv) et des informations standardisées sur la manière dont le relevé phytoécologique a été réalisé. En quelques chiffres, la base EcoPlant contient 120 sources documentaires toutes informatisées et **6 432 relevés** phytoécologiques localisés ;
- **Sophy** : une vaste banque de **données phytosociologiques** créée en 1978 pour permettre la description des plantes en groupes socio-écologiques (Brisse *et al.*, 1995a; Brisse *et al.*, 1995b; de Ruffray *et al.*, 1989). Sophy permet le stockage de relevés phytosociologiques de tous types de milieux, contenant pour chaque site : (i) un relevé floristique exhaustif ; (ii) des coordonnées géographiques ; (iii) et des informations standardisées sur la manière dont le relevé phytosociologique a été réalisé. En quelques chiffres, la base Sophy contient 3 490 sources documentaires dont 3 030 informatisées et plus de **169 000 relevés** phytosociologiques localisés.

Les relevés de la troisième source de données ont été recueillis dans le cadre de cette thèse par un ré-échantillonnage régional de relevés issus d'une étude concernant **208 placettes** dans les sapinières jurassiennes françaises (départements du Doubs, du Jura et de l'Ain) et suisses (cantons de Berne, du Jura, de Vaud et de Neuchâtel) (Bert, 1992a).

Chaque relevé a été effectué à un moment donné et sur un site forestier couvrant, la plupart du temps, une surface de 400 m². L'ensemble des espèces vasculaires et des bryophytes présents sur cette surface a été inventorié. Sur certains relevés, une distinction en trois strates a été effectuée pour les essences selon leur hauteur : < 50 cm, 0,5-8 m, > 8 m. Pour chaque espèce, un indice d'abondance dans le relevé a été noté selon l'échelle proposée par Braun-Blanquet (Braun-Blanquet, 1932). En l'absence de cette information, un indice de présence a été noté (0 : absence, 1 : présence) en remplacement de l'indice d'abondance.

2.4.2 L'approche macroécologique : stratégie d'échantillonnage *a posteriori* dans des bases de données nationales

Le développement récent d'importantes bases de données floristiques et écologiques dans plusieurs pays tels que l'Angleterre (Mucina *et al.*, 1993), les Pays-Bas (Mucina *et al.*, 1993), la République Tchèque (Chytrý & Rafajová, 2003), l'Europe du nord (Lawesson *et al.*, 1997) ou l'Afrique du sud (Mucina *et al.*, 2000) rend, depuis peu, possible l'analyse rétrospective à large échelle spatiale couvrant une échelle de temps de plus en plus large. EcoPlant et la partie forestière de Sophy contenaient un ensemble de 28 378 relevés forestiers en 2005 dont 605 ont été réalisés avant 1940, 1 462 avant 1960, 4 543 avant 1970 et 9 291 avant 1980. Les relevés réalisés avant 1970 constituent des masses régionales individualisées.

La masse d'information contenue dans ces bases de données est un outil parfaitement adapté à l'approche holistique, inductive et non-expérimentale de la macroécologie. Toute la difficulté de ce type d'approche réside dans la procédure d'échantillonnage des données qui a lieu après la récolte de l'information. Il n'y a donc pas de contrôle *a priori* des variables étudiées par l'établissement d'un plan d'échantillonnage, comme traditionnellement utilisé en écologie, mais une sélection *a posteriori*. Il s'agit d'un obstacle majeur, au centre de la thèse, car l'échantillonnage est contraint par l'existant. La première étape de sélection a consisté en une phase de tri de l'information afin de filtrer de cette masse initiale brute l'information inutile. Ensuite, suivant le référentiel utilisé (espèce ou population), une deuxième étape de sélection dans le jeu de données obtenu a consisté en une procédure de contrôle *a posteriori* des variables étudiées.

2.4.2.1 Tri de l'information

Après avoir éliminé les doublons de relevés a la fois saisis dans EcoPlant et Sophy, une campagne de prospection bibliographique a été mise en place afin d'acquérir un maximum de données supplémentaires anciennes (déséquilibre temporel) et de combler certaines zones pauvres en informations comme le Massif Central (déséquilibre spatial) (Table 2–2). Les 2 154 relevés recueillis dans la bibliographie dans le cadre de cette thèse et de la caractérisation des habitats forestiers français (Renaux, comm. pers.) ont été intégrés aux relevés issus des bases EcoPlant et Sophy. Cet effort de collecte d'informations a permis également de participer à l'enrichissement des bases de données, totalisant 29 875 relevés sans doublon en 2006. Par la suite, une série de plusieurs filtres successifs ont été établis pour éliminer l'information inutile au sein des 29 875 relevés :

- Le filtre spatio-temporel : les informations de base sur la localisation spatiale et la date du relevé ont été triées afin de filtrer les relevés non localisés et non datés. Cette procédure de tri a permis de sélectionner 29 518 relevés localisés et datés sur la période 1905-2005 ;
- Le filtre forêt mature : les relevés réalisés dans des stades forestiers dynamiques (jeunes stades forestiers secondaires issus de re-colonisation, fruticées, landes forestières, garrigues, maquis, etc.) ont été éliminés afin de conserver uniquement les relevés au stade forestier mature. Le résultat de cette élimination a permis de sélectionner 27 305 relevés forestiers (Figure 2-7A) ;
- Le filtre zone d'étude : les relevés réalisés en dehors de la zone étudiée (Figure 2-1) ont été éliminés par croisement sous SIG afin de conserver uniquement les relevés utiles pour la suite de l'étude. La précision de la coordonnée d'altitude a été favorisée par rapport à la précision des coordonnées géographiques. Quel que soit le niveau de précision des coordonnées géographiques (codage allant d'une précision kilométrique à la précision d'un GPS), le relevé est conservé si la coordonnée sur l'altitude est précise. Inversement les relevés précisément localisés au GPS (codage précision maximum) et ne disposant pas d'information sur l'altitude ont été croisés avec la couche SIG du modèle numérique de terrain au pas de 50 m² (Source : IGN) afin de récupérer une coordonnée d'altitude jugée suffisamment précise. Le résultat de ces différents croisements géographiques a permis de conserver 15 515 relevés (Figure 2-7B).

Chapitre 2 – Matériels et méthodes

Table 2–2: Etudes et relevés recueillis dans la bibliographie (Renaux, comm. pers.) en complément des relevés issus des bases EcoPlant et Sophy. Des renseignements sont donnés sur les auteurs de l'étude, la date de l'étude, et les références. N désigne le nombre de relevés saisis.

Auteur	Date	N	Titre	Référence
A. Uehlinger	1926	3	Observations sur la limite supérieure des arbres et de la forêt dans le Cantal et les Monts Dore	Arvernia tome 2 pp.14-28
L. Tchen-Ngo	1929	28	Etudes sur la géographie botanique des Causses	Extrait des archives de botanique, tome 3, mémoire n°1. Caen
A. Luquet <i>et al.</i>	1930	3	Etudes phytogéographiques sur la chaîne jurassienne. Recherches sur les associations végétales du Mont Tendre	Géographie alpine, S.I.G.M.A., Com. 6 tome XVIII fasc.III pp.1-50
J. Braun-Blanquet	1953	5	Essai sur la végétation du Mont Lozère comparée à celle de l'Aigoual	Bull. Soc. Bot. Fr., 80 ème sess. extr., S.I.G.M.A., Com. 127 tome 100 pp.47-59
P. Quezel <i>et al.</i>	1954	1	L'étage subalpin dans le Cantal (Massif Central de la France)	Vegetatio, Vol.IV, fasc. 6 pp.345-378
J. Braun-Blanquet	1961	47	Die inneralpine Trockenvegetation. Von der Provence bis zur Steiermark	Geobotanica selecta, Band I, Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, vol. I pp.1-274
P. Roisin	1961	45	Reconnaissances phytosociologiques dans les hêtraies atlantiques	Bull. Inst. Agr. Stat. Rech. Gembloux, I.R.S.I.A., Com. 37 tome XXIX fasc.3-4 pp.356-385
G. Cusset <i>et al.</i>	1962	2	Etudes botaniques dans les Monts Dore	Rev. Sc. Nat. Auvergne vol.28 fasc.1-4 pp.15-82
P. Daget	1962	14	Relevés de Ph. Daget en Lozère	Relevés non publiés
P. Daget	1963	14	Relevés de Ph. Daget dans le Cantal	Relevés non publiés
G. Cusset	1964	3	Les forêts du versant sud des Monts Dore. Esquisse phytosociologique	Ann. Sc. Forest. tome XXI fasc.1 pp.84-165
P. Daget	1964	12	Relevés de Ph. Daget dans la commune de Thoras	Relevés non publiés
P. Daget	1964	7	Relevés de Ph. Daget en Haute-Loire	Relevés non publiés
P. Daget	1967	5	Relevés de Ph. Daget en Haute-Loire	Relevés non publiés
P. Daget	1967	7	Relevés de Ph. Daget	Relevés non publiés
P. Roisin	1967	89	Contribution à l'étude du domaine phytogéographique atlantique et des hêtraies atlantiques d'Europe	Faculté des Sciences agronomiques de l'état de Gembloux
J.-L. Richard	1970	35	Carnet n°44	Relevés non publiés
J.-L. Richard	1971	48	Carnet n°45	Relevés non publiés
J.-L. Richard	1971	11	Carnet n°45	Relevés non publiés
J.-L. Richard	1971	22	Carnet n°46	Relevés non publiés
R. Nègre	1972	159	La végétation du bassin de l'One (Pyrénées centrales). Quatrième note : les forêts	Veröff. Geobot. Inst. Eidg. Techn. Hochschule, Stiftung Rübel, Zürich vol.49 pp.7-125
J.-L. Richard	1972	7	Carnet n°49	Relevés non publiés
D. Hubert	1973	7	Relevés de D. Hubert dans le Causse Méjean	Relevés non publiés
D. Hubert	1973	9	Relevés de D. Hubert dans les Causses	Relevés non publiés
L. Richard	1973	18	Carte écologique des Alpes au 1/50 000 : feuille Annecy-Ugine (XXXIV-31)	Documents de cartographie écologique, Vol.XII, 17-48
L. Richard	1973	18	Carte écologique des Alpes au 1/100 000 : Annecy feuille P15	Documents de cartographie écologique, Vol.XI, 49-72
J.-L. Richard	1973	13	Carnet n°49	Relevés non publiés

Chapitre 2 – Matériels et méthodes

F. Bugnon <i>et al.</i>	1974	40	L'Aconito vulpariae-Quercetum pedunculatae, association sylvatique des fonds de combe dans les plateaux jurassiques du sud-est du Bassin Parisien et de la Bourgogne	Bull. Sc. Bourgogne vol.XXIX pp.5-16
J. Vigo	1974	18	A propos des forêts de conifères calcicoles des Pyrénées- Orientales	Doc. Phyt., Lille, Septembre 1974 fasc.7-8 pp.51-54
J.-L. Richard	1974	2	Carnet n°52	Relevés non publiés
A. Baudiere	1975	7	Les callunaies des Monts de l'Espinouze (Cévennes occidentales) et leurs relations avec les groupements sylvatiques	Coll. Phyt., Les Landes, Lille, 1973 vol.II pp.97-126
A. Baudiere <i>et al.</i>	1975	2	Les groupements à Calluna vulgaris et Arctostaphylos uva- ursi au niveau de la forêt de pins à crochets aux Pyrénées- Orientales	Coll. Phyt., Les Landes, Lille, 1973 vol.II pp.329-335
J.-L. Richard	1975	20	Carnet n°53	Relevés non publiés
J.-L. Richard	1975	9	Carnet n°54	Relevés inédits
M. Barbero <i>et al.</i>	1976	92	Les peuplements sylvatiques naturels du Mont-Ventoux (Vaucluse)	Doc. Phyt., Lille, Janvier 1976 tome 15-18 pp.1-14
J.-L. Richard	1976	21	Carnet n°55	Relevés non publiés
C. Allier <i>et al.</i>	1977	43	Première note sur l'étude des sapinières de la partie orientale des Pyrénées	Doc. Phyt., N.S., Lille, Janvier 1977 vol.I pp.1-12
J.-M. Dumont	1977	65	Les hêtraies acidophiles du Luzulo-Fagetum dans la région du plateau des Tailles (Haute Ardenne belge)	Doc. Phyt., N.S., Lille, Janvier 1977 vol.I pp.85-107
J.-L. Richard	1977	16	Carnet n°56	Relevés non publiés
J.-L. Richard	1978	1	Carnet n°58	Relevés non publiés
C. Allier <i>et al.</i>	1979	10	Maquis et groupements végétaux de la série du chêne vert dans le bassin du Fango (Corse)	Ecol. Medit. tome V pp.59-82
J.-L. Richard	1979	17	Carnet n°58	Relevés non publiés
J.-L. Richard	1979	3	Carnet n°59	Relevés non publiés
M. Bidault <i>et al.</i>	1980	28	Catalogue des stations forestières de la vallée de l'Ognon	Lab. Tax. Exp. et Phyt., Besançon pp.1-64
J.-L. Richard	1980	11	Carnet n°60	Relevés non publiés
A. Schmitt	1980	28	Observations phytosociologiques sur les forêts sur tourbe dans le Jura	Coll. Phyt., Sols Tourbeux, Lille, 1978 vol.VII pp.345-357
CBN Massif Central	1981	169	Relevés conservatoire du massif central sur la secteur du PNR Livradois-Forez	Relevés non publiés
F. Fromard	1982	10	A propos de quelques stations nouvelles ou méconnues de l'Arctostaphylos alpina (L.) Sprengel dans les Pyrénées	Bull. Soc. Bot. Fr., Lettres Bot. , Tom. 129, Fasc. 2 : pp167-175
J. Timbal	1982	61	Relevés effectués dans les hêtraies	Relevés non publiés
J. Timbal	1982	33	Relevés non publiés dans le Vercors et la Chartreuse	Relevés non publiés
J.-L. Richard	1982	7	Carnet n°62	Relevés non publiés
B. Doche	1984	14	Démographie de Pinus sylvestris dans les callunaies de l'étage montagnard granitique (Massif Central français)	Doc. Cartogr. Ecol., Grenoble vol.XXVII pp.21-42
F. Fromard	1984	59	Systématique et synécologie de Arctostaphylos uva- ursi (L.) Sprengel, (Ericaceae) dans son aire pyrénéenne et circumpyrénéenne	Thèse Doct. Etat, Univ. Paul Sabatier, Toulouse pp.1-412
J.-L. Richard	1985	5	Carnet n°64	Relevés non publiés
V. Pigeon	1986	174	Préétude phytoécologique de l'Embrunais, étude stationnelle des forêts de Boscodon et de Crots	ENGREF, Nancy pp.1-149
J.-L. Richard	1986	20	Carnet n°65	Relevés non publiés

Chapitre 2 – Matériels et méthodes

V. Daguet	1987	96	Typologie floristique des hêtraies-sapinières du nord-est du Plomp du Cantal	DEA d'écologie, option écologie des communautés végétales. Université Paris-Sud (Orsay), Cemagref Clermont-Ferrand
A. Piguet	1987	1	Typologie des stations forestières dans les Vosges du sud	DEA Biol. Vég. For., ENGREF, Nancy I
J.-L. Richard	1987	207	Carnet n°65	Relevés non publiés
J.-L. Richard	1988	11	Carnet n°66	Relevés non publiés
F. Ackerman	1989	36	Etude de quelques pinèdes de pin à crochets du Briançonnais	Relevés non publiés
F. Billy	1998	7	10 tableaux de relevés effectués par F. Billy dans le Massif Central. Tableaux LXI à LXX	Relevés non publiés
G. Lapraz	1998	292	Ensemble de sept tableaux phytosociologiques manuscrits réalisés dans le SE de la France (Var et Alpes-maritimes). Oleo-Ceratonion et Oleo-Lentiscetum	Relevés non publiés
C. Estrade	1999	27	Variation de la biodiversité dans les types forestiers installés en ravins, dépressions et éboulis. Bassin de Gap Chaudun, -05- Hautes-Alpes	Maitrise de Biologie des Populations et des Ecosystèmes
J.-C. Gégout <i>et al.</i>	2005	65	Projet phytoécologique 2005 dans la Haute Durance et le Queyras	Relevés non publiés

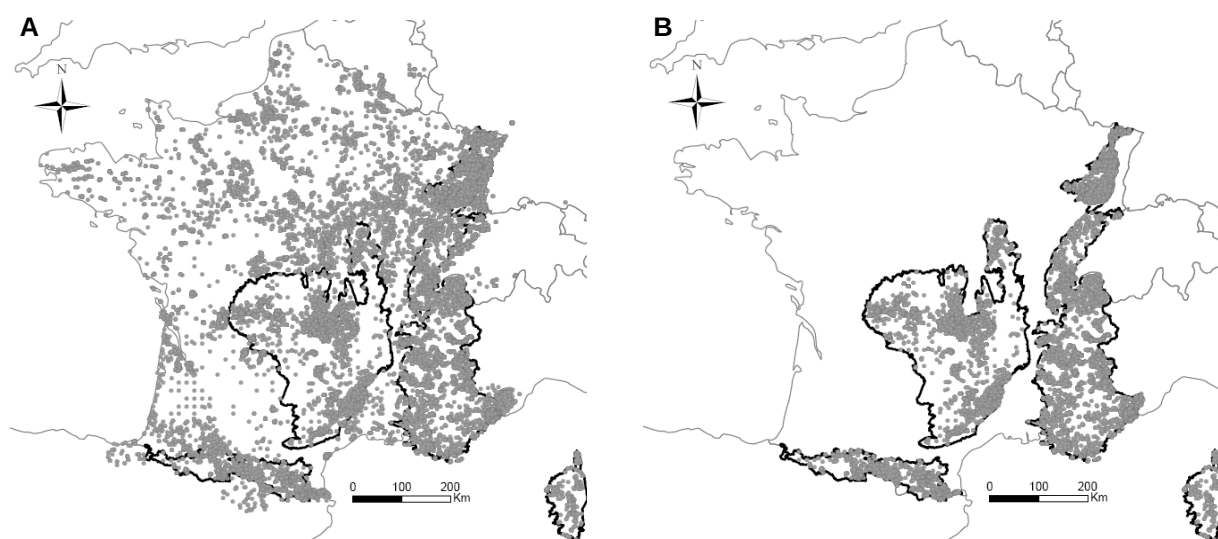


Figure 2-7 : Croisement des 27 305 relevés forestiers localisés et datés issus des bases EcoPlant et Sophy (A) avec la couche SIG de la zone étudiée, et sélection de 15 515 relevés dont la variable altitude a été renseignée avec précision (B).

2.4.2.2 *Référentiel espèce et contrôle a posteriori*

L'étude du déplacement des espèces en altitude a été réalisée sur la base de ces 15 515 relevés. Les variables utilisées dans cette partie sont l'année de réalisation du relevé, les coordonnées géographiques du relevé, l'altitude à laquelle le relevé a été effectué, l'inventaire des espèces présentes sur le relevé et la température moyenne annuelle du relevé sur la période 1961-1990 obtenue par croisement sous SIG avec le modèle climatique AUREHLY au pas du km² (Source : Météo France) (Benichou & Le Breton, 1987). A partir de ces variables, un contrôle spatio-temporel a permis de sélectionner les relevés constituant le jeu de donnée.

2.4.2.2.1 Contrôle temporel

Etudier un déplacement implique une notion de temps. L'échantillon idéal pour étudier un déplacement en fonction du temps présenterait une distribution uniforme des relevés au cours du temps, avec un nombre de relevés par tranche de temps suffisant pour couvrir la zone d'étude. Néanmoins l'histogramme des 15 515 relevés au cours du temps présente une distribution très déséquilibrée (Figure 2-8). La plupart des relevés ont été effectués après les années 1960 et la couverture sur la zone étudiée devient intéressante à partir de la tranche 1966-1985 seulement (Figure 2-9). Il est donc difficile d'analyser un changement sur les périodes les plus anciennes.

La période 1905-2005 a donc été divisée en deux sous-périodes afin de comparer la distribution des espèces végétales forestières en altitude. Deux critères ont été utilisés pour le découpage :

- Critère de réchauffement : pour pouvoir étudier l'effet du réchauffement sur la distribution des espèces végétales forestières dans la zone étudiée, la première période a été choisie de manière à être globalement plus « froide », d'un point de vue des conditions de températures, que la seconde période. L'étude de l'évolution des températures moyennes annuelles données par Météo France (Figure 2-10) a montré que les températures ont augmenté d'environ 0.9 °C sur le 20^{ème} siècle en France, dont la décennie 1990 a été jugée la plus chaude du siècle avec des records de températures enregistrées depuis le milieu des années 1980 (Moisselin *et al.*, 2002) ;

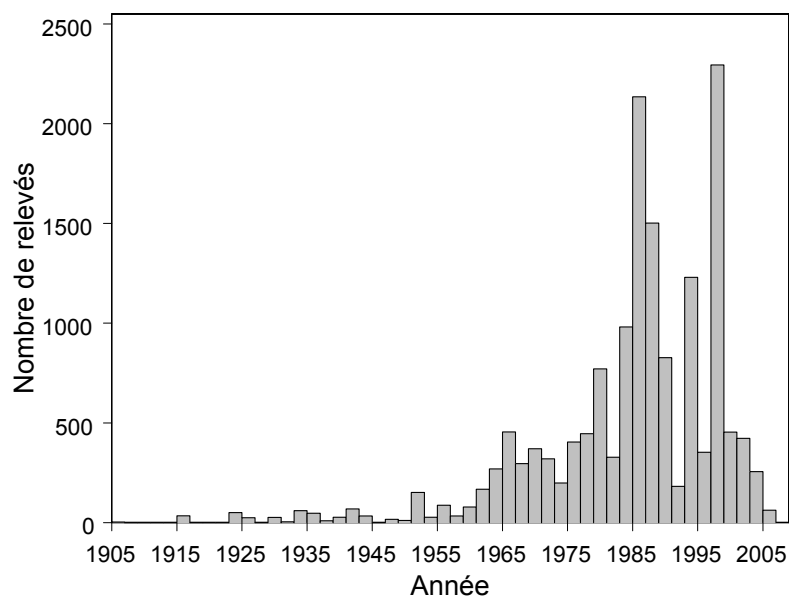


Figure 2-8 : Distribution des relevés au cours du temps sur la zone d'étude.



Figure 2-9 : Répartition des relevés en France avant 1935 (A), entre 1936 et 1965 (B), entre 1966 et 1985 (C) et après 1986 (D).

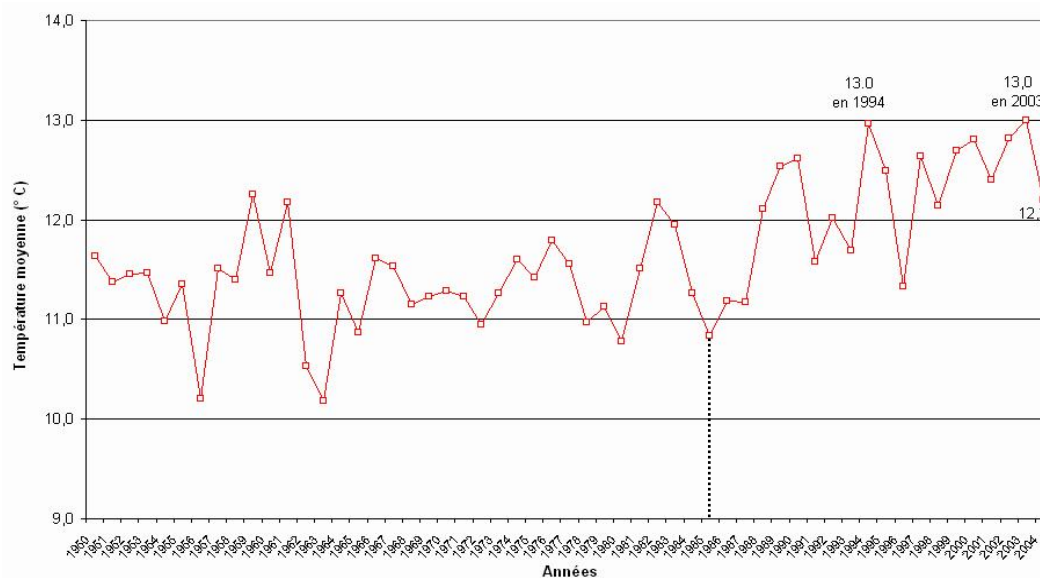


Figure 2-10 : Evolution des températures moyennes annuelles en France entre 1950 et 2004 (moyennes calculées à partir des stations représentatives des 22 régions économiques) (Source : Météo France, <http://www.meteofrance.com/FR/actus/dossier/archives/bilan2003/dos.htm>). La ligne en pointillés indique l'année 1985 (en abscisse).

- Critère d'équilibre : afin d'éviter un déséquilibre dans l'échantillonnage, le choix du découpage en deux sous-périodes a également été conditionné par le respect d'un certain équilibre dans le nombre de relevés contenus dans chacune des deux sous-périodes. L'étude de la distribution des relevés au cours du temps a indiqué une moyenne centrée en 1984 et une médiane centrée en 1986.

Pour répondre à ces deux critères, l'année 1985 a été choisie pour séparer une première période (1905-1985) qualifiée de plus « froide » et contenant 6 565 relevés d'une seconde période (1986-2005) qualifiée de plus « chaude » et contenant 8 950 relevés.

2.4.2.2.2 Contrôle spatial

Pour étudier l'effet du réchauffement climatique récent sur la distribution des espèces végétales forestières, la variabilité temporelle a constitué un paramètre important à contrôler. Néanmoins, la variabilité spatiale constitue également un paramètre à filtrer et à contrôler au cours de l'échantillonnage *a posteriori*. L'échantillon idéal pour mettre en évidence des changements de distribution des espèces végétales entre les deux périodes définies plus haut consisterait en un appariement des relevés dans l'espace, pour s'affranchir de la variabilité spatiale et effectuer des comparaisons deux à deux de relevés effectués à des dates différentes (référentiel de type Eulérien). Malheureusement, un tel échantillon est impossible à élaborer *a posteriori* sur la base de l'existant et à l'échelle de l'ensemble de la zone d'étude. Afin de contrôler cette variabilité spatiale et limiter le « bruit » lié à celle-ci, deux procédures de contrôle ont été appliquées pour limiter deux biais principaux :

- Biais auto-corrélation spatiale : deux relevés proches spatialement se ressemblent plus que deux relevés éloignés. Pour éviter la redondance de l'information localement (grappes de relevés liées à l'effet étude) et donc un déséquilibre spatial dans l'échantillon, un programme semi-automatique (macros sous Excel) de sélection spatiale a été utilisé pour chaque période indépendamment l'une de l'autre. Les relevés trop proches d'un point de vue à la fois spatial (situés dans un rayon de moins de 500 m) et écologique (même contexte écologique) ont été sous-échantillonnés en sélectionnant aléatoirement un relevé sur l'ensemble pour limiter le biais d'auto-corrélation spatiale (Diniz-Filho *et al.*, 2003). Au final, 4 979 relevés ont été conservés pour la période 1905-1985 et 6 482 pour la période 1986-2005 ;

- Biais réchauffement artificiel lié à la position spatiale : des relevés géographiquement situés en contexte plus chaud au cours de la période 1986-2005 (localisés plus au sud, positionnés plus bas en altitude ou exposés plutôt sur des versants sud) entraînent un réchauffement artificiel lié à la variabilité spatiale de l'échantillon. Pour éviter ce type de déséquilibre dans les conditions thermiques échantillonnées, un programme semi-automatique (macros sous S-Plus) de sélection a été écrit. Le programme utilise la variable de température moyenne annuelle issue du modèle climatique AURELHY (1961-1990) (Source : Météo France) (Benichou & Le Breton, 1987), afin de se caler sur la même température de référence pour les deux périodes étudiées : indépendamment du réchauffement temporel observé sur le 20^{ème} siècle (Beniston *et al.*, 1997; Jones *et al.*, 2001; Moisselin *et al.*, 2002). Pour chacun des six massifs étudiés et pour chaque tranche de 1 °C le long du gradient de température, les relevés ont été sélectionnés aléatoirement de manière à satisfaire un équilibre du nombre de relevés entre la période 1905-1985 et la période 1986-2005. Pour conserver le maximum de relevés, le nombre de relevés sélectionnés par période et par tranche de température au sein d'un massif correspond au minimum des deux périodes (Table 2–3). Le tirage aléatoire uniforme a été lancé sur la période dont le nombre de relevés dans la tranche est le plus grand et ceci jusqu'à obtenir le même nombre de relevés que celui de l'autre période dans la même tranche de température. Cette procédure a permis d'échantillonner dans des conditions similaires de températures entre les deux périodes au sein des 6 massifs étudiés. Au total, 7 982 relevés ont été échantillonnés dont 3 991 dans chaque période (Table 2–3). Globalement le nombre total de relevés par massif est assez représentatif de son extension spatiale. Les massifs les plus échantillonnés sont les plus grands, comme les Alpes avec 1 583 relevés et le Massif Central avec 1 156 relevés (Table 2–3).

Pour satisfaire un équilibre des conditions climatiques échantillonnées entre la première et la seconde période, 30 tirages différents ont été lancés sur le plan d'échantillonnage défini ci-dessus (Table 2–3). Sur l'ensemble des 6 massifs étudiés, une moyenne des températures moyennes annuelles a été calculée à chaque tranche de 1 °C et pour chaque période. La somme, pour toutes les tranches de 1 °C, des écarts de température en valeurs absolues entre la première et la seconde période a constitué le critère de choix du jeu de données final parmi les 30 possibilités et ceci en minimisant ce critère (Table 2–4).

Table 2–3 : Présentation des différentes strates du plan d'échantillonnage *a posteriori* et nombre de relevés potentiels par tranche de 1 °C de température moyenne annuelle, par massif et par période. P1 désigne la période 1905-1985 et P2 la période 1986-2005. Les nombres en gras correspondent à la valeur minimale du nombre de relevés potentiels par tranche de température et par massif entre P1 et P2. Le total par massif a été calculé en additionnant les nombres en gras et indique le nombre total de relevés du massif pour chaque période.

T (°C)	Alpes		Corse		Jura		Massif Central		Pyrénées		Vosges	
	P1	P2	P1	P2	P1	P2	P1	P2	P1	P2	P1	P2
< 0	2	2										
1,1-2	0	0										
2,1-3	11	1										
3,1-4	59	23			1	0	3	0	7	3		
4,1-5	163	45			35	15	15	20	18	2		
5,1-6	202	151			26	16	50	102	29	8	0	3
6,1-7	317	168			46	32	83	192	45	40	83	77
7,1-8	280	212	5	0	16	78	101	237	99	71	87	192
8,1-9	221	187	12	5	102	93	281	351	89	47	315	669
9,1-10	247	185	21	8	67	109	287	382	74	108	96	275
10,1-11	158	48	51	14	2	5	148	428	35	142		
11,1-12	173	135	37	14			143	316	44	146		
12,1-13	87	200	20	11			44	214	11	49		
13,1-14	138	210	13	5			4	6	16	25		
14,1-15	162	188	11	48					28	12		
15,1-16	38	114	10	5					10	0		
16,1-17	1	19										
> 17	0	19										
Total	1 583		73		241		1 156		363		575	

Table 2–4 : Somme des écarts de température entre première et seconde période en valeurs absolues (SETVA) pour chacun des 30 tirages effectués. Le minimum est indiqué en gras.

Tirage N°	SETVA (°C)	Tirage N°	SETVA (°C)	Tirage N°	SETVA (°C)
1	1.38	11	1.02	21	1.43
2	1.49	12	0.77	22	1.76
3	1.54	13	1.44	23	0.88
4	1.45	14	1.61	24	1.54
5	1.70	15	0.99	25	1.74
6	0.76	16	1.15	26	1.57
7	1.50	17	1.34	27	1.90
8	0.87	18	1.70	28	0.86
9	1.39	19	1.07	29	1.09
10	1.04	20	1.48	30	1.08

En définitive, les relevés sélectionnés *a posteriori* correspondent à un tirage aléatoire, au sein de chaque massif étudié, d'un même nombre de relevés par période et dans des conditions de température identiques. Une fois cette variabilité spatiale contrôlée, l'étude du déplacement des espèces végétales forestières a été rendue possible entre une période « froide » (1905-1985) et une période plus « chaude » (1986-2005).

2.4.2.3 *Référentiel population et contrôle a posteriori*

L'étude de la différence de position altitudinale entre une population au stade juvénile et une population au stade adulte a été réalisée sur la base des 15 515 relevés issus des bases EcoPlant et Sophy auxquels ont été ajoutés 1 811 relevés effectués par les élèves de la Formation des Ingénieurs Forestiers au cours des exercices phytoécologiques encadrés entre 2000 et 2006 (Table 2–5). Les variables utilisées dans cette partie sont l'année de réalisation du relevé, les coordonnées géographiques du relevé, l'altitude à laquelle le relevé a été effectué, l'inventaire des espèces présentes sur le relevé et l'information de stratification verticale en trois strates pour les arbres et les arbustes selon leur hauteur : < 50 cm, 0,5-8 m, > 8 m. A partir de ces variables, un contrôle spatio-temporel a permis de sélectionner les relevés constituant le jeu de données.

Table 2-5 : Relevés recueillis au cours des exercices phytoécologiques des élèves de la Formation des Ingénieurs Forestiers (FIF). Des renseignements sont donnés sur la promotion d'élèves, la date du projet, le nombre de relevés concernés et le lieu. N1 désigne le nombre de relevés réalisés au total et N2 le nombre de relevés en doublon par rapport aux relevés déjà intégrés dans la base EcoPlant (relevés avec accompagnateurs).

Auteur	Date	N1	N2	Titre
Elèves FIF promotion 1999-2002	2000	344	102	Projet phytoécologique 2000 dans le Bugey
Elèves FIF promotion 2000-2003	2001	345	110	Projet phytoécologique 2001 dans les Vosges
Elèves FIF promotion 2001-2004	2002	354	90	Projet phytoécologique 2002 dans le Jura
Elèves FIF promotion 2002-2005	2003	342	100	Projet phytoécologique 2003 dans le Livradois-Forez
Elèves FIF promotion 2003-2006	2004	344	67	Projet phytoécologique 2004 en Haute-Savoie
Elèves FIF promotion 2004-2007	2005	209	65	Projet phytoécologique 2005 dans la Haute Durance et le Queyras
Elèves FIF promotion 2005-2008	2006	407	0	Projet phytoécologique 2006 dans les montagnes du Lomont

2.4.2.3.1 Contrôle temporel

Etudier une différence de distribution altitudinale liée au réchauffement entre une population juvénile représentative des conditions récentes et une population adulte représentative des conditions passées implique d'étudier une période où les conditions de température ont été élevées. L'échantillon idéal pour étudier l'effet du réchauffement présenterait une première période témoin de comparaison de la distribution altitudinale entre juvénile et adulte, et une seconde période « chaude ». Néanmoins l'information du stade de développement de l'espèce est très mal renseignée dans les relevés floristiques, particulièrement pour les relevés anciens :

- Critère population : pour différencier deux types de populations par rapport au stade de développement de l'espèce, nous avons utilisé les relevés pour lesquels l'information de stratification verticale a été renseignée. Cette information ne concerne que les arbres et arbustes, pour lesquels nous avons distingué un stade juvénile (hauteur inférieure à 50 cm) et un stade adulte (hauteur supérieure à 8 m). Les stades intermédiaires (de 50 cm à 8 m de hauteur) ont été exclus de l'étude en raison de la possibilité pour certaines espèces de végéter pendant plusieurs dizaines d'années sous le couvert forestier sans effectuer de croissance en hauteur. La distinction entre juvénile et adulte à partir de la stratification verticale a été rendue possible pour 9 389 relevés sur les 17 326 relevés présents sur la zone étudiée entre 1905 et 2006 ;
- Critère période : sur les 9 389 relevés qui disposent d'une information de stratification verticale pour les arbres et arbustes au sein du relevé, 88 ont été réalisés avant 1950, 775 avant 1970 et 1 219 avant 1980. De telles informations sur la stratification des espèces au sein d'un relevé sont rares et concernent essentiellement les relevés récents (8 170 entre 1980 et 2006). Il a donc été décidé de considérer uniquement une période « chaude » d'un point de vue des conditions climatiques et de comparer au sein de cette période la distribution altitudinale des stades juvénile (représentatif de la période étudiée) et adulte (représentatif d'une période plus « froide »). La période 1986-2006 a été choisie pour rester homogène avec l'étude sur le déplacement des espèces végétales forestières entre 1905-1985 et 1986-2005. Au total, 7 126 relevés avec une distinction sur le stade de développement au sein de la zone d'étude ont été retenus sur la période 1986-2006 (Figure 2-11).

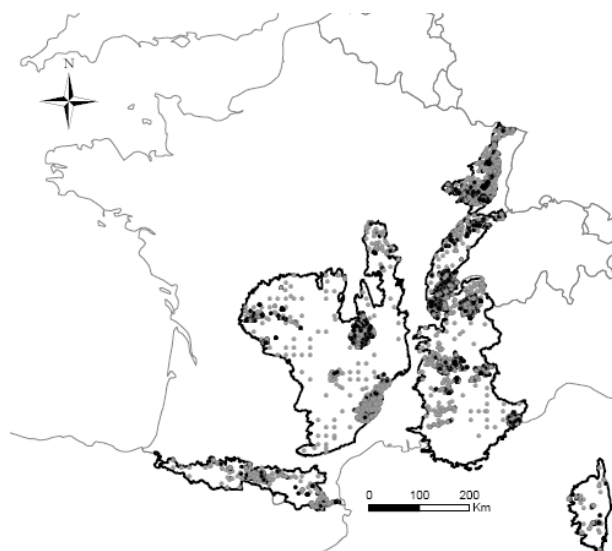


Figure 2-11 : Répartition des relevés contenant la distinction entre les stades juvéniles et adultes pour les arbres et arbustes entre 1986 et 2006. Les points noirs correspondent aux relevés supprimés après correction du biais d'auto-corrélation spatiale, tandis que les points gris représentent les relevés conservés (3 081 relevés).

2.4.2.3.2 Contrôle spatial

Contrairement à l'étude précédente pour laquelle la variabilité spatiale entre la première et la seconde période constituait un bruit de fond dans l'échantillon de départ, ici, la variabilité spatiale n'interfère pas avec la variabilité temporelle étant donné que les mêmes relevés ont été utilisés pour comparer la population des juvéniles avec la population des adultes. Le contrôle spatial pour cette étude n'a nécessité qu'une correction liée au problème d'auto-corrélation spatiale. Les relevés situés dans un rayon de moins de 750 m ont été sous-échantillonnés en sélectionnant aléatoirement un relevé sur l'ensemble pour limiter le biais d'auto-corrélation spatiale (Diniz-Filho *et al.*, 2003). Au final, 3 081 relevés sur 7 126 ont été conservés (Figure 2-11), dont 679 dans les Alpes, 57 en Corse, 426 dans le Jura, 993 dans le Massif Central, 207 dans les Pyrénées et 719 dans les Vosges.

L'un des principaux atouts de l'approche macroécologique est son échelle : travailler à l'échelle globale sur un gradient complet d'altitude apporte un caractère général à la compréhension du fonctionnement des écosystèmes. Néanmoins, cette approche globale rend difficile le contrôle de certains paramètres. Notamment l'une des principales difficultés rencontrées au cours de cette partie de la thèse a concerné le contrôle de la variabilité spatiale du milieu, ceci afin de pouvoir mieux comprendre les changements de distribution des espèces végétales forestières liés à la variabilité temporelle qui nous intéresse ici. Le changement d'échelle vers une approche plus régionale (mésoécologique) permet de satisfaire ce type de limites et d'apporter une perspective nouvelle.

2.4.3 L'approche mésoécologique : échantillonnage diachronique à partir d'une étude régionale

La mise en place de placettes d'observations permanentes pour déceler des variations temporelles des conditions environnementales s'est amplifiée à partir des années 1980 avec le problème des pluies acides en Europe. Les observations sur placettes permanentes (études diachroniques) de changements de végétation en lien avec les pluies acides ont commencé par se développer en Suède (Falkengren-Grerup, 1986), aux Pays-Bas (Van Breemen & Van Dijk, 1988), en Allemagne (Wittig, 1988), et en France (Thimonier *et al.*, 1992). La méthode diachronique qui consiste à suivre l'évolution des compartiments de l'écosystème étudié sur un certain nombre de sites à des

intervalles de temps plus ou moins réguliers devient la méthode privilégiée par de nombreux auteurs. Cette méthode de ré-échantillonnage de relevés floristiques ou de suivi de placettes d'études permanentes a permis de mettre en évidence des changements de végétation en lien avec des changements des conditions de nutrition azotée, de température ou de luminosité du milieu (Bennie *et al.*, 2006; Brunet *et al.*, 1997; Czerepko, 2008; Grandin, 2004; Okland *et al.*, 2004; Petriccione, 2005; Wild *et al.*, 2004). Si certaines études utilisent des réseaux de placettes permanentes installés à cet effet (Grandin, 2004), ces derniers sont souvent trop récents pour avoir un recul suffisant. Très souvent, il s'agit plutôt de saisir l'opportunité d'une répétition de relevés floristiques sur des sites ayant fait l'objet d'un inventaire de la végétation dans le passé (Fischer, 1998; Thimonier, 1994). Cette méthode exige non seulement de disposer de données floristiques anciennes, mais aussi de pouvoir re-localiser les sites d'études, à la fois dans l'espace et dans le temps (Thimonier, 1994).

Entre mai et octobre 1989, au cours d'une campagne de terrain sur l'étude du dépérissement du sapin, 208 relevés phytoécologiques précisément localisés (cartes, schéma et plan d'accès aux placettes) et matérialisés sur le terrain (marques de peintures rouge et étiquettes apposées sur les arbres) ont été effectués dans des peuplements de sapin du Jura (France et Suisse) (Bert, 1992a). Ces 208 placettes, localisées et datées, ont fait l'objet d'un ré-échantillonnage de la végétation en 2007.

La méthode diachronique de ré-échantillonnage de relevés floristiques présente l'avantage de contrôler la variabilité spatio-temporelle grâce à un appariement strict des relevés. Cette fois, l'observateur connaît la position et les limites du système étudié (relevés floristiques). Le point de vue est focalisé sur la communauté au sein d'un site dont la composition fluctue au cours du temps en lien avec les facteurs environnementaux (globaux et locaux) et sous l'effet du hasard. C'est la répétition des observations sur l'évolution des communautés dans un grand nombre de sites qui permet de séparer l'effet marquant de l'évolution de l'environnement des changements aléatoires liés à la dynamique des populations en environnement stable (stochasticité). L'objectif de cette partie a été de comparer le système étudié entre son état en 1989 et un état ultérieur en 2007.

2.4.3.1 Etat en 1989 : échantillon disponible

Les placettes ont été choisies selon un échantillonnage stratifié afin de couvrir toute la gamme d'associations végétales dans laquelle le sapin est représenté (peuplements forestiers comportant plus de 50% de sapin). Toutes les associations végétales forestières du massif ne pouvaient donc pas être rencontrées. Au total, 208 placettes ont ainsi été installées en 1989 dans 6 associations phytosociologiques différentes (Figure 2-12) : *Carici-Fagetum* Moor 1952, *Tilio-Fagetum* Moor 1952, *Dentario-Fagetum* Moor 1952 Th. Müll. 66, *Abieti-Fagetum* Oberd. 38 em. 1957, *Aceri-Fagetum* Bartsch 1940 et *Asplenio-Piceetum* Kuoch 1954.

Le choix de l'emplacement des placettes a été fait en respectant la variabilité des conditions stationnelles au sein d'une même petite région. La placette a été délimitée sur le terrain par des marques de peinture sur 6 sapins dominants ou codominants sur lesquels diverses mesures dendrométriques et observations sanitaires ont été réalisées. Chacun des 6 sapins a été étiquetés d'un numéro allant de 1 à 6 pour conserver la possibilité de nouvelles observations. La surface d'échantillonnage, établie de sorte que la placette comprenne les 6 sapins dominants ou codominants, varie de 100 à 400 m². Les potentialités stationnelles ont été définies à partir de données générales (altitude, pente, exposition, position topographique) et d'une description détaillée de la végétation et du sol.

La composition floristique a été notée sur toute la placette (et donc sur une surface le plus souvent supérieure à l'aire minimale) en nommant toutes les espèces selon la nomenclature de Flora Europaea (Tutin *et al.*, 2001) et en notant leur abondance selon la méthode Braun-Blanquet (Braun-Blanquet, 1932). Le peuplement a été caractérisé empiriquement par son type de traitement en « futaie régulière » ou « futaie jardinée ».

Le sol a été décrit grâce à une fosse pédologique ou un prélèvement à la tarière, selon sa charge en éléments grossiers. Chaque description a été rattachée à un type de sol suivant une classification existante (Gaiffe & Schmitt, 1980). Des échantillons de sols (23 relevés) ont été envoyés et analysés au laboratoire de l'INRA d'Arras pour les relevés les plus caractéristiques des différents types de sols rencontrés dans le massif.

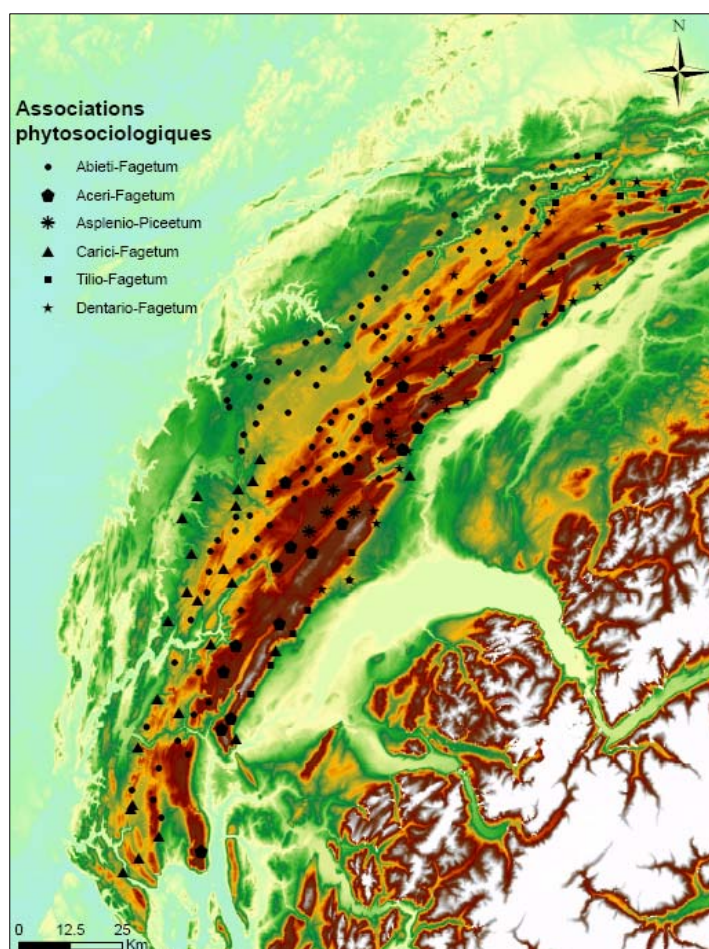


Figure 2-12 : Répartition des 208 placettes dans 6 associations phytosociologiques différentes au sein du massif jurassien (France et Suisse).

2.4.3.2 Ré-échantillonnage a priori et variables relevées

2.4.3.2.1 Stratégie de ré-échantillonnage

La stratégie de ré-échantillonnage a été basée sur l'échantillon de 1989 pour analyser les changements de composition des communautés végétales forestières en lien avec le réchauffement climatique récent. Pour répondre à cet objectif, l'échantillon de 1989 présente de nombreux avantages :

- Ancienneté des relevés : l'année 1989 est particulièrement intéressante puisqu'elle correspond à l'une des premières années chaudes qui vont se succéder au cours de la décennie 1990 (Figure 2-10) considérée comme la plus chaude du 20^{ème} siècle en France (Moisselin *et al.*, 2002). A cette date, l'hypothèse a été de considérer la composition floristique des relevés comme représentative des conditions thermiques antérieures à 1989. Les années qui ont suivi correspondent à une période de fort réchauffement propice à un changement de la composition floristique des relevés ;
- Accessibilité des placettes : la précision de l'information de localisation des relevés sur le terrain, grâce à des cartes au 1/25 000, des schémas et des plans d'accès réalisés par Bert (1992a), ainsi que l'étiquetage et le marquage des sapins sur le site, a permis de re-localiser avec précision les relevés ;
- Variabilité des types de végétations : les facteurs identifiés par Bert (1992a) comme responsables de cette variabilité sont l'altitude en tant que facteur principal et le bilan hydrique en tant que facteur secondaire (Bert, 1992b). Cette structuration de la végétation suivant les conditions thermiques et hydriques a constitué un net avantage pour analyser des changements de végétation en lien avec le réchauffement ;
- Opportunité de tester l'effet traitement sylvicole : le type de gestion forestière identifié par l'auteur (futaie régulière ou futaie jardinée) dans les relevés de 1989 a permis de tester l'effet de la dynamique des peuplements (modification de la lumière au sol par ouverture du couvert forestier) cité comme un facteur potentiel de changement de la composition floristique au cours du temps (Dupouey *et al.*, 1999). L'hypothèse a été de considérer les relevés en futaies

jardinées (54 relevés) comme issus de peuplements dont l'évolution reste stationnaire à l'échelle du massif, contrairement aux relevés en futaies régulières (154 relevés) issus de peuplements à évolution dynamique ;

- Homogénéité du substrat géologique : la nature majoritairement calcaire du substrat géologique dans le massif du Jura a permis de supposer un effet des dépôts polluants limité à des phénomènes d'eutrophisation seuls, sans acidification. La présence de 23 relevés avec analyses de sols a donné une opportunité de tester l'effet d'eutrophisation.

L'objectif a donc été de ré-échantillonner le maximum de placettes possibles avec comme priorité de couvrir le plus de conditions thermiques et hydriques possibles à la fois en futaie régulière et en futaie jardinée. Un plan de ré-échantillonnage a donc été dressé suivant l'altitude (3 classes), la profondeur de sol (2 classes) et le type de traitement sylvicole (2 classes) afin de couvrir en priorité les 12 strates du plan de ré-échantillonnage (Table 2-6).

2.4.3.2.2 Installation du relevé

Un relevé a été ré-échantillonné uniquement si l'on a retrouvé au moins un sapin sur les 6 marqués et étiquetés en 1989, afin d'assurer une re-localisation précise du relevé. Une recherche de tous les sapins marqués encore présents, ainsi que l'emplacement des souches des sapins marqués ayant disparu a été réalisée au moyen des schémas de placette fournis par Bert (1992a). Le centre du relevé a été matérialisé à l'aide d'un jalon placé de manière à inclure, quand cela a été possible, les 6 sapins marqués dans une surface fixe de 250 m² de forme variable suivant la configuration spatiale des sapins marqués (Figure 2-13). La position du centre a été géoréférencée à l'aide d'un GPS trimble navigation (GeoExplorer II), et les limites de la placette ont été géoréférencées en mesurant l'azimut et la distance des piquets par rapport au jalon central.

Table 2-6 : Présentation des différentes strates du plan de ré-échantillonnage et du nombre de relevés disponibles dans chaque strate selon les trois facteurs de stratification : altitude, profondeur de sol et type de traitement sylvicole.

Type de traitement sylvicole	altitude [550 m;900 m[			altitude [900 m;1 100 m[			altitude [900 m;1 350 m[			total
	prof. sol [0 cm;50 cm[	prof. sol [50 cm;100 cm[	sous-total	prof. sol [0 cm;50 cm[	prof. sol [50 cm;100 cm[	sous-total	prof. sol [0 cm;50 cm[	prof. sol [50 cm;100 cm[	sous-total	
futaie régulière	36	38	74	38	24	62	8	10	18	154
futaie jardinée	8	10	18	8	11	19	13	4	17	54
sous-total	44	48	92	46	35	81	21	14	35	
total										208

Figure 2-13 : Schéma représentant un relevé dont 4 sapins marqués et étiquetés ont été retrouvés (numéros 1, 3, 5 et 6), ainsi que l'emplacement de deux souches (numéros 2 et 4). Le rectangle grisé correspond à la surface inventoriée de 250 m².

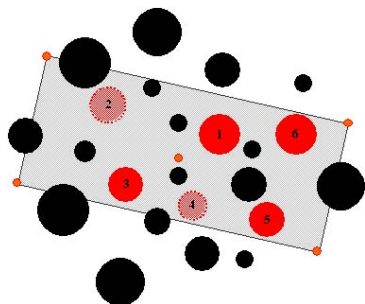


Table 2-7 : Plan de ré-échantillonnage effectué selon les trois facteurs de stratification : altitude, profondeur de sol et type de traitement sylvicole.

2.4.3.2.3 Type de traitement sylvicole	altitude [550 m;900 m[			altitude [900 m;1 100 m[			altitude [900 m;1 350 m[			total
	prof. sol [0 cm;50 cm[	prof. sol [50 cm;100 cm[	sous-total	prof. sol [0 cm;50 cm[	prof. sol [50 cm;100 cm[	sous-total	prof. sol [0 cm;50 cm[	prof. sol [50 cm;100 cm[	sous-total	
futaie régulière	20	29	49	27	19	46	5	8	13	108
futaie jardinée	6	7	13	7	10	17	12	4	16	46
sous-total	26	36	62	34	29	63	17	12	29	
total										154

Variables floristiques

La composition floristique a été notée sur toute la surface (250 m²) en nommant toutes les espèces vasculaires et les bryophytes dans leur ordre d'apparition au cours de l'inventaire et selon la nomenclature de Flora Europaea (Tutin *et al.*, 2001). Une note d'abondance a été attribuée à chaque espèce selon l'échelle proposée par Braun-Blanquet (Braun-Blanquet, 1932). Trois strates sont distinguées pour les essences selon leur hauteur : < 50 cm, 0,5-8 m, > 8 m. Par souci d'exhaustivité, chaque inventaire floristique a été réalisé en présence de deux observateurs et sur une durée d'une heure au minimum. A la fin de l'inventaire, une comparaison avec les espèces observées en 1989 lors du premier passage, a été effectuée afin d'éviter les oublis. Les deux auteurs de l'étude initiale ont participé aux premières phases du ré-échantillonnage. Il a été ainsi possible de calibrer la méthode d'inventaire sur celle de l'inventaire précédent.

2.4.3.2.4 Variables issues des analyses de sol

Les 23 relevés détaillés par des analyses de sol en 1989 ont été échantillonnés à nouveau. Une fosse pédologique a été effectuée à la pioche puis un sondage à la tarière a été réalisé si nécessaire. Le profil de sol a été décrit en 1989 et n'a donc pas fait l'objet d'une nouvelle description. Un échantillon de terre a été prélevé à nouveau dans chaque horizon décrit, prélevé et analysé en 1989. Une fois séchés et tamisés à 2 mm, ces échantillons de sol ont été envoyés au laboratoire d'analyse des sols de l'INRA d'Arras afin de réaliser les mêmes analyses physico-chimiques qu'en 1989. La granulométrie a été mesurée en 5 fractions. Les cations échangeables de Ca, Mg et K ont été extraits à l'acétate d'ammonium. Après filtration, l'extrait a été récupéré en vue du dosage des cations passés en solution. Le pH-H₂O a été mesuré avec une électrode après dilution de 1:5 de la terre fine. Pour l'horizon de surface, l'azote total et le carbone organique ont été mesurés avec la méthode Kjeldahl et Anne en 1989. Néanmoins, cette méthode n'étant plus aux normes aujourd'hui, l'azote total et le carbone organique ont été déterminés en chauffant l'échantillon à environ 1 000 °C en présence d'oxygène. Après séparation chromatographique, les quantités de CO₂ et de N₂ formées sont quantifiées au moyen d'un catharomètre et le rapport C/N a été calculé. Les valeurs des cations, de l'azote total et du carbone organique sont exprimées comme une concentration sur masse sèche en cmol+.kg⁻¹ et g.kg⁻¹, respectivement.

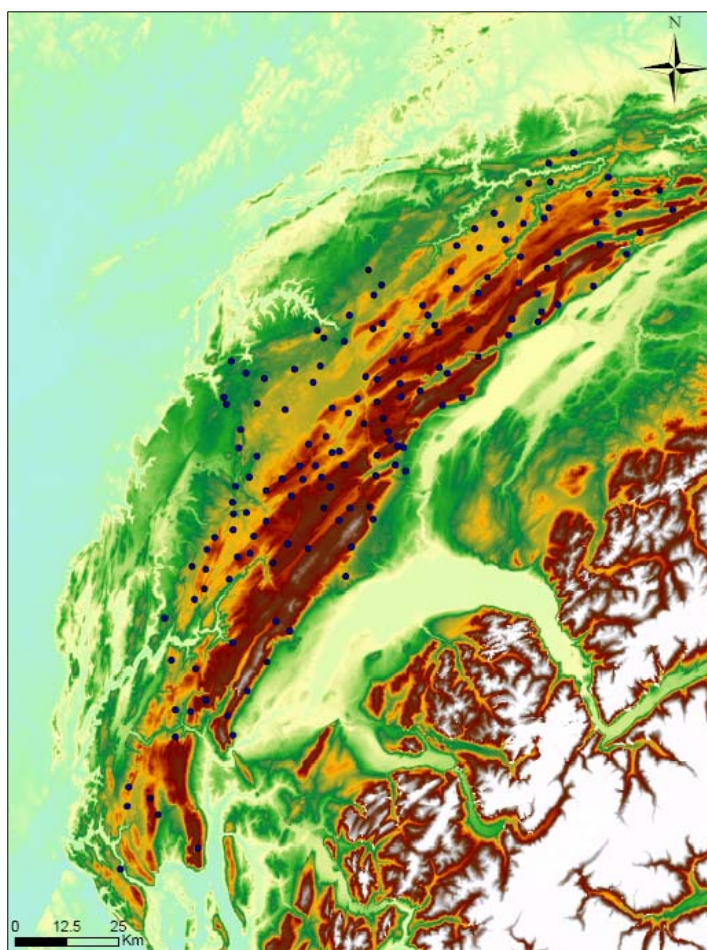


Figure 2-14 : Répartition des 154 placettes ré-échantillonnées au cours de l'été 2007 dans le massif jurassien (France et Suisse).

2.4.3.3 *Etat 2007 : échantillon réalisé*

Au cours de l'été 2007, 164 des 208 placettes ont été ré-échantillonnées entre mai et octobre, dont 10 ont été réinstallées dans des conditions très perturbées, sur des placettes en coupe de régénération ou fortement touchées par la tempête de 1999. Au total, 44 placettes n'ont pas été retrouvées. Certaines de ces placettes ont été passées en coupes rases, et pour d'autres l'absence de sapins marqués (prélevés en éclaircies) n'a pas permis de re-localiser avec exactitude la placette d'origine. Les marques de peinture ayant servi à marquer les sapins étant encore visibles, et les étiquettes portant un numéro compris entre 1 et 6 étant toujours lisibles, les relevés ont pu être ré-échantillonnés sur l'exact emplacement d'origine. Au final, ce sont 154 placettes qui ont été retenues pour une comparaison de la composition floristique entre 1989 et 2007. Globalement ces 154 placettes couvrent bien l'ensemble des 12 strates du plan de ré-échantillonnage (Table 2–7) ainsi que l'ensemble du massif du Jura (France et Suisse) (Figure 2-14). Parmi ces 154 placettes, 18 placettes sur les 23 de départ ont bénéficié d'analyses en 2007.

-APPROCHE MACROECOLOGIQUE DANS UN REFERENTIEL ESPECE-

Lenoir, J., Gégout, J. C., Marquet, P. A., De Ruffray, P., Brisse, H. (2008). A Significant Upward Shift in Plant Species Optimum Elevation During the 20th Century. *Science*, **320**: 1768-1771.



Cardamine heptaphylla, France (Photo : Lenoir J.)

Chapitre 3: Approche macroécologique dans un référentiel espèce : remontée significative de l'optimum altitudinal des plantes au cours du 20^{ème} siècle

3.1 Abstract

Spatial fingerprints of climate change on biotic communities are usually associated with changes in the distribution of species at their latitudinal or altitudinal extremes. By comparing the altitudinal distribution of 171 forest plant species between 1905-1985 and 1986-2005 along the entire elevation range (0-2,600 m.a.s.l.) in West Europe, we show that climate warming has resulted in a significant upward shift of species optimum elevation averaging 29 m/decade. The shift is larger for species restricted to mountain habitats and for grassy species, characterized by faster population turnover. Our study shows that climate change affects the spatial core of the distributional range of plant species, in addition of their distributional margins, as previously reported.

3.2 Introduction

Recent warming has induced biological and ecological responses of animals and plants throughout the world (Parmesan & Yohe, 2003; Root *et al.*, 2003; Walther *et al.*, 2002). Consistent responses to global warming or 'fingerprints' are apparent in the phenology and distribution of species (Hickling *et al.*, 2006; Hughes, 2000; Parmesan & Yohe, 2003; Root *et al.*, 2003; Walther *et al.*, 2002). For plants, invertebrates, and vertebrates, climate change has strongly influenced distribution and abundance at range margins both in latitude (polar margins) (Chapin *et al.*, 2004; Hickling *et al.*, 2006; Perry *et al.*, 2005; Sturm *et al.*, 2001) and elevation (upper margins) (Grabherr *et al.*, 1994; Hickling *et al.*, 2006; Keller *et al.*, 2000; Tryjanowski *et al.*, 2005), and even in depth for marine fishes (Perry *et al.*, 2005). Shifts at the upper edge of altitudinal ranges agree with the hypothesis of an upward trend to escape rising temperatures (Kullman, 2002; Penuelas & Boada, 2003; Walther *et al.*, 2005a). Changes in range limits, however, are just one expression, albeit important, of the likely consequences of climate change. More subtle changes within the range of species are also likely, and although poorly explored as yet, might have important ecological and evolutionary consequences. Assuming niche conservatism over evolutionary time (Peterson *et al.*, 1999), we tested for large-scale (across temperate and Mediterranean mountain forests in West

Europe), long-term (over the 20th century), and multi-species (through an assemblage of 171 species), climate-related responses in forest plant altitudinal distributions. We analyzed species responses by measuring shifts in the altitudinal position of species' maximum probability of presence within their distribution, instead of focusing on distributional extremes. Additionally, we tested for the effect of ecological and life history traits on the magnitude of the response to climate warming (Lavergne *et al.*, 2006). In particular, we tested whether species restricted to mountain areas (Grabherr *et al.*, 1994; Keller *et al.*, 2000; Pauli *et al.*, 2007; Thuiller *et al.*, 2005b; Walther *et al.*, 2005a) and/or fast generation times (Cardillo *et al.*, 2005) are particularly sensitive to temperature changes.

3.3 Materials and methods

We studied species in forest communities found between lowland to the upper subalpine vegetation belt (0-2,600 m.a.s.l.) over six mountain ranges in West Europe (the Western Alps, the Northern Pyrenees, the Massif Central, the Western Jura, the Vosges, and the Corsican range). Climatic change in France has been characterized by increases in average temperature of far greater magnitude than the world mean annual temperature rising, of about 0.6 °C over the 20th century (Jones *et al.*, 2001), reaching up to 0.9 °C (Moisselin *et al.*, 2002) and even up close to 1 °C in the alpine region since the early 1980s (Beniston *et al.*, 1997). From two large-scale floristic inventories (about 28,000 surveys) (See Supplementary materials), we extracted two well-balanced subsamples, including 3,991 surveys each, carried out across the studied mountain ranges (See Figure 3-1 for surveys location).

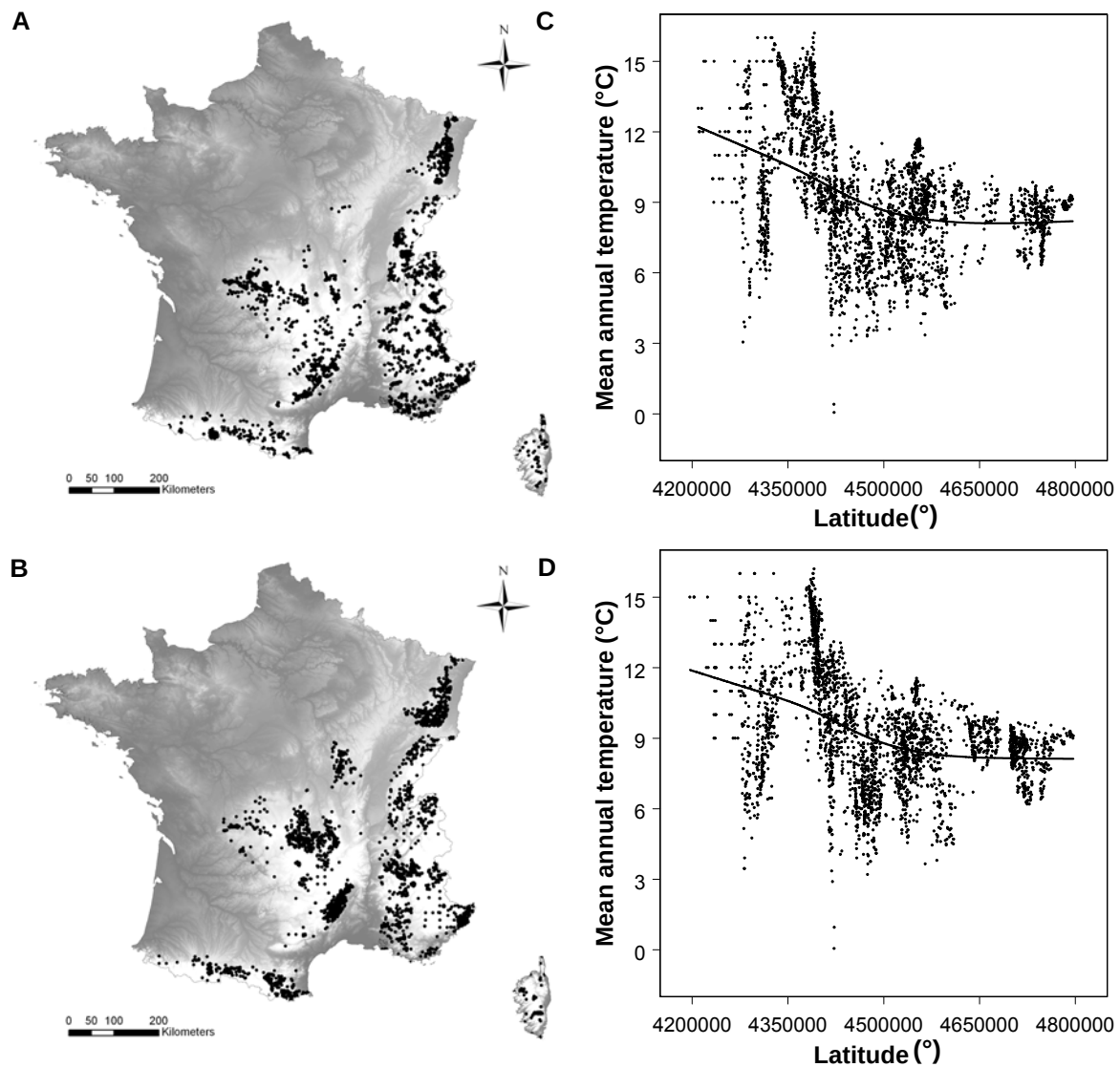


Figure 3-1: Location of the 7,982 forest sites in Western European mountains during (A) 1905-1985 and (B) 1986-2005. Evolution of mean annual temperature of sampled surveys along the latitudinal gradient (WGS84) during (C) 1905-1985 and (D) 1986-2005. Solid curves have been smoothed using a smoothing spline (d.f. = 3). Mean annual temperatures were obtained from the meteorological model Aurelhy based on interpolated data gathered from the French National Climatic Network (Météo-France) during 1961-1990.

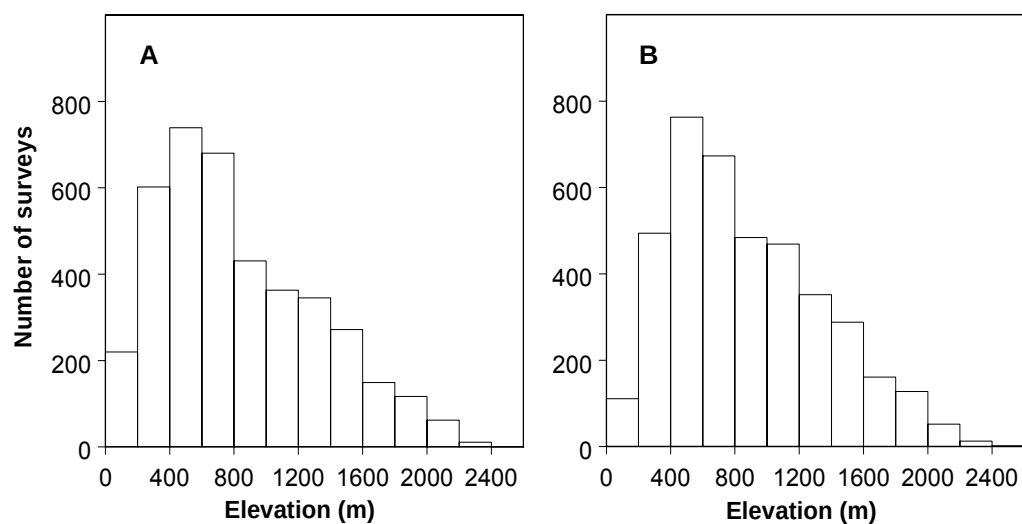


Figure 3-2: Altitudinal distribution of surveys in 200 m intervals during (A) 1905-1985 and (B) 1986-2005.

The first subsample included surveys carried out before the mid 1980s (1905-1985), and the other one after 1985 (1986-2005) (See Figure 3-2 for altitudinal distribution of surveys). We chose this temporal threshold because the analysis of yearly-mean surface temperature anomalies between 1965-2005 shows that in 1986 the studied mountain ranges experienced a temperature regime shift (Figure 3-3A), staying above the average baseline conditions. In contrast, analysis of annual precipitation anomalies between 1965-2005 does not show any trend or precipitation regime shift (Figure 3-3B). The subsampling method (See Supplementary materials) was carried out in order to avoid a potential bias attributable to an uneven sampling effort between periods. In particular, we controlled for artificial warming (Figure 3-1) (See Supplementary materials) which could be generated by the sampling of recent plots located in warmer conditions (i.e. southern latitude) regardless of climate warming. Our study was restricted to forests communities where long-term changes outweigh short-term tendencies, since the forest canopy acts as a buffer zone smoothing extreme interannual variation in temperature, in comparison with open areas that are far more influenced by both interannual climatic variation and agricultural practices. Changes in species distribution under the forest canopy can therefore be considered as fingerprints of regional trends rather than reflecting idiosyncratic trends in time or space.

As we were more interested in the unexplored phenomenon of within range shifts in plant species, we investigated changes in species optimum elevation over the study period instead of changes at the upper and lower boundaries of their distributions, which are more sensitive to sampling effort (Shoo *et al.*, 2006). By using simple logistic regression, we computed the altitude of maximum probability of presence also called ‘optimum elevation’ within each period for 171 species that were best described by unimodal bell-shaped models (See Supplementary materials) and had more than 50 occurrences (Coudun & Gégout, 2006). In total, the studied species account for almost 62% of occurrences in our data set. The change in the altitudinal distribution of species was measured as the difference in their optimum elevation between 1905-1985 and 1986-2005.

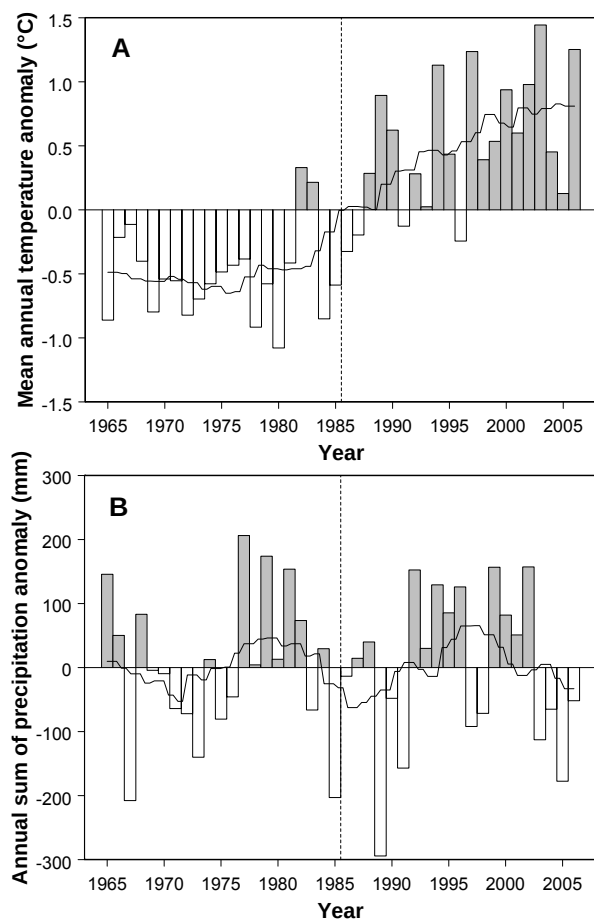


Figure 3-3: Climatic trends from 1965 to 2006. (A) Yearly-mean surface temperature anomalies (using overall mean temperature as baseline) and (B) annual precipitation anomalies (using overall mean annual precipitation as baseline) averaged for 73 elevation sites in the French mountains ranging in altitude from 10 to 2,010 m above sea level. Solid grey bars refer to positive anomalies whereas open bars refer to negative ones. The solid curve is the smoothed average using a ten-year filter. Data have been gathered from the French National Climatic Network (Météo-France).

3.4 Results and discussions

The optimum elevation of forest plant species shifted mostly upward during the end of the 20th century (Figure 3-4). The general upward trend between 1971 (mean year of surveys occurring from 1905 to 1985) and 1993 (mean year of surveys occurring from 1986 to 2005) is statistically highly significant (mean difference in optimum elevation 64.8 m, confidence interval for mean CI[95%] = [40.8 ; 88.8], $n = 171$, Student's paired-sample t -test, $t = 5.33$, d.f. = 170, $P < 10^{-4}$), amounting to an average of 29.4 m per decade. As a test of the robustness of the observed trend, we confirmed that the potential existence of an artefact in optimum elevation estimations due to the use of unimodal symmetric curves⁹ did not account for the observed pattern of positive shifts in altitudinal distributions. Indeed, such potential artefacts should affect optimum elevation estimations regardless of the period, and thus no trend should be expected. Interestingly, the size of the species altitudinal range around the optimum elevation¹⁰, did not show a significant change between periods. The observed change in optimum elevation and lack of it in amplitude or range suggest that both the upper and the lower distributional margins may have shifted upward, implying the displacement of the whole altitudinal range.

⁹ The impact of the symmetry assumption in Gaussian Logistic Regressions (GLR) on our results was tested by using a more flexible curve-fitting tool, namely Generalized Additive Models (GAM), which allows for asymmetry in hump-shaped curves (See Supporting Online Material). We also found a statistically highly significant shift of 27 m per decade (mean difference in optimum elevation 59.4 m, CI[95%] = [16.5 ; 102.4], $n = 171$, Student's paired-sample t -test, $t = 2.73$, d.f. = 170, $P < 10^{-2}$).

¹⁰ The 'ecological amplitude' is a proxy for the size of the species altitudinal range around the optimum elevation (See Supporting Online Material). We found no significant differences between 1905-1985 and 1986-2005 (mean difference in ecological amplitude 2.3 m, CI[95%] = [-11.9 ; 16.6], $n = 171$, Student's paired-sample t -test, $t = 0.32$, d.f. = 170, $P = 0.75$).

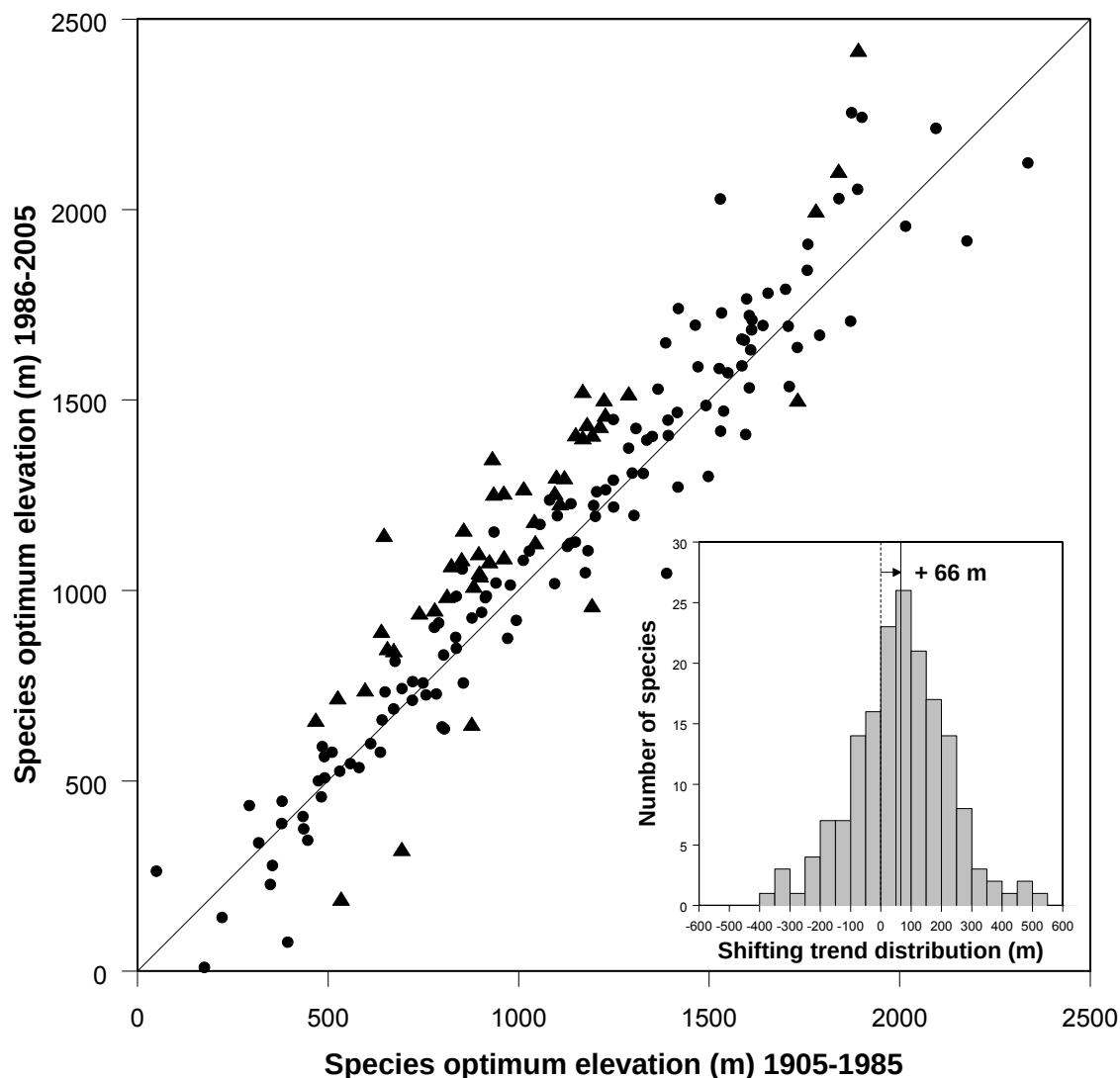


Figure 3-4: Scatter diagram of forest plant species ($n = 171$) 'optimum elevation' (i.e., altitude value at maximum probability of presence), for the periods 1905-1985 and 1986-2005. Each point represents one species: species showing non-overlapping 95% confidence interval around the optimum elevation between periods are displayed as solid triangles (▲) ($n = 46$), whereas species with overlapping 95% confidence intervals are displayed as solid circles (●) ($n = 125$) (See Tables S1 and S2 for details) (See Supplementary materials). The inset shows the distribution of the species differences in optimum elevation between periods. The vertical dotted line marks zero shift and the vertical solid line marks the median shift. The arrow describes the direction of the shift.

Most species in the 1986-2005 period had higher optimum elevations than in the 1905-1985 period (Figure 3-4). More than two-thirds (118/171) of the species shifted their optima upward, whereas only one-third (53/171) shifted their optima downward. Change in optimum elevation of any individual species or taxon may have a number of possible explanations, but confounding factors decline with increasing numbers of species studied (Parmesan & Yohe, 2003). This overall upward trend for an assemblage of 171 forest plant species in Western European mountains is consistent with results focusing on the highest alpine and nival vegetation belts (Grabherr *et al.*, 1994; Keller *et al.*, 2000; Lesica & McCune, 2004; Walther *et al.*, 2005a). We provide strong evidence that forest plant species, as many other vertebrates and invertebrates species (Hill *et al.*, 2002; Konvicka *et al.*, 2003; Perry *et al.*, 2005; Shoo *et al.*, 2006; Wilson *et al.*, 2005), have already followed the pace of climate change by shifting their distributions to higher altitudes and that these changes affect the core of their ranges, or those areas where habitat suitability or maximum probability of presence is the highest. Thus, climate warming does not only affect species at their range boundaries but its consequences ripple through the whole range of species.

In general, our results show that species displayed different rates of movement, behaving in a seemingly idiosyncratic way in response to climate change (See inset in Figure 3-4). However, species that share the same ecological properties may show similar consistent patterns of changes (Thuiller *et al.*, 2005a). We tested the hypothesis that species geographically restricted to mountains and/or with a shorter life cycle show more pronounced changes in distribution than those not restricted to mountain habitats and long-lived (See Supplementary materials). Figure 3-5A illustrates a larger shift in the optimum elevation for the ‘mountainous’ (area of occupancy restricted to mountain ranges) *Orthilia secunda* than for the ‘ubiquitous’ (area of occupancy that encompassed both mountain ranges and lowland areas) *Paris quadrifolia*, whereas Figure 3-5B illustrates a larger shift for the small ‘grassy’ (associated with a fast breeding rate) *Galium rotundifolium* than for the large ‘woody’ (associated with slow breeding rate) *Sorbus aria* (See also Table 3-1 et 3-2).

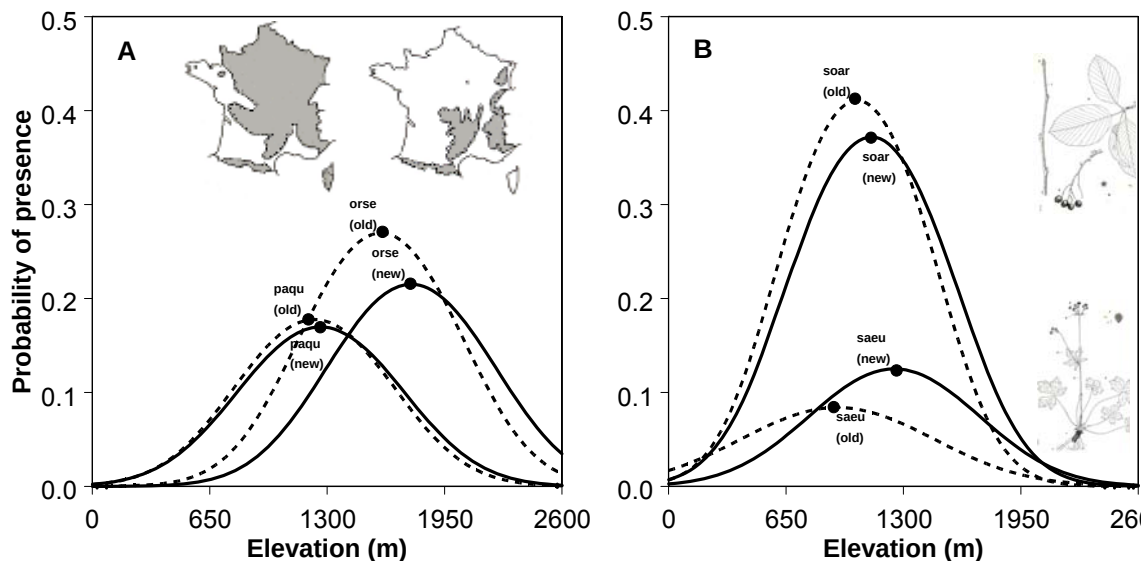


Figure 3-5: Examples of Western European plant distributions that have shifted upward. Elevational response curves derived with logistic regression models during 1905-1985 (dotted lines) and during 1986-2005 (solid lines) for two species according to geographic distribution pattern (A): ubiquitous *Paris quadrifolia* (paqu), and mountainous *Orthilia secunda* (orse), and also for two species according to life-form (B): grassy *Galium rotundifolium* (garo) and woody *Sorbus aria* (soar). The solid circles (●) indicate the position of the optimum elevation. Maps and drawing pictures (D. Mansion) are from the Flore Forestière Française Sources (Institut pour le Développement Forestier).

Table 3–1: Species list displaying a highly significant Gaussian logit model (at the 0.001 level, Chi-squared test on the drop in residual deviance (D0–D)) within their elevation range for both periods (1905-1985 and 1986-2005). D0 is the null deviance, and D is the residual deviance of the Gaussian logit model. Species nomenclature followed Flora Europaea (Tutin *et al.*, 2001).

Species	Range area	Life-form	1905-1985		1986-2005	
			D ₀	D ₀ -D	D ₀	D ₀ -D
<i>Abies alba</i>	mountainous	woody	4 719	400.44	5 237	802.78
<i>Acer campestre</i>	ubiquitous	woody	2 933	139.19	2 660	171.77
<i>Acer monspessulanum</i>	ubiquitous	woody	1 522	153.74	845	57.57
<i>Acer opalus</i>	mountainous	woody	2 492	124.91	2 469	112.64
<i>Acer platanoides</i>	ubiquitous	woody	927	42.16	1 193	28.27
<i>Acer pseudoplatanus</i>	ubiquitous	woody	3 050	110.00	3 663	155.80
<i>Actaea spicata</i>	mountainous	grassy	1 028	113.01	1 298	197.03
<i>Adenostyles alliariae</i>	mountainous	grassy	845	133.67	1 381	281.86
<i>Anemone nemorosa</i>	ubiquitous	grassy	2 267	24.02	2 442	28.56
<i>Anthyllis vulneraria</i>	ubiquitous	grassy	705	54.64	776	53.17
<i>Aquilegia vulgaris</i>	ubiquitous	grassy	1 166	57.00	776	72.63
<i>Arabis turrita</i>	mountainous	grassy	606	47.56	697	17.87
<i>Aruncus dioicus</i>	mountainous	grassy	631	74.10	614	60.04
<i>Aster bellidifolium</i>	mountainous	grassy	753	168.00	721	210.85
<i>Athyrium filix-femina</i>	ubiquitous	grassy	3 368	123.88	3 609	116.80
<i>Atrichum undulatum</i>	ubiquitous	grassy	639	32.43	1 381	53.62
<i>Berberis vulgaris</i>	ubiquitous	woody	1 063	113.76	776	86.22
<i>Blechnum spicant</i>	ubiquitous	grassy	1 304	39.09	845	17.62
<i>Buxus sempervirens</i>	ubiquitous	woody	2 965	288.82	2 386	41.64
<i>Calamagrostis varia</i>	mountainous	grassy	868	191.75	776	137.86
<i>Calamintha grandiflora</i>	mountainous	grassy	1 014	214.00	1 498	393.11
<i>Campanula rhomboidalis</i>	mountainous	grassy	664	153.30	598	141.84

Chapitre 3 – Approche macroécologique dans un référentiel espèce

Species	Range area	Life-form	1905-1985		1986-2005	
			D ₀	D ₀ -D	D ₀	D ₀ -D
<i>Campanula rotundifolia</i>	ubiquitous	grassy	1 492	176.30	1 049	67.99
<i>Cardamine heptaphylla</i>	mountainous	grassy	1 564	164.91	1 709	226.35
<i>Cardamine pentaphyllos</i>	mountainous	grassy	697	76.99	876	179.91
<i>Cardamine pratensis</i>	ubiquitous	grassy	537	42.80	927	50.17
<i>Carex digitata</i>	ubiquitous	grassy	1 725	35.63	1 504	60.63
<i>Carex sylvatica</i>	ubiquitous	grassy	1 939	24.41	1 820	54.86
<i>Carpinus betulus</i>	ubiquitous	woody	2 258	345.43	2 487	495.57
<i>Castanea sativa</i>	ubiquitous	woody	2 832	451.93	3 233	470.21
<i>Cephalanthera longifolia</i>	ubiquitous	grassy	1 063	21.47	1 160	49.38
<i>Cephalanthera rubra</i>	ubiquitous	grassy	1 387	28.83	807	26.47
<i>Cicerbita alpina</i>	mountainous	grassy	581	103.71	631	109.68
<i>Clinopodium vulgare</i>	ubiquitous	grassy	2 038	56.63	1 976	93.67
<i>Corylus avellana</i>	ubiquitous	woody	4 480	202.33	4 394	257.67
<i>Crataegus laevigata</i>	ubiquitous	woody	721	33.63	1 119	88.80
<i>Crataegus monogyna</i>	ubiquitous	woody	4 013	320.85	3 866	250.24
<i>Cruciata glabra</i>	mountainous	grassy	978	93.30	913	57.84
<i>Cytisophyllum sessilifolium</i>	mountainous	woody	2 460	68.31	2 405	15.42
<i>Cytisus scoparius</i>	ubiquitous	woody	2 243	136.84	2 586	272.21
<i>Dactylorhiza maculata</i>	ubiquitous	grassy	745	37.72	1 000	101.02
<i>Daphne laureola</i>	ubiquitous	woody	2 140	65.38	2 400	94.10
<i>Digitalis lutea</i>	ubiquitous	grassy	1 146	18.36	1 206	27.77
<i>Digitalis purpurea</i>	ubiquitous	grassy	1 842	80.52	1 298	43.86
<i>Dryopteris dilatata</i>	ubiquitous	grassy	1 587	74.36	2 432	121.99
<i>Dryopteris filix-mas</i>	ubiquitous	grassy	3 722	110.92	4 211	212.64
<i>Epilobium angustifolium</i>	ubiquitous	grassy	1 324	162.60	1 355	122.79
<i>Epilobium montanum</i>	ubiquitous	grassy	2 660	168.12	2 766	327.45
<i>Epipactis atrorubens</i>	ubiquitous	grassy	1 084	98.88	729	96.87
<i>Epipactis helleborine</i>	ubiquitous	grassy	1 798	22.81	1 837	26.77
<i>Euphorbia characias</i>	ubiquitous	grassy	1 146	190.11	898	120.77
<i>Evonymus europaeus</i>	ubiquitous	woody	1 239	144.73	1 014	121.62
<i>Fagus sylvatica</i>	ubiquitous	woody	5 487	713.24	5 477	655.74
<i>Festuca altissima</i>	mountainous	grassy	2 175	129.18	2 054	119.75
<i>Festuca flavescens</i>	mountainous	grassy	905	326.14	1 285	502.19
<i>Festuca heterophylla</i>	ubiquitous	grassy	1 928	53.95	2 651	77.54
<i>Fragaria vesca</i>	ubiquitous	grassy	4 051	141.47	3 963	107.42
<i>Fraxinus excelsior</i>	ubiquitous	woody	3 531	136.73	3 926	167.50
<i>Galeopsis tetrahit</i>	ubiquitous	grassy	1 896	43.26	1 847	65.74
<i>Galium odoratum</i>	ubiquitous	grassy	3 481	335.48	3 816	353.83
<i>Galium rotundifolium</i>	mountainous	grassy	1 418	69.38	1 742	186.10
<i>Galium saxatile</i>	ubiquitous	grassy	1 132	62.29	898	80.07
<i>Genista cinerea</i>	mountainous	woody	664	47.45	1 014	18.53
<i>Genista pilosa</i>	ubiquitous	woody	1 837	38.56	1 399	38.21
<i>Gentiana lutea</i>	mountainous	grassy	1 056	244.82	1 035	333.90
<i>Geranium nodosum</i>	mountainous	grassy	1 213	17.69	1 720	170.25
<i>Geranium robertianum</i>	ubiquitous	grassy	3 119	94.17	3 077	115.97
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	mountainous	grassy	1 180	180.63	713	92.06
<i>Hedera helix</i>	ubiquitous	woody	4 802	997.51	4 846	1087.73
<i>Helleborus foetidus</i>	ubiquitous	grassy	2 881	51.48	2 372	18.62
<i>Hepatica nobilis</i>	mountainous	grassy	3 330	171.77	3 178	193.25
<i>Hieracium murorum</i>	ubiquitous	grassy	4 945	389.15	4 694	314.08
<i>Hieracium prenanthoides</i>	mountainous	grassy	1 259	287.54	1 343	448.85
<i>Holcus mollis</i>	ubiquitous	grassy	1 731	102.38	2 023	144.85
<i>Homogyne alpina</i>	mountainous	grassy	1 492	751.76	1 246	637.98
<i>Hordelymus europaeus</i>	mountainous	grassy	1 042	108.60	1 374	177.34
<i>Ilex aquifolium</i>	ubiquitous	woody	3 650	267.37	3 273	212.43

Chapitre 3 – Approche macroécologique dans un référentiel espèce

Species	Range area	Life-form	1905-1985		1986-2005	
			D ₀	D ₀ -D	D ₀	D ₀ -D
<i>Juniperus communis</i>	ubiquitous	woody	3 193	63.27	2 885	30.79
<i>Knautia dipsacifolia</i>	mountainous	grassy	986	45.18	572	50.65
<i>Lamium galeobdolon</i>	ubiquitous	grassy	2 969	121.59	3 230	95.01
<i>Laserpitium gallicum</i>	mountainous	grassy	639	39.87	664	37.52
<i>Laserpitium latifolium</i>	mountainous	grassy	1 132	87.64	920	135.18
<i>Lathyrus linifolius</i>	ubiquitous	grassy	1 754	47.65	1 880	101.72
<i>Lathyrus niger</i>	mountainous	grassy	623	54.26	546	28.16
<i>Lathyrus vernus</i>	mountainous	grassy	1 737	66.69	1 634	90.08
<i>Leucobryum glaucum</i>	ubiquitous	grassy	905	102.37	853	111.61
<i>Ligustrum vulgare</i>	ubiquitous	woody	2 532	211.76	2 155	260.63
<i>Lilium martagon</i>	mountainous	grassy	1 634	86.44	1 443	154.00
<i>Lonicera alpigena</i>	mountainous	woody	1 160	227.46	1 418	365.73
<i>Lonicera etrusca</i>	ubiquitous	woody	1 628	129.95	1 393	104.33
<i>Lonicera nigra</i>	mountainous	woody	1 831	461.77	2 501	613.27
<i>Lonicera periclymenum</i>	ubiquitous	woody	2 685	305.26	2 541	361.45
<i>Lonicera xylosteum</i>	ubiquitous	woody	3 262	242.35	2 992	153.83
<i>Luzula luzuloides</i>	mountainous	grassy	2 315	178.36	1 981	141.66
<i>Luzula nivea</i>	mountainous	grassy	2 496	451.97	2 937	820.05
<i>Lysimachia nemorum</i>	ubiquitous	grassy	1 253	88.17	807	21.67
<i>Maianthemum bifolium</i>	mountainous	grassy	1 737	150.89	1 292	140.78
<i>Melampyrum sylvaticum</i>	mountainous	grassy	1 754	567.27	1 285	384.28
<i>Melampyrum velebaticum</i>	mountainous	grassy	1 213	142.48	949	127.04
<i>Melica uniflora</i>	ubiquitous	grassy	2 921	111.15	2 510	34.05
<i>Melittis melissophyllum</i>	ubiquitous	grassy	2 170	189.31	1 714	48.93
<i>Mercurialis perennis</i>	ubiquitous	grassy	2 795	174.27	2 634	159.59
<i>Milium effusum</i>	ubiquitous	grassy	2 315	34.58	2 074	45.67
<i>Moehringia trinervia</i>	ubiquitous	grassy	1 923	35.73	1 546	18.55
<i>Mycelis muralis</i>	ubiquitous	grassy	3 066	106.99	2 957	66.05
<i>Neottia nidus-avis</i>	ubiquitous	grassy	1 393	80.83	1 112	61.73
<i>Orthilia secunda</i>	mountainous	grassy	2 214	477.09	1 703	357.33
<i>Oxalis acetosella</i>	ubiquitous	grassy	4 268	306.31	4 162	384.18
<i>Paris quadrifolia</i>	ubiquitous	grassy	2 301	201.82	2 363	172.07
<i>Phyteuma ovatum</i>	mountainous	grassy	546	212.67	792	290.35
<i>Phyteuma spicatum</i>	ubiquitous	grassy	2 857	175.21	2 905	244.23
<i>Pimpinella saxifraga</i>	ubiquitous	grassy	631	52.87	563	22.01
<i>Pinus cembra</i>	mountainous	woody	589	281.25	1 021	633.54
<i>Pinus sylvestris</i>	mountainous	woody	3 302	109.36	3 096	118.90
<i>Poa nemoralis</i>	ubiquitous	grassy	3 663	45.72	3 534	26.18
<i>Polygala chamaebuxus</i>	mountainous	grassy	1 253	319.48	631	105.81
<i>Polygonatum multiflorum</i>	ubiquitous	grassy	1 896	94.99	1 869	136.47
<i>Polygonatum odoratum</i>	ubiquitous	grassy	1 842	130.09	1 021	53.33
<i>Polygonatum verticillatum</i>	mountainous	grassy	2 160	315.04	2 651	376.11
<i>Polypodium vulgare</i>	ubiquitous	grassy	2 334	48.82	2 099	34.83
<i>Polystichum aculeatum</i>	mountainous	grassy	838	28.32	1 173	102.23
<i>Prenanthes purpurea</i>	mountainous	grassy	4 338	596.87	4 157	773.12
<i>Primula elatior</i>	ubiquitous	grassy	1 035	23.07	1 220	32.42
<i>Prunus avium</i>	ubiquitous	woody	2 272	51.27	2 550	159.53
<i>Prunus mahaleb</i>	ubiquitous	woody	1 132	49.78	1 480	75.68
<i>Prunus spinosa</i>	ubiquitous	woody	2 038	102.51	2 234	126.62
<i>Pteridium aquilinum</i>	ubiquitous	grassy	4 094	339.78	3 866	451.63
<i>Pulmonaria affinis</i>	ubiquitous	grassy	868	35.01	1 587	35.59
<i>Pulsatilla alpina</i>	mountainous	grassy	555	197.37	964	490.82
<i>Quercus petraea</i>	ubiquitous	woody	3 641	258.75	3 330	382.91
<i>Quercus pubescens</i>	ubiquitous	woody	3 983	236.21	3 851	240.46
<i>Quercus robur</i>	ubiquitous	woody	2 836	363.76	2 301	344.67

Species	Range area	Life-form	1905-1985		1986-2005	
			D ₀	D ₀ -D	D ₀	D ₀ -D
<i>Ranunculus aduncus</i>	mountainous	grassy	823	98.18	1 657	316.07
<i>Rhamnus cathartica</i>	ubiquitous	woody	927	64.36	606	17.25
<i>Ribes alpinum</i>	mountainous	woody	1 674	117.12	2 301	137.12
<i>Ribes petraeum</i>	mountainous	woody	737	60.11	913	143.13
<i>Rosa arvensis</i>	ubiquitous	woody	1 272	48.45	2 094	114.67
<i>Rosa canina</i>	ubiquitous	woody	1 473	77.28	2 358	74.90
<i>Rosa pendulina</i>	mountainous	woody	1 640	392.74	2 048	569.51
<i>Rubus fruticosus</i>	ubiquitous	woody	737	55.51	2 677	144.05
<i>Rubus idaeus</i>	mountainous	woody	3 251	384.90	3 208	465.86
<i>Rubus saxatilis</i>	mountainous	woody	942	204.44	993	163.33
<i>Rumex arifolius</i>	mountainous	grassy	689	128.97	942	229.65
<i>Salix caprea</i>	ubiquitous	woody	784	21.25	1 021	36.48
<i>Sambucus racemosa</i>	mountainous	woody	2 315	116.06	1 981	154.67
<i>Sanicula europaea</i>	ubiquitous	grassy	1 776	35.68	1 965	111.54
<i>Saxifraga cuneifolia</i>	mountainous	grassy	942	270.43	935	129.40
<i>Saxifraga rotundifolia</i>	mountainous	grassy	913	192.33	1 139	261.06
<i>Scilla lilio-hyacinthus</i>	mountainous	grassy	648	85.01	555	58.76
<i>Senecio ovatus subsp. ovatus</i>	mountainous	grassy	1 467	95.90	1 725	55.01
<i>Solidago virgaurea</i>	ubiquitous	grassy	1 896	42.94	2 189	97.13
<i>Sorbus aria</i>	mountainous	woody	4 203	472.73	4 139	363.09
<i>Sorbus aucuparia</i>	mountainous	woody	4 253	505.73	4 465	778.28
<i>Sorbus torminalis</i>	ubiquitous	woody	1 070	141.21	729	53.63
<i>Stellaria nemorum</i>	mountainous	grassy	1 510	116.68	1 599	138.46
<i>Tamus communis</i>	ubiquitous	grassy	2 135	210.08	1 885	222.43
<i>Teucrium scorodonia</i>	ubiquitous	grassy	3 193	191.99	3 534	364.42
<i>Tilia platyphyllos</i>	ubiquitous	woody	1 510	140.32	1 725	90.79
<i>Trifolium ochroleucon</i>	ubiquitous	grassy	689	48.27	964	25.63
<i>Ulmus glabra</i>	mountainous	woody	890	54.26	1 077	28.68
<i>Valeriana montana</i>	mountainous	grassy	883	202.91	639	124.83
<i>Veratrum album</i>	mountainous	grassy	639	168.68	905	203.38
<i>Veronica austriaca</i>	ubiquitous	grassy	1 387	368.18	1 430	388.96
<i>Veronica officinalis</i>	ubiquitous	grassy	2 559	187.93	2 311	126.08
<i>Viburnum lantana</i>	ubiquitous	woody	2 857	159.97	2 414	123.19
<i>Viburnum opulus</i>	ubiquitous	woody	1 233	77.84	1 200	90.45
<i>Vicia sepium</i>	ubiquitous	grassy	2 703	88.16	2 651	52.24
<i>Vincetoxicum hirundinaria</i>	ubiquitous	grassy	1 368	28.95	1 455	44.86
<i>Viola biflora</i>	mountainous	grassy	721	265.12	729	243.60
<i>Viola hirta</i>	ubiquitous	grassy	1 220	48.83	768	47.04
<i>Viola reichenbachiana</i>	ubiquitous	grassy	4 326	140.95	4 297	136.68

Table 3–2: Magnitude of shift, optimum elevation (OPT) and 95% confidence interval (INF.CI and SUP.CI) around each species optimum elevation for both periods (1905-1985 and 1986-2005). Species in bold show non-overlapping 95% confidence interval between periods. Species nomenclature followed Flora Europaea (Tutin *et al.*, 2001).

Species	Shift (m)	1905-1985			1986-2005		
		INF.CI	OPT (m)	SUP.CI	INF.CI	OPT (m)	SUP.CI
<i>Abies alba</i>	214	1 174	1 214	1 261	1 380	1 428	1 486
<i>Acer campestre</i>	18	563	642	702	596	660	710
<i>Acer monspessulanum</i>	139	551	597	639	664	736	802
<i>Acer opalus</i>	137	853	899	948	986	1 035	1 093
<i>Acer platanoides</i>	124	704	790	876	808	914	1 022
<i>Acer pseudoplatanus</i>	137	988	1 042	1 104	1 125	1 178	1 244
<i>Actaea spicata</i>	230	1 109	1 169	1 249	1 338	1 398	1 481
<i>Adenostyles alliariae</i>	126	1 526	1 654	1 916	1 666	1 780	1 984
<i>Anemone nemorosa</i>	- 57	587	784	910	438	728	863
<i>Anthyllis vulneraria</i>	- 187	1 399	1 596	2 240	1 282	1 409	1 679
<i>Aquilegia vulgaris</i>	22	1 353	1 549	2 136	1 422	1 571	1 926

Chapitre 3 – Approche macroécologique dans un référentiel espèce

Species	Shift (m)	1905-1985			1986-2005		
		INF.CI	OPT (m)	SUP.CI	INF.CI	OPT (m)	SUP.CI
<i>Arabis turrita</i>	204	783	853	934	926	1 056	1 263
<i>Aruncus dioicus</i>	253	1 108	1 180	1 286	1 317	1 433	1 670
<i>Aster bellidiastrum</i>	- 60	1 790	2 016	2 779	1 823	1 956	2 296
<i>Athyrium filix-femina</i>	- 12	1 076	1 135	1 209	1 069	1 123	1 190
<i>Atrichum undulatum</i>	16	66	492	626	95	508	652
<i>Berberis vulgaris</i>	116	1 460	1 606	1 915	1 537	1 722	2 244
<i>Blechnum spicant</i>	- 344	1 222	1 389	1 836	915	1 045	1 236
<i>Buxus sempervirens</i>	165	751	780	810	860	946	1 032
<i>Calamagrostis varia</i>	- 94	1 624	1 732	1 939	1 536	1 638	1 831
<i>Calamintha grandiflora</i>	50	1 362	1 417	1 491	1 429	1 467	1 515
<i>Campanula rhomboidalis</i>	- 165	1 715	1 872	2 319	1 619	1 707	1 888
<i>Campanula rotundifolia</i>	- 199	1 403	1 498	1 650	1 207	1 299	1 450
<i>Cardamine heptaphylla</i>	173	1 073	1 120	1 178	1 244	1 293	1 356
<i>Cardamine pentaphyllos</i>	224	1 204	1 289	1 426	1 450	1 513	1 607
<i>Cardamine pratensis</i>	105	318	486	575	402	590	686
<i>Carex digitata</i>	251	922	1 013	1 129	1 168	1 264	1 420
<i>Carex sylvatica</i>	8	528	749	878	649	757	837
<i>Carpinus betulus</i>	67	321	379	421	412	446	473
<i>Castanea sativa</i>	26	442	475	502	452	500	537
<i>Cephalanthera longifolia</i>	495	255	647	800	1 058	1 142	1 264
<i>Cephalanthera rubra</i>	68	808	913	1 027	879	981	1 111
<i>Cicerbita alpina</i>	73	1 501	1 612	1 840	1 562	1 684	1 966
<i>Clinopodium vulgare</i>	- 377	569	693	780	- 419	317	521
<i>Corylus avellana</i>	38	667	722	768	717	760	798
<i>Crataegus laevigata</i>	65	123	510	643	479	575	640
<i>Crataegus monogyna</i>	- 62	318	436	514	128	374	503
<i>Cruciata glabra</i>	- 112	1 395	1 531	1 812	1 291	1 419	1 687
<i>Cytisophyllum sessilifolium</i>	17	546	672	758	- 272	689	891
<i>Cytisus scoparius</i>	- 14	539	612	668	552	598	636
<i>Dactylorhiza maculata</i>	14	1 234	1 393	1 818	1 316	1 407	1 556
<i>Daphne laureola</i>	170	737	812	880	929	982	1 040
<i>Digitalis lutea</i>	147	666	837	979	883	984	1 105
<i>Digitalis purpurea</i>	- 73	935	994	1 063	843	921	1 005
<i>Dryopteris dilatata</i>	- 235	1 111	1 193	1 313	913	958	1 006
<i>Dryopteris filix-mas</i>	26	1 126	1 197	1 293	1 173	1 223	1 287
<i>Epilobium angustifolium</i>	- 175	1 552	1 710	2 041	1 417	1 535	1 751
<i>Epilobium montanum</i>	211	1 137	1 193	1 265	1 347	1 405	1 480
<i>Epipactis atrorubens</i>	233	1 348	1 464	1 679	1 540	1 696	2 092
<i>Epipactis helleborine</i>	70	789	915	1 042	879	985	1 102
<i>Euphorbia characias</i>	213	- 793	50	214	- 170	263	378
<i>Evonymus europaeus</i>	141	71	294	384	318	435	498
<i>Fagus sylvatica</i>	121	942	962	983	1 061	1 083	1 107
<i>Festuca altissima</i>	239	778	824	870	1 014	1 062	1 120
<i>Festuca flavescens</i>	524	1 805	1 891	2 070	2 129	2 415	3 356
<i>Festuca heterophylla</i>	- 98	899	972	1 055	809	874	934
<i>Fragaria vesca</i>	54	1 140	1 205	1 290	1 182	1 259	1 368
<i>Fraxinus excelsior</i>	27	752	803	851	784	830	873
<i>Galeopsis tetrahit</i>	198	611	740	832	874	938	1 006
<i>Galium odoratum</i>	116	1 074	1 108	1 148	1 186	1 225	1 270
<i>Galium rotundifolium</i>	257	1 072	1 150	1 260	1 334	1 406	1 510
<i>Galium saxatile</i>	- 77	1 021	1 095	1 197	963	1 018	1 085
<i>Genista cinerea</i>	218	864	936	1 027	1 015	1 153	1 422
<i>Genista pilosa</i>	- 169	694	805	897	350	636	761
<i>Gentiana lutea</i>	149	1 652	1 760	1 960	1 809	1 909	2 106
<i>Geranium nodosum</i>	85	1 098	1 289	1 983	1 304	1 374	1 475
<i>Geranium robertianum</i>	66	957	1 013	1 077	1 028	1 079	1 139
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	196	1 443	1 533	1 678	1 556	1 729	2 209
<i>Hedera helix</i>	- 80	97	222	304	- 70	142	265
<i>Helleborus foetidus</i>	- 97	768	855	932	370	757	914
<i>Hepatica nobilis</i>	498	1 396	1 529	1 766	1 705	2 028	2 984

Chapitre 3 – Approche macroécologique dans un référentiel espèce

Species	Shift (m)	1905-1985			1986-2005		
		INF.CI	OPT (m)	SUP.CI	INF.CI	OPT (m)	SUP.CI
<i>Hieracium murorum</i>	162	1 303	1 366	1 448	1 429	1 528	1 677
<i>Hieracium prenanthoides</i>	- 259	1 897	2 176	2 988	1 820	1 917	2 095
<i>Holcus mollis</i>	- 121	- 30	349	492	- 418	228	428
<i>Homogyne alpina</i>	- 215	2 090	2 337	3 180	2 018	2 122	2 332
<i>Hordelymus europaeus</i>	196	1 044	1 099	1 170	1 240	1 295	1 367
<i>Ilex aquifolium</i>	- 10	684	722	756	663	712	753
<i>Juniperus communis</i>	- 148	1 259	1 419	1 779	1 134	1 271	1 559
<i>Knautia dipsacifolia</i>	200	1 137	1 249	1 451	1 317	1 449	1 751
<i>Lamium galeobdolon</i>	39	856	904	954	889	943	997
<i>Laserpitium gallicum</i>	- 67	1 335	1 538	2 303	1 300	1 471	1 992
<i>Laserpitium latifolium</i>	321	1 305	1 419	1 626	1 590	1 740	2 074
<i>Lathyrus linifolius</i>	149	846	923	1 007	1 018	1 072	1 139
<i>Lathyrus niger</i>	138	607	676	748	711	814	920
<i>Lathyrus vernus</i>	351	1 086	1 168	1 287	1 376	1 519	1 819
<i>Leucobryum glaucum</i>	19	93	318	404	84	337	424
<i>Ligustrum vulgare</i>	- 317	247	394	480	- 616	77	288
<i>Lilium martagon</i>	23	1 415	1 609	2 107	1 501	1 632	1 880
<i>Lonicera alpigena</i>	- 119	1 653	1 790	2 060	1 605	1 670	1 767
<i>Lonicera etrusca</i>	- 5	450	531	589	392	526	602
<i>Lonicera nigra</i>	4	1 529	1 586	1 663	1 537	1 590	1 660
<i>Lonicera periclymenum</i>	9	275	379	444	289	388	449
<i>Lonicera xylosteum</i>	36	944	979	1 016	972	1 014	1 061
<i>Luzula luzuloides</i>	190	443	525	583	665	715	759
<i>Luzula nivea</i>	115	1 415	1 471	1 545	1 541	1 587	1 644
<i>Lysimachia nemorum</i>	- 7	1 127	1 202	1 308	1 060	1 194	1 470
<i>Maianthemum bifolium</i>	59	1 260	1 336	1 446	1 318	1 394	1 509
<i>Melampyrum sylvaticum</i>	380	1 774	1 874	2 043	2 006	2 254	2 933
<i>Melampyrum velebaticum</i>	- 21	1 257	1 328	1 430	1 244	1 307	1 395
<i>Melica uniflora</i>	249	540	640	711	778	890	985
<i>Melittis melissophyllum</i>	167	631	672	711	751	839	917
<i>Mercurialis perennis</i>	126	844	882	922	967	1 008	1 053
<i>Milium effusum</i>	412	834	931	1 032	1 209	1 343	1 624
<i>Moehringia trinervia</i>	227	745	851	945	949	1 078	1 267
<i>Mycelis muralis</i>	117	1 001	1 056	1 121	1 095	1 173	1 281
<i>Neottia nidus-avis</i>	156	1 017	1 082	1 167	1 150	1 238	1 374
<i>Orthilia secunda</i>	167	1 530	1 598	1 693	1 661	1 766	1 939
<i>Oxalis acetosella</i>	- 6	1 396	1 492	1 636	1 410	1 486	1 591
<i>Paris quadrifolia</i>	35	1 175	1 229	1 298	1 206	1 264	1 341
<i>Phyteuma ovatum</i>	258	1 785	1 840	1 936	1 949	2 097	2 512
<i>Phyteuma spicatum</i>	273	1 165	1 224	1 302	1 408	1 498	1 633
<i>Pimpinella saxifraga</i>	- 106	1 196	1 303	1 498	1 064	1 197	1 479
<i>Pinus cembra</i>	118	1 985	2 095	2 400	2 114	2 213	2 418
<i>Pinus sylvestris</i>	- 12	1 067	1 128	1 206	1 063	1 116	1 180
<i>Poa nemoralis</i>	- 128	1 073	1 175	1 334	940	1 047	1 175
<i>Polygala chamaebuxus</i>	90	1 621	1 700	1 827	1 626	1 791	2 248
<i>Polygonatum multiflorum</i>	- 46	466	581	657	416	535	607
<i>Polygonatum odoratum</i>	146	853	897	944	973	1 043	1 133
<i>Polygonatum verticillatum</i>	41	1 206	1 249	1 301	1 249	1 289	1 338
<i>Polypodium vulgare</i>	292	883	961	1 048	1 129	1 253	1 488
<i>Polystichum aculeatum</i>	90	1 022	1 137	1 338	1 162	1 228	1 320
<i>Prenanthes purpurea</i>	53	1 307	1 351	1 405	1 365	1 404	1 450
<i>Primula elatior</i>	- 158	648	799	921	322	642	773
<i>Prunus avium</i>	- 28	- 222	434	628	139	406	531
<i>Prunus mahaleb</i>	- 31	671	757	836	648	725	789
<i>Prunus spinosa</i>	189	257	468	575	578	657	715
<i>Pteridium aquilinum</i>	- 102	338	446	519	184	344	439
<i>Pulmonaria affinis</i>	- 22	1 043	1 149	1 325	1 031	1 127	1 268
<i>Pulsatilla alpina</i>	163	1 806	1 889	2 084	1 978	2 053	2 194
<i>Quercus petraea</i>	- 62	587	637	679	529	575	611
<i>Quercus pubescens</i>	- 347	434	534	603	- 355	187	401

Chapitre 3 – Approche macroécologique dans un référentiel espèce

Species	Shift (m)	1905-1985			1986-2005		
		INF.CI	OPT (m)	SUP.CI	INF.CI	OPT (m)	SUP.CI
<i>Quercus robur</i>	- 76	255	354	417	90	278	371
<i>Ranunculus aduncus</i>	65	1 453	1 593	1 895	1 571	1 657	1 791
<i>Rhamnus cathartica</i>	123	716	779	846	761	903	1 057
<i>Ribes alpinum</i>	94	1 046	1 101	1 172	1 139	1 196	1 270
<i>Ribes petraeum</i>	264	1 266	1 386	1 624	1 535	1 650	1 875
<i>Rosa arvensis</i>	83	510	650	742	672	733	785
<i>Rosa canina</i>	50	820	878	940	867	928	989
<i>Rosa pendulina</i>	- 14	1 622	1 708	1 841	1 632	1 694	1 782
<i>Rubus fruticosus</i>	- 231	812	877	953	561	646	706
<i>Rubus idaeus</i>	55	1 334	1 392	1 468	1 393	1 447	1 516
<i>Rubus saxatilis</i>	- 74	1 527	1 605	1 730	1 451	1 531	1 661
<i>Rumex arifolius</i>	341	1 695	1 901	2 563	1 951	2 242	3 293
<i>Salix caprea</i>	- 78	1 041	1 183	1 491	1 012	1 104	1 239
<i>Sambucus racemosa</i>	9	1 214	1 299	1 426	1 241	1 308	1 400
<i>Sanicula europaea</i>	315	843	935	1 035	1 180	1 250	1 347
<i>Saxifraga cuneifolia</i>	- 236	1 660	1 732	1 856	1 408	1 497	1 645
<i>Saxifraga rotundifolia</i>	97	1 530	1 613	1 749	1 624	1 710	1 856
<i>Scilla lilio-hyacinthus</i>	117	1 228	1 308	1 435	1 313	1 425	1 650
<i>Senecio ovatus subsp. ovatus</i>	300	805	856	911	1 074	1 156	1 271
<i>Solidago virgaurea</i>	- 30	1 129	1 250	1 473	1 148	1 219	1 317
<i>Sorbus aria</i>	79	1 017	1 044	1 073	1 091	1 123	1 158
<i>Sorbus aucuparia</i>	54	1 532	1 641	1 805	1 602	1 695	1 825
<i>Sorbus torminalis</i>	- 14	521	559	596	375	545	632
<i>Stellaria nemorum</i>	229	1 159	1 228	1 324	1 362	1 457	1 613
<i>Tamus communis</i>	- 166	- 244	176	334	-1 099	10	265
<i>Teucrium scorodonia</i>	74	364	490	570	507	564	607
<i>Tilia platyphyllos</i>	48	651	694	736	676	742	798
<i>Trifolium ochroleucon</i>	41	764	835	916	760	876	986
<i>Ulmus glabra</i>	11	769	837	911	732	848	951
<i>Valeriana montana</i>	82	1 648	1 758	1 973	1 680	1 840	2 297
<i>Veratrum album</i>	188	1 720	1 840	2 155	1 824	2 028	2 604
<i>Veronica austriaca</i>	73	1 532	1 586	1 661	1 601	1 660	1 744
<i>Veronica officinalis</i>	55	1 409	1 527	1 727	1 432	1 582	1 885
<i>Viburnum lantana</i>	79	900	941	985	973	1 019	1 072
<i>Viburnum opulus</i>	- 24	308	482	574	224	458	558
<i>Vicia sepium</i>	75	969	1 028	1 098	1 026	1 103	1 203
<i>Vincetoxicum hirundinaria</i>	198	788	896	1 007	1 011	1 094	1 207
<i>Viola biflora</i>	213	1 730	1 781	1 864	1 869	1 994	2 317
<i>Viola hirta</i>	189	525	656	745	773	845	922
<i>Viola reichenbachiana</i>	157	1 043	1 095	1 156	1 184	1 252	1 343

Overall, species that shifted the most are mountainous species as compared to ubiquitous species (Figure 3-6, One-way Analysis of Variance, $F = 10.73$, $n = 171$, d.f. = 1, $P < 10^{-4}$). Similarly, most shifting species tend to have life-forms (herbs, ferns and mosses) involving faster life history traits (shorter life cycle, faster maturation and smaller sizes at maturity) than do species showing a reduced shift (trees and shrubs) (Figure 3-6, One-way Analysis of Variance, $F = 5.73$, $n = 171$, d.f. = 1, $P = 0.02$). Larger distributional shifts for faster life cycle species are consistent with results already observed in vertebrate taxa (Perry *et al.*, 2005). Similarly, larger shifts for mountainous species are in agreement with the suggestion that plant species would be more sensitive to climate change at high altitude locations (Grabherr *et al.*, 1994; Keller *et al.*, 2000; Pauli *et al.*, 2007). There is no significant interaction between geographic distribution pattern and life-form (Two-way Analysis of Variance, $F = 0.24$, $n = 171$, d.f. = 1, $P = 0.63$), which rules out the possibility that forest plant species restricted to mountains show larger changes because most of them exhibit a grassy life-form.

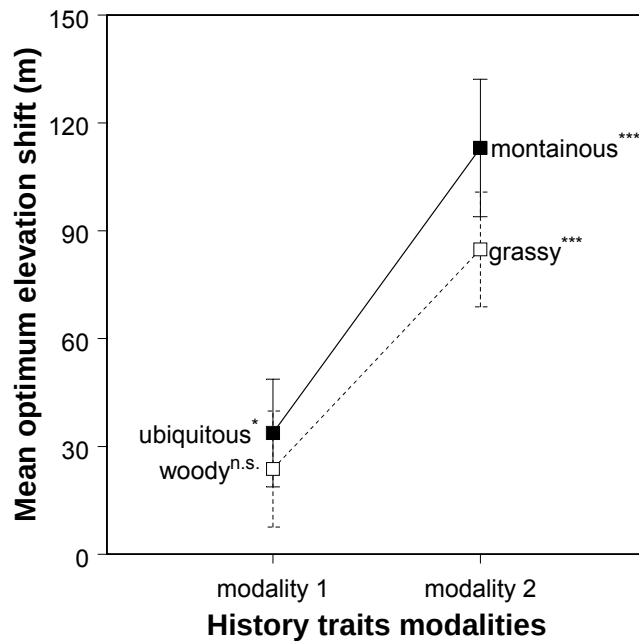


Figure 3-6: Magnitude of optimum elevation shifts for plant species in relation to their ecological and life history traits (See Supplementary materials). Shifts in mean optimum elevation according to geographic distribution pattern (solid line and symbols) correspond to ubiquitous ($n = 104$), and mountainous species ($n = 67$). Shifts in mean optimum elevation according to life-form (dotted line and open symbols) correspond to woody ($n = 56$) and grassy species ($n = 115$). Means are shown with standard errors. Significance of the magnitude of mean shift from the null hypothesis of zero shift is displayed for each trait (n.s. = non significant, * = $P < 0.05$, ** = $P < 0.01$, *** = $P < 0.001$, Student's paired sample t-test). One-way Analysis of Variance are displayed in the text.

3.5 Conclusions

Recent meta-analyses have conclusively demonstrated the response of species to climate change (Hickling *et al.*, 2006; Parmesan & Yohe, 2003; Root *et al.*, 2003). However, little is known regarding how climate change interplay with other regional to global scale drivers of changes in affecting species distributions such as variation in precipitation regime, nitrogen (N) deposition, land-use changes, invasive species, and CO₂ increases. Decadal-scale variation in precipitation has remained the same before and after the slicing of our studied period (Figure 3-3B), it thus cannot directly impact on the distributional changes we observed. Atmospheric N deposition are important at high elevations, with rates ranging from 6 to 30 kg.ha⁻¹.yr⁻¹ in western European mountains (Dambrine *et al.*, 1994). However, we found a slightly higher but not significant N demand (See Supplementary materials) for downward shifting species as compared to those shifting upward (mean N demand for downward and upward species were: 4.97 and 4.38 respectively, Student's two-sample *t*-test, *t* = 1.72, *n* = 127, d.f. = 125, *P* = 0.09), hence N deposition did not explain the general upward shift. The effect of land-use changes can also be ruled out, as we paid particular attention to restrict our analysis to mature forests (See Supplementary materials), where land-use changes are of reduced magnitude. Finally, neither invasive species introduction nor changing concentration of atmospheric CO₂, seem to be important in determining the observed regional pattern of positive shifts in altitudinal distributions since if present, no significant trend in altitudinal shift would be expected as these drivers are non-directional regarding species responses and would affect as many increases as decreases.

The average magnitude of change in forest plant species optimum elevation across the entire altitudinal gradient (29.4 ± 10.9 m/decade (See Supplementary materials)) closely match the figure observed for the shift of alpine plants above the tree line (27.8 ± 14.6 m/decade (Walther *et al.*, 2005a)), and even improves the precision. Further, if we assume a temperature lapse rate of 0.6 °C, our results will imply a 0.39 °C increase in 22 years, which is coherent with the observed warming trend, supporting the hypothesis that climate warming is the main driving force for the observed patterns. The wide variability in the magnitude of optimum elevation shifts among species within assemblages may likely result in the disruption of biotic interactions and the ecological networks wherein these species are embedded. Further studies aimed at disentangling

the magnitude and consequences of these changes, and their impact on species persistence and ecosystem functioning are urgently needed.

3.6 Supplementary materials

3.6.1 Collecting and extracting data

Complete species lists (presence/absence information) consistent with current floristic inventory practices (encompassing an area of 400 m²) were collated from two French databases, providing a total of 28,494 field forest floristic surveys. The first one, EcoPlant (Gégout *et al.*, 2005), is a forest phytoecological database now integrating more than 120 different forest survey sources from the last century (1905-2005). The second one, Sophy (Brisse *et al.*, 1995b), is a phytosociological database now including approximately 2,500 different survey sources (forests and open landscapes) from the last century (1915-2000). To analyze climate change effect over the 20th century, we subsampled two data subsets from these databases, before and after 1985 as the warmest records were measured since the late 1980s (Jones *et al.*, 2001) and according to the temperature trend observed in the studied mountains (Figure 3-3). Surveys too close in location (i.e. within a 500 m radius), and displaying similar ecological conditions, were removed to minimize spatial correlation and overweighing effects. We also paid particular attention to keep surveys in forest biomes and mature stands between our periods so as to avoid land-use issues by removing surveys carried out in dynamic forest stages (e.g. fallow land, moor and early stages of secondary succession). Once we had split the 1905-2005 time range, reduced spatial autocorrelation effects, and removed land-use issues, we identified surveys across the Western Alps, the Northern Pyrénées, the Massif Central, the Western Jura, the Vosges and the Corsican range during 1905-1985 (4,979 surveys) and also during 1986-2005 (6,482 surveys). To control for artificial warming (i.e. sampling warmer conditions during 1986-2005), we balanced our two data subsets using the same temperature reference to compare equivalent spatial conditions for temperature (spatial control for temperature) regardless of temperature increases in time (temporal warming). Mean annual temperature (MAT) obtained from the meteorological model Aurelhy (Benichou & Le Breton, 1987) based on interpolated measurements from 1961-1990 observed data, was used as temperature reference. The position of all 11,461 selected surveys (regardless of period) was known with a precision of 1 km and MAT was available as a layer with 1 km² resolution in a GIS that covers the whole of France. Once we had extracted MAT for all 11,461 selected surveys from the GIS data layer, we balanced the number of surveys in both

periods (uniform random selection) for each mountain ranges and every 1 °C across the French MAT gradient. This procedure ensures equivalent average temperature conditions in space between 1905-1985 and 1986-2005 within each of the six studied mountain ranges, preventing potential biases attributable to spatial sampling effects rather than the studied temporal warming (mean MAT during 1905-1985 and 1986-2005 periods were: 9.206 and 9.208 °C respectively, Student's two-sample *t*-test, *t* = 0.04, degrees of freedom, d.f. = 7.98, *P* = 0.97). After selection, we kept 7,982 surveys for analysis (Figure 3-1): 3,991 forest sites for the 1905-1985 period (mean year of sampling: 1971) and 3,991 forest sites for the 1986-2005 period (mean year of sampling: 1993).

3.6.2 Monitoring changes in altitudinal position

We determined the ecological response of each plant species to elevation in each period using simple logistic regression models and response curves (ter Braak & Looman, 1986). Logistic regression is a generalised linear modelling technique (McCullagh & Nelder, 1997) using a logit link function computed with the log-likelihood expression of a Bernoulli distribution (presence/absence) and is the method most often used to characterise species-environment relationships when presence/absence data is available. We characterised the significance of the Gaussian logit model (i.e. a positive effect of elevation and a negative effect of elevation² displaying a unimodal bell-shaped response curve) against the linear logit model (i.e. a positive or a negative effect of elevation displaying an increasing or decreasing sigmoidal response curve) and/or against the null model (i.e. no effect of elevation displaying a flat response curve) with a residual deviance test based on a Chi-squared distribution (McCullagh & Nelder, 1997). We used the drop in residual deviance as an index of the quality of species response along the altitudinal gradient. To track changes in altitudinal position, we compared the optimum information criterion (*OPT*) (Equation 3-1) between periods. We also computed the tolerance information criterion as an estimation of the species ecological amplitude (*AMP*) (Equation 3-2) or amplitude of the spatial distribution along the gradient. These Gaussian parameters can be easily found by the following formula (ter Braak & Barendregt, 1986):

$$\text{Equation 3-1: } OPT = -\frac{b_1}{2b_2}$$

$$\text{Equation 3-2: } AMP = \frac{1}{\sqrt{-2b_2}}$$

where b_1 and b_2 are the two coefficients of the Gaussian logit model. *OPT* is an indicator of the species elevation preference, and represents the elevation value at which the probability of presence reaches its maximum (i.e. conditions at which growth and reproduction are the most favourable). Optimum elevation change for species should be more indicative of a population response than change measured at range boundaries (Shoo *et al.*, 2006). *AMP* is a proxy for the altitudinal range over which species can survive and reproduce. Ecological amplitude is not computed to analyze change at margins but to look for expansion (increasing ecological amplitude) or retraction (decreasing ecological amplitude) processes.

3.6.3 Species level statistical analysis

To be included into the analyses, forest vegetation species (mosses, ferns, herbs, shrubs and trees) had to be present at least 50 times (Coudun & Gégout, 2006) and display a highly significant Gaussian logit model (at the 0.001 level, Chi-squared test on the drop in residual deviance (McCullagh & Nelder, 1997)) along the altitudinal gradient at both periods (See Table 3–1 for the selected species list), which allowed us to compute an optimum within species elevation range in each periodic data set ($n = 171$). Among the 2,853 species present in our data, the 171 studied species represented 62% of the data set total occurrences. This selection procedure ensured a good estimation of the overall shift in optimum elevation between periods, even if there is, at the species level, a potential artefact in optimum estimation due to the use of unimodal symmetric curves (Austin & Nicholls, 1997). To test the hypothesis that the overall shift in optimum elevation was not an artefact resulting from the symmetry assumption made by the Gaussian logit model, we also used Generalized Additive Models (GAM) rendering asymmetry with a restricted cubic spline smoother (d.f. = 4) (Hastie & Tibshirani, 1990) to determine the shape of response curves for the 171 studied species. For GAM, the optimum elevation along the altitudinal gradient was measured as the altitude where the species probability of presence reached the maximum. We also computed a 95% confidence interval for optimum elevation (Oksanen *et al.*, 2001) at both periods (Table 3–2) to identify which species showed a significant shift (i.e. had non-overlapping 95% confidence interval between periods).

For each species, we compiled information about species geographic distribution pattern according to their ecological specificity for mountain ranges occurring in West Europe, and also information about species life-form according to their biological characteristics such as plant

growth form (Table 3–1). We distinguished ‘mountainous’ species (Rameau *et al.*, 1989; Rameau *et al.*, 1993) displaying area of occupancy restricted to mountain ranges and vicinities ($n = 67$), from ‘ubiquitous’ species (Rameau *et al.*, 1989; Rameau *et al.*, 1993) displaying area of occupancy not restricted to mountains but also found in plains and lowlands ($n = 104$). We also assigned two different levels of life-forms using Raunkiaer’s classification (Rameau *et al.*, 1989; Rameau *et al.*, 1993) distinguishing the so called ‘grassy’ species (i.e. herbs, ferns and mosses) ($n = 115$), and the so called ‘woody’ species (i.e. trees and shrubs) ($n = 56$). In order to examine the effect of these traits upon changes in optimum elevation over time, we used One-way and Two-way layout Analysis of Variance (ANOVA) with a replicated factorial feature. Thus, we fitted species optimum differences as dependant variable, against species geographic distribution pattern and life-form as independent factors.

To determine whether the magnitude of shift in species altitudinal distribution was influenced by atmospheric nitrogen (N) deposition, Ellenberg indicator values (Ellenberg *et al.*, 1992) were tabulated for the 171 studied species. We used Ellenberg N variable, a proxy of species N demand, ranging from 1 (species most frequent on soils extremely N deficient) to 9 (species most frequent on soils extremely rich in N). Because Ellenberg indicator values have not been published for all of the 171 species recorded, the number of species was 127. Assuming the niche conservation hypothesis, an impact of N deposition on species optimum elevation can only occur with a gradient of N deposition along the altitudinal gradient, leading to a shift towards altitude with larger N deposition for N-rich-demanding species (i.e. species with high values of Ellenberg N variable) and towards altitude with lower N deposition for N-poor-demanding species (i.e. species with low values of Ellenberg N variable). All computations were performed with the ‘S-plus 2000 professional release 3’ statistical package.

-APPROCHE MACROECOLOGIQUE DANS UN REFERENTIEL POPULATION-

Lenoir, J., Gégout, J. C., Pierrat, J. C., Bontemps, J. D., Dhôte J. F. (*en révision à Ecography*).
Differences between tree species seedling and adult altitudinal distribution in mountain forests during the recent warm period (1986-2006).



Cembra, France (Photo : Gégout J.-C.)

Chapitre 4: Approche macroécologique dans un référentiel population : différence de distribution altitudinale entre les stades juvénile et adulte des essences forestières (1986-2006)

4.1 Abstract

Spatial fingerprints of climate change on tree species distribution are usually detected at latitudinal or altitudinal extremes (arctic or alpine tree line), where temperatures play a key role in tree species distribution. However, early detection of recent climate change effects on tree species distribution across the overall temperature gradient remains poorly explored. Within French mountain forests, we investigated altitudinal distribution differences between seedling (≤ 50 cm tall and >1 year old) and adult (>8 m tall) life stages for 17 European tree taxa, encompassing the entire forest elevation range from lowlands to the subalpine vegetation belt (50-2,250 m a.s.l.) and spanning the latitudinal gradient from northern temperate to southern Mediterranean forests. We simultaneously identified seedlings and adults within the same vegetation plots. These twin observations gave us the equivalent of exactly paired plots in space with seedlings reflecting a response to the studied warm period (1986-2006) and adults reflecting a response to a former and cooler period. For 13 out of 17 species, records of the mean altitude of presence at the seedling life stage is higher than that at the adult life stage. The low altitudinal distribution limit of occurrences at the seedling life stage is, on average, 29 m higher than that at the adult life stage which is significant. The high altitudinal distribution limit also shows a similar trend but which is not significant. Complementary analyses using modelling techniques and focusing on the optimum elevation (i.e. the central position inside distribution ranges) have confirmed differences between life stages altitudinal distribution. Seedlings optimum are mostly higher than adults optimum, reaching, on average, a 69 m gap. This overall trend showing higher altitudinal distribution at the seedling life stage in comparison to the adult one suggests a main driver of change highly related to elevation, such as climate warming that occurs during the studied period. Other drivers of change that could play an important role across elevation or act at more specific scales are also discussed as potential contributors to explain our results.

4.2 Introduction

Evidence is accumulating of changes on plant communities in relation to climate change (Walther, 2004). Spatial fingerprints of climate change on plant species are usually associated with change in the distribution at latitudinal or altitudinal extremes (Pauli *et al.*, 2007; Sanz-Elorza *et al.*, 2003; Sturm *et al.*, 2001). By focusing on the extremes, such information overlooks the overall latitudinal or altitudinal gradient. Detection of changes at only one point or within a truncated and narrow observation window of the geographic gradients, presents just one expression, albeit important, of the likely consequences of climate change. Changes along the overall latitudinal or altitudinal gradient and for multi-species distribution ranges remain poorly explored in plant species distribution despite existing evidence of a general pattern of shift towards newly suitable climatic conditions for herbaceous species (Lenoir *et al.*, 2008).

Tree species distribution changes have been widely studied at their altitudinal extremes, namely the tree line ecotone (Cairns & Moen, 2004; Gehrig-Fasel *et al.*, 2007; Kullman, 2007) as well as at the transition distribution margins between two tree species (Allen & Breshears, 1998; Beckage *et al.*, 2008; Hattenschwiler & Korner, 1995). Nonetheless, it remains unclear whether climate change is the main driver of change. Disentangling all possible drivers of distribution changes is difficult since detection at one point or across a narrow range of elevation involves both large scale climatic variables (primary factors) and local scale biotic interactions (secondary factors) that control species altitudinal distribution. At high elevations, land-use change (Gehrig-Fasel *et al.*, 2007), herbivory pressure (Cairns & Moen, 2004) and species interactions such as facilitation of seedling establishment and survival (Akhalkatsi *et al.*, 2006) are secondary drivers that have been reported to act in concert with global warming and even overwhelmed it. Additionally, across truncated observation windows of elevation, secondary drivers of distribution changes have been reported to act in contrast with climate warming and even mask it (Hattenschwiler & Korner, 1995). Detecting distribution changes at a larger scale, across a wide window of elevation in relation to recent warm conditions is complex for some plant species due to their long generation times (Lenoir *et al.*, 2008). As of yet, no studies focusing on tree species distribution changes across their entire altitudinal distribution have reported changes at a multi-species scale. Only changes in the distribution of specific tree species have been related to climate change by spanning the whole range of their altitudinal distribution (Gworek *et al.*, 2007; Penuelas *et al.*, 2007). For species such as trees, which are both motionless and have long generation times,

distribution changes are difficult to observe. The lack of historic field observations hamper the analysis of changes in tree species distribution along the overall altitudinal gradient.

Assuming niche conservatism over time (Peterson *et al.*, 1999), we tested a multi-species (temperate and Mediterranean tree species) and a large-scale (from lowlands to the subalpine vegetation belt in Western European mountains) climate-related response in tree species distribution. The observation of species at a young life stage (seedlings) depicts a response to recent climatic conditions. Presence/absence information of an older life stage (adults) of the same species at the same place reflects a response to former climatic conditions. We thus compared altitudinal distribution between seedling and adult life stages using paired observations of the same tree species in the same plot of about 400 m² during a period of recent climate warming (1986-2006). Considering the entire altitudinal gradient covered by forests, climatic conditions are the most structuring factors to explain tree species distribution. Temperature conditions and water availability are the two main abiotic factors determining successful establishment and persistence of long-lived woody plants (Stephenson, 1990). At high margins, extreme cold temperature may represent an absolute boundary for tree species survival (Körner & Paulsen, 2004; Vetaas, 2002) whereas at low margins of tree species distribution, warm temperatures also matter but in conjunction with water availability that has a strong effect (Stephenson, 1990). Although increasing temperatures on their own probably do not limit seedling establishment in the ranges observed in our study area and even facilitate it at high margins, the related effects of water availability are likely to limit seedling establishment, especially at low margins. Hence, we hypothesised, in relation to climate warming, a distribution range at higher elevations for seedlings as compared to adults of the same species. We began with an exploratory data analysis of distribution records of the most common tree species along an altitudinal gradient spanning from lowlands to forest subalpine limits. This approach makes it possible to assess differences in species distribution between the two successional life stages, focusing on presence records from French floristic databases, without fitting any a priori distribution model. A modelling approach was then carried out to quantify distribution differences between seedlings and adults regardless of sampling intensity. We discuss our results in relation to changes in abiotic and biotic conditions focusing on human-induced modifications such as climate warming, nitrogen deposition, land or pasture abandonment and game management as well as in relation to changes in species-environment relationships such as ontogenetic niche shift.

4.3 Materials and methods

4.3.1 Study area

We studied tree species from temperate and Mediterranean French forest communities between the lower collinean vegetation belt to the higher subalpine vegetation belt across the western Alps, the northern Pyrenees, the Massif Central, the western Jura, the Vosges and the Corsican range (Figure 4-1A). Working over the entire altitudinal gradient covered by forest ecosystems makes it possible to browse a wide observation window of temperature conditions and thus to analyse distribution changes over the whole tree species range and especially in the most suitable part of it, namely the mean geographic location. The studied mountain ranges have undergone increases in mean annual temperature for the last 40 years (Figure 4-2A), including the 1990's as the warmest decade in France since the beginning of climate measurements (Moisselin *et al.*, 2002). During the same period, the trend in rainfall has not exhibited any specific changes in French mountains (Figure 4-2B).

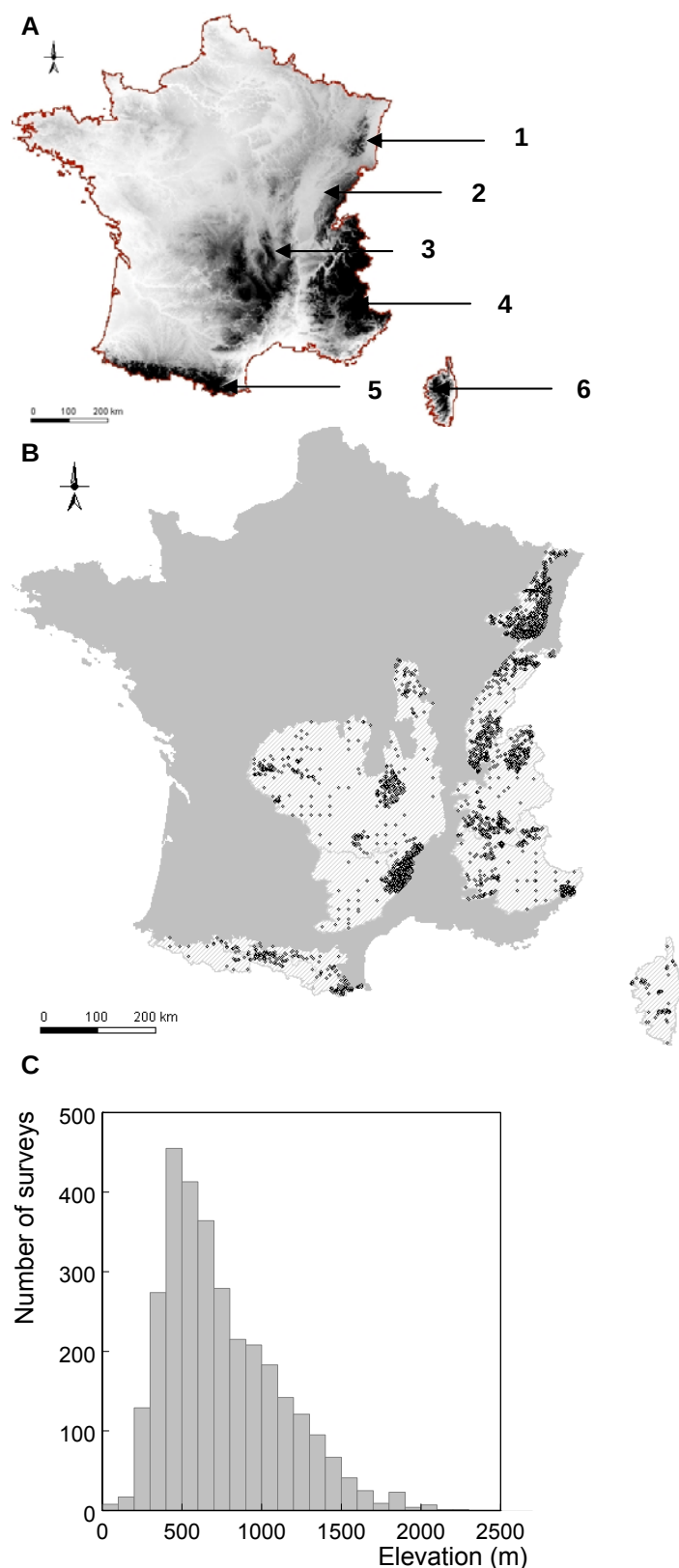


Figure 4-1: Location of mountain ranges in France: (A) 1-Vosges, 2-Jura, 3-Massif central, 4-Alpes, 5-Pyrenees, and 6-Corsica displaying the elevation gradient of (B) 3,081 investigated forest sites during the 1986-2006 period from (C) 50 to 2,250 m a.s.l. in elevation.

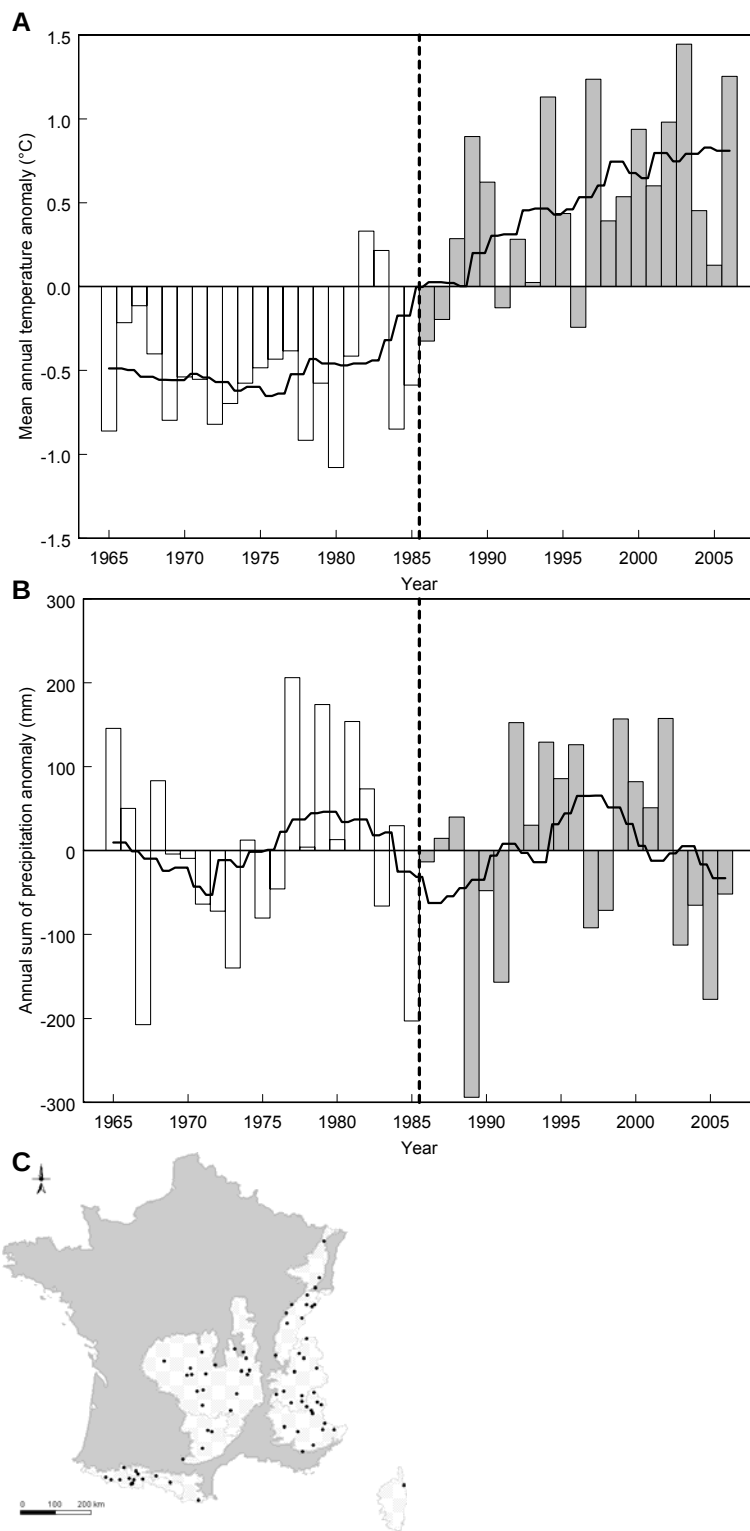


Figure 4-2: Trends in mean annual temperatures and precipitation sums from 1965 to 2006: (A) Yearly-mean surface temperature anomalies (overall mean of temperature as baseline) and (B) annual sum of precipitation anomalies (overall mean of annual sum of precipitation as baseline) averaged for (C) 73 elevation sites in the French mountains ranging in altitude from 10 m to 2,010 m above sea level. Filled grey bars refer to the sampled period. The dark curves have been smoothed with a ten year filter. Data were gathered from the French National Climatic Network (Météo-France).

4.3.2 Retrospective approach

The development of a tree from seed to its mature form can be divided into different successional life stages (seedling, sapling, young tree, adult and mature adult). While the youngest stages (pre-reproductive) reflect actual and recent environmental conditions, older and mature stages (potentially reproductive) depict former conditions that prevailed when they established. To distinguish between successional life stages, we used the age-size relationship. However, this relationship is not linear as it depends on site fertility and climatic conditions, especially for intermediate life stages (saplings and young trees). It is also not linear at the tree line ecotone where the tree age-size relation can vary. To limit this difficulty, we eliminated the intermediate life stages (from 50 cm to 8 m tall), focusing on the youngest and the oldest life stages. We thus distinguished between seedling (≤ 50 cm tall) and adult (> 8 m tall) tree species, observed simultaneously in the same plots of about 400 m² each and during the 1986-2006 period, analogous to exactly paired plots in space. First year seedlings, also called germination that are hyper-sensitive to inter- or even intra-annual climatic variations are not included in our analyses. Examining the earliest and latest developmental stages identified simultaneously on the same plots during the studied period made it possible to compare adults established far before 1985 (during the first half of the 20th century) and seedlings established mostly after 1985 (during the second half of the 20th century) without any bias due to spatial variation since the plots for adults and seedlings were located in the same sites.

It's intuitively more likely for a seedling to be present in a plot with an adult tree of the same species than in one without an adult. However, we considered that the probability for a seedling to be present without an adult tree of the same species in a circular plot of about 11 m radius (400 m²) is highly dependant on edge dispersion from adults occurring in close vicinity and excluded from the surveyed plot. Making distinction between seedlings with an adult tree of the same species in a plot and seedlings without an adult did not allow us to separate edging dispersal effects from long dispersal events due to an unfair representativeness between seedlings and adults in plots we used. Therefore, we did not distinguish between these two observations in our study.

4.3.3 Data collection

From two large-scale/long-term/multi-species French databases called Sophy (Brisse *et al.*, 1995) and EcoPlant (Gégout *et al.*, 2005), we extracted forest vegetation plots containing species life stage details gathered across the mountain ranges studied from 50 to 2,250 m a.s.l. during the 1986-2006 period, regarded as a warm period (Figure 4-2A). We then looked at plots in close proximity to one another. Plots considered too close in location (i.e. within a 750 m radius) were removed to minimize spatial correlation and overweighing effects (Diniz-Filho *et al.*, 2003). Finally, we excluded plots in which seedlings are present and adult trees are absent, assuming that such plots are not representative of mature forests but constitute dynamic stages (early stages of secondary succession) highly dependent on issues of land or pasture abandonment. Removing these plots rendered us to remain in mature forest stands including a canopy cover and to limit land-use issues. On the basis of these temporal, spatial and biological conditions 3,081 forest vegetation plots were selected (Figure 4-1B).

4.3.4 Species selection

We excluded tree species with high risks of human introduction across French mountains (*Abies grandis*, *Quercus rubra*, *Picea abies*, *Pinus nigra*, *Pinus pinaster*, *Pinus sylvestris*, *Pinus strobus*, *Pseudotsuga menziesii*, and *Robinia pseudacacia*) and included only tree species that naturally occur in our study area with a lower risk of human introduction ($n = 48$). We then focused on tree species displaying both seedling and adult life stages and represented in each life stage by at least 50 occurrences within the 3,081 plots ($n = 17$). Following this procedure made it possible to select the most common western European tree species from temperate and Mediterranean forests (See Table 4–1 for a species list) and to use modelling techniques to fit ecological response curves (Coudun & Gégout, 2006). This set of tree species displayed a wide range of ecological requirements along the main ecological gradients:

- species requirements spanned the whole gradient of temperatures from cold non-tolerant (*Carpinus betulus*, *Castanea sativa* and *Fraxinus excelsior*) to cold-tolerant species (*Abies alba*, *Fagus sylvatica* and *Sorbus aucuparia*) (Rameau *et al.*, 1993);

Table 4–1: Logistic regression models (GLM) relating tree species occupancy to elevation at both life stages over the 1986-2006 period (17 species). Np = number of presence records in the complete data set; δL_{2LL} = Chi-square test of the drop in residual deviance between linear (one order polynomial of altitude) and null (no terms) models; δUL_{2LL} = Chi-square test of the drop in residual deviance between unimodal (two order polynomial of altitude) and linear (one order polynomial of altitude) models. Coefficients of the logistic models are b_0 , b_1 and b_2 . Significance: *** = $P < 0.001$; ** = $P < 0.01$; * = $P < 0.05$; n.s. = not significant.

Species name	Adult life-stage						Seedling life-stage					
	Np	δL_{2LL}	δUL_{2LL}	b_0	$b_1 (10^{-3})$	$b_2 (10^{-6})$	Np	δL_{2LL}	δUL_{2LL}	b_0	$b_1 (10^{-3})$	$b_2 (10^{-6})$
<i>Abies alba</i>	822	***	***	-4.4	7.0	-2.9	620	***	***	-4.8	6.7	-2.6
<i>Acer campestre</i>	187	***	***	-5.1	8.8	-6.9	170	*	***	-6.5	11.6	-7.9
<i>Acer opalus</i>	109	**	***	-7.3	9.5	-4.8	77	***	***	-7.5	7.9	-3.4
<i>Acer platanoides</i>	52	n.s.	**	-6.0	5.9	-3.7	64	n.s.	***	-7.4	10.3	-6.6
<i>Acer pseudoplatanus</i>	376	***	***	-4.2	4.7	-2.0	372	***	***	-4.3	5.4	-2.7
<i>Betula pendula</i>	192	n.s.	n.s.	-2.7	n.s.	n.s.	52	n.s.	**	-5.9	5.3	-3.2
<i>Carpinus betulus</i>	307	***	***	-2.8	7.2	-9.1	112	***	***	-7.6	20.3	-20.1
<i>Castanea sativa</i>	669	***	***	-2.4	8.2	-8.9	580	***	***	-3.1	9.4	-9.4
<i>Fagus sylvatica</i>	1 313	***	***	-3.2	6.5	-2.8	755	***	***	-4.6	7.6	-3.4
<i>Fraxinus excelsior</i>	434	***	***	-2.9	4.3	-3.3	478	n.s.	***	-3.7	5.8	-3.5
<i>Prunus avium</i>	204	***	***	-3.2	4.0	-4.0	146	***	***	-4.2	5.1	-4.2
<i>Quercus ilex</i>	154	***	n.s.	-1.3	-2.7	n.s.	228	***	***	-2.4	3.0	-4.5
<i>Quercus petraea</i>	532	***	***	-1.0	1.6	-3.2	216	***	***	-3.7	5.0	-4.2
<i>Quercus pubescens</i>	252	***	***	-3.8	5.5	-4.2	179	**	***	-3.8	3.8	-2.7
<i>Quercus robur</i>	284	***	n.s.	0.4	-4.6	n.s.	116	***	n.s.	-1.3	-3.3	n.s.
<i>Sorbus aria</i>	190	***	***	-6.6	8.5	-4.0	206	***	***	-5.5	6.2	-2.8
<i>Sorbus aucuparia</i>	120	***	***	-9.3	9.9	-3.2	373	***	***	-6.9	8.8	-3.1

- they encompassed the whole gradient of water supply from water-demanding (*Acer platanoides*, *Fagus sylvatica* and *Fraxinus excelsior*) to water stress-tolerant species (*Quercus ilex*, *Quercus pubescens* and *Sorbus aria*) (Rameau *et al.*, 1993).

Selected species also included wind-dispersal (*Abies alba*, *Acer opalus* and *Fraxinus excelsior*) and vertebrate-dispersal species (*Quercus petraea*, *Castanea sativa* and *Prunus avium*) (Rameau *et al.*, 1993).

4.3.5 Exploring differences between distributions at central positions and edges

Firstly, we carried out an exploratory approach using a non parametric method with a description of altitudinal presence records of tree species at each studied life stage. For each tree species at both life stages, we selected plots with presence values, sorted them by altitudinal locations and computed the nine altitudinal values which divide this frequency distribution into ten groups of equal frequency, namely deciles. To highlight differences between seedling and adult life stages at low, median and high elevations, we compared the 1st, 5th and 9th deciles respectively. Using deciles makes it possible to analyse the overall range of species distribution with strong assumptions on the median position (5th decile) and provides more robust indices of range edges (i.e. 1st and 9th deciles) than extreme values of occurrence observed on an elevation gradient.

Additionally, we computed the mean position of presence distribution for seedling and adult life stages along the elevation gradient. The comparison between mean and median altitudinal positions gives us an indication of skewness in tree species distribution along the elevation gradient.

4.3.6 Modelling distribution and computing differences between central positions

Secondly, we fitted the probability that the species occurs at a site as a function of site position along the elevation gradient. To fit the species elevation response curve for each life stage, Generalized Additive Models (GAM) (Hastie & Tibshirani, 1990) were used to determine the shape of the response. For each studied species and at both life stages we examined structures in the response curve to elevation with a restricted cubic spline smoother (d.f. = 4). If linear or hump-shaped structures were detected, parametric tests were made using logistic regression models (ter Braak & Looman, 1986), a particular family of Generalized Linear Models (GLM)

(McCullagh & Nelder, 1997) that display a logit link function computed with the log-likelihood expression of a Bernoulli distribution (presence/absence):

Equation 4-1: $\log \left[\frac{p(S_i|ALT)}{1 - p(S_i|ALT)} \right] = a_0 + a_1 ALT$

Equation 4-2: $\log \left[\frac{p(S_i|ALT)}{1 - p(S_i|ALT)} \right] = a_0 + a_1 ALT + a_2 ALT^2$

where $p(S_i|ALT)$ describes the probability that the species occurs as a function of elevation (ALT) for both seedling (S_2) and adult (S_1) life stages. The parameters a_0 , a_1 and a_2 are the estimated coefficients of the logit model. We tested unimodality (Equation 4-2) against linearity (Equation 4-1) using the significance of a residual deviance test based on a Chi-squared distribution (Chambers & Hastie, 1991).

Difference between seedling and adult central positions along the elevation gradient was computed solely for tree species displaying significant unimodal response curves at both life stages (i.e. if parameter a_2 was significant according to the Chi-square test of the drop in residual deviance). The central position, also called optimum '*OPT*' (Equation 4-3), was measured as the altitude position where the probability distribution reached the maximum. We computed differences between life stage central positions for both GAM and GLM techniques. Regarding GAM response curves, we extracted the mode of probability distribution to estimate the central position, whereas for GLM models, the central position was calculated using parameters of the unimodal distribution model (ter Braak & Barendregt, 1986):

Equation 4-3: $OPT = -\frac{a_1}{2a_2}$

Modelling techniques to fit ecological response curves are still under debate in the scientific community. Models fitted with second order polynomials are unimodal symmetric models and thus do not enable the production of asymmetry in a hump-shaped response curve. We thus assessed the validity of the symmetric assumption by testing the significance of unimodal parametric fits from GLM techniques (Equation 4-2) against smooth fits from GAM techniques using a residual deviance test based on a Chi-squared distribution (Chambers & Hastie, 1991). Fitting parametric models such as GLM renders possible the comparison and use of estimated

parameters to better understand ecological processes, whereas non parametric methods like GAM do not provide parameters but are useful in tracking and testing assumptions about the shape of the final curves we will fit with parametric models.

4.3.7 Analysing differences between distributions over the entire gradient

Thirdly, we used parametric models to compare probability of occupancy between seedlings and adults over the whole species elevation range to detect any contraction, expansion or translation processes. However, direct comparison of the probability of occupancy between life stages was not possible because the adult probability of occupancy reflected far more generations than that of seedlings. Thus, for each species life stage, probability of occupancy along the elevation gradient was first normalised relative to the maximum probability of occupancy within the studied elevation range (50-2,250 m a.s.l.). We computed our own index that we called '*PNORM*' (Equation 4-4) for tree species displaying significant unimodal response curves at both life stages:

$$\text{Equation 4-4: } PNORM = \frac{\left[\frac{1}{(1 + \exp(-(a_0 + a_1 ALT + a_2 ALT^2)))} \right]}{\left[\frac{1}{(1 + \exp(-(a_0 + a_1 OPT + a_2 OPT^2)))} \right]}$$

Running *PNORM* over the elevation range (50-2,250 m a.s.l.) also made it possible to compare life stages within the same species as well as between species. Next, we computed a function we called '*PDIFF*' (Equation 4-5) to assess a complete distribution difference between seedlings and adults:

$$\text{Equation 4-5: } PDIFF = PNORM(S_2 | ALT) - PNORM(S_1 | ALT)$$

where $PNORM(S_2 | ALT)$ and $PNORM(S_1 | ALT)$ represent normalised probability of presence along the elevation gradient for seedling (S_2) and adult (S_1) life stages respectively.

Once we had run the *PDIFF* function, the area under the *PDIFF* curve was computed using composite Simpson's rule for integration, also known as the trapezoid method (Burden & Faires, 2001). The integration altitudinal intervals were defined within the elevation range (50-2,250 m a.s.l.) and delimited inside this range by altitudinal positions for which the *PDIFF* function displayed null values. We distinguished between altitudinal interval integration for which the

PDIFF function was negative (contraction processes of the seedling distribution in comparison to the adult distribution ‘*PDIFF.CON*’) and altitudinal interval integration for which the *PDIFF* function was positive (expansion processes of the seedling distribution in comparison to the adult distribution ‘*PDIFF.EXT*’). The number of integration subintervals was chosen so as to obtain a relative precision of 10^{-3} . Finally, we built a ratio of differences, that we called ‘*RDIFF*’ (Equation 4-6), between seedling and adult distributions ranging from 0 to 1, meaning no differences and completely different distributions respectively. The *RDIFF* sign is given by the difference between optimum elevations at both life stages:

$$\text{Equation 4-6: } RDIFF = \frac{OPT.S_2 - OPT.S_1}{|OPT.S_2 - OPT.S_1|} \times \frac{PDIFF.CON + PDIFF.EXT}{PNORM.S_2 + PNORM.S_1}$$

where $OPT.S_2$ and $OPT.S_1$ describe optimum elevations at seedling (S_2) and adult (S_1) life stages. $PNORM.S_2$ and $PNORM.S_1$ designate areas under the *PNORM* curve at seedling (S_2) and adult (S_1) life stages. *PDIFF.CON* and *PDIFF.EXT* both refer to areas under the *PDIFF* curve for contraction ($PDIFF < 0$) and expansion ($PDIFF > 0$) processes respectively. Here, we summarised the ecological amplitude, taking into account all of the response curve information and giving a more and newer integrative vision to investigate possible niche differences between life stages: the ‘*RDIFF*’ ratio. All computations were performed with the ‘S-Plus 2000 professional release 3’ statistical package.

4.4 Results

4.4.1 Data exploration focusing on central positions: median and mean

For 13 out of 17 species, the seedling life stage showed higher median elevation (5th decile) than the adult life stage within the distribution of altitudinal presence records (Figure 4-3). Conversely, *Acer platanoides*, *Acer pseudoplatanus*, *Sorbus aria* and *Sorbus aucuparia* displayed lower median elevations at the seedling life stage (Figure 4-3). The 5th decile displayed a non significant tendency to be located higher in elevation at the seedling life stage than at the adult one (confidence interval for the difference in the location parameters $CI[95\%] = [-7.5 ; 57.5]$, Wilcoxon signed-rank test, $V = 106$, $n = 17$, $P = 0.16$, considering independence between species distribution). Regarding the mean altitude of presence records, differences between tree species life stages showed similar trends with a statistically significant positive difference of 26 m

(confidence interval for the difference in the location parameters $CI[95\%] = [2.1 ; 46.4]$, Wilcoxon signed-rank test, $V = 118$, $n = 17$, $P = 0.05$, same hypothesis). Moreover, exactly the same 4 species displayed lower mean elevations at the seedling life stage. We also found an overall right-skewed structure (negative differences between median and mean) that remained steady-state from seedling to adult life stage without any significant difference between life stages (confidence interval for the difference in the location parameters $CI[95\%] = [-10.9 ; 16.4]$, Wilcoxon signed-rank test, $V = 100$, $n = 17$, $P = 0.27$, same hypothesis). Overall, most species had a central position of seedlings at higher altitudes than adults over a 20 year period stretching from 1986 to 2006. However, it's not clear if this trend is significant, depending on the criterion we used to assess differences in central positions between seedling and adult altitudinal distributions.

4.4.2 Data exploration focusing on edges: 1st and 9th deciles

For 17 species, the overall difference between life stage presence records at low and high elevations showed that at both the upper and lower range limits, the seedling life stage displayed higher locations than the adult life stage. Figure 4-3 shows this general pattern of positive differences between seedlings and adults at the low altitudinal distribution limit (1st decile) with more species displaying positive differences from adults to seedlings (4 decreases, 11 increases). This overall trend was rather similar (6 decreases, 10 increases) at the high altitudinal distribution limit (9th decile). Differences at high elevations were however not as obvious as differences at low elevations. The 1st decile rose significantly, by approximately 29 m from adults to seedlings (confidence interval for the difference in the location parameters $CI[95\%] = [9.0 ; 45.0]$, Wilcoxon signed-rank test, $V = 100$, $n = 17$, $P = 0.02$, considering independence between species distribution), whereas at the 9th decile, the difference was not significant despite a rise of approximately 23 m in elevation (confidence interval for the difference in the location parameters $CI[95\%] = [-10.5 ; 60.5]$, Wilcoxon signed-rank test, $V = 91$, $n = 17$, $P = 0.23$, same hypothesis). Indeed, the confidence interval for the difference in the location parameters at the 9th decile had a wider range than the one at the 1st decile due to less intensive sampling at high elevations. The general pattern of differences between life stages is not evenly accurate between low (higher resolution) and high elevations (lower resolution) (Figure 4-1C).

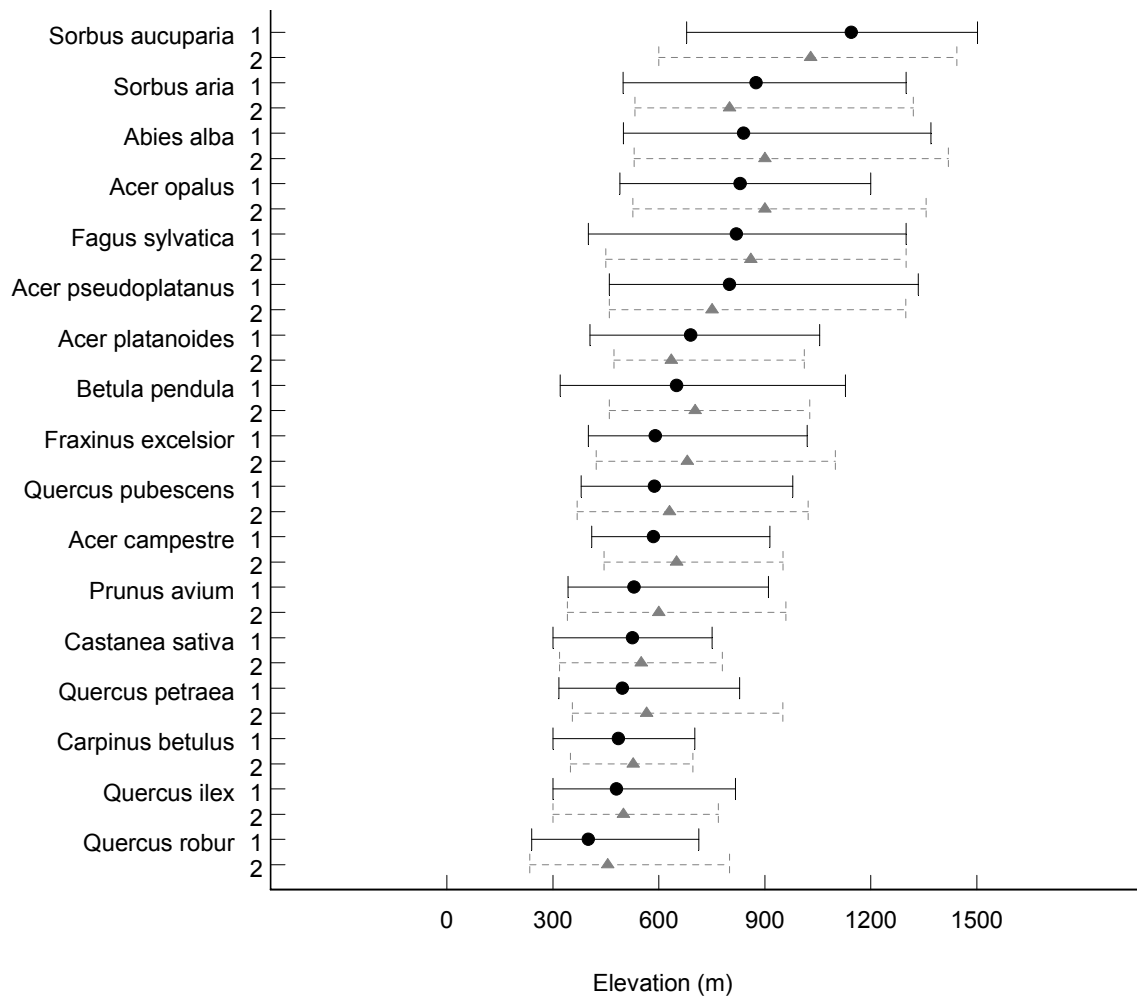


Figure 4-3: Comparison between seedling and adult presence records along the elevation gradient (17 species): 1st, 5th and 9th deciles of presence records for adult (1) and seedling (2) life stages. Symbols refer to the 5th decile and bars refer to lower (1st decile) and higher (9th decile) bounds.

4.4.3 Distribution models and differences between life stages at central positions

GAM mostly displayed hump-shaped structures in species presence records along the elevation gradient for both life stages. There was a strong uniform structure for *Betula pendula* at the adult life stage, signs of linear structure for *Quercus ilex* at the adult life stage and for *Quercus robur* at both life stages. A clear linear response was confirmed using GLM, with a highly significant one order polynomial and a non significant two order polynomial for *Quercus robur* at both life stages and for *Quercus ilex* at the adult life stage (Table 4–1). Similarly, GLM confirmed the absence of any relationship between altitude and *Betula pendula* presence records at the adult life stage (Table 4–1). All other species (14 species) had significant hump-shaped response curves against the linear model for both life stages according to elevation (Table 4–1). Among the 14 species (Table 4–2) whose optimum elevation ‘OPT’ in both life stages fell within the available elevation range (from 50 to 2,250 m a.s.l.), 4 species displayed lower OPT, whereas 10 species gave higher OPT at the seedling life stage than in the adult life stage (Figure 4-4A). Globally, the difference in OPT between seedlings and adults was 69 m (confidence interval for the difference in the location parameters $CI[95\%] = [-10.7 ; 131.6]$, Wilcoxon signed-rank test, $V = 81$, $n = 14$, $P = 0.07$, considering independence between species distribution). Similarly, the overall difference in mode between seedlings and adults using GAM was 68 m (confidence interval for the difference in the location parameters $CI[95\%] = [-79.5 ; 204.5]$, Wilcoxon signed-rank test, $V = 72$, $n = 14$, $P = 0.22$, same hypothesis). Significant skewness (at the 0.001 level) appeared for *Abies alba* (at both life stages), *Castanea sativa* (at both life stages), *Fagus sylvatica* (at the adult life stage), *Fraxinus excelsior* (at the seedling life stage), *Quercus petraea* (at the adult life stage) and *Sorbus aria* (at the seedling life stage). Thus, only 8 out of 28 hump-shaped response curves did not fit the symmetric assumption of second order polynomials. Here, we generalised the results we got from non parametric approaches independently from any sampling intensity, showing a similar pattern of differences for the optimum elevation between seedlings and adults.

Table 4–2: Differences in central position and over the entire elevation range between seedling (S_2) and adult (S_1) life stages (14 species). OPT refers to the altitudinal position where the propability of presence reaches a maximum, namely optimum elevation. PNORM designs the area under the normalised hump-shaped response curve. PDIFF.CON and PDIFF.EXT describe the area under the PDIFF curve from 50 to 2,250 m a.s.l. for PDIFF < 0 (contraction processes) and for PDIFF > 0 (expansion processes) respectively. RDIFF is a ratio of difference between seedling and adult normalised distribution along the elevation gradient, ranging from –1 (altitudinal distribution of the seedling life stage is completely below the one of the adult life stage) to 1 (conversely).

Species name	Optimum elevation (m)			Area under curves (m per prob. units)				
	OPT.S ₁	OPT.S ₂	OPT.S ₂ - OPT.S ₁	PNORM.S ₁	PNORM.S ₂	PDIFF.CON	PDIFF.EXT	RDIFF
<i>Abies alba</i>	1 212	1 310	99	1 233	1 257	82	106	0.08
<i>Acer campestre</i>	639	736	97	690	648	115	73	0.14
<i>Acer opalus</i>	983	1 173	190	821	981	108	268	0.21
<i>Acer platanoides</i>	797	783	-13	917	696	221	0	-0.14
<i>Acer pseudoplatanus</i>	1 170	1 007	-164	1 310	1 129	250	69	-0.13
<i>Carpinus betulus</i>	393	505	112	592	405	208	21	0.23
<i>Castanea sativa</i>	460	499	39	652	631	44	23	0.05
<i>Fagus sylvatica</i>	1 145	1 130	-14	1 352	1 122	230	0	-0.09
<i>Fraxinus excelsior</i>	654	819	165	980	993	139	152	0.15
<i>Prunus avium</i>	495	606	111	832	843	85	96	0.11
<i>Quercus petraea</i>	240	586	346	868	1 036	164	233	0.21
<i>Quercus pubescens</i>	652	694	42	777	846	2	170	0.11
<i>Sorbus aria</i>	1 079	1 109	30	923	1 088	1	166	0.08
<i>Sorbus aucuparia</i>	1 542	1 422	-120	1 021	1 122	66	167	-0.11

Chapitre 4 – Approche macroécologique dans un référentiel population

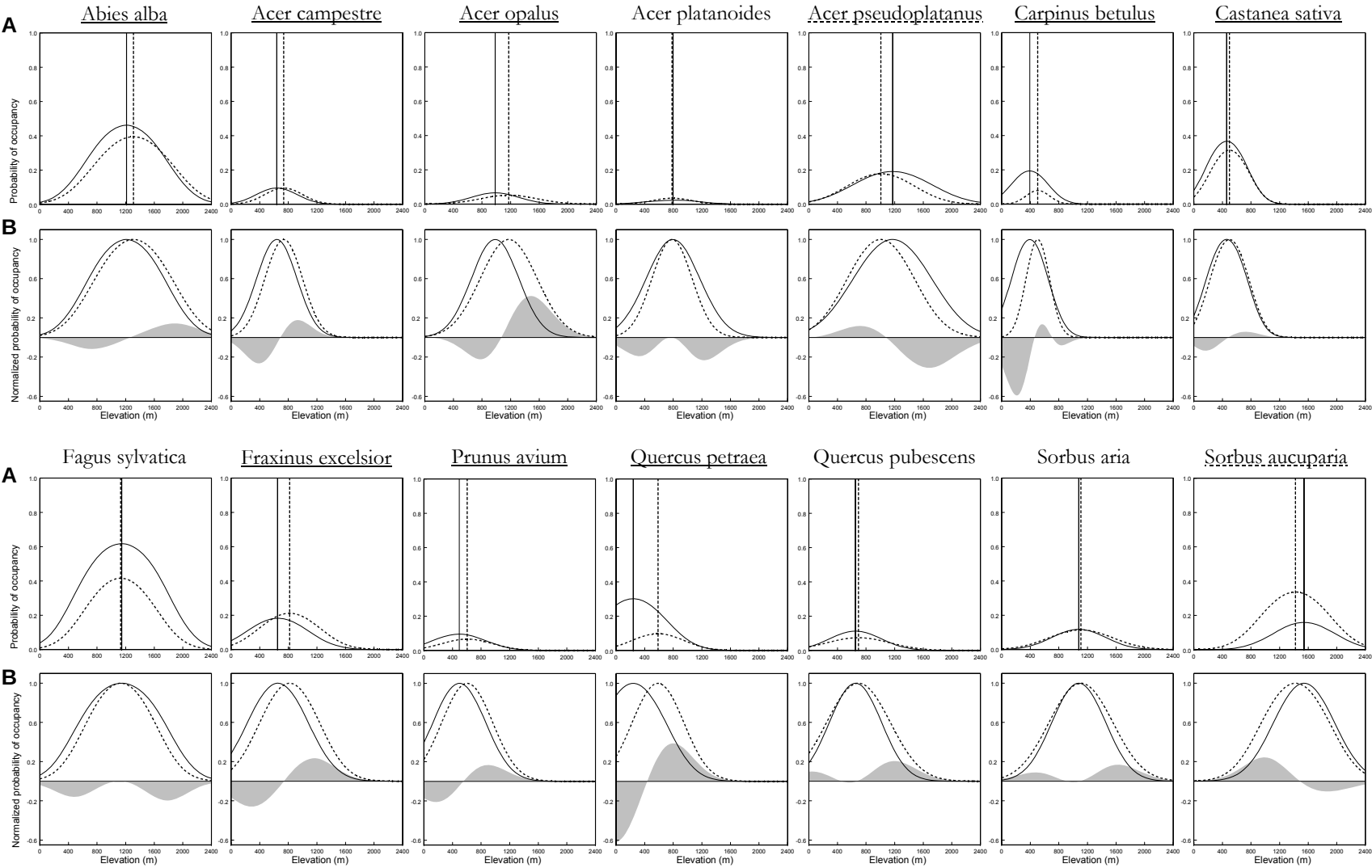


Figure 4-4: Elevational response curves derived with logistic regression models (14 species): (A) Probability of occupancy along the elevational gradient for adults (filled curve) and seedlings (dotted curve). Vertical lines show optimum elevation with highest probability of occupancy for adults (filled line) and seedlings (dotted line). (B) Difference in normalised probability of occupancy (grey area curve) between adults (filled curve) and seedlings (dotted curve). Positive area under curve means expansion process (seedling colonisation), whereas negative area under curve means contraction process (seedling regression). Species with name highlighted in filled black line translate upward, whereas species with name highlighted in dotted black line translate downward.

4.4.4 Distribution models and differences between life stages over the entire gradient

Figure 4-4B depicts 4 kinds of complete distribution differences (*PDIFF*) between seedling and adult normalised response curves (*PNORM*). Upward translation, implying contraction of seedlings at the low altitudinal distribution limit and expansion of seedlings at the high altitudinal distribution limit, was the main kind of difference, with 8 species displaying upward translation (*Abies alba*, *Acer campestre*, *Acer opalus*, *Carpinus betulus*, *Castanea sativa*, *Fraxinus excelsior*, *Prunus avium*, and *Quercus petraea*). Only 2 species displayed downward translation, implying expansion of seedlings at the low altitudinal distribution limit and contraction of seedlings at the high altitudinal distribution limit (*Acer pseudoplatanus* and *Sorbus aucuparia*). *Acer platanoides* and *Fagus sylvatica* depicted contraction of seedlings at both margins, whereas *Quercus pubescens* and *Sorbus aria* illustrated expansion of seedlings at both margins. The average ratio of difference over the complete altitudinal distribution between seedling and adult life stages (*RDIFF*) was not significant (confidence interval for the difference in the location parameters $CI[95\%] = [-0.015 ; 0.145]$, Wilcoxon signed-rank test, $V = 77$, $n = 14$, $P = 0.12$, considering independence between species distribution).

4.5 Discussions

4.5.1 A general pattern with differences at a specific level

In accordance with our initial hypothesis, both modelling and exploring approaches have pointed out coherent evidence of a general pattern of positive differences between seedling and adult spatial distribution along the entire altitudinal gradient (50-2,250 m a.s.l.) for 17 European tree taxa (temperate and Mediterranean species).

GAM and GLM analyses highlight an overall positive difference at the spatial core of altitudinal distribution ranges between seedling and adult optimum elevations with seedlings, on average, at 69 m higher elevation. This observation is similar to a former result showing a highly significant upward shift in forest plant species optimum elevation of 65 m during the 20th century (Lenoir *et al.*, 2008). However, there are too few studies reporting altitudinal distribution differences between tree life stages to allow for comparison. In the Montseny mountains of north-east Spain,

European beech forest replacement by Holm oak forest has been described at medium altitudes within the central forest area (Penuelas *et al.*, 2007). Additionally, one study has assessed a rapidly expanding population of Jeffrey pine at mid-elevation of its range, showing low adult tree mortality and high young tree recruitment in the semi-arid Carson Range of western Nevada (Gworek *et al.*, 2007). These scattered observations on the mean altitudinal location of tree species distribution concerns only specific tree species without supplying any information at a multi-species scale.

Regarding our exploratory analyses at high elevation edges of tree species (9th decile), 10 European tree taxa have shown positive differences (Figure 4-3), with seedlings at approximately 23 m higher elevation. This result implies slowly expanding populations at high elevations but not significantly, similar to range expansions of alpine pioneer species at their leading edge in the high Alps (Pauli *et al.*, 2007). However, as we remained within mature forest stands, differences we observed between the two life stages might be more important considering seedling establishment through secondary succession at the forest-grassland ecotone. Indeed, several and similar positive distribution differences between young and old life stages have been documented at the alpine tree line ecotone (Akhalkatsi *et al.*, 2006; Kullman, 2007; Penuelas *et al.*, 2007; Truong *et al.*, 2007; Wardle & Coleman, 1992). Most alpine and arctic tree lines of the world show numerous seedlings above the forest limit. Many form krummholtz that may fluctuate over time (Lavoie & Payette, 1994), since krummholtz represents a structural transition between forest and tundra where seedlings can grow but not adults for aerodynamic reasons. Concurrently, there are also studies that found no obvious positive differences between life stages, such as the absence of *Pinus sylvestris* seedlings above the adult high altitudinal distribution limit and within the *Pinus sylvestris*-*Pinus cembra* ecocline, suggesting stabilisation (Hattenschwiler & Korner, 1995).

At low elevation edges of tree species (1st decile), exploratory analyses have shown that 11 European tree taxa displayed positive differences (Figure 4-3), with seedlings at approximately 29 m higher elevation. This significant result represents a contracting population at low elevations through low frequency of recruits under adults, which is rather similar to an ongoing range contraction of subnival to nival species at their rear edge in the high Alps (Pauli *et al.*, 2007). Concerning trees, species specific case studies show that low recruitment has already been reported for *Pinus jeffreyi* (Gworek *et al.*, 2007) and *Fagus sylvatica* (Penuelas *et al.*, 2007) at their low altitudinal distribution limit. Although there has been evidence for contractions at low elevations

(Allen & Breshears, 1998), there are also case studies that show static positions at the low tree line of *Quercus emoryi* (Germaine & McPherson, 1999) or expansions of *Pinus cembra* young individuals below the low altitudinal distribution limit of adult trees (Hattenschwiler & Korner, 1995).

Overall, there is a wide range of heterogeneous responses in the scientific literature in regard to altitudinal distribution differences between tree life stages, some of which are more coherent to our general pattern of differences along the elevation gradient (Gworek *et al.*, 2007; Penuelas *et al.*, 2007) and some of which are less (Germaine & McPherson, 1999; Hattenschwiler & Korner, 1995). However, at a species specific level, we also provide a wide range of heterogeneous responses (Figure 4-4), distinguishing between the most frequent case of seedlings found at higher elevation (*Abies alba*, *Acer campestre*, *Acer opalus*, *Carpinus betulus*, *Castanea sativa*, *Fraxinus excelsior*, *Prunus avium*, and *Quercus petraea*) and the less frequent case of seedlings found at lower elevations (*Acer pseudoplatanus* and *Sorbus aucuparia*) with some intermediate cases showing no obvious differences (*Acer platanoides*, *Fagus sylvatica*, *Quercus pubescens*, and *Sorbus aria*). We thus conclude to a general pattern, which is significant at low elevation edges of tree species, but not to a systematic one.

4.5.2 Change in abiotic and biotic conditions: human-induced modifications

Current adult life stage is established long before current seedling establishment, reflecting abiotic and biotic conditions that prevailed long before the studied period. It is now widely agreed that recent human-induced modifications have major consequences on abiotic and biotic conditions (Vitousek *et al.*, 1997). To identify the underlying cause of differences between seedling and adult altitudinal distribution, it is necessary to consider all possible abiotic and biotic drivers of change, including global warming, nitrogen deposition, land-use change and game management.

Climatic change in France has been characterized by increases in average temperature of great amplitude reaching 0.9 °C (Moisselin *et al.*, 2002) and even close to 1 °C in the alpine region (Beniston *et al.*, 1997). If each rise of 100 m in altitude corresponds to a 0.6 °C drop in mean temperature (Woodward, 1987), the 69 m difference we observed between seedlings and adults optimum elevation will imply a 0.4 °C increase which is less than half the observed warming trend in France. To be coherent with the observed warming trend in France, we would have

expected a 150 m difference between seedling and adult altitudinal distributions. This gap between observation and expectation suggests dispersal limitations in European tree species (Svenning & Skov, 2004). Beyond this potential disruption between the pace of climate warming and tree species dispersal abilities, quasi-systematic positive differences we observed between seedling and adult distributions along the entire altitudinal gradient suggest a wide-acting and consistent explanatory factor highly connected to elevation, such as climate. It supports the hypothesis that climate is the main driving force for the observed patterns (Lenoir *et al.*, 2008). At high elevation, seedling establishment above the current limit of adults for a majority of European tree taxa (Figure 4-3) suggests a temperature increase that slightly relieves the absolute boundary represented by extreme cold temperature. In northern Sweden, recent expansion of young recruits above the tree line has been related to climate warming using genetic and ecological analyses (Truong *et al.*, 2007). Climate change has been considered a major driver of change at the alpine tree line by several studies focusing on seedling recruitment above this ecotone (Kullman, 2007; Penuelas *et al.*, 2007; Sanz-Elorza *et al.*, 2003; Wardle & Coleman, 1992), deemed to be one of the areas most sensitive to increasing temperature. At lower elevations, low frequency of recruits does not suggest a direct impact of temperature increase, assuming that tree species are more tolerant to warm temperatures (Vetaas, 2002). However, in French mountains, the trend of increasing temperature in addition to the absence of change in precipitation (Figure 4-2) may potentially change the evapotranspiration rate that could decrease the plant water availability at the low limit of species altitudinal distribution. Indeed, a long summer dry season and heat stress can limit seedling establishment at low elevations (Gworek *et al.*, 2007), sometimes implying drought-induced shift of lower forest ecotones (Allen & Breshears, 1998). Temperature and water availability are two potential drivers to explain our results at low elevations, but it is difficult to figure out which one of these two drivers here is the main one since water availability is highly connected to temperature.

Atmospheric nitrogen throughfall deposition has become one of the most important agents of vegetation change in densely populated regions. Nitrogen throughfall deposition rates have been reported to be from 6 to 30 kg.ha⁻¹.yr⁻¹ in French mountain range ecosystems (Dambrine *et al.*, 1994). These important deposition rates at high elevations suggest a potential pattern of increase nitrogen depositions with increasing altitude, which might contribute to increase seedling establishment above the upper limit of their adult altitudinal distribution by improving nutrient conditions at high elevations where nutrition is a more limiting factor. It cannot, however, be

involved in explaining low seedling recruitment at the lower limit of their adult altitudinal distribution.

Land or pasture abandonment and forest cover change have been widely studied in European countries (Debussche *et al.*, 1999; Gehrig-Fasel *et al.*, 2007; Lepart & Debussche, 1992). Besides temperature effects, the tree line ecotone in the Alps is assumed to have been largely determined by land-use management (Dirnbock *et al.*, 2003). In the Swiss Alps, 96% of upper montane cover change in recent years has been explained by filling of gaps due to land-use change (Gehrig-Fasel *et al.*, 2007). However, we paid particular attention in remaining within mature forest stands excluding early stages of secondary succession so as to avoid land-use change issues. To check this condition, we looked at the adult tree species composition above each species at the seedling life stage. Since it concerns issues of successions and replacement, we only focused on seedlings presence in a plot without an adult tree of the same species. For example *Abies alba*, *Acer campestre*, *Acer opalus*, *Acer platanoides*, *Acer pseudoplatanus*, *Fraxinus excelsior*, *Quercus petraea*, and *Sorbus aria* seedlings were mostly found under *Fagus sylvatica* stands. Additionally, *Fagus sylvatica*, *Quercus robur* and *Sorbus aucuparia* seedlings were mostly found under *Abies alba* stands and *Carpinus betulus* under *Quercus petraea* stands. Overall, seedlings that shifted outside their respective adult life stage are thus replacing stands of *Abies alba*, *Fagus sylvatica* and *Quercus petraea* that are species of late successional stages characteristic of mature forests. However, *Prunus avium*, *Quercus pubescens* and *Quercus ilex* seedlings were mostly found under *Castanea sativa* stands which is not a species characteristic of mature forests. *Betula pendula* and *Castanea sativa* were mostly found under adult tree species not included in our analyses. Only for these 5 species, seedlings that shifted outside their respective adult life stage distribution may potentially result in replacement of stands at early successional stages following pasture abandonment. Hence, our analysis does not involve the role of land or pasture abandonment as the most important general driver of the differences we observed.

Forestry practices including game management to control the recruitment rate of young trees is another possible cause of differences between seedling and adult distributions. It is common knowledge that hunting practices can control population size and browsing behaviour. It is also well documented that herbivorous mammals may change succession patterns of trees by slowing down the recruitment rate. For example, lower herbivory pressure in conjunction with climate change has been associated with increasing numbers of small trees above the current tree line in

northern Sweden, suggesting that herbivory needs to be considered as a potentially significant driver of change (Cairns & Moen, 2004). In 2005, red deer populations density in French mountains (the western Alps, the northern Pyrenees and the Massif Central) has been reported to be nine times more important than in 1985 (Pfaff *et al.*, 2008), which implies an important browsing pressure for seedlings in mountain area during our studied period. Nonetheless, this increasing trend has been far greater at high elevations with area occupied by red deer increasing from 8 to 44% above 1 500 m in comparison to area occupied by red deer below 600 m that increased from 13 to 22% (Pfaff *et al.*, 2008). It suggests a potential increase browsing with increasing altitude from 1985 to 2005, which is in contradiction with our results showing that seedlings are located higher in elevation than adults during the same period. As a result, even if ungulates could act generating a general pattern along the elevation gradient, it cannot be comprehensively involved here to explain our results.

At a specific scale, change in any individual species at any location may have a number of possible explanations, but the overall effects of most confounding factors decline with an increasing number of species studied and zooming out of the spatial scale involved (Parmesan & Yohe, 2003). Indeed, all drivers of change in abiotic and/or biotic conditions that we reviewed above may potentially explain differences we observed between seedling and adult distribution if we consider each species separately and/or each part of the altitudinal gradient separately. However, the general pattern pointed out for 17 European tree taxa along the entire altitudinal gradient covered by forests can only be attributed to primary factors that affect species distribution and are globally coherent with such a pattern. Thus, among drivers modifying abiotic and biotic conditions and explaining altitudinal distribution differences between life stages, climate warming can be considered as the main driver, modulated and/or facilitated by other secondary drivers.

4.5.3 Change in species-environment relationships: ontogenetic niche shift

It is generally accepted that plants change their abiotic requirements during their lives (Grubb, 1977; Parrish & Bazzaz, 1985; Putwain & Harper, 1970). Individual species autecology from seedling to adult involves changes in species-environment relationships (abiotic requirements and/or biotic interactions) during the life span of species, namely ontogenetic niche shifts (Eriksson, 2002; Miriti, 2006; Parrish & Bazzaz, 1985).

In our study, *Quercus ilex* displayed a negative linear relationship with altitude at the adult life stage and a hump-shaped response curve at the seedling life stage (Table 4–1), which perhaps best illustrates that thermophilous species adapted to warm conditions can also tolerate frost damage at a juvenile stage. Indeed plant species admit several stress tolerance strategies to cope with shortages of resources from seedling to adult life stage (Grubb, 1998). Moreover, positive spatial associations between seedlings of one species and sheltering adults of another species through facilitation are common, especially at ecotones (Akhalkatsi *et al.*, 2006; Callaway & Walker, 1997). Ontogenetic niche shift may thus also explain differences we observed between seedling and adult life stages. Previous studies have already demonstrated that seedling and adult life stages present different spatial distribution patterns (Battaglia *et al.*, 2000; Collins & Carson, 2004; Stohlgren *et al.*, 1998; Tsujino & Yumoto, 2007), but none have demonstrated such a general pattern observed for temperate and Mediterranean tree species. However, there is no comprehensive reason that seedling stress tolerance to increasing harsh conditions along the altitudinal gradient would systematically be higher than that of adults, nor that facilitation of seedlings would systematically occur only at the high altitudinal distribution limit of adults and not at the low altitudinal distribution of adults. Ontogenetic niche shift cannot easily explain the observed pattern of positive differences between seedling and adult life stages along the altitudinal gradient, especially at low elevations. At low elevations positive differences are difficult to relate to ontogenetic niche shift since the future distribution of current seedlings would not match current distribution of adults in a stable environment.

4.6 Conclusions

We provide results showing an overall positive difference between seedling and adult altitudinal distributions with seedling, on average, at 69 m higher elevation. This general pattern for 17 European tree taxa over the entire altitudinal gradient covered by forest ecosystems may involve a multi-species and/or a large-scale comprehensive driver of change. Climate warming is the most reliable driver of change capable of acting at a multi-species scale along a wide altitudinal range and in agreement with our results, whereas nitrogen deposition, game management and ontogenetic niche shift might be considered as secondary and/or modulating drivers acting at a species specific level and/or a regional specific scale.

-APPROCHE MESOECOLOGIQUE DANS UN REFERENTIEL COMMUNAUTE-

Lenoir, J. Gégout, J. C., Dupouey, J. L., Bert, D. (*soumis à New Phytologist*). Impact of climate warming on plant community composition of silver fir stands in the Jura Mountains (France, Switzerland) between 1989 and 2007.



Hêtraie-sapinière jurassienne, France (Photo : Zugmeyer M.)

Chapitre 5: Approche mésoécologique dans un référentiel communauté : impact du réchauffement sur la composition des communautés dans les sapinières du Jura entre 1989 et 2007

5.1 Abstract

Numerous observations at the subalpine/alpine and the alpine/nival ecotones have already substantiated an influence of climate warming on plant species distribution. However, observations of vegetation changes in response to recent climate warming are truly lacking for mountain forest ecosystems, where plant communities are mostly influenced by changes in canopy cover through stand ageing. By using permanent plots accurately located in temperate mountain forests, we aimed at assessing the impact of climate warming on plant community composition. In 2007 we re-surveyed 154 vegetation plots first established in 1989, between 550 and 1,350 m in silver fir forests of the Jura mountains (France, Switzerland). We used both even-aged and uneven-aged stands to test the effect of stand ageing that might mask or modify the impact of environmental changes on plant communities. Significant shifts along the first two axes of a correspondence analysis indicate a change in community composition towards warmer and dryer conditions during the past 18 years. We also show a significant increase in thermophilous species composition regardless of stand ageing. Additionally, mountain species displayed a significant rise of 18 m at the low altitudinal limit of their distribution. We conclude that climate change also affects plant communities in temperate forests in addition to upward or poleward shifts of species distribution limits already observed in extreme ecosystems.

5.2 Introduction

Mountains are amazing places for predicting and detecting vegetation changes in response to climate warming because of steep climatic gradients across elevation. Modelling studies have predicted retraction of the nival species area in addition to expansion of the alpine species area (Gottfried *et al.*, 1999), both with an upward shift of the tree line at the subalpine-alpine ecotone (Dirnbock *et al.*, 2003). Experimentation also predicts more abundant thermophilous, scleromorphic, and stress-tolerant species in lowland forests of temperate regions (Van der Veken *et al.*, 2004). This trend has already been substantiated by numerous observations at the coldest limits, within alpine and nival ecosystems (Grabherr *et al.*, 1994; Klanderud & Birks, 2003;

Lesica & McCune, 2004; Parolo & Rossi, 2008; Pauli *et al.*, 2007; Vittoz *et al.*, 2008; Walther *et al.*, 2005a). However, similar observations of climate warming impacts on plant species distribution are scarce for below the subalpine-alpine ecotone. Lenoir *et al.* (2008) have already shown a significant upward shift in plant species optimum elevation, but climate warming impacts are much less evident on plant communities (Vittoz *et al.*, In press; Walther & Grundmann, 2001). Other studies assessing changes on plant community composition at low elevations reported changes due to vegetation dynamics and/or nitrogen depositions (Brunet *et al.*, 1998; Czerepko, 2008; Falkengren-Grerup, 1986; Nygaard & Odegaard, 1999; Okland *et al.*, 2004; Thimonier *et al.*, 1994; Wild *et al.*, 2004). Mostly, these studies have focused on permanent plot networks settled in even-aged stands (Falkengren-Grerup, 1986; Okland *et al.*, 2004; Thimonier *et al.*, 1994). In permanent plots located in even-aged stands, changes of the understorey vegetation still remain feasible through internal processes of forest ageing and management practices (Thimonier *et al.*, 1994). Consequently, environmental modifications and their impacts on long-term floristic changes within even-aged stands are difficult to disentangle from stand characteristic changes over time.

Unlike previous studies, we present an original approach that uses uneven-aged stands. In uneven-aged stands, management practices do not disturb stand characteristics that reach equilibrium over time (O'Hara *et al.*, 2007). Instead, it smoothes ageing effects that might mask or modify the impact of environmental changes on plant communities. Here we have used permanent plots established by Bert (1992a) in silver fir stands of the Jura mountains during 1989. We re-surveyed these plots during 2007 to assess changes in plant community composition in relation to climatic differences between current warm conditions and initial cooler conditions. We focused on permanent plots within mature forest stands that remained steady state as regards to land-use during the studied period, thus avoiding land-use change issues. We also used both even-aged and uneven-aged stands to test the effect of stand ageing. We hypothesised that:

- (i) plant community composition in the studied permanent plots would indicate warmer conditions in 2007 than in 1989;
- (ii) changes in community composition towards more thermophilous species would be easier to detect in uneven-aged than in even-aged stands;

(iii) species restricted to mountains and species restricted to lowlands would show declining and increasing frequencies respectively.

In this study we relate observed changes in plant community composition with: long-term and short-term changes in climatic conditions, natural forest ageing and management practices, comparability of the historical and the present species lists and other human-induced modifications like nitrogen deposition and grazing pressure.

5.3 Materials and methods

5.3.1 Study area

The Jura range lies on the border between eastern France and western Switzerland (230 km long and 50 km wide) (Figure 5-1). The soils of the Jura, a relatively homogeneous calcareous massif, consist of rendzina, humic cambisol, chromic cambisol, orthic luvisol and chromic luvisol (FAO, 1988). The altitude of the studied area ranged between 550 and 1,350 m with mean annual temperature ranging from 9 to 11 °C and precipitation between 1,000 and 2,000 mm per year. The Jura mountains have been subjected to increases in mean annual temperature for the last 40 years (Figure 5-2A,C), including the 1990s as the warmest decade in France since the beginning of climate measurements (Moisselin *et al.*, 2002). Temperatures increased by 1.3 °C in eastern France (Figure 5-2A) and 1.1 °C in western Switzerland (Figure 5-2C) between 1979-1988 and 1997-2006. During the same period, rainfalls did not exhibit any specific trend in the Jura mountains (Figure 5-2B,D). The forest area is managed according to both regular (even-aged stands) and plenter systems (uneven-aged stands), thanks to Switzerland which is one of the most important countries for plenter forests. At present, most even-aged stands are progressively being converted into uneven-aged stands both in France and Switzerland. The silver fir (*Abies alba* Mill.) stands are mainly composed of both pure and dominated mixed fir/spruce (*Picea abies* L. Karst.), fir/beech (*Fagus sylvatica* L.), or fir/spruce/beech stands (Bert, 1992a).

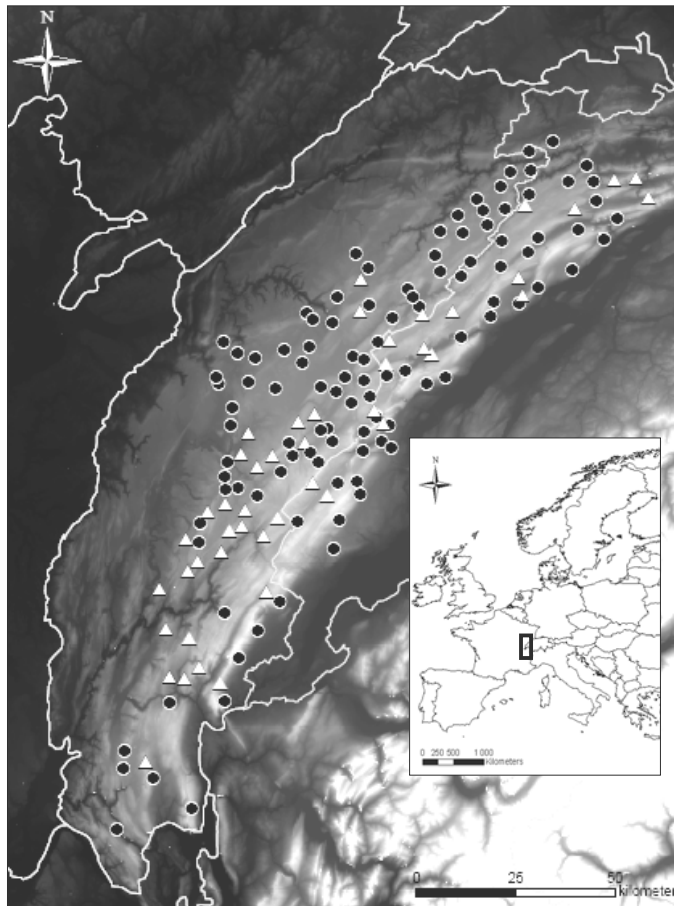


Figure 5-1: Location of re-sampled forest sites ($n = 154$) from May to October 2007 within the Jura mountains lying on the border between eastern France and western Switzerland. Plots in uneven-aged stands ($n = 46$) are displayed in white solid triangles whereas plots in even-aged stands ($n = 108$) are displayed in black solid circles. Inset shows the Jura mountains location in Europe.

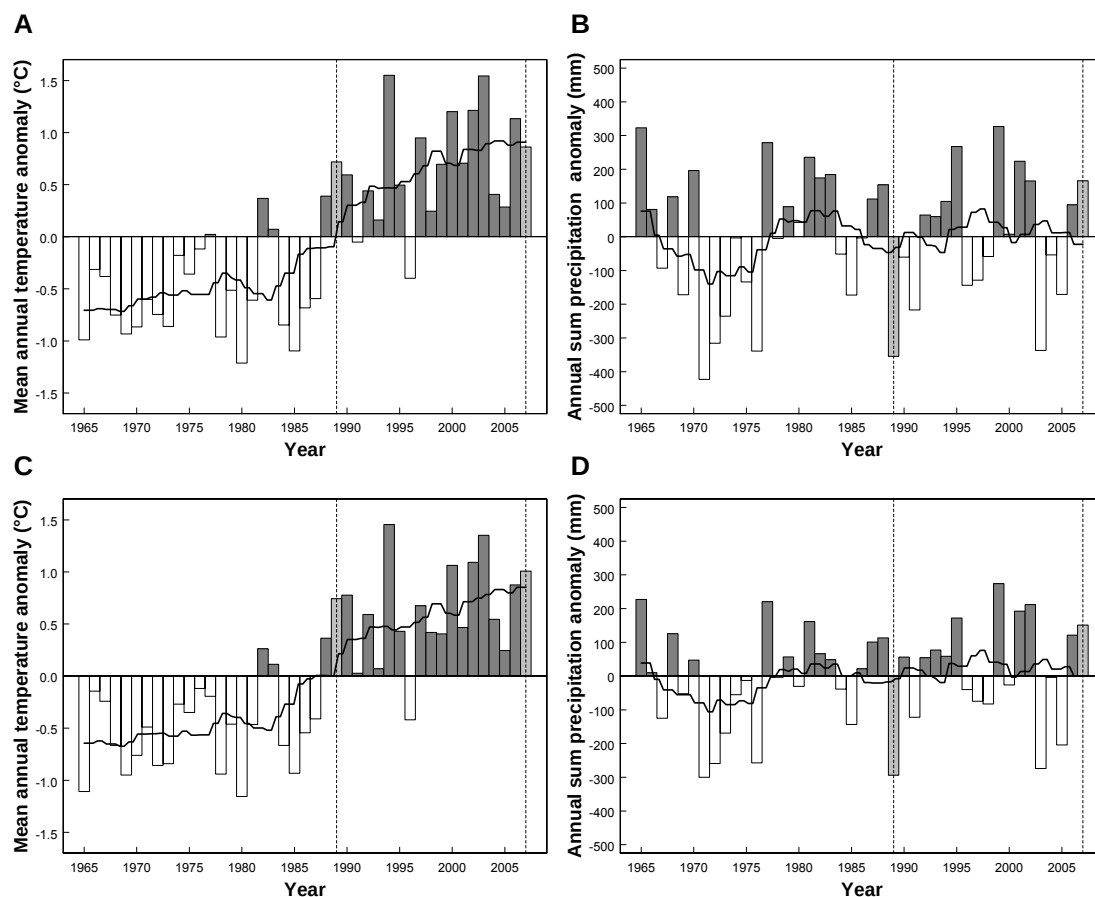


Figure 5-2: Trends in mean annual temperatures and precipitation sums from 1965 to 2007 in (A, B) eastern France and (C, D) western Switzerland: (A, C) Yearly-mean surface temperature anomalies (overall mean of temperature as baseline) and (b, d) annual sum of precipitation anomalies (overall mean of annual sum of precipitation as baseline) averaged for (A, B) 10 elevation sites, ranging in altitude from 236 m to 1 120 m above sea level, in the French part of the Jura range and (C, D) 3 elevation sites, ranging in altitude from 316 m to 1 073 m above sea level, in the Swiss part of the Jura range. Filled dark grey bars refer to positive anomalies whereas empty bars refer to negative anomalies. Filled light grey bars refer to 1989 and 2007 sampling time. The dark curves have been smoothed with a ten year filter. Data have been gathered from the French National Climatic Network (Météo-France) and the Swiss Climatic Network (Météo-Suisse).

5.3.2 Initial sampling set-up in 1989

The initial sampling was conducted by Bert (1992a) from May to October 1989 and comprised 208 plots (144 plots were located in France and 64 plots in Switzerland). The 208 plots surveyed were as representative as possible of the natural range of silver fir in the Jura covering the whole mountain range (Bert, 1992b). The sample density was, on average, one sample per 800 ha of silver fir forests. Only silver fir stands (more than 50% of *Abies alba* Mill.) were included in the survey with 54 plots characterised by the uneven-aged structure of plenter forests and 154 plots characterised by the even-aged structure of regular forests. The surface of the sample plots was about 200 to 400 m², and their vegetation and ecological characteristics were homogeneous.

On each site, altitude (*ALT*), plot latitudinal position (*SN*), plot longitudinal position (*WE*), and plot declivity (*PD*) were recorded. A soil pit was also dug to describe a soil profile and to record soil depth (*SD*). Each soil profile was then linked to one of ten main soil types previously described (Gaiffe & Schmitt, 1980). *PD* and *SD* variables were log-transformed to satisfy the assumption of normality. Among the 208 plots surveyed, 23 plots were selected after soil description to span a broad range of soil types and to be representative of conditions typically found throughout the study area. In each of these selected plots, one soil sample was collected in the A-horizon for laboratory analyses. Soil samples were air-dried and sieved at 2 mm. pH-H₂O was measured with pH-electrodes after 1/5 dilution of fine earth. Total nitrogen and organic carbon were measured using the Kjeldahl and Anne methods.

Concerning climatic conditions in 1989, the growing season (from May to October in mountain environments) was particularly dry: cumulative temperature were about 90 °C and sum of precipitation reached only 384 mm in both eastern France and western Switzerland (Météo-France and Météo-Suisse sources).

Comprehensive inventories of all plant species present were made using abundance-dominance coefficients (Braun-Blanquet, 1932) for trees (ligneous plants more than 8m tall), shrubs (ligneous plants less than 8m tall), herbs (herbaceous plants like forbs, grasses and ferns), and mosses.

5.3.3 Re-survey of the sampling design in 2007

From May to October 2007, following the same sampling time frame as previously used in 1989, we were capable of re-sampling 154 out of the initial 208 plots, including 46 plots in uneven-aged stands and 108 plots in even-aged stands (Figure 5-1). We focused solely on plots that had not been disturbed by heavy-thinning, clear-cutting or by the 1999 windthrow. Each plot could be precisely located in 2007 thanks to paint marks and label numbers stapled on 6 silver fir trees. Plot accessibility was eased by initial positioning on maps and the drawing of plans. The study plots were re-located with respect to geographic coordinates using a handheld Global Positioning System (GPS).

Ecological characteristics recorded in 1989 (*ALT*, *SN*, *WE*, *PD*, *SD* and soil profile) remained the same because of precise re-location. Among the 23 plots selected for soil analyses in 1989, we were able to re-sample 18 plots using the same methodology. Total nitrogen and carbon were measured using a NF ISO 10694 method to comply with safety standards. Soil samples were heated at 1,000 °C under oxygen, and after chromatographic separation, C gas emission and N₂ were quantified using a catharometer. The estimated error between the present and former methods is $\pm 5\%$ (Ciesielski, pers. comm.).

Cumulative temperatures were slightly lower during the 2007 growing season (from May to October in mountain environments) reaching 87 °C, whereas the sum of precipitation strongly increased to reach 840 mm in both French and Swiss parts of the Jura range (Météo-France and Météo-Suisse sources).

We made comprehensive inventories of all plant species occurring within a fixed surface of 250 m² working with pairs of observers and using the same methodology as that used in 1989. The first inventory week was spent together with the former pairs of observers to calibrate ourselves to the 1989 sampling methodology. We spent at least one hour of sampling time per plot to be as exhaustive as possible (Archaux *et al.*, 2006). During sampling time, each species was sorted from the first recorded in the plot to the last to give a species scale number for trees, shrubs, herbs and mosses. Mosses were not included in further analyses to avoid identification mistakes and the serious bias in exhaustiveness (the mean number of moss species per plot was 98% greater in 2007). For herbs recorded in 2007, we considered only the early listed species to get a steady-state

number of herbs between 1989 and 2007 (the mean number of herb species per plot was 30% greater in 2007). Such consideration was possible for only 90% of the 154 re-surveyed plots. Species lists from remaining plots that displayed a lower number of recorded species in 2007 were left as they were since the species order for 1989 was not known. It is important to take the observer effect into account, as that final herbs we recorded at one plot location during 2007 are the most difficult to detect and might had been overlooked in 1989. We did not use this procedure for shrubs since issues concerning overlooking are much more limited for shrubs than for herbs. Forest tree species were excluded because of forest management. We limited identification mistakes by aggregating all easily confusable, closely related species (e.g., *Bromus benekenii* and *Bromus ramosus* or *Chaerophyllum villarsii* and *Chaerophyllum hirsutum*) into one taxon in all subsequent analyses. To assure comparison of data between 1989 and 2007 without observer bias regarding cover estimates, abundance-dominance coefficients were converted to presence-absence. Species nomenclature follows Flora Europaea (Tutin *et al.*, 2001).

5.3.4 Multivariate analysis: assessing vegetation changes between the historical and the present species lists

The two sets of 154 plots, corresponding to the past and the present surveys, were first analysed separately and then together using a correspondence analysis (CA) (Jongman *et al.*, 1987). Initially, we carried out two CAs, one for 1989 (CA₈₉) and one for 2007 (CA₀₇), to assess for stability in environmental factors that controlled the distribution of forest plant species in the Jura range between 1989 and 2007. The herb and shrub layers were merged. Rare species (frequency less than 5 occurrences within the 154 plots) and species of doubtful identification in 1989 and 2007 were included in the analyses only as supplementary variables. In total, 135 floristic variables were retained as active for CA₈₉, and 142 for CA₀₇. Based on the hypothesis that environmental factors control the distribution of species and communities, the ecological interpretation of CA ordination axes was assessed using our prior knowledge of each species' autecology and validated using (multiple) linear regressions between plot scores and plot environmental characteristics (Prodon & Lebreton, 1981; ter Braak & Prentice, 1988). The ecological factors extracted by CA were presented in the form of axes, so that scores of each plot on these axes could be considered as synthetic floristic indices integrating the environmental conditions. Secondly, we carried out CA₈₉ with floristic and plot variables as active and plots sampled in 2007 as illustrative to analyse shift in plot positions within CA₈₉ as a reference for forest plant species composition. Each plot was characterised by its two positions on the axes at each of the sampling dates. The shifts of the

plots between their 1989 and 2007 positions relative to each ecological axis were used as an indication of changes in site conditions. The statistical significance of these shifts was tested using Student's paired-sample *t*-test.

5.3.5 Indicator values analysis: testing natural forest ageing and management practices between uneven-aged and even-aged stands

We applied Landolt's indicator values at each forest site to analyse differences in ecological factors between 1989 and 2007 for both uneven-aged and even-aged stands. Landolt's indicator values (Landolt, 1977) are similar to the well known Ellenberg's indicator values (Ellenberg *et al.*, 1992) but are adjusted for the ecology of plant species in Switzerland and are thus better adapted to our study area. These values were assigned empirically for each plant species (ranging from 1 to 5). We kept six of Landolt's indicator values for our analysis studying coefficients for light (L), temperature (T), continentality (K), humidity (F), pH (R), and nitrogen (N). A complete species list in 1989 and a truncated species list in 2007 were used to compute average values for each plot and for these six coefficients at both sampling dates.

5.3.6 Presence records analysis: detecting distribution shifts for mountain and lowland species

To understand changes in plant community composition between 1989 and 2007, we analysed each species' frequency and altitudinal distribution, focusing on herb and shrub species commonly found in silver fir stands (i.e. present at least 10 times both in 1989 and 2007). We distinguished 'mountain' species displaying an area of occupancy restricted to mountain ranges and vicinities ($n = 29$) from 'lowland' species displaying an area of occupancy restricted to plains and lower elevations below the mountain vegetation belt ($n = 31$) (Rameau *et al.*, 1989; Rameau *et al.*, 1993). We compared the frequency of each species in 1989 and in 2007, considering its occurrence in each plot. Observing changes in the total number of occurrences for each species (herbs and shrubs) between 1989 and 2007 divided by the total number of plots and expressed as a percentage made it possible for us to identify species that changed the most in frequency. We also ran an exploratory approach using a non parametric method from a description of altitudinal presence records of mountain and lowland species in 1989 and 2007. For each species at both periods, we sorted presence values (absence values were excluded) regarding altitudinal locations and computed the nine altitudinal values which divide the number of presence values into ten

groups of equal frequency, namely deciles. To highlight differences in species altitudinal distribution between 1989 and 2007 at lower, median and higher elevations, we compared the 1st, 5th and 9th deciles respectively. Using deciles allows us to analyse the overall range of species distribution by providing us the median position (5th decile) and more robust indices of range edges (i.e. 1st and 9th deciles) than extreme values of occurrence observed on an elevation gradient. All computations were performed with the ‘S-Plus 2000 professional release 3’ statistical package.

5.4 Results

5.4.1 Stability of environmental factors that control the distribution of forest plant species in the Jura range

The climatic interpretation of the main environmental factor using the elevation gradient to differentiate between types of silver fir stands within the Jura range was reported by Bert (1992b) in 1989 and remained active 18 years later. Species kept the same ordination along the first axis derived from both correspondence analyses carried out in 1989 (CA₈₉, 6.8% of total variance) and 2007 (CA₀₇, 6.3% of total variance) respectively. Mountain species such as *Adenostyles alliariae*, *Orthilia secunda*, *Ranunculus platanifolius*, *Valeriana montana* and *Veronica urticifolia*, were projected onto the positive end of the first axis at both periods (CA₈₉ and CA₀₇). At the negative end of the first axis, we found species from lowlands such as *Acer campestre*, *Carpinus betulus*, *Hedera helix*, *Ligustrum vulgare* and *Quercus petraea*. More precisely, a strong correlation was observed between the CA₈₉ first axis and altitude ($r = 0.79$), beginning even higher for the CA₀₇ first axis ($r = 0.83$). Linear regressions between plot scores along the first axis and altitude ($R^2 = 0.63$ in 1989 and $R^2 = 0.69$ in 2007) displayed highly significant estimations of coefficients ($P < 10^{-4}$).

The second axis interpreted as a water availability gradient by Bert (1992b) in 1989 also displayed the same species ordination between CA₈₉ (5.4% of total variance) and CA₀₇ (4.6% of total variance). At the positive end of the second axis at both periods (CA₈₉ and CA₀₇) we found hygrophilic species (*Carex remota*, *Glechoma hederacea*, *Impatiens noli-tangere*, and *Lysimachia nemorum*) and species that are easily damaged by dry conditions (*Quercus robur*), whereas dry-tolerant species (*Quercus petraea*) and xerophilic species (*Daphne laureola*, *Daphne mezereum*, *Melica nutans* and *Teucrium scorodonia*) were projected onto the negative abscissa. The validity of this interpretation was checked using multiple linear regressions between plot scores along the second axis and

ecological/geographical variables related to water supply (Table 5–1). Interpretations for the CA₈₉ second axis (multiple $R^2 = 0.45$) and the CA₀₇ second axis (multiple $R^2 = 0.24$) were identical. Table 5–1 displays a positive effect of soil depth meaning that the deeper the soil, the higher the water availability (correlation between plot scores and soil depth remained stable from 1989 to 2007, $r = 0.24$), and a negative effect of plot declivity meaning that steep conditions involve low water supply (correlation between plot scores and plot declivity slightly changed between 1989 and 2007, $r = -0.22$ and $r = -0.26$ respectively). Considering the geographical variables, the shape of the Jura range also explains water availability, since northward and westward rainfalls are usually more numerous than southward and eastward ones.

5.4.2 Overall shift in plots positions along both elevation and water availability gradients between 1989 and 2007

The position of the 154 plots between 1989 and 2007 on the ordination diagram defined by the first two axes of CA₈₉ (plots in 1989 as the active variables and plots in 2007 as supplementary variables) highlighted changes in community composition over the last 18 years (Figure 5-3A). The average downward shift along the first axis was highly statistically significant (mean difference in plots scores $z = -0.06$, confidence interval for mean CI[95%] = [-0.08 ; -0.04], $n = 154$, Student's paired-sample t -test, $t = -5.56$, d.f. = 153, $P < 10^{-4}$), which signifies changes in community composition towards more lowland species and/or less mountain species. Downward shifts along the second axis indicate changes in community composition towards more dry-tolerant species and/or less hygrophilic species (mean difference in plots scores $z = -0.04$, confidence interval for mean CI[95%] = [-0.07 ; -0.01], $n = 154$, Student's paired-sample t -test, $t = -2.64$, d.f. = 153, $P = 0.009$). More than 70% of the plots shifted downward along the first axis (Figure 5-3B), and about 60% shifted downward along the second axis (Figure 5-3C). Downward shifts simultaneously occurred along the first and second axes in almost half of the sampling plots.

Table 5-1: Estimated coefficients and their significance from multiple linear regressions between CA second axis plot scores and environmental variables related to water availability. CA₈₉ and CA₀₇ design correspondence analysis in 1989 and 2007 respectively. Ecological variables: SD, soil depth (mm); PD, plot declivity (°). Geographical variables: SN, plot latitudinal position from south to north (m); WE, plot longitudinal position from west to east (m).

Variables	Axis 2 CA ₈₉		Axis 2 CA ₀₇	
	Coefficient	P.value	Coefficient	P.value
Intercept	-14.93	< 10 ⁻⁴	-9.19	< 10 ⁻⁴
ln(SD)	0.15	0.0191	0.17	0.0209
ln(PD+10)	-0.18	0.0022	-0.21	0.0023
SN	8.18E-06	< 10 ⁻⁴	5.48E-06	0.0001
WE	-3.46E-06	0.0183	-3.20E-06	0.0523

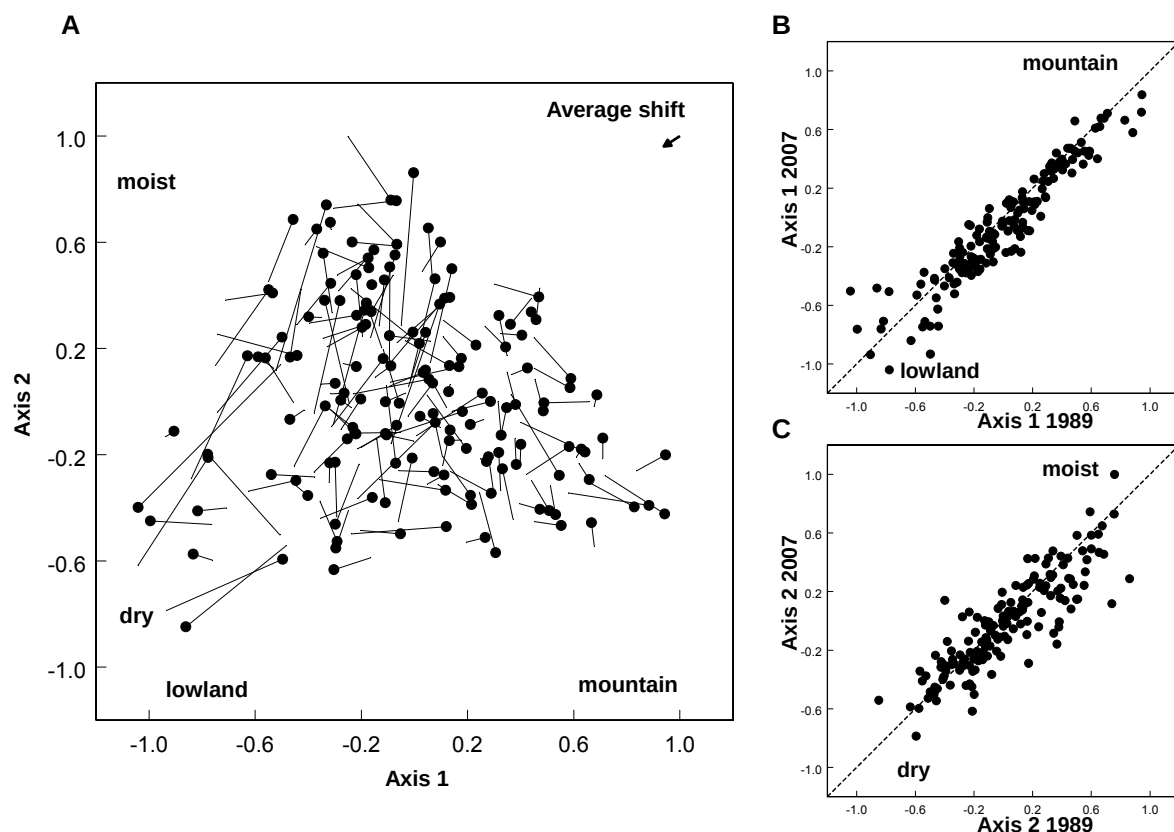


Figure 5-3: Changes in plot conditions between 1989 and 2007. (A) Shifts in plot coordinates between 1989 and 2007 within the correspondence analysis (CA₈₉) ordination diagram 1-2. (B) Scatter diagram of plot scores along the first axis of CA₈₉ (n = 154) for 1989 and 2007. (C) Scatter diagram of plot scores along the second axis of CA₈₉ (n = 154) for 1989 and 2007. Pin head displays plot coordinates in 1989 and pin size shows the shifts along first and second axes with pin point as plot position in 2007. The first axis corresponds to an increasing gradient of elevation (from lowland to mountain), the second axis to an increasing gradient of water availability (from dry to moist). Plots in 1989 were retained as active variable, whereas plots in 2007 were included in the analyses only as supplementary variables.

5.4.3 Changes in environmental conditions and forest stand characteristics

Inside the 46 plots managed as uneven-aged stands, changes in environmental conditions between 1989 and 2007, using Landolt's coefficients, were only significant for temperature (T) depicting warmer conditions in 2007 (Table 5–2). For the 108 remaining plots in even-aged stands, light environment (L) and T changed significantly towards more opening and warmer conditions in 2007 (Table 5–2). Increase in T concomitant with an increase in L occurred for a great number of sites in even-aged stands (48 out of 108). More precisely, correlation between the variation of T and that of L in even-aged stands was not negligible ($r = 0.31$).

5.4.4 Species dynamics and geographical distribution pattern

Among the 31 species with an area of occupancy restricted to lowlands, 9 species displayed more than 5% change in recorded presence within the total number of plots (Table 5–3). Lowland species mostly increased in frequency between 1989 and 2007 (8 out of 9). In contrast, species restricted to mountain areas and displaying more than 5% change in recorded presence within the total number of plots (5 out of 29) mostly decreased in frequency (4 out of 5) (Table 5–3). Inside the main types of silver fir stands in the Jura range, *Lathyrus vernus* presence records decreased significantly between 1989 and 2007, whereas *Brachypodium sylvaticum*, *Euphorbia amygdaloides* and *Quercus petraea* presence records increased significantly.

Table 5–2: Landolt’s mean ecological values for light (L), temperature (T), continentality (K), humidity (F), pH (R) and nitrogen (N) in uneven-aged stands (UEAS) and even-aged stands (EAS). L, T, K, F, R and N were calculated considering the presence or absence of each species for 1989 and 2007. The difference between the values (2007-1989) was tested by the Student’s paired-sample t-test. Differences in bold are statistically significant (*, 0.05 level of significance; **, 0.01 level of significance; ***, 0.001 level of significance).

Time	L		T		K		F		R		N	
	UEAS	EAS	UEAS	EAS	UEAS	EAS	UEAS	EAS	UEAS	EAS	UEAS	EAS
1989	2.217	2.170	3.023	3.098	2.652	2.595	2.989	3.039	3.059	3.080	3.002	3.059
2007	2.228	2.197	3.049	3.121	2.648	2.601	2.985	3.031	3.064	3.088	2.983	3.064
2007-1989	0.011	0.027**	0.026**	0.023***	-0.004	0.006	-0.004	-0.008	0.005	0.008	-0.019	0.005

Table 5–3: Species frequency (i.e. number of plots in which the species was recorded) in 1989 and 2007 for mountainous and lowland species, and changes as a percentage of the total number of plots (154). Pearson’s Chi-square test (P.Chi2) for count data indicates significance of change in species frequency. Only species with more than 5 % of change are listed. Species in bold are species displaying significant changes (at the 0.05 level of significance).

	1989	2007	Change (%)	P.Chi2
Species restricted to lowland areas				
Increasing frequency				
<i>Quercus petraea</i>	13	31	11.7	0.01
<i>Euphorbia amygdaloides</i>	30	48	11.7	0.03
<i>Brachypodium sylvaticum</i>	21	36	9.7	0.04
<i>Fraxinus excelsior</i>	92	107	9.7	0.10
<i>Bromus ramosus</i>	18	29	7.1	0.11
<i>Carex flacca</i>	27	38	7.1	0.16
<i>Carex sylvatica</i>	106	116	6.5	0.25
<i>Viburnum opulus</i>	21	29	5.2	0.28
Decreasing frequency				
<i>Solidago virgaurea</i>	48	38	-6.5	0.25
Species restricted to mountain areas				
Increasing frequency				
<i>Sorbus mougeotii</i>	25	35	6.5	0.20
Decreasing frequency				
<i>Lathyrus vernus</i>	88	69	-12.3	0.04
<i>Orthilia secunda</i>	30	22	-5.2	0.29
<i>Senecio ovatus</i> subsp. <i>ovatus</i>	49	41	-5.2	0.38
<i>Prenanthes purpurea</i>	101	93	-5.2	0.41

Regarding differences in mean altitudinal distribution at the 1st, 5th and 9th deciles between 1989 and 2007, both lowland and mountain species shifted slightly upward (Figure 5-4). However, Figure 5-4 does not display any significant shift for species restricted to lowlands, whereas the 1st decile of species restricted to mountains rose significantly between 1989 and 2007, by about 18 m (CI[95%] = [0.81 ; 35.71], n = 29, Student's paired-sample *t*-test, *t* = 2.14, d.f. = 28, *P* = 0.041).

5.5 Discussions

5.5.1 Significant changes in plant community composition between 1989 and 2007

This study clearly identifies a marked and consistent change in plant community composition within the understorey vegetation layer of both uneven-aged and even-aged silver fir stands in the Jura mountains from 1989 to 2007.

Multivariate statistical analyses highlight significant changes in community composition towards more lowland species and/or less mountain species in comparison to community composition in 1989. This turnover in community composition implies an upward shifting trend of plant species that are embedded in these communities congruent with substantial evidence of vegetation changes at the uppermost location of mountain areas (Grabherr *et al.*, 1994; Parolo & Rossi, 2008; Pauli *et al.*, 2007; Vittoz *et al.*, 2008; Walther *et al.*, 2005a). However, our results concern lower vegetation belts below the subalpine forest limit, where studies of vegetation changes in relation to climate warming are scarce and mostly depict a low impact of climate change (Vittoz *et al.*, In press) or a slight tendency towards warmer conditions (Walther & Grundmann, 2001). In our study, this tendency towards warmer conditions in 2007, supported by shifts in plot coordinates along the first axis of CA₈₉ (Figure 5-3B), is strongly significant for both uneven-aged and even-aged stands (Table 5–2). It supports a former broad scale result showing a significant upward shift in plant species' optimum elevation (Lenoir *et al.*, 2008).

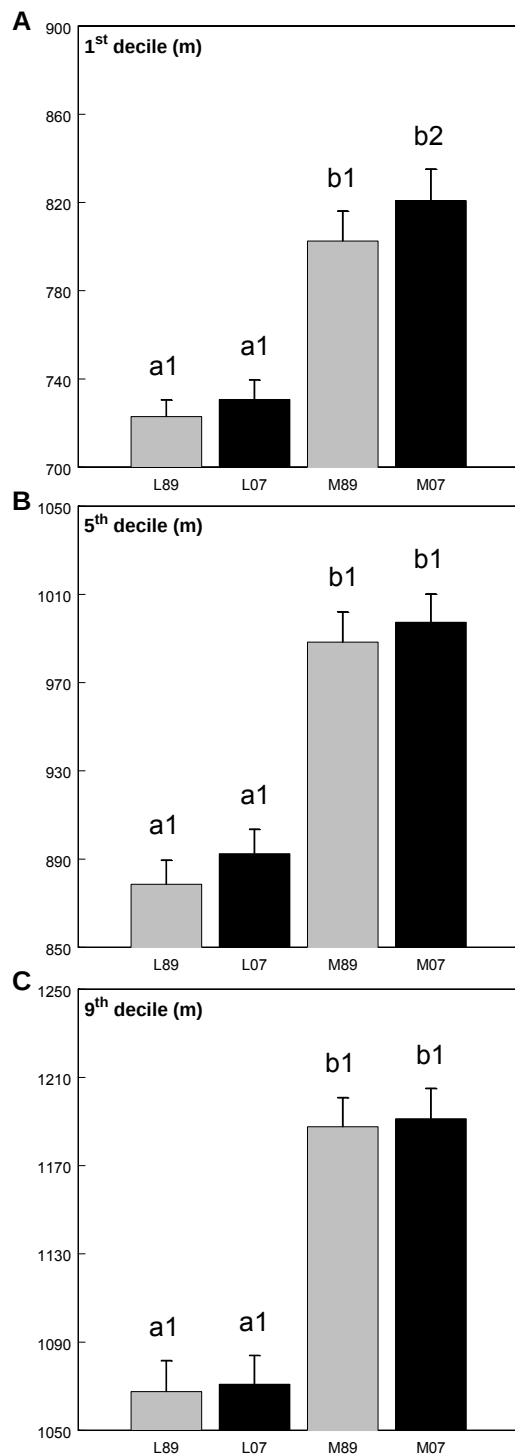


Figure 5-4: Changes in (A) 1st, (B) 5th (C) and 9th deciles of altitudinal distribution for both lowland and mountain species between 1989 and 2007. L89 (grey bars) and L07 (dark bars) refer to lowland species (n = 31) in 1989 and 2007 respectively. M89 (grey bars) and M07 (dark bars) refer to mountainous species (n = 29) in 1989 and 2007 respectively. Means are shown with standard errors. Bars not sharing a common letter differ significantly between areas of occupancy (Student's two-sample t-test between lowland and mountain species, $P < 0.05$). Bars not sharing a common number differ significantly between periods (Student's paired-sample t-test between 1989 and 2007, $P < 0.05$).

Along the second axis of CA₈₉, the overall significant shift in plot coordinates implies changes in community composition towards more xerophilic and dry-tolerant species in 2007. Similarly, a recent long-term study in forest wetlands has reported that phytosociological relevés representing the *Ledo-Sphagnetum magellanicum* have shifted in the direction of the drier *Vaccinio uliginosi-Pinetum* habitat (Czerepko, 2008). Significant increase in Landolt's T values along with no change in Landolt's F values between 1989 and 2007, in both even-aged and uneven-aged stands (Table 5–2), may have augmented potential evapotranspiration (Rebetez & Dobbertin, 2004). The consequence is dryer conditions supported by shifts in plot coordinates along the second axis of CA₈₉ (Figure 5-3C).

5.5.2 Significant changes towards better light conditions in even-aged stands

Even-aged stands have displayed changes in plant species community towards significantly better light conditions in addition to significantly warmer conditions (Table 5–2). These stands are silvicultural systems undergoing strong modifications in stand characteristics over time and thus consequent changes in canopy cover. Ground-layer vegetation changes towards better light conditions are induced by gap formations, either from natural perturbations such as wind and snow disturbances (Wild *et al.*, 2004), or cutting-down trees through thinning and clearing. Changes in the microclimate of opened stands after thinning might thus be responsible for part of the shift towards warmer conditions. Uneven-aged stands may have also undergone gap formation between 1989 and 2007, but as much as before 1989. Besides, gaps have not the same stressful effect depending on stand structure, since the uneven-aged structure found in plenter forests allow higher resilience and resistance than the even-aged structure found in regular forests (Larsen, 1995).

5.5.3 Significant decline of mountain species at the low altitudinal limit

Among the most common species found in our studied stands, mountain species have displayed a significant decline at the low limit of their altitudinal distribution (mean increase of 18 m from 1989 to 2007) (Figure 5-4). This result indicates an ongoing process of range contraction. Closer to mountain summits, high-altitude species have already disappeared from their lower elevation sites (Klanderud & Birks, 2003; Lesica & McCune, 2004; Pauli *et al.*, 2007; Zika, 1993). However, shifts or contractions at the rear edges of plant species have rarely been documented below these

limits (Gworek *et al.*, 2007; Penuelas & Boada, 2003). Therefore, the overall changes we assessed in plant community composition between 1989 and 2007 seem to be explained mostly by range contraction of mountain species at the low altitudinal limit of their distribution. This result argues for previous statement that future studies should focus on the low limit of species distribution where a retreat of a species range might be first detected (Walther *et al.*, 2005a).

5.5.4 Climatic conditions and vegetation changes between 1989 and 2007

Climatic change has been characterised by increases in average temperature of great amplitude since the beginning of the 20th century, reaching 0.9 °C in France (Moisselin *et al.*, 2002), 1.4 °C in Switzerland (Rebetez & Reinhard, 2008) and 1.0 °C in the Jura mountains since 1989 (Figure 5-2). By declining at the lower edge of their altitudinal range (Figure 5-4), mountain plant species in silver fir forests are shifting towards higher elevations in accordance with the hypothesis of an upward trend of plant species distribution to escape rising temperatures (Lenoir *et al.*, 2008; Parolo & Rossi, 2008; Walther *et al.*, 2005a). Such climate warming-associated contractions at the rear edges of species have already been detected for arctic, nival and alpine plants (Lesica & McCune, 2004; Pauli *et al.*, 2007). However, it has been rarely documented beyond these cold extremes and far from ecosystems of known sensitivity to temperature, namely for subalpine, mountain and lowland plants. Here we provide strong evidence of climate warming-associated contraction at the rear edges of mountain plants implying changes in plant community composition below the subalpine forest limit. We thus assume that rising temperatures may have favoured development, reproduction and survival of thermophilous species found in lowlands, such as *Quercus petraea*, *Euphorbia amygdaloides*, and *Brachypodium sylvaticum*, whereas mountainous species such as *Lathyrus vernus* may have suffered from higher temperatures at low elevations (Table 5–3). Similarly, a comparative analysis of changes in species composition of the Central Apennines in Italy has reported an increase in drought and stress-tolerant species probably linked to a general process of climate change (Petriccione, 2005). In Norwegian boreal forests, changes observed in bryophyte communities in addition to changes in growth and abundance of *Hylocomnium splendens* have also been related to climatic changes (Okland *et al.*, 2004). The expansion of thermophilous exotic woody species has already been observed in southern parts of central Europe (Walther, 2000) and strongly related to climate change (Walther *et al.*, 2007). The ground-layer vegetation of *Quercus-Fagetum* forests in France, Belgium and the Netherlands are expected to show changes in species composition towards an increasing abundance of thermophilous species (Van der Veken *et al.*, 2004). This expectation is supported by our results

showing a significant increase in Landolt's T values between 1989 and 2007 (Table 5–2), and corroborated by the overall significant shift in plot coordinates along the first axis of CA₈₉ (Figure 5-3). Concerning significant changes we highlighted in community composition towards more xerophilic and dry-tolerant species (Figure 5-3) they fit the expectation that scleromorphic and stress-tolerant species will become relatively more abundant (Van der Veken *et al.*, 2004).

Climatic conditions are not only different at a long-term scale but also at a year-to-year and/or within-a-year scale. Inter-annual and intra-annual fluctuations in climatic conditions play a key role in vegetation dynamics (Korb & Fule, 2008; Rudner, 2005). However, our results are not coherent with inter-annual differences in climatic conditions observed in our study area between 1989 and 2007. The mean growing season temperatures from May to October in 1989 and 2007 were about 15 °C and 14.5 °C respectively, implying colder conditions during the 2007 growing season. This observation is contradictory with former results of changes in plant community composition suggesting warmer conditions in 2007 (Figure 5-3). In addition, Figure 5-3 also illustrates changes in plant community composition suggesting dryer conditions in 2007. This result contrasts with a higher sum of precipitation during the 2007 growing season (840 mm) than during the 1989 growing season (384 mm). Intra-annual fluctuations in climatic conditions were avoided in our study since we conducted the present 2007 sampling using the same sampling time frame as in 1989. This protocol discards the risk to detect some differences in plant community composition that are due to different phenological time frames (Korb & Fule, 2008). Thus, the inter-annual and intra-annual effects are unlikely to explain changes we observed in plant communities.

5.5.5 Other drivers of vegetation changes

Long-term vegetation changes from permanent plots were widely studied over the last century and related to causes other than climatic conditions: forest dynamics through natural disturbances (Wild *et al.*, 2004) and the history of management practices (Brunet *et al.*, 1997), observer effect through misidentification (Scott & Hallam, 2002) and overlooking (Vittoz & Guisan, 2007), and other human-induced modifications through atmospheric depositions (Thimonier, 1994) and game management (Taverna *et al.*, 2005).

Dynamics of secondary successions, perturbations, natural ageing and management practices in forests include changes in canopy and consequent changes in light availability. This is an important ecological factor causing long-term changes in forest ground-layer vegetation (Brunet *et al.*, 1997; Czerepko, 2008; Nygaard & Odegaard, 1999; Wild *et al.*, 2004). However, we are not concerned by either secondary successions or perturbation issues in our study because the silver fir stands studied in 2007 were already established stands in 1989, and plots heavily affected by clear-cuts or the 1999 windthrow were not re-surveyed in 2007. Forest ageing and thinning are more likely to be involved in vegetation changes we observed for even-aged stands between 1989 and 2007. Nonetheless, uneven-aged stands that reach equilibrium of stand characteristics over time (O'Hara *et al.*, 2007) have remained steady-state for light conditions, whereas temperature conditions have increased (Table 5–2). Our results cannot therefore be explained solely by forest ageing and management practices.

Comparability of historical and present species lists is particularly important for studies involving different observers over time because changes will often be confounded with differences in observer expertise (Scott & Hallam, 2002). Species lists are rarely exhaustive and overlooked species are common in botanical inventories (Archaux *et al.*, 2006; Scott & Hallam, 2002; Vittoz & Guisan, 2007). It has already been observed that the majority of the overlooked species have a cover of less than 0.1% (Vittoz & Guisan, 2007). We have strongly limited this bias by considering only the first recorded species in the present species lists for comparison with the historical species lists. Considering our 154 studied plots, the percentage of unpaired records for herbs is, on average, about 28%. Even if it is difficult to make allowance for observer effect inside this average percentage, it is twice the percentage of species pseudo-turnover reported for the observer effect (Leps & Hadincova, 1992; Nilsson & Nilsson, 1985; Vittoz & Guisan, 2007). Furthermore, if the observer effect were part of the observed species turnover between 1989 and 2007, it could not be systematically oriented towards warmer conditions.

It has often been suggested that anthropogenic excess of nitrogenous compounds present in the atmosphere may have influenced forest plant community composition (Brunet *et al.*, 1998; Falkengren-Grerup, 1986; Okland *et al.*, 2004; Thimonier *et al.*, 1994). It has even been reported that nitrogen deposition has affected ground-layer vegetation of forest ecosystems directly by increasing nitrogen availability and indirectly by accelerating soil acidification (Brunet *et al.*, 1998; Thimonier *et al.*, 1994). Our observations suggest a relative stability in Landolt's N values for

both uneven-aged and even-aged stands (Table 5–3), which tends to rule out the influence of a direct increase in atmospheric nitrogen inputs. We confirm that increasing nitrogen availability did not occur in our study area because of apparent stability in C/N ratio between 1989 and 2007 (confidence interval for the difference in the location parameters $CI[95\%] = [-1.25 ; 1.39]$, Wilcoxon signed-rank test, $V = 97$, $n = 18$, $P = 0.62$). Concerning long-term soil acidification and vegetation changes (Falkengren-Grerup, 1986; Okland *et al.*, 2004), we assume that the calcareous nature of the Jura range masks long-term soil acidification processes. Indeed, soil pH conditions remained steady state between 1989 and 2007 (confidence interval for the difference in the location parameters $CI[95\%] = [-0.23 ; 0.42]$, Wilcoxon signed-rank test, $V = 112$, $n = 18$, $P = 0.25$). Therefore, direct and indirect effects of nitrogen deposition can not be involved to explain our results.

Long-term changes in ground-layer vegetation of forests have also been related to increases in deer populations (Taverna *et al.*, 2005). Red deer populations in Switzerland remained steady-state between 1985 and 2005 (Office Fédéral de l'Environnement, OFEV sources). In France red deer populations globally increased during the same period, however, it depends strongly on the region: the Ain department displayed an increasing trend, the Doubs department did not show any change, whereas the Jura department even displayed a decreasing trend (Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, ONCFS sources). We thus suppose that the overall herbivory pressure in the Jura mountains did not change between 1989 and 2007. Moreover, there is no evident reason for herbivores to graze only mountainous plant species favouring increases of thermophilous species such as lowland plant species.

The increase in mean annual temperatures and the absence of any specific trend in the annual sums of precipitation between 1989 and 2007 have brought about warmer and dryer conditions in the Jura mountains. This recent long-term change in climatic conditions both in France and Switzerland is the most reliable driver capable of explaining our observations of changes in plant community composition towards significantly warmer and dryer conditions. Other listed drivers (forest ageing, management practices, overlooking effect, misidentification issues and grazing pressure) can either be ruled out because we tested and controlled for their potential effects (inter/intra-annual variations in climatic conditions, and atmospheric nitrogen deposition) or be considered as secondary drivers without any reason to be systematically oriented towards the warmer and dryer conditions we observed.

-DISCUSSION GENERALE-



Lautaret, France (Photo : Lebourgeois F.)

Chapitre 6: Discussion générale

Le déplacement des espèces végétales forestières le long du gradient d'altitude a été examiné au cours du 20^{ème} siècle pour 171 taxons dans 6 massifs montagneux différents couvrant un ensemble de formations végétales forestières tempérées et méditerranéennes de l'étage collinéen à l'étage subalpin (chapitre 3). Deux tiers des taxons étudiés (118/171) présentent un optimum de distribution situé plus haut en altitude au cours de la période 1986-2005 en comparaison avec la période 1905-1985. Entre ces deux périodes, le déplacement moyen de l'optimum représente une remontée globalement significative de 65 m, effective entre 1971 et 1993. La répartition des espèces est constamment influencée par différents facteurs d'évolution, tels que les changements liés au climat, à l'usage des sols, à la fragmentation des habitats ou encore aux invasions biologiques. Ces facteurs agissent aux échelles globale, régionale, paysagère et locale, comme différents cribles environnementaux successifs (Morin, 2006). Le nombre de facteurs communs explicatifs de la distribution des espèces décroît avec le nombre d'espèces étudiées (Parmesan & Yohe, 2003). Par exemple, le climat est un facteur suffisamment global pour être considéré comme le seul facteur (premier crible environnemental) capable d'expliquer la distribution générale des espèces sur le globe. L'échelle globale et le caractère multi-espèces de l'étude permettent d'attribuer le résultat général (pour 171 taxons) au réchauffement climatique. Par contre, l'observation des changements de distribution à l'échelle de chaque espèce ne permet pas de conclure quant à l'influence du réchauffement climatique. La compréhension de la distribution d'une espèce en particulier nécessite de tenir compte de l'ensemble des cribles environnementaux qui se sont succédés pour obtenir la distribution observée. Dans cette étude, une approche par groupe d'espèces, qui partagent des caractéristiques communes, est la seule valable pour approfondir les résultats obtenus avec l'ensemble des espèces et relier les changements observés au fonctionnement des écosystèmes face au réchauffement du climat. Ainsi, les espèces herbacées, à durée de vie courte, et les espèces montagnardes, inféodées aux massifs de montagne, présentent un déplacement plus important que les espèces à durée de vie plus longue et moins spécialistes respectivement.

La différence de distribution le long du gradient d'altitude **entre une population juvénile et une population adulte** a été étudiée sur la période la plus chaude du siècle (1986-2006) pour 17 essences forestières dans 6 massifs montagneux différents couvrant un ensemble de formations végétales forestières tempérées et méditerranéennes de l'étage collinéen à l'étage subalpin

(chapitre 4). Trois quarts des essences étudiées (13/17) montrent que la distribution moyenne au stade juvénile est située à une altitude plus élevée que celle du stade adulte. Ces écarts entre stades de développement pour la position moyenne des présences le long du gradient altitudinal correspondent à une différence significative de l'ordre de 26 m sur la période étudiée. A basse altitude, la différence globale est significative, tandis qu'elle ne l'est pas à haute altitude. Si les extrêmes thermiques constituent un facteur limitant à la distribution des espèces à haute altitude (Korner, 2003), à basse altitude, les besoins en eau sont plus limitants que la température (Stephenson, 1990), notamment du fait de l'influence potentielle des épisodes de sécheresse. Pour les mêmes raisons que celles évoquées précédemment (chapitre 3), l'échelle globale et le caractère multi-espèces de l'étude permettent de supposer que le facteur réchauffement climatique est le plus cohérent avec les changements que nous avons observés. A l'échelle de l'espèce, d'autres facteurs liés à la niche ontogénétique (Collins & Carson, 2004; Stohlgren *et al.*, 1998), ou à l'influence des facteurs biotiques (Akhalkatsi *et al.*, 2006; Cairns & Moen, 2004) expliquent des différences de distribution entre les populations juvéniles et adultes des essences forestières.

Les fluctuations dans la composition floristique au sein des communautés végétales forestières ont été suivies entre 1989 et 2007 sur 154 relevés installés dans des peuplements de sapin au sein du massif jurassien (France et Suisse) (chapitre 5). Deux tiers des relevés ré-échantillonnés en 2007 (109/154) présentent un déplacement similaire des coordonnées factorielles le long du premier axe de l'Analyse Factorielle des Correspondances (AFC) réalisée avec les relevés de 1989 en variables actives et les relevés de 2007 en variables supplémentaires. Le premier axe de l'AFC étant représenté par un gradient altitudinal, ce déplacement signifie que la composition des relevés en 2007 possède une proportion plus forte d'espèces en provenance des basses altitudes, c'est à dire plus thermophile et/ou xérophile. Néanmoins, l'approche régionale de l'étude ne permet pas de conclure directement à l'influence du réchauffement climatique sans tester l'effet des facteurs plus locaux qui agissent à cette échelle. La dynamique des peuplements, qu'elle soit naturelle (chablis) ou influencée par l'homme (coupe), peut modifier le fonctionnement de l'écosystème forestier (Dupouey *et al.*, 1999; Thimonier, 1994). L'ouverture des peuplements favorise le développement d'espèces héliophiles et/ou la disparition d'espèces sciaphiles parfois associées à une flore plus xérophile (Grandin, 2004). Inversement, la fermeture des peuplements favorise une flore à la fois plus sciaphile et plus hygrophile (Czerepko, 2008). La comparaison de peuplements traités en futaie jardinée, comportant un degré d'ouverture du couvert globalement stable avec le temps, avec des peuplements traités en futaie régulière, censés

se refermer dans les premiers stades puis se rouvrir dans les stades matures, a permis de tester l'influence de ce facteur lié à la dynamique des peuplements. Ainsi, les relevés installés en peuplement jardiné (mode de gestion sans effet âge du peuplement) présentent une flore plus thermophile en 2007 sans augmentation du caractère héliophile de la flore contrairement aux relevés installés en peuplement régulier (mode de gestion avec effet âge du peuplement). L'effet observateur, qu'il soit lié à l'erreur d'identification ou bien l'oubli de certaines espèces entre 1989 et 2007, peut masquer ou modifier les changements de composition liés aux facteurs environnementaux. Par exemple, l'effort de description n'a pas été le même entre 1989 et 2007, tout simplement parce que notre objectif n'était pas le même qu'à l'époque, ce qui peut induire un effet observateur. Pour limiter ce biais, nous avons effectué nos comparaisons à nombre d'espèces constant entre 1989 et 2007. Une fois ces biais méthodologiques écartés, les facteurs tels que le réchauffement climatique et la pollution atmosphérique peuvent être évoqués pour expliquer les changements floristiques observés. L'augmentation de la fréquence des espèces de basse altitude dans les relevés de 2007, ainsi que la diminution de la fréquence des espèces de montagne et l'absence de phénomène d'eutrophisation ou d'acidification des sols permettent de conclure sur l'impact du réchauffement climatique.

Ces changements de végétation au sein des forêts de montagne obtenus à des échelles, en utilisant des méthodes et en suivant des points de vue différents, nous amènent à poser trois questions principales :

- Quelles sont les espèces qui remontent en altitude à la fois à l'échelle nationale de 6 massifs montagneux et à l'échelle régionale du massif jurassien ? La réponse à cette question pourrait conduire à identifier une liste d'espèces qui changent de distribution avec l'altitude de manière cohérente entre une échelle globale à laquelle est effective le réchauffement climatique et une échelle plus locale pour laquelle il est possible de tester l'influence de facteurs locaux. Les approches à deux échelles spatiales abordées dans la thèse apportent deux regards complémentaires (Brown, 1995; Marquet, 2001) plus informatifs qu'un seul d'entre eux. Le croisement des approches permettra ainsi de lever certaines limites propres à chacune d'entre elles et de dresser une liste d'espèces dont le déplacement est cohérent avec un réchauffement du climat quelle que soit l'échelle spatiale. Cette liste d'espèces pourrait ainsi constituer une première base d'indicateurs du réchauffement climatique pour les écosystèmes forestiers tempérés de montagne ;

- Dans quelle mesure les changements observés pour ces espèces sont-ils conformes aux différentes considérations théoriques issues de la connaissance scientifique actuelle ? Cette question permet de confronter nos résultats à la théorie qui concerne le changement de distribution des espèces végétales en lien avec le réchauffement. Dans le cadre théorique de la niche écologique et de l'hypothèse de sa conservation, une remontée totale ou partielle (postulat d'équilibre) de la distribution altitudinale des espèces végétales non dotées de la capacité de se mouvoir directement implique deux processus : (i) la migration par le haut¹¹ (Figure 1-9A) et/ou (ii) l'extinction par le bas¹² (Figure 1-9B). Face au réchauffement rapide du climat, les espèces animales ou végétales supposées présenter de fortes capacités de migration présentent certains traits biologiques particuliers : (1) - un temps de maturation sexuelle court (Hawkins *et al.*, 2008; Perry *et al.*, 2005) ; (2) - et un mode de dispersion efficace (Parolo & Rossi, 2008; Takahashi & Kamitani, 2004). Tandis que les espèces supposées être les plus vulnérables à l'extinction au cours d'une période de réchauffement rapide possèdent, en plus de présenter un temps de maturation sexuelle long et un mode de dispersion peu efficace (Bradshaw & McNeilly, 1991; Klanderud & Birks, 2003), certaines caractéristiques vis-à-vis de la niche pour la température, ainsi que certaines particularités biogéographiques (Broennimann *et al.*, 2006; Thuiller *et al.*, 2005a). Il s'agit d'espèces qui sont : (3) - « spécialistes » : avec une tolérance étroite vis-à-vis des conditions de température qui peuvent régner dans la zone géographique étudiée (Brown, 1995) ; (4) - « marginales » : dont les besoins thermiques sont situés aux extrêmes de la gamme moyenne des conditions de température qui règnent au sein de la zone géographique étudiée (Swihart *et al.*, 2003) ; (5) - et « isolées » : dans une aire géographique restreinte (Johnson, 1998). Ces 5 considérations issues de la littérature scientifique pourraient nous permettre de comprendre le sens écologique des déplacements que nous avons observés qui impliquent des processus de migration par le haut et/ou d'extinction par le bas ;

¹¹ Par processus de migration par le haut, nous avons considéré le succès d'installation des graines transportées et/ou le succès de colonisation à partir d'îlots d'individus isolés dans une population puits au-delà de la limite altitudinale supérieure de distribution, vers des conditions devenues plus favorables vis-à-vis des températures. En termes de dynamique des populations, il s'agit du passage d'un état de population puits vers un état de population source au-delà de la limite altitudinale supérieure de distribution.

¹² Par processus d'extinction par le bas, nous avons considéré le déclin d'une population rémanente à la limite altitudinale inférieure de distribution dans des conditions sub-optimales devenues défavorables vis-à-vis des températures. En termes de dynamique des populations, il s'agit du passage d'un état de population source vers un état de population puits à la limite altitudinale inférieure de distribution.

- Peut-on identifier des groupes d'espèces aux caractéristiques écologiques communes qui pourraient être rattachés aux différents types de déplacements observés ? La question du cas particulier des espèces qui présentent un déplacement dirigé vers le bas quelle que soit l'échelle spatiale considérée ne peut être évitée ici. En effet, si la remontée des espèces en altitude est facilement interprétable vis-à-vis de l'épisode récent de réchauffement climatique, il n'en est pas de même pour les espèces dont le déplacement est dirigé vers le bas. Pourtant, de tels déplacements, certes moins nombreux en proportion que les déplacements liés à la remontée des espèces en altitude, ont été observés à la fois chez les végétaux et les animaux (Kelly & Goulden, 2008; Lenoir *et al.*, 2008; Raxworthy *et al.*, 2008). Le rattachement de ce type particulier de déplacement à un certain groupe d'espèces qui partagent des caractéristiques écologiques communes pourrait permettre d'apporter certains éléments de compréhension de l'impact du réchauffement climatique sur les changements de distribution des espèces végétales. D'autre part, l'élaboration d'une typologie à partir de la liste des espèces étudiées et le rattachement de ces différents groupes à nos résultats devrait intéresser le gestionnaire forestier.

L'identification d'une liste d'espèces dont les déplacements sont concordants entre une approche globale (chapitre 3 et 4) et une approche régionale (chapitre 5) sera traitée dans une première partie. Cette liste sera issue de deux croisements successifs entre les chapitres 3 et 5 et entre les chapitres 4 et 5 respectivement et sera utilisée dans toute la suite de la discussion. La compréhension du sens écologique des déplacements observés sera abordée dans une deuxième partie. Les 5 considérations théoriques évoquées précédemment seront analysées vis-à-vis des déplacements que nous avons observés afin d'expliquer le sens écologique de ces derniers. Les déplacements que nous avons observés seront également analysés à l'aide d'une typologie réalisée sur les 5 considérations théoriques simultanément dans une troisième et dernière partie. Cette typologie permettra de rattacher les différents types de déplacements observés à des groupes d'espèces qui partagent des caractéristiques écologiques communes.

6.1 Identification des espèces qui changent de distribution avec l'altitude

6.1.1 Récapitulatif du mouvement des espèces végétales forestières

Au cours des chapitres 3, 4 et 5, le mouvement des espèces a été abordé successivement pour deux échelles spatiales (globale et régionale) et dans trois référentiels (espèce, population et communauté), aboutissant à trois points de vue différents dont les résultats sont concordants et cohérents avec une remontée générale des espèces végétales forestières en altitude. Pour illustrer cette concordance, chaque résultat a été décliné de manière à être basé sur une entité commune aux trois points de vue étudiés. Quel que soit le niveau d'organisation étudié au sein d'un écosystème (individu, population ou communauté) (Begon *et al.*, 1996), la notion d'espèce est omniprésente : un individu appartient à une espèce, une population est constituée d'un ensemble d'individus d'une même espèce et une communauté est composée de plusieurs espèces. L'entité commune pour les chapitres 3, 4 et 5, est donc l'espèce :

- Dans le chapitre 3, le résultat concerne **171 espèces** pour lesquelles nous avons récupéré l'**optimum** altitudinal (i.e. la position altitudinale pour laquelle la probabilité de présence de l'espèce est maximale le long du gradient d'altitude) au cours de deux périodes différentes : **1905-1985 et 1986-2005** (Figure 6-1A) ;
- Dans le chapitre 4, le résultat concerne **17 espèces** pour lesquelles nous avons choisi de représenter la distribution **moyenne** en altitude (i.e. moyenne des altitudes des relevés où l'espèce est présente sur l'ensemble du gradient altitudinal) à deux stades de développements différents : **juvénile et adulte** (Figure 6-1B) ;
- Dans le chapitre 5, le résultat concerne **135 espèces** pour lesquelles nous avons choisi d'extraire la **coordonnée factorielle** le long du premier axe de l'AFC calculé à partir des 154 relevés échantillonnés en 1989 et représentatifs du gradient d'altitude (Bert, 1992a, b) à deux dates différentes : **1989 et 2007** (Figure 6-1C).

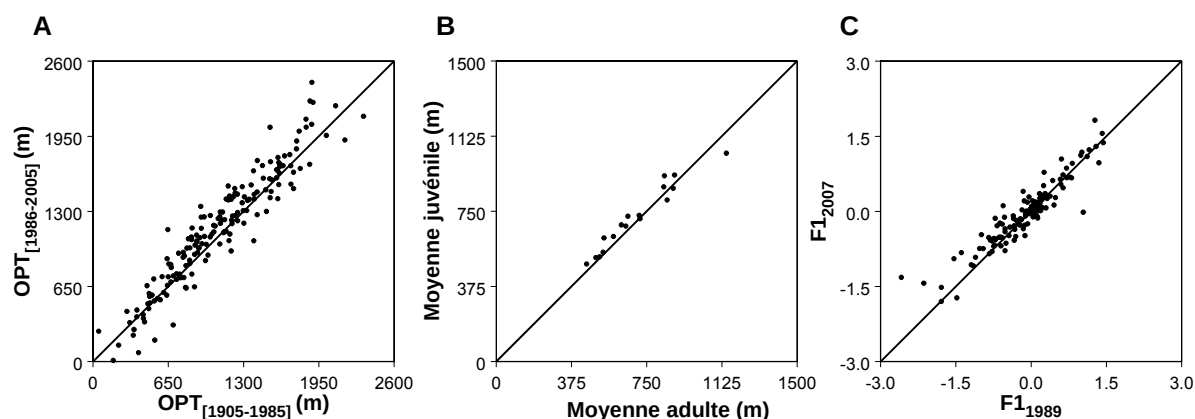


Figure 6-1 : Comparaison de la position centrale de la distribution altitudinale des espèces pour : l'optimum de 171 espèces entre 1905-1985 et 1986-2005 (A), la moyenne de 17 espèces entre les stades adulte et juvénile (B) et la coordonnée factorielle sur l'axe F1 de 135 espèces entre 1989 et 2007 (C). La bissectrice représente l'absence de différence pour chaque comparaison.

Table 6-1 : Résultats par indice et tests de comparaison de moyenne entre deux échantillons appariés. N désigne le nombre d'espèces considérées, et P la probabilité associée au test.

Indice utilisé	Type de comparaison	Différence obtenue	Type de test	N	P
Optimum	[1986-2005] - [1905-1985]	65 m	Student paired-sample <i>t</i> test	171	< 10 ⁻⁴
Moyenne	juvénile - adulte	26 m	Wilcoxon sign-rank test	17	0.05
Coordonnée factorielle	2007 - 1989	0.066 u.F1	Student paired-sample <i>t</i> test	135	< 0.005

Table 6-2 : Récapitulatif des trois points de vues étudiés dans les chapitres 3, 4 et 5.

Chapitre	Nombre de relevés	Nombre d'espèces	Echelle spatiale	Echelle temporelle	Méthode statistique	Référentiel	Approche
N°3	8 000	171	Globale	Siècle	Régression logistique	Espèce	Macroécologique
N°4	3 000	17	Globale	Génération	Moyenne des présence	Population	Macroécologique
N°5	154	135	Régionale	Décennie	Analyse multivariée	Communauté	Mésoécologique

L'indice (optimum, moyenne ou coordonnée factorielle) a été choisi de manière à représenter la position moyenne de la distribution des espèces végétales forestières le long du gradient d'altitude, ce qui doit permettre de comparer les 3 résultats entre eux. La comparaison de la position altitudinale de l'indice entre la période récente et la période ancienne montre que la majorité des espèces se situe au-dessus de la droite $y = x$ (Figure 6-1), signifiant que l'optimum, la moyenne et la coordonnée factorielle sur l'axe F1 sont en moyenne situés plus haut en altitude pour la période 1986-2005, le stade juvénile et l'année 2007 respectivement. La différence moyenne est significative pour chaque indice (Table 6-1). La Figure 6-1 illustre donc bien cette concordance des résultats obtenus aux chapitres 3, 4 et 5.

Quel que soit le point de vue étudié au cours des chapitres 3, 4 et 5 (Table 6-2), le résultat général ramené à une entité commune « espèce » conduit à la même conclusion : une remontée significative des espèces végétales forestières en altitude. Ce message commun et récurrent dans chacun des trois points de vue analysés implique un lien évident. L'intérêt de ce chapitre est donc de relier l'ensemble des trois chapitres précédents qui jusque là ont été traités indépendamment, afin de mieux comprendre les changements détectés dans les différents points de vue étudiés.

6.1.2 Limites des résultats observés

Puisque les changements de distribution des espèces se comprennent mieux en intégrant différentes échelles spatiales et temporelles, la multiplicité des points de vue abordés nécessite d'abord l'identification des limites propres à chacun d'entre eux et communes à l'ensemble, avant de pouvoir les confronter.

6.1.2.1 Limites propres à chaque point de vue

D'une manière générale, les limites spécifiques à une approche s'identifient au travers des avantages d'une autre approche. Cela est notamment le cas pour les échelles spatiales globale et régionale. Par exemple, si l'échelle régionale permet d'acquérir localement de nombreux paramètres avec une quantité importante de données, à l'échelle globale, le nombre de paramètres pour lesquels il est possible de disposer d'une quantité suffisante de données diminue fortement (Brown, 1995). Les limites observées pour les différents points de vue étudiés sont principalement liées à cette notion d'échelle :

- Point de vue n°1, le déplacement altitudinal de l'espèce entre deux périodes différentes (chapitre 3) : dans ce chapitre, la principale limite prend sa source dans la variabilité spatiale du milieu qui introduit un biais d'échantillonnage important si l'on considère le résultat au niveau spécifique. La masse de données utilisées, accompagnée d'une stratégie d'échantillonnage *a posteriori* pour limiter le biais lié à la variabilité spatiale, permet d'analyser le message de manière globale, pour un ensemble d'espèces. L'approche multi-espèces ou par groupes contenant plusieurs espèces dont les caractéristiques écologiques sont communes au sein du groupe, est la seule approche valable pour approfondir le résultat observé au cours de ce chapitre ;
- Point de vue n°2, la différence de position altitudinale entre deux populations à des stades de développement différents (chapitre 4) : dans de ce chapitre, nous avons réglé le principal problème de la variabilité spatiale en comparant deux populations différentes à partir des mêmes relevés. Cependant, l'acquisition du paramètre de stratification végétale utilisé pour déterminer le stade de développement auquel appartient l'espèce observée dans le relevé a restreint notre analyse à une seule période (1986-2006), faute de données disponibles pour la période précédente pendant laquelle les conditions climatiques étaient relativement plus stables (1905-1985). Il n'est également pas possible de conclure d'après ce point de vue sur le changement de distribution pour une espèce en particulier, malgré que le biais spatial soit désormais contrôlé. La différence observée entre le stade juvénile et le stade adulte au niveau spécifique peut être liée à l'occupation de niches ontogénétiques différentes vis-à-vis de la température. Il est généralement admis que les besoins abiotiques d'une espèce peuvent changer au cours de son développement (Grubb, 1977; Parrish & Bazzaz, 1985; Putwain & Harper, 1970). L'autécologie des espèces entre le stade jeune semis et le stade adulte implique des changements de relations (d'ordre biotique et abiotique) entre l'espèce et l'environnement qui l'entoure, et ceci tout au long de son cycle de vie (Eriksson, 2002; Miriti, 2006; Schiffers & Tielbörger, 2006). D'ailleurs, des différences de distribution spatiale entre les stades juvénile et adulte ont déjà été observées (Collins & Carson, 2004; Stohlgren *et al.*, 1998; Tsujino & Yumoto, 2007). Une nouvelle fois, seule l'étude de plusieurs espèces, pour lesquelles la variabilité de la niche ontogénétique peut être compensée d'une espèce à l'autre, est interprétable. Si le bruit lié à la variabilité spatiale a été éliminé du résultat dans ce chapitre, nous avons introduit un autre bruit d'ordre biologique cette fois ;

- Point de vue n°3, la fluctuation de la composition d'une communauté d'altitude connue entre deux dates différentes (chapitre 5) : dans ce chapitre, nous avons réglé à la fois le biais lié à la variabilité spatiale en utilisant une série de relevés appariés, et le biais lié à la niche ontogénétique en comparant des relevés à deux dates différentes et non des générations différentes. Cependant, le contrôle de ces biais a nécessité le passage à une échelle régionale. La difficulté à cette échelle est de généraliser le résultat pour le rapporter à une échelle plus globale (Brown, 1995), qui nous intéresse plus particulièrement. D'autre part, une des questions est de savoir si les résultats obtenus au cours de l'année 2007 par ré-échantillonnage des relevés de 1989 auraient été identiques l'année suivante ou l'année précédente. La variabilité inter annuelle du climat joue un rôle important sur la végétation (Korb & Fule, 2008; Rudner, 2005). Une espèce peut germer au cours d'une année favorable et à l'inverse ne pas germer l'année d'observation pour cause de conditions défavorables et être identifiée comme absente du relevé pour enfin germer à nouveau l'année suivante. Il s'agit d'un biais lié à la stochasticité des conditions environnementales qui intervient à des échelles fines. De même certaines espèces comme les orchidées sont qualifiées de plantes à « éclipse », dont la présence sur un site est variable d'une année sur l'autre. S'il est plus aisé de contrôler les facteurs à l'échelle régionale pour mettre en évidence un effet du climat sur les changements de végétation, il est plus délicat de relier ces changements à des phénomènes plus globaux, étant donné le poids plus important des phénomènes locaux et stochastiques.

6.1.2.2 Limites communes aux trois points de vue

6.1.2.2.1 Le contexte montagnard tempéré et méditerranéen

Notre résultat de remontée globale des espèces végétales forestières en altitude n'est valable qu'en région de montagne et en contexte tempéré et/ou méditerranéen. En plaine, les changements de distribution s'étudient le long du gradient latitudinal, pour lequel la mise en évidence de changements chez les végétaux est plus complexe étant donné la plus grande importance du facteur limitant de capacité des espèces à se disperser. Il existe relativement peu d'études qui mettent en évidence des déplacements latitudinaux des végétaux liés au réchauffement récent (Walther *et al.*, 2005b), par rapport au règne animal (Brommer, 2004; Hickling *et al.*, 2005; Parmesan *et al.*, 1999; Perry *et al.*, 2005; Thomas & Lennon, 1999). Néanmoins, dans le cadre de notre étude, le gradient latitudinal présente une variabilité plus faible des conditions de température que le gradient altitudinal en France.

Pour les régions de montagne situées en contexte tropical, les résultats auraient pu être différents de ceux obtenus en contexte tempéré et méditerranéen. Hormis les résultats portant sur quelques taxons chez les reptiles et les amphibiens (Pounds *et al.*, 1999; Raxworthy *et al.*, 2008), il n'existe pas à l'heure actuelle et à notre connaissance d'observations de changements de distribution en altitude chez les espèces végétales des milieux tropicaux. Si le contexte boréal est aujourd'hui le mieux documenté sur le sujet, à l'inverse le contexte tropical est le moins bien documenté (Svenning & Condit, 2008). Cependant les données disponibles pour réaliser une telle étude sont rares. Les comptes rendus d'excursions d'Alexander von Humboldt et d'Aimé Bonpland (1807) sur les flancs du mont Chimborazo au Pérou pourraient constituer une piste intéressante d'étude des changements de distribution des espèces végétales équinoxiales en contexte tropical.

6.1.2.2.2 L'altitude, un gradient indirect

Le gradient altitudinal étudié tout au long de cette thèse est fortement lié aux variables climatiques de température (voir chapitre 2). Néanmoins, il s'agit d'un gradient indirect beaucoup moins pertinent qu'un facteur écologique comme la température. En effet, il existe trois grandes catégories de variables écologiques (Austin *et al.*, 1984; Austin & Smith, 1989) : (i) les variables directes de ressources, représentant la matière et l'énergie consommées par les plantes (nutriments, eau, dioxyde de carbone), (ii) les variables directes de conditions, ayant une importance physiologique, mais qui ne sont pas consommées (température, lumière), (iii) et les variables indirectes de milieu, qui n'ont pas de pertinence physiologique directe sur les organismes (altitude, exposition, pente, position topographique). Le lien entre les espèces et le gradient altitudinal est donc peu pertinent d'un point de vue physiologique, mais l'intérêt de cette étude était de mettre en évidence des changements de distribution qui ne peuvent être démontrés directement qu'au travers de variables spatiales, par définition non consommées et qui n'ont pas de pertinence physiologique directe sur les organismes.

Il est difficile de relier simplement des changements de distribution des espèces en altitude avec une augmentation des températures. Cependant, même si derrière l'altitude se cache une multitude de variables différentes, la température reste la principale. L'altitude est la variable spatiale la plus intéressante pour étudier des changements de distribution vis-à-vis du réchauffement climatique.

6.1.2.2.3 Le seuil de fréquence, un choix arbitraire

La décision de sélectionner ou de rejeter une espèce d'un jeu de données est une étape importante pour les biogéographes et les écologues qui souhaitent caractériser la distribution d'une espèce en fonction de variables spatiales et/ou environnementales. Dans de nombreuses études de modélisation de la distribution des espèces, basées sur des techniques statistiques, les espèces sélectionnées sont celles qui sont présentes dans le jeu de données dans un nombre ou une proportion de relevés supérieurs à un seuil arbitraire (voir la bibliographie passée en revue par Coudun (2005)). Le choix de ce seuil minimum d'occurrence est rarement expliqué ou justifié (McKenney *et al.*, 2002), et varie selon les études entre des seuils faibles de 5 à 25 occurrences (Araujo *et al.*, 2004; Bakkenes *et al.*, 2002; Gegout *et al.*, 2003), et des seuils plus élevés compris entre 50 et 100 occurrences (Coudun & Gégout, 2004; Dirnbock *et al.*, 2003; Zaniwski *et al.*, 2002). Dans la nature, on rencontre peu d'espèces fréquentes et beaucoup d'espèces peu fréquentes (Coudun, 2005; Coudun & Gégout, 2006; Karl *et al.*, 2002), d'autant plus que l'on augmente l'échelle spatiale étudiée. Les données issues des chapitres 3 et 5 illustrent bien, d'une part, le fait que dans la nature, il y a peu d'espèces fréquentes et beaucoup d'espèces peu fréquentes (Figure 6-2), et d'autre part, le fait que cette différence soit bien plus marquée à l'échelle nationale de plusieurs massifs montagneux (Figure 6-2A), qu'à l'échelle régionale d'un seul massif (Figure 6-2B). A l'échelle du territoire (chapitre 3), la plus grande diversité des types de milieux rencontrés explique la différence plus grande entre nombre d'espèces peu fréquentes et nombre d'espèces fréquentes par rapport à l'échelle de la région (chapitre 5). Le choix de ce seuil minimal est donc très important surtout lorsque l'étude porte sur une échelle spatiale large.

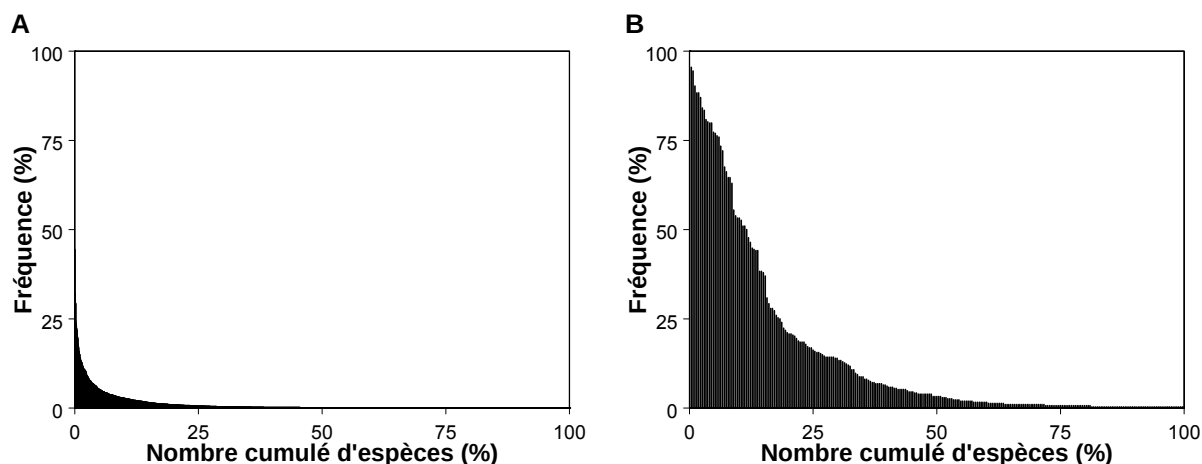


Figure 6-2 : Fréquence décroissante (%) : des 2 653 plantes forestières présentes dans le jeu de données étudié au chapitre 3 (figure basée sur 7 982 relevés) (A) et des 268 plantes forestières présentes dans le jeu de données étudié au chapitre 5 (figure basée sur 154 relevés) (B).

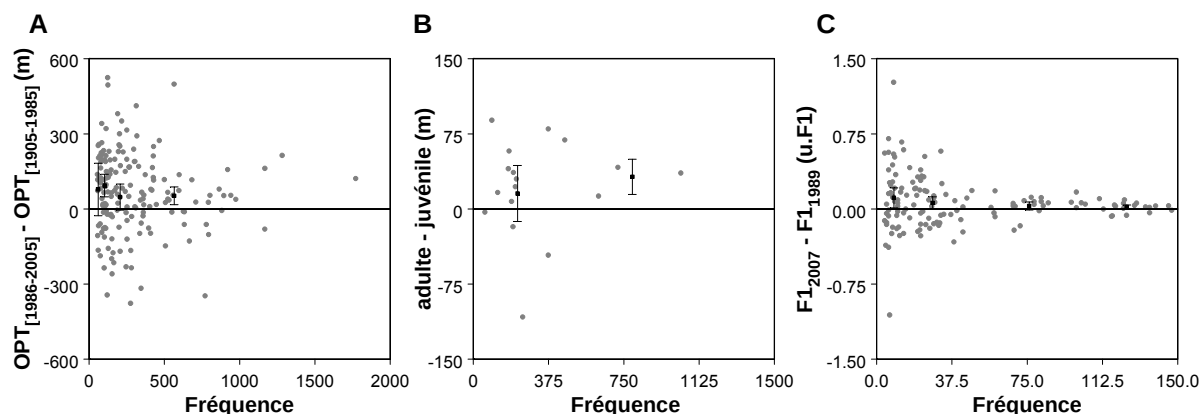


Figure 6-3 : Evolution du déplacement altitudinal en fonction de la fréquence moyenne pour : 171 espèces (moyenne des occurrences entre la période 1905-1985 et la période 1986-2005, basée sur 2 séries de 3 991 relevés) (A), 17 espèces (moyenne des occurrences entre le stade adulte et le stade juvénile, basée sur 2 séries de 3 081 relevés) (B) et 135 espèces (moyenne des occurrences entre 1989 et 2007, basée sur 2 séries de 154 relevés) (C). Les barres verticales indiquent le déplacement moyen en altitude dont l'amplitude représente deux fois l'erreur standard autour de la moyenne.

Un seuil d'occurrences plus faible augmente le nombre d'espèces sélectionnées mais les conséquences sur le résultat analysé restent très mal connues (Coudun, 2005; Coudun & Gégout, 2006). La Figure 6-3 illustre l'effet du nombre d'occurrences sur nos résultats. Plus les espèces sont fréquentes (avec un niveau d'occurrences élevé dans le jeu de données), plus la variabilité du message diminue (Figure 6-3). La précision du déplacement en altitude est donc meilleure pour les fréquences élevées, tout comme le montre Coudun (2005) pour la précision d'approximation de l'optimum réel en régression logistique qui est meilleure pour des nombres d'occurrences plus élevés. Pour calculer des courbes de réponse à l'aide de la régression logistique, Coudun (2005) propose une valeur minimale de 50 occurrences pour obtenir des résultats satisfaisants. Parallèlement, ter Braak & Looman (1986) ont montré que même la technique des moyennes pondérées pouvait fournir une estimation plus raisonnable de l'optimum d'espèces peu fréquentes. C'est pourquoi, dans les chapitres 3 et 4, pour lesquels nous avons utilisé la régression logistique, un seuil de 50 occurrences a été choisi, tandis que dans le chapitre 5, nous avons fixé le seuil à 5 occurrences. D'autre part, la définition d'un seuil d'occurrences plus élevé à l'échelle globale a permis de limiter le biais lié aux espèces peu fréquentes qui sont plus nombreuses qu'à l'échelle régionale. Il est donc important, pour la suite de la discussion, de garder à l'esprit ce lien fort entre fréquence de l'espèce dans le jeu de données et précision du résultat associé à cette espèce. Au niveau de l'espèce, on peut désormais considérer que le déplacement qui lui est associé est d'autant plus précis que l'espèce est fréquente. S'il est vrai que baisser la valeur du seuil d'occurrence pourrait permettre de traiter plus d'espèces (Stockwell & Peterson, 2002), cela ne pourrait pas pour autant permettre d'améliorer la précision du résultat général et encore moins de traiter le résultat au niveau spécifique.

6.1.2.3 Le cas particulier de la symétrie en régression logistique

La régression logistique, utilisée pour établir le lien entre les espèces et le gradient altitudinal dans les chapitres 3 et 4, est une technique flexible, paramétrique et considérée comme le modèle à trois paramètres le plus robuste pour l'analyse des gradients écologiques (Austin *et al.*, 1984; Oksanen *et al.*, 1988; Oksanen *et al.*, 2001; ter Braak & Looman, 1986). Cependant, le caractère symétrique de la méthode lui a valu de nombreuses critiques liées à la polémique qui vise à déterminer si les espèces présentent plutôt des réponses symétriques ou asymétriques en fonction des variables écologiques (Austin & Nicholls, 1997; Oksanen, 1997; Rydgren *et al.*, 2003). En accord avec la théorie de la niche, il a souvent été admis que les espèces pourraient présenter une

réponse Gaussienne et symétrique vis-à-vis des variables écologiques (Begon *et al.*, 1996; Gauch & Whittaker, 1972; Vetaas, 2000; Whittaker, 1956). Néanmoins, cette hypothèse reste encore aujourd'hui critiquable et considérée comme peu réaliste (Austin, 2002; Oksanen & Minchin, 2002a). Elle est en tout cas peu défendable d'un point de vue théorique pour des variables indirectes liées de façon non linéaire à des variables ayant un effet physiologique sur les plantes.

Au cours de cette thèse (chapitre 3 et 4), nous avons supposé que le caractère symétrique de la régression logistique influence de manière aléatoire la qualité de l'estimation de l'optimum d'une espèce vis-à-vis de l'altitude sans biaiser la qualité du résultat général au niveau multi-espèces. La rigidité induite par la symétrie de la régression logistique pourrait biaiser l'estimation locale de l'optimum d'une espèce en particulier, et donc, pour cette même espèce, la différence de position de l'optimum entre deux périodes (chapitre 3) ou entre deux populations (chapitre 4). En revanche, il n'y a pas de raison *a priori* pour que ce biais spécifique implique une différence qui soit toujours orientée dans le même sens au niveau de plusieurs espèces (171 espèces dans le chapitre 3 et 14 espèces dans le chapitre 4). Le biais lié à la symétrie de la méthode existe donc au niveau spécifique, mais son influence est neutre au niveau multi-espèces.

La régression logistique est un cas particulier de la famille des modèles linéaires généralisés (GLM) (McCullagh & Nelder, 1997). Nous avons donc testé la validité de notre hypothèse de neutralité de la méthode en utilisant deux autres familles de modèles en plus de celle-ci : la famille des modèles additifs généralisés (GAM) (Hastie & Tibshirani, 1990; Yee & Mitchell, 1991), ainsi que la famille des modèles Huisman-Olff-Fresco (HOF) (Huisman *et al.*, 1993; Oksanen & Minchin, 2002a, b). Contrairement à la régression logistique paramétrée sur un polynôme du second degré, la méthode GAM est une méthode non paramétrique capable de reproduire n'importe quelle forme de courbe de réponse et pour laquelle il n'existe pas de paramètres estimés dans le modèle. Elle est notamment très utile pour tester une hypothèse de forme sur les courbes de réponses des espèces vis-à-vis des variables écologiques (Vetaas, 2000). Cette technique est d'ailleurs considérée comme prospective, constituant une étape préalable à l'utilisation de modèles paramétriques (Austin *et al.*, 1994; Oksanen, 1997). La méthode HOF est une méthode paramétrique proche de la régression logistique, mais qui propose plus de paramètres. Elle permet notamment de sélectionner un modèle parmi une série de 5 modèles hiérarchisés du plus simple au plus complexe (Figure 6-4) avec la possibilité de comparer des réponses symétriques (modèle de type IV) avec des réponses asymétriques (modèle de type V).

Nous avons utilisé le lot de 171 espèces étudiées au cours du chapitre 3 pour tester le biais méthodologique potentiel de symétrie lié à la régression logistique. Pour chaque espèce, nous avons calibré trois modèles différents de présence de l'espèce en fonction de l'altitude (GLM, GAM et HOF)¹³. A partir de ces trois modèles, deux tests ont été utilisés :

- Un premier test de comparaison entre les méthodes GLM et GAM. Pour chacune des 171 espèces étudiées, nous avons comparé la déviance issue du modèle logistique à 3 paramètres (polynôme de degré 2) avec la déviance issue du modèle non paramétrique. La différence de déviance a été testée à l'aide d'un test de déviance résiduelle basé sur la distribution du Khi-2 (Chambers & Hastie, 1991) ;
- Un second test sur la sélection du type de modèle ajusté avec la méthode HOF. Le choix du modèle le plus pertinent parmi les 5 types de modèles proposés correspond à un critère de maximisation de la vraisemblance à l'aide d'un test de déviance résiduelle entre les différents modèles (I, II, III, IV et V) lui aussi basé sur la distribution du Khi-2 (Oksanen, 1997; Oksanen & Minchin, 2002a).

¹³ Les modèles issus des méthodes GLM et GAM ont été ajustés à partir de macros écrites sur la base des fonctions disponibles dans le logiciel S-Plus 2000 (MathSoft, 1999), tandis que les modèles issus de la méthode HOF ont été calibrés grâce au logiciel libre R, version 2.2.1 (R Development Core Team, 2006) à partir de macros adaptées du programme développé par Oksanen & Minchin (2002a) et disponibles dans la librairie « gravity » (<http://cc.oulu/~jarioksa/softhelp/hofprog.html>). Ce programme propose une estimation du maximum de vraisemblance pour les modèles HOF (Oksanen & Minchin, 2002b).

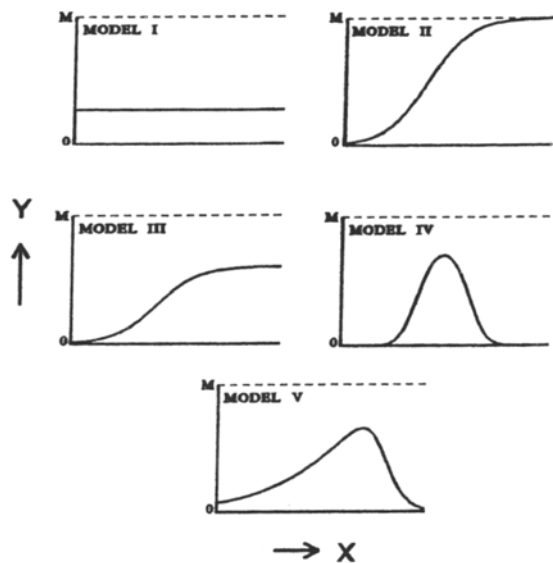


Figure 6-4 : Représentation de 5 modèles de réponse classés par ordre de complexité vis-à-vis du nombre de paramètres : modèle I : réponse plate ; modèle II : réponse sigmoïdale croissante ou décroissante ; modèle III : réponse en plateau à droite ou à gauche ; modèle IV : réponse Gaussienne symétrique et modèle V : réponse asymétrique gauche ou droite (Source : Huisman *et al.* (1993), *Journal of Vegetation Science* 4 : 37-46, Fig. 1).

Parmi les 171 espèces étudiées au chapitre 3, 93 espèces présentent une différence de déviance entre GAM et GLM qui est significative au seuil de 5%, dont 69 espèces au seuil de 1% et 50 espèces au seuil de 0.1% pour la période 1905-1985 (Table 6–3). Pour la période 1986-2005, 111 espèces présentent une différence de déviance entre GAM et GLM qui est significative au seuil de 5%, dont 79 espèces au seuil de 1% et 50 espèces au seuil de 0.1% (Table 6–3). Au total, 70 espèces présentent une différence significative au seuil de 5%, dont 43 espèces au seuil de 1% et 25 espèces au seuil de 0.1% à la fois pour la période 1905-1985 et pour la période 1986-2005 (Table 6–3). Néanmoins, une différence significative entre GAM et GLM ne signifie pas obligatoirement une asymétrie significative. Il existe d'autres raisons liées à la forme générale de la courbe de réponse qui pourraient expliquer un meilleur ajustement du modèle non paramétrique et causer la baisse de déviance de ce modèle par rapport au modèle logistique (Oksanen, 1997). D'autre part, la forme des courbes de réponse issues de la méthode GAM peut être évaluée de manière subjective (Oksanen & Minchin, 2002a). Oksanen (1997) affirme que les modèles HOF sont la seule alternative valable pour tester proprement l'asymétrie des courbes de réponse. Par cette méthode, 29 espèces présentent une asymétrie significative au seuil de 0.1% (modèle de type V) au cours de la période 1905-1985, contre 34 espèces au cours de la période 1986-2005 (Table 6–3). Au total, 11 espèces présentent une asymétrie significative au seuil de 0.1% sur les deux périodes en même temps. Cette asymétrie significative vis-à-vis de l'altitude aux deux périodes pour *Fagus sylvatica*, *Fragaria vesca*, *Galium odoratum*, *Geranium robertianum*, *Lamium galeobdolon*, *Mycelis muralis*, *Polystichum aculeatum*, *Prenanthes purpurea*, *Sanicula europaea*, *Sorbus aucuparia* et *Veronica officinalis* est confirmée par la méthode GAM, ce qui est cohérent avec l'étude de Oksanen & Minchin (2002a) qui montre que la méthode GAM confirme en général la forme sélectionnée par le modèle HOF. Bien que les modèles HOF permettent de tester l'asymétrie seule par l'intermédiaire du modèle de type V, la flexibilité de la méthode est trop importante. En effet, celle-ci conduit dans certains cas à de fausses interprétations des courbes obtenues, comme par exemple le cas des formes asymétriques trop tranchées « sharp shapes » (Zeleny, 2002).

Table 6–3 : Liste des 171 espèces pour lesquelles ont été calibrés trois types de modèles basés sur les techniques GLM, GAM et HOF. D_0 indique la déviance du modèle nul, $D_{GAM} - D_{GLM}$ représente la perte de déviance entre le modèle basé sur la technique GLM et le modèle basé sur la technique GAM et D_{HOF} donne la déviance du modèle basé sur la technique HOF. P1 désigne la période 1905-1985 et P2 la période 1986-2005. Le test du Khi-2 sur la perte de déviance $D_{GAM} - D_{GLM}$ est indiqué par les niveaux de probabilité suivants : *** significatif au seuil de 0.001, ** significatif au seuil de 0.01, * significatif au seuil de 0.05, n.s. non significatif. Le type de modèle (I, II, III, IV ou V) issu de la technique HOF est sélectionné sur la base d'un test du Khi-2 au seuil de 0.001. Les espèces en gras indiquent une asymétrie significative au seuil de 0.001 aux deux périodes. La nomenclature des espèces est basée sur Flora Europaea (Tutin *et al.*, 2001).

Espèce	D_0		$D_{GAM} - D_{GLM}$		P_{Chi-2}		D_{HOF}		HOF type	
	P1	P2	P1	P2	P1	P2	P1	P2	P1	P2
<i>Abies alba</i>	4 719	5 237	41	28	***	***	4 318	4 448	V	IV
<i>Acer campestre</i>	2 933	2 660	1	1	n.s.	n.s.	2 799	2 488	IV	IV
<i>Acer monspessulanum</i>	1 522	845	3	8	n.s.	*	1 368	790	IV	IV
<i>Acer opalus</i>	2 492	2 469	3	32	n.s.	***	2 367	2 330	IV	V
<i>Acer platanoides</i>	927	1 193	9	11	*	**	883	1 166	IV	IV
<i>Acer pseudoplatanus</i>	3 050	3 663	7	24	*	***	2 947	3 518	IV	IV
<i>Actaea spicata</i>	1 028	1 298	2	11	n.s.	**	914	1 092	IV	IV
<i>Anemone nemorosa</i>	2 267	2 442	17	21	***	***	2 234	2 408	III	III
<i>Anthyllis vulneraria</i>	705	776	2	10	n.s.	**	651	722	IV	IV
<i>Aquilegia vulgaris</i>	1 166	776	5	6	n.s.	*	1 109	700	IV	IV
<i>Arabis turrita</i>	606	697	1	2	n.s.	n.s.	559	679	IV	IV
<i>Aruncus dioicus</i>	631	614	1	16	n.s.	***	558	537	IV	V
<i>Aster bellidiastrum</i>	753	721	8	3	*	n.s.	580	506	IV	IV
<i>Athyrium filix-femina</i>	3 368	3 609	74	7	***	*	3 169	3 495	V	IV
<i>Atrichum undulatum</i>	639	1 381	14	23	***	***	604	1 326	IV	IV
<i>Berberis vulgaris</i>	1 063	776	28	8	***	*	927	688	V	IV
<i>Blechnum spicant</i>	1 304	845	20	3	***	n.s.	1 264	828	IV	IV
<i>Buxus sempervirens</i>	2 965	2 386	5	9	n.s.	**	2 673	2 346	IV	IV
<i>Adenostyles alliariae</i>	845	1 381	0	5	n.s.	n.s.	712	1 100	IV	III
<i>Calamagrostis varia</i>	868	776	5	1	n.s.	n.s.	674	640	III	IV
<i>Calamintha grandiflora</i>	1 014	1 498	7	11	*	**	795	1 097	IV	IV
<i>Campanula rhomboidalis</i>	664	598	5	2	n.s.	n.s.	508	456	IV	IV
<i>Campanula rotundifolia</i>	1 492	1 049	3	11	n.s.	**	1 316	971	IV	III
<i>Cardamine heptaphylla</i>	1 564	1 709	13	29	**	***	1 398	1 452	IV	V
<i>Cardamine pentaphyllos</i>	697	876	5	6	n.s.	*	618	691	IV	IV
<i>Cardamine pratensis</i>	537	927	8	8	*	*	493	877	IV	IV
<i>Carex digitata</i>	1 725	1 504	9	9	**	*	1 692	1 441	IV	IV
<i>Carex sylvatica</i>	1 939	1 820	8	5	*	n.s.	1 912	1 767	III	IV
<i>Carpinus betulus</i>	2 258	2 487	7	21	*	***	1 915	1 979	IV	IV
<i>Castanea sativa</i>	2 832	3 233	6	4	*	n.s.	2 372	2 773	IV	IV
<i>Cephalanthera longifolia</i>	1 063	1 160	11	6	**	n.s.	1 033	1 108	III	IV
<i>Cephalanthera rubra</i>	1 387	807	7	11	*	**	1 358	780	IV	IV
<i>Cicerbita alpina</i>	581	631	1	5	n.s.	n.s.	478	522	IV	IV
<i>Clinopodium vulgare</i>	2 038	1 976	5	5	n.s.	n.s.	1 983	1 883	IV	III
<i>Corylus avellana</i>	4 480	4 394	3	1	n.s.	n.s.	4 286	4 151	IV	IV
<i>Crataegus laevigata</i>	721	1 119	24	7	***	*	687	1 028	IV	IV
<i>Crataegus monogyna</i>	4 013	3 866	38	24	***	***	3 662	3 602	III	III
<i>Cruciata glabra</i>	978	913	2	0	n.s.	n.s.	884	855	IV	IV

Chapitre 6 – Discussion générale

Espèce	D ₀		D _{GAM} - D _{GLM}		P _{Chi-2}		D _{HOF}		HOF type	
	P1	P2	P1	P2	P1	P2	P1	P2	P1	P2
<i>Cytisophyllum sessilifolium</i>	2 460	2 405	12	15	**	***	2 392	2 382	IV	III
<i>Cytisus scoparius</i>	2 243	2 586	16	5	***	n.s.	2 096	2 311	V	IV
<i>Dactylorhiza maculata</i>	745	1 000	1	2	n.s.	n.s.	707	900	IV	IV
<i>Daphne laureola</i>	2 140	2 400	15	39	***	***	2 073	2 270	IV	V
<i>Digitalis lutea</i>	1 146	1 206	2	7	n.s.	*	1 128	1 178	IV	IV
<i>Digitalis purpurea</i>	1 842	1 298	6	5	*	n.s.	1 766	1 253	IV	IV
<i>Dryopteris dilatata</i>	1 587	2 432	11	5	**	n.s.	1 515	2 311	IV	IV
<i>Dryopteris filix-mas</i>	3 722	4 211	20	10	***	**	3 594	4 005	V	IV
<i>Epilobium angustifolium</i>	1 324	1 355	22	6	***	*	1 138	1 233	V	III
<i>Epilobium montanum</i>	2 660	2 766	9	22	*	***	2 490	2 418	IV	V
<i>Epipactis atrorubens</i>	1 084	729	8	2	*	n.s.	981	632	IV	III
<i>Epipactis helleborine</i>	1 798	1 837	2	4	n.s.	n.s.	1 776	1 810	IV	IV
<i>Euphorbia characias</i>	1 146	898	3	2	n.s.	n.s.	955	777	III	III
<i>Evonymus europaeus</i>	1 239	1 014	1	4	n.s.	n.s.	1 096	891	IV	IV
<i>Fagus sylvatica</i>	5 487	5 477	42	80	***	***	4 781	4 760	V	V
<i>Festuca altissima</i>	2 175	2 054	17	0	***	n.s.	2 030	1 937	V	IV
<i>Festuca flavescens</i>	905	1 285	2	3	n.s.	n.s.	582	781	III	III
<i>Festuca heterophylla</i>	1 928	2 651	3	24	n.s.	***	1 873	2 550	IV	V
<i>Fragaria vesca</i>	4 051	3 963	31	43	***	***	3 868	3 810	V	V
<i>Fraxinus excelsior</i>	3 531	3 926	2	28	n.s.	***	3 401	3 737	IV	V
<i>Galeopsis tetrahit</i>	1 896	1 847	3	2	n.s.	n.s.	1 853	1 782	IV	IV
<i>Galium odoratum</i>	3 481	3 816	46	45	***	***	3 124	3 424	V	V
<i>Galium rotundifolium</i>	1 418	1 742	10	4	**	n.s.	1 351	1 556	IV	IV
<i>Galium saxatile</i>	1 132	898	6	5	*	n.s.	1 072	822	IV	IV
<i>Genista cinerea</i>	664	1 014	8	3	*	n.s.	614	996	IV	IV
<i>Genista pilosa</i>	1 837	1 399	15	4	***	n.s.	1 797	1 360	IV	IV
<i>Gentiana lutea</i>	1 056	1 035	2	17	n.s.	***	814	687	III	IV
<i>Geranium nodosum</i>	1 213	1 720	13	30	**	***	1 213	1 516	I	V
<i>Geranium robertianum</i>	3 119	3 077	39	19	***	***	2 982	2 938	V	V
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	1 180	713	14	11	***	**	979	616	V	IV
<i>Hedera helix</i>	4 802	4 846	3	19	n.s.	***	3 810	3 733	III	V
<i>Helleborus foetidus</i>	2 881	2 372	16	10	***	**	2 822	2 350	III	III
<i>Hepatica nobilis</i>	3 330	3 178	12	29	**	***	3 159	2 946	III	V
<i>Hieracium murorum</i>	4 945	4 694	0	7	n.s.	*	4 561	4 380	IV	IV
<i>Hieracium prenanthoides</i>	1 259	1 343	24	1	***	n.s.	957	895	IV	IV
<i>Holcus mollis</i>	1 731	2 023	7	10	*	**	1 630	1 878	IV	III
<i>Homogyne alpina</i>	1 492	1 246	4	1	n.s.	n.s.	737	612	III	III
<i>Hordelymus europaeus</i>	1 042	1 374	6	25	*	***	938	1 176	IV	V
<i>Ilex aquifolium</i>	3 650	3 273	11	15	**	***	3 381	3 048	IV	V
<i>Juniperus communis</i>	3 193	2 885	14	11	***	**	3 120	2 855	III	IV
<i>Knautia dipsacifolia</i>	986	572	2	2	n.s.	n.s.	941	521	IV	IV
<i>Lamium galeobdolon</i>	2 969	3 230	26	30	***	***	2 818	3 119	V	V
<i>Laserpitium gallicum</i>	639	664	14	15	***	***	596	625	IV	IV
<i>Laserpitium latifolium</i>	1 132	920	2	4	n.s.	n.s.	1 046	786	IV	IV
<i>Lathyrus linifolius</i>	1 754	1 880	5	0	n.s.	n.s.	1 709	1 779	IV	IV
<i>Lathyrus niger</i>	623	546	1	9	n.s.	**	569	518	IV	IV
<i>Lathyrus vernus</i>	1 737	1 634	10	9	**	*	1 661	1 543	III	IV

Chapitre 6 – Discussion générale

Espèce	D ₀		D _{GAM} - D _{GLM}		P _{Chi-2}		D _{HOF}		HOF type	
	P1	P2	P1	P2	P1	P2	P1	P2	P1	P2
<i>Leucobryum glaucum</i>	905	853	18	11	***	**	781	741	V	IV
<i>Ligustrum vulgare</i>	2 532	2 155	4	4	n.s.	n.s.	2 322	1 892	IV	III
<i>Lilium martagon</i>	1 634	1 443	2	10	n.s.	**	1 548	1 284	IV	IV
<i>Lonicera alpigena</i>	1 160	1 418	5	3	n.s.	n.s.	927	1 056	IV	IV
<i>Lonicera etrusca</i>	1 628	1 393	15	2	***	n.s.	1 493	1 290	III	IV
<i>Lonicera nigra</i>	1 831	2 501	5	3	n.s.	n.s.	1 376	1 890	IV	IV
<i>Lonicera periclymenum</i>	2 685	2 541	15	19	***	***	2 370	2 169	IV	IV
<i>Lonicera xylosteum</i>	3 262	2 992	6	9	*	*	3 034	2 849	IV	IV
<i>Luzula luzuloides</i>	2 315	1 981	54	10	***	**	2 046	1 845	V	IV
<i>Luzula nivea</i>	2 496	2 937	5	12	n.s.	**	2 049	2 113	IV	IV
<i>Lysimachia nemorum</i>	1 253	807	21	3	***	n.s.	1 140	786	V	IV
<i>Maianthemum bifolium</i>	1 737	1 292	16	15	***	***	1 579	1 143	IV	IV
<i>Melampyrum sylvaticum</i>	1 754	1 285	32	10	***	**	1 163	899	IV	IV
<i>Melampyrum velebiticum</i>	1 213	949	0	19	n.s.	***	1 071	813	IV	IV
<i>Melica uniflora</i>	2 921	2 510	5	23	n.s.	***	2 812	2 455	IV	III
<i>Melittis melissophyllum</i>	2 170	1 714	4	6	n.s.	*	1 977	1 668	IV	IV
<i>Mercurialis perennis</i>	2 795	2 634	9	8	**	*	2 622	2 483	IV	IV
<i>Milium effusum</i>	2 315	2 074	3	4	n.s.	n.s.	2 277	2 029	III	IV
<i>Moehringia trinervia</i>	1 923	1 546	23	6	***	*	1 860	1 528	V	IV
<i>Mycelis muralis</i>	3 066	2 957	29	42	***	***	2 927	2 850	V	V
<i>Neottia nidus-avis</i>	1 393	1 112	4	13	n.s.	**	1 312	1 034	IV	V
<i>Orthilia secunda</i>	2 214	1 703	5	7	n.s.	*	1 743	1 340	III	III
<i>Oxalis acetosella</i>	4 268	4 162	26	11	***	**	3 938	3 775	V	IV
<i>Paris quadrifolia</i>	2 301	2 363	7	13	*	**	2 102	2 187	IV	IV
<i>Phyteuma ovatum</i>	546	792	4	4	n.s.	n.s.	332	497	III	IV
<i>Phyteuma spicatum</i>	2 857	2 905	14	45	***	***	2 679	2 612	IV	V
<i>Pimpinella saxifraga</i>	631	563	1	6	n.s.	*	578	541	IV	IV
<i>Pinus cembra</i>	589	1 021	0	8	n.s.	*	307	381	IV	III
<i>Pinus sylvestris</i>	3 302	3 096	17	8	***	*	3 190	2 975	IV	IV
<i>Poa nemoralis</i>	3 663	3 534	6	31	n.s.	***	3 617	3 488	IV	V
<i>Polygala chamaebuxus</i>	1 253	631	1	1	n.s.	n.s.	934	526	IV	IV
<i>Polygonatum multiflorum</i>	1 896	1 869	2	4	n.s.	n.s.	1 804	1 732	IV	IV
<i>Polygonatum odoratum</i>	1 842	1 021	6	5	n.s.	n.s.	1 716	968	IV	IV
<i>Polygonatum verticillatum</i>	2 160	2 651	34	16	***	***	1 830	2 276	IV	IV
<i>Polypodium vulgare</i>	2 334	2 099	3	6	n.s.	*	2 288	2 065	IV	IV
<i>Polystichum aculeatum</i>	838	1 173	27	14	***	***	791	1 053	V	V
<i>Prenanthes purpurea</i>	4 338	4 157	62	28	***	***	3 680	3 364	V	V
<i>Primula elatior</i>	1 035	1 220	5	7	n.s.	*	1 005	1 187	III	IV
<i>Prunus avium</i>	2 272	2 550	6	3	n.s.	n.s.	2 220	2 390	III	IV
<i>Prunus mahaleb</i>	1 132	1 480	7	9	*	*	1 082	1 407	IV	IV
<i>Prunus spinosa</i>	2 038	2 234	22	12	***	**	1 928	2 097	III	III
<i>Pteridium aquilinum</i>	4 094	3 866	6	5	*	n.s.	3 759	3 417	IV	III
<i>Pulmonaria affinis</i>	868	1 587	2	13	n.s.	**	834	1 551	IV	III
<i>Pulsatilla alpina</i>	555	964	2	1	n.s.	n.s.	356	474	III	III
<i>Quercus petraea</i>	3 641	3 330	36	12	***	**	3 337	2 944	V	IV
<i>Quercus pubescens</i>	3 983	3 851	26	40	***	***	3 731	3 580	III	V
<i>Quercus robur</i>	2 836	2 301	20	14	***	***	2 465	1 903	IV	V

Chapitre 6 – Discussion générale

Espèce	D ₀		D _{GAM} - D _{GLM}		P _{Chi-2}		D _{HOF}		HOF type	
	P1	P2	P1	P2	P1	P2	P1	P2	P1	P2
<i>Ranunculus aduncus</i>	823	1 657	9	17	**	***	723	1 343	IV	IV
<i>Rhamnus cathartica</i>	927	606	9	7	*	*	861	588	IV	IV
<i>Ribes alpinum</i>	1 674	2 301	2	9	n.s.	*	1 560	2 165	IV	IV
<i>Ribes petraeum</i>	737	913	5	1	n.s.	n.s.	673	771	III	IV
<i>Rosa arvensis</i>	1 272	2 094	11	3	**	n.s.	1 221	1 982	IV	IV
<i>Rosa canina</i>	1 473	2 358	5	0	n.s.	n.s.	1 395	2 283	IV	IV
<i>Rosa pendulina</i>	1 640	2 048	6	9	*	*	1 245	1 474	III	IV
<i>Rubus fruticosus</i>	737	2 677	0	35	n.s.	***	682	2 495	IV	V
<i>Rubus idaeus</i>	3 251	3 208	11	6	**	n.s.	2 868	2 747	IV	IV
<i>Rubus saxatilis</i>	942	993	10	6	**	*	736	825	IV	IV
<i>Rumex arifolius</i>	689	942	4	4	n.s.	n.s.	560	713	III	IV
<i>Salix caprea</i>	784	1 021	3	6	n.s.	*	763	985	IV	IV
<i>Sambucus racemosa</i>	2 315	1 981	16	15	***	***	2 182	1 824	V	IV
<i>Sanicula europaea</i>	1 776	1 965	53	42	***	***	1 695	1 825	V	V
<i>Saxifraga cuneifolia</i>	942	935	23	3	***	n.s.	652	805	IV	IV
<i>Saxifraga rotundifolia</i>	913	1 139	3	10	n.s.	**	723	870	IV	IV
<i>Scilla lilio hyacinthus</i>	648	555	2	5	n.s.	n.s.	565	494	IV	IV
<i>Senecio ovatus</i> subsp. <i>ovatus</i>	1 467	1 725	3	31	n.s.	***	1 373	1 656	IV	III
<i>Solidago virgaurea</i>	1 896	2 189	28	27	***	***	1 841	2 074	III	V
<i>Sorbus aria</i>	4 203	4 139	8	10	*	**	3 737	3 799	V	IV
<i>Sorbus aucuparia</i>	4 253	4 465	46	44	***	***	3 713	3 626	V	V
<i>Sorbus torminalis</i>	1 070	729	1	8	n.s.	*	929	674	IV	IV
<i>Stellaria nemorum</i>	1 510	1 599	3	24	n.s.	***	1 395	1 438	IV	V
<i>Tamus communis</i>	2 135	1 885	13	16	**	***	1 922	1 641	III	V
<i>Teucrium scorodonia</i>	3 193	3 534	19	6	***	*	2 976	3 169	V	IV
<i>Tilia platyphyllos</i>	1 510	1 725	8	7	*	*	1 370	1 635	IV	IV
<i>Trifolium ochroleucon</i>	689	964	13	10	**	**	637	936	IV	IV
<i>Ulmus glabra</i>	890	1 077	4	6	n.s.	*	837	1 050	IV	IV
<i>Valeriana montana</i>	883	639	1	2	n.s.	n.s.	682	516	III	III
<i>Veratrum album</i>	639	905	1	10	n.s.	**	473	695	III	IV
<i>Veronica austriaca</i>	1 387	1 430	13	1	**	n.s.	1 014	1 043	IV	IV
<i>Veronica officinalis</i>	2 559	2 311	22	15	***	***	2 352	2 168	V	V
<i>Viburnum lantana</i>	2 857	2 414	13	2	**	n.s.	2 691	2 296	V	IV
<i>Viburnum opulus</i>	1 233	1 200	1	4	n.s.	n.s.	1 156	1 106	IV	IV
<i>Vicia sepium</i>	2 703	2 651	3	13	n.s.	**	2 616	2 590	IV	V
<i>Vincetoxicum hirundinaria</i>	1 368	1 455	5	4	n.s.	n.s.	1 340	1 411	IV	IV
<i>Viola biflora</i>	721	729	0	14	n.s.	***	458	479	IV	IV
<i>Viola hirta</i>	1 220	768	4	3	n.s.	n.s.	1 169	723	IV	IV
<i>Viola reichenbachiana</i>	4 326	4 297	5	18	n.s.	***	4 187	4 141	IV	V

Au cours du chapitre 3 nous avons mis en évidence un déplacement moyen de l'optimum altitudinal de 65 m en utilisant la régression logistique (intervalle de confiance de la moyenne IC[95%] = [40.8 ; 88.8], $n = 171$, Student's paired-sample t -test, $t = 5.33$, d.f. = 170, $P < 10^{-4}$). Parallèlement au cours de ce chapitre, nous avons montré un déplacement moyen de 59 m en altitude en utilisant la méthode GAM (intervalle de confiance de la moyenne IC[95%] = [16.5 ; 102.4], $n = 171$, Student's paired-sample t -test, $t = 2.73$, d.f. = 170, $P < 10^{-2}$). De façon similaire, la différence de position de l'optimum altitudinal entre 1905-1985 et 1986-2005 déterminé à l'aide de la méthode HOF conduit à un déplacement moyen de 66 m (intervalle de confiance de la moyenne IC[95%] = [37.1 ; 95.8], $n = 127$, Student's paired-sample t -test, $t = 2.73$, d.f. = 126, $P < 10^{-4}$). Bien que la régression logistique puisse être critiquable (Austin, 2002), quelle que soit la méthode utilisée, le résultat général reste sensiblement identique. Nous validons, par conséquent, notre hypothèse selon laquelle le caractère symétrique de la régression logistique n'influence pas nos résultats présentés aux chapitres 3 et 4.

6.1.3 Complémentarité des échelles spatiales globale et régionale

L'analyse des limites des différents points de vue abordés pendant la thèse montre un certain nombre de limites communes mais aussi une complémentarité potentielle du fait de certaines limites plus spécifiques à certains points de vue.

6.1.3.1 Les combinaisons possibles et croisements des données

Une approche complémentaire entre les échelles spatiales globale et régionale est souhaitable et possible *via* deux combinaisons potentielles à partir des résultats de notre étude :

- La combinaison entre le jeu des 171 espèces étudiées au chapitre 3 (échelle globale) et le jeu des 135 espèces étudiées au chapitre 5 (échelle régionale) ;
- La combinaison entre le jeu des 17 essences étudiées au chapitre 4 (échelle globale) et le jeu des 135 espèces étudiées au chapitre 5 (échelle régionale) ;

La troisième combinaison entre le jeu des 171 espèces étudiées au chapitre 3 et les 17 essences étudiées au chapitre 4 n'est pas intéressante du fait que les essences étudiées et présentes dans la

liste des 171 espèces n'ont pas été distinguées suivant leur stade de développement. Dans le chapitre 3, nous avons utilisé l'information de présence de l'espèce quel que soit son stade de développement, ce qui rend difficile la comparaison avec les résultats issus du chapitre 4, dans lequel nous avons séparé le stade juvénile du stade adulte.

Le premier croisement conduit à un lot de 90 espèces communes dans les deux jeux de données, dont 53 présentent un déplacement orienté dans le même sens entre l'échelle globale et l'échelle régionale, contre 37 qui présentent un déplacement dans des directions opposées (Figure 6-5). Un test du Khi-2 sur la table de contingence montre qu'il y a indépendance entre la direction des déplacements des 90 espèces à l'échelle globale et la direction de leurs déplacements à l'échelle régionale ($P = 0.87$). Le second croisement conduit à un lot de 12 essences communes dans les deux jeux de données, dont 8 présentent un déplacement orienté dans le même sens entre l'échelle globale et l'échelle régionale, contre 4 qui présentent un déplacement dans des directions opposées (Figure 6-6). Un test exact de Fischer sur la table de contingence montre qu'il y a également indépendance entre la direction des déplacements des 12 essences à l'échelle nationale et la direction de leurs déplacements à l'échelle régionale ($P = 1$). Il n'y a donc pas de lien évident entre les espèces qui remontent en altitude à l'échelle globale et celles qui remontent à l'échelle régionale. La sélection des espèces qui remontent simultanément aux deux échelles spatiales peut être considérée comme le fruit du hasard. D'une certaine manière, cela signifie que la remontée générale des espèces végétales observée aux deux échelles présente une part d'aléa que nous n'avons pas été capables de filtrer par l'intermédiaire de ces différents croisements. Nous sommes par conséquent toujours dans l'impossibilité de conclure quant au sens du déplacement au niveau spécifique. Si ces deux croisements ne nous ont pas permis d'identifier clairement les espèces qui remontent en altitude, cela nous a tout de même permis d'exclure l'influence de certains facteurs dans l'interprétation de cette remontée générale :

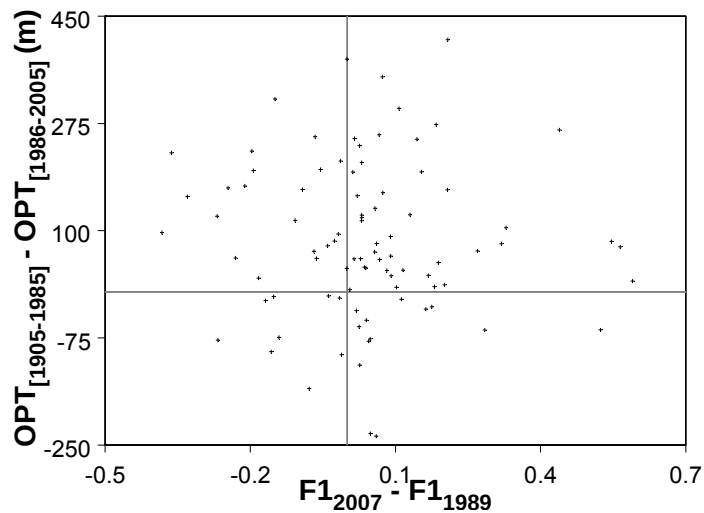


Figure 6-5 : Déplacement le long de l'axe F1 entre 1989 et 2007 (échelle régionale) par rapport au déplacement de l'optimum altitudinal entre 1905-1985 et 1986-2005 (échelle globale) pour 90 espèces.

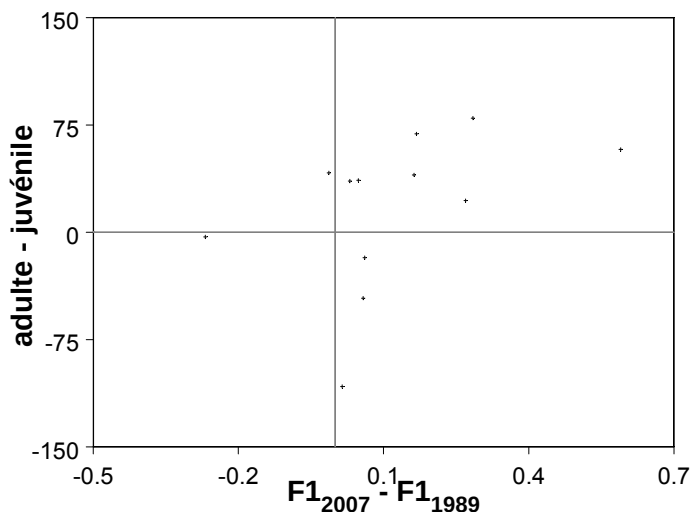


Figure 6-6 : Déplacement le long de l'axe F1 entre 1989 et 2007 (échelle régionale) par rapport au déplacement de la position moyenne des présences le long du gradient altitudinal entre stade juvénile et stade adulte (échelle globale) pour 12 essences.

- Le premier croisement a pour avantage de résoudre les problèmes liés à la variabilité spatiale et au caractère symétrique de la régression logistique utilisée pour obtenir le déplacement de l'optimum altitudinal des espèces étudiées dans le chapitre 3. En effet, les déplacements observés dans le chapitre 5 ne peuvent être attribués à un problème de variabilité spatiale étant donné l'appariement spatial des relevés, ni à un problème de symétrie des courbes de réponse étant donné la méthode utilisée qui est différente. Par conséquent, les 53 espèces qui présentent un déplacement similaire entre les chapitres 3 et 5 sont des espèces pour lesquelles nous pouvons exclure l'influence de biais méthodologiques tels que la variabilité spatiale et la symétrie de la régression logistique dans l'interprétation de nos résultats ;
- Le second croisement résout le problème lié à la niche ontogénétique. Dans le chapitre 5, le stade de développement des essences est une information connue entre 1989 et 2007 et les individus adultes ont été exclus du jeu de données, ceci afin de comparer le déplacement des essences à stade de développement fixé (juvéniles de moins de 8 m de haut et de plus d'un an) entre 1989 et 2007. À l'inverse dans le chapitre 4, nous avons comparé deux stades différents sur une période fixée. Par conséquent les 8 essences qui présentent un déplacement similaire entre les chapitres 4 et 5 sont des essences pour lesquelles nous pouvons exclure l'influence de la niche ontogénétique dans l'interprétation de nos résultats.

Finalement, même si nous pouvons exclure certains facteurs explicatifs dans l'interprétation de nos résultats, il reste toujours une incertitude, au niveau spécifique, sur le sens des déplacements observés. Cela peut s'expliquer par l'existence d'effets locaux qui ont un rôle potentiellement plus fort à l'échelle régionale qu'à l'échelle globale. Par exemple, à l'échelle régionale, le sens du déplacement pour certaines espèces peut être différent simplement du fait d'une stochasticité environnementale plus forte. La variabilité climatique intra et inter annuelle, la dynamique des peuplements forestiers et l'effet observateur sont autant de facteurs susceptibles de générer de l'aléa qui, s'il est dilué à l'échelle globale, aura un poids plus important à l'échelle régionale. Il semblerait donc que cet aléa soit suffisamment important pour entraîner une indépendance entre le sens du déplacement à l'échelle globale et celui observé à l'échelle régionale. Cependant, les espèces identifiées comme présentant des déplacements similaires aux échelles globale et régionale ont une plus forte probabilité de s'être réellement déplacées au cours des dernières décennies que les autres.

6.1.3.2 Fusion et homogénéisation des données issues des croisements

Le résultat des deux croisements précédents a donc conduit à un premier jeu composé d'un mélange d'espèces spontanées et d'essences forestières, et un second jeu composé uniquement d'essences forestières. Pour éviter la redondance des informations, nous avons supprimé les essences forestières présentes dans le premier croisement, soit 15 espèces sur les 90 de départ. En effet, pour les essences forestières, nous avons préféré conserver l'information issue du deuxième croisement, pour les raisons évoquées plus haut concernant la levée du biais lié à la niche ontogénétique. Après avoir regroupé les données concernant les espèces spontanées seules avec les données qui concernent les essences forestières, nous avons totalisé 87 espèces, dont 51 présentent un déplacement similaire, contre 36 espèces qui se déplacent dans des directions opposées quelle que soit l'échelle spatiale utilisée au départ (Table 6-4).

Dans l'objectif de confronter, pour ces 87 espèces, les déplacements ainsi que les fréquences issues de plusieurs jeux de données différents, les valeurs associées à ces différentes variables et calculées dans les chapitres précédents ont été complètement standardisées (Equation 6-1) selon la formule suivante :

Equation 6-1 :
$$x_{i-std} = \frac{x_i}{\sigma_x}$$

Où, x_i représente la valeur de la variable x étudiée et σ_x l'écart-type de la variable x . De cette manière, la standardisation permet d'obtenir des variables sans unités pour comparer l'ampleur des déplacements ainsi que les fréquences entre l'approche globale (France) et l'approche régionale (Jura) et donc de calculer des indices de déplacement standardisé moyen et de fréquence standardisée moyenne qui combinent en même temps ces deux approches (Table 6-4). Pour convertir ces résultats moyennés dans une des deux unités utilisées aux échelles spatiales globale et régionale, il suffit de multiplier la valeur standardisée par l'écart-type de la variable x pour l'échelle voulue.

Table 6–4 : Liste des 87 espèces issues de la fusion entre le croisement des 171 espèces du chapitre 3 avec les 135 espèces du chapitre 5 et le croisement entre les 17 essences du chapitre 4 avec les 135 espèces du chapitre 5. Les fréquences standardisées (freq-std) et les déplacements standardisés le long du gradient altitudinal (dep-std) sont indiqués pour l'échelle globale (France), l'échelle régionale (Jura) et le croisement (moyenne). La provenance du croisement est précisée par les numéros des chapitres (3-5 ou 4-5). Les espèces en gras présentent un déplacement orienté dans le même sens quelle que soit l'échelle, ainsi qu'une fréquence moyenne supérieure à un écart-type. La nomenclature des espèces est basée sur Flora Europaea (Tutin *et al.*, 2001).

Espèce	Rad	freq-std France	dep-std France	freq-std Jura	dep-std Jura	freq-std moyenne	dep-std moyen	chap
<i>Abies alba</i>	Abalb	2.61	0.78	2.40	-0.06	2.51	0.36	4-5
<i>Acer campestre</i>	Accam	0.65	1.08	0.22	2.84	0.43	1.96	4-5
<i>Acer platanoides</i>	Acpla	0.21	-0.06	0.36	-1.29	0.28	-0.68	4-5
<i>Acer pseudoplatanus</i>	Acpse	1.35	-0.86	2.11	0.28	1.73	-0.29	4-5
<i>Actaea spicata</i>	Acspi	0.50	1.61	0.24	-0.98	0.37	0.32	3-5
<i>Adenostyles alliariae</i>	Adall	0.48	0.88	0.69	0.65	0.58	0.77	3-5
<i>Anemone nemorosa</i>	Annem	1.30	-0.40	0.67	0.13	0.98	-0.14	3-5
<i>Aruncus dioicus</i>	Ardio	0.22	1.78	0.24	-0.33	0.23	0.72	3-5
<i>Athyrium filix-femina</i>	Atfil	2.37	-0.08	1.98	0.56	2.18	0.24	3-5
<i>Cardamine heptaphylla</i>	Cahep	0.78	1.22	1.66	-1.06	1.22	0.08	3-5
<i>Cardamine pratensis</i>	Capra	0.28	0.74	0.54	1.64	0.41	1.19	3-5
<i>Carex digitata</i>	Cadig	0.77	1.76	1.38	0.08	1.07	0.92	3-5
<i>Carex sylvatica</i>	Casyl	0.94	0.05	2.68	0.51	1.81	0.28	3-5
<i>Carpinus betulus</i>	Cabet	0.76	0.42	0.13	1.30	0.44	0.86	4-5
<i>Corylus avellana</i>	Coave	3.65	0.27	2.73	0.00	3.19	0.13	3-5
<i>Crataegus laevigata</i>	Crala	0.37	0.46	0.25	0.29	0.31	0.37	3-5
<i>Crataegus monogyna</i>	Cramo	2.92	-0.44	0.58	2.62	1.75	1.09	3-5
<i>Daphne laureola</i>	Dalau	1.23	1.19	0.18	-1.23	0.71	-0.02	3-5
<i>Dryopteris dilatata</i>	Drdil	1.05	-1.65	2.07	0.30	1.56	-0.68	3-5
<i>Dryopteris filix-mas</i>	Drfil	2.97	0.18	2.99	0.46	2.98	0.32	3-5
<i>Epilobium montanum</i>	Epmon	1.60	1.48	2.01	0.15	1.80	0.82	3-5
<i>Fagus sylvatica</i>	Fasyl	3.74	0.67	2.38	0.15	3.06	0.41	4-5
<i>Festuca altissima</i>	Fealt	1.11	1.68	1.67	0.13	1.39	0.90	3-5
<i>Fragaria vesca</i>	Frves	3.01	0.38	2.88	0.14	2.94	0.26	3-5
<i>Fraxinus excelsior</i>	Frexc	1.65	1.29	1.62	0.81	1.64	1.05	4-5
<i>Galeopsis tetrahit</i>	Gatet	0.94	1.39	0.64	-0.97	0.79	0.21	3-5
<i>Galium odoratum</i>	Gaodo	2.56	0.82	3.36	0.15	2.96	0.48	3-5
<i>Galium rotundifolium</i>	Garot	0.75	1.80	0.70	0.33	0.72	1.07	3-5
<i>Geranium robertianum</i>	Gerob	1.96	0.47	2.84	-0.34	2.40	0.06	3-5
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	Gydry	0.39	1.38	0.15	0.77	0.27	1.07	3-5
<i>Hedera helix</i>	Hehel	4.37	-0.56	1.90	0.22	3.13	-0.17	3-5
<i>Helleborus foetidus</i>	Hefoe	1.53	-0.68	0.59	-0.78	1.06	-0.73	3-5
<i>Hieracium murorum</i>	Himur	4.37	1.14	1.98	0.37	3.18	0.75	3-5
<i>Hordelymus europaeus</i>	Hoeur	0.52	1.37	2.41	0.06	1.47	0.72	3-5
<i>Knautia dipsacifolia</i>	Kndip	0.30	1.41	0.89	-0.27	0.60	0.57	3-5
<i>Lamium galeobdolon</i>	Lagal	1.96	0.27	2.87	0.19	2.41	0.23	3-5
<i>Lathyrus vernus</i>	Laver	0.81	2.47	1.90	0.37	1.36	1.42	3-5
<i>Ligustrum vulgare</i>	Livul	1.29	-2.23	0.15	3.51	0.72	0.64	3-5
<i>Lilium martagon</i>	Limar	0.72	0.16	0.19	-0.91	0.46	-0.38	3-5
<i>Lonicera alpigena</i>	Loalp	0.57	-0.84	0.25	0.13	0.41	-0.35	3-5
<i>Lonicera nigra</i>	Lonig	1.16	0.03	2.98	0.03	2.07	0.03	3-5
<i>Lonicera xylosteum</i>	Loxyl	1.99	0.25	1.86	0.58	1.93	0.41	3-5

Chapitre 6 – Discussion générale

Espèce	Rad	freq-std France	dep-std France	freq-std Jura	dep-std Jura	freq-std moyenne	dep-std moyen	chap
<i>Lysimachia nemorum</i>	Lynem	0.43	-0.05	0.53	-0.76	0.48	-0.40	3-5
<i>Maianthemum bifolium</i>	Mabif	0.71	0.41	0.25	0.45	0.48	0.43	3-5
<i>Melampyrum sylvaticum</i>	Mesyl	0.71	2.67	0.35	0.00	0.53	1.33	3-5
<i>Melica uniflora</i>	Meuni	1.60	1.75	0.83	0.72	1.22	1.24	3-5
<i>Melittis melissophyllum</i>	Memel	0.99	1.17	0.22	1.04	0.60	1.10	3-5
<i>Mercurialis perennis</i>	Meper	1.60	0.88	1.64	0.15	1.62	0.52	3-5
<i>Milium effusum</i>	Mieff	1.17	2.89	0.47	1.04	0.82	1.97	3-5
<i>Moehringia trinervia</i>	Motri	0.85	1.59	0.11	-1.81	0.48	-0.11	3-5
<i>Mycelis muralis</i>	Mymur	1.87	0.82	1.02	-0.54	1.44	0.14	3-5
<i>Neottia nidus-avis</i>	Nenid	0.55	1.09	0.93	-1.65	0.74	-0.28	3-5
<i>Orthilia secunda</i>	Orsec	1.01	1.18	0.63	-0.46	0.82	0.36	3-5
<i>Oxalis acetosella</i>	Oxace	3.30	-0.04	3.29	-0.19	3.30	-0.12	3-5
<i>Paris quadrifolia</i>	Paqua	1.28	0.25	1.78	0.41	1.53	0.33	3-5
<i>Phyteuma spicatum</i>	Phspi	1.75	1.92	1.15	0.92	1.45	1.42	3-5
<i>Polygonatum multiflorum</i>	Pomul	0.95	-0.32	0.45	0.20	0.70	-0.06	3-5
<i>Polygonatum verticillatum</i>	Pover	1.34	0.28	3.11	0.18	2.23	0.23	3-5
<i>Polystichum aculeatum</i>	Poacu	0.41	0.64	0.63	0.45	0.52	0.54	3-5
<i>Prenanthes purpurea</i>	Prpur	3.35	0.37	2.35	0.34	2.85	0.35	3-5
<i>Primula elatior</i>	Prela	0.48	-1.11	1.43	-0.39	0.95	-0.75	3-5
<i>Prunus avium</i>	Pravi	0.63	0.75	0.11	0.78	0.37	0.77	4-5
<i>Pteridium aquilinum</i>	Ptaqu	2.97	-0.72	0.15	-0.06	1.56	-0.39	3-5
<i>Quercus petraea</i>	Qupet	1.35	1.49	0.36	1.37	0.86	1.43	4-5
<i>Quercus robur</i>	Qurob	0.72	0.68	0.08	0.23	0.40	0.46	4-5
<i>Ribes alpinum</i>	Rialp	1.03	0.66	1.96	-0.09	1.49	0.29	3-5
<i>Ribes petraeum</i>	Ripet	0.32	1.86	0.19	2.19	0.26	2.02	3-5
<i>Rosa arvensis</i>	Roarv	0.83	0.59	0.56	-0.13	0.69	0.23	3-5
<i>Rosa pendulina</i>	Ropen	0.92	-0.10	1.73	-0.84	1.33	-0.47	3-5
<i>Rubus fruticosus</i>	Rufu	0.92	-1.62	2.52	0.24	1.72	-0.69	3-5
<i>Rubus idaeus</i>	Ruida	2.09	0.39	3.01	-0.32	2.55	0.03	3-5
<i>Rubus saxatilis</i>	Rusax	0.39	-0.52	0.76	-0.70	0.58	-0.61	3-5
<i>Salix caprea</i>	Sacap	0.36	-0.55	0.28	-1.33	0.32	-0.94	3-5
<i>Sambucus racemosa</i>	Sarac	1.14	0.06	1.43	0.90	1.28	0.48	3-5
<i>Sanicula europaea</i>	Saeur	0.94	2.21	0.69	-0.74	0.81	0.73	3-5
<i>Saxifraga rotundifolia</i>	Sarot	0.42	0.68	0.15	-1.91	0.28	-0.62	3-5
<i>Senecio ovatus</i> subsp. <i>ovatus</i>	Seova	0.76	2.10	1.09	0.54	0.92	1.32	3-5
<i>Solidago virgaurea</i>	Sovir	1.06	-0.21	1.04	0.10	1.05	-0.06	3-5
<i>Sorbus aria</i>	Soari	0.72	-0.33	1.67	0.29	1.19	-0.02	4-5
<i>Sorbus aucuparia</i>	Soauc	0.89	-2.02	2.22	0.07	1.56	-0.97	4-5
<i>Teucrium scorodonia</i>	Tesco	2.23	0.52	0.15	2.82	1.19	1.67	3-5
<i>Valeriana montana</i>	Vamon	0.29	0.58	0.21	2.73	0.25	1.65	3-5
<i>Veronica officinalis</i>	Veoff	1.36	0.39	1.04	-1.15	1.20	-0.38	3-5
<i>Viburnum lantana</i>	Vilan	1.53	0.55	0.50	1.60	1.02	1.07	3-5
<i>Viburnum opulus</i>	Viopu	0.53	-0.17	0.60	0.88	0.57	0.35	3-5
<i>Vicia sepium</i>	Visep	1.56	0.53	1.41	-0.20	1.49	0.16	3-5
<i>Viola reichenbachiana</i>	Virei	3.45	1.10	3.24	0.11	3.34	0.60	3-5

Le déplacement standardisé moyen en altitude est hautement significatif et correspond à une remontée de 0.4 écart-type (intervalle de confiance de la moyenne IC[95%] = [0.2 ; 0.5], $n = 87$, Student's one-sample t -test, $t = 5.24$, d.f. = 86, $P < 10^{-4}$). Plus précisément, le groupe des espèces dont le sens du déplacement est identique d'une approche à l'autre montre une remontée moyenne en altitude de 0.6 écart-type (intervalle de confiance de la moyenne IC[95%] = [0.4 ; 0.8], $n = 51$, Student's one-sample t -test, $t = 5.89$, d.f. = 50, $P < 10^{-4}$), tandis que le groupe des espèces dont le sens du déplacement est opposé d'une approche à l'autre affiche un déplacement standardisé moyen non significatif et proche de 0 (intervalle de confiance de la moyenne IC[95%] = [-0.1 ; 0.2], $n = 36$, Student's one-sample t -test, $t = 0.98$, d.f. = 35, $P = 0.33$). Le cas particulier des espèces qui remontent en altitude quelle que soit l'approche utilisée montre une remontée moyenne hautement significative de 0.9 écart-type (intervalle de confiance de la moyenne IC[95%] = [0.7 ; 1.0], $n = 42$, Student's one-sample t -test, $t = 10.54$, d.f. = 41, $P < 10^{-4}$). De même, les espèces qui redescendent en altitude quelle que soit l'approche présentent un déplacement standardisé moyen significatif de -0.6 écart-type (intervalle de confiance du paramètre de position IC[95%] = [-0.8 ; -0.4], $n = 9$, Wilcoxon one-sample rank-test, $V = 0$, $P < 10^{-2}$). Cependant et comme évoqué précédemment, la fréquence influence fortement sur la valeur du déplacement observé. En effet, la variabilité autour de la moyenne est beaucoup plus forte pour les faibles fréquences standardisées moyennes (Figure 6-7). Au total, 47 espèces présentent une fréquence standardisée moyenne supérieure à un écart-type, dont 29 se déplacent dans le même sens quelle que soit l'approche utilisée au départ (Table 6-4). Le déplacement standardisé moyen pour ces 29 espèces correspond à une remontée de 0.5 écart-type (intervalle de confiance de la moyenne IC[95%] = [0.3 ; 0.7], $n = 29$, Student's one-sample t -test, $t = 4.99$, d.f. = 28, $P < 10^{-4}$), contre un déplacement moyen nul pour les 18 autres espèces (intervalle de confiance de la moyenne IC[95%] = [-0.3 ; 0.2], $n = 18$, Student's one-sample t -test, $t = -0.34$, d.f. = 17, $P = 0.74$). Parmi ces 29 espèces, seulement 4 espèces (*Helleborus foetidus*, *Oxalis acetosella*, *Pteridium aquilinum* et *Rosa pendulina*) redescendent en altitude (Figure 6-7, Table 6-4) avec un déplacement standardisé moyen non significatif de -0.4 écart-type (intervalle de confiance du paramètre de position IC[95%] = [-0.6 ; -0.2], $n = 4$, Wilcoxon one-sample rank-test, $V = 0$, $P = 0.07$), contre 25 espèces qui remontent en altitude (Figure 6-7, Table 6-4) avec un déplacement standardisé moyen hautement significatif de 0.7 écart-type (intervalle de confiance de la moyenne IC[95%] = [0.5 ; 0.9], $n = 25$, Student's one-sample t -test, $t = 7.75$, d.f. = 24, $P < 10^{-4}$).

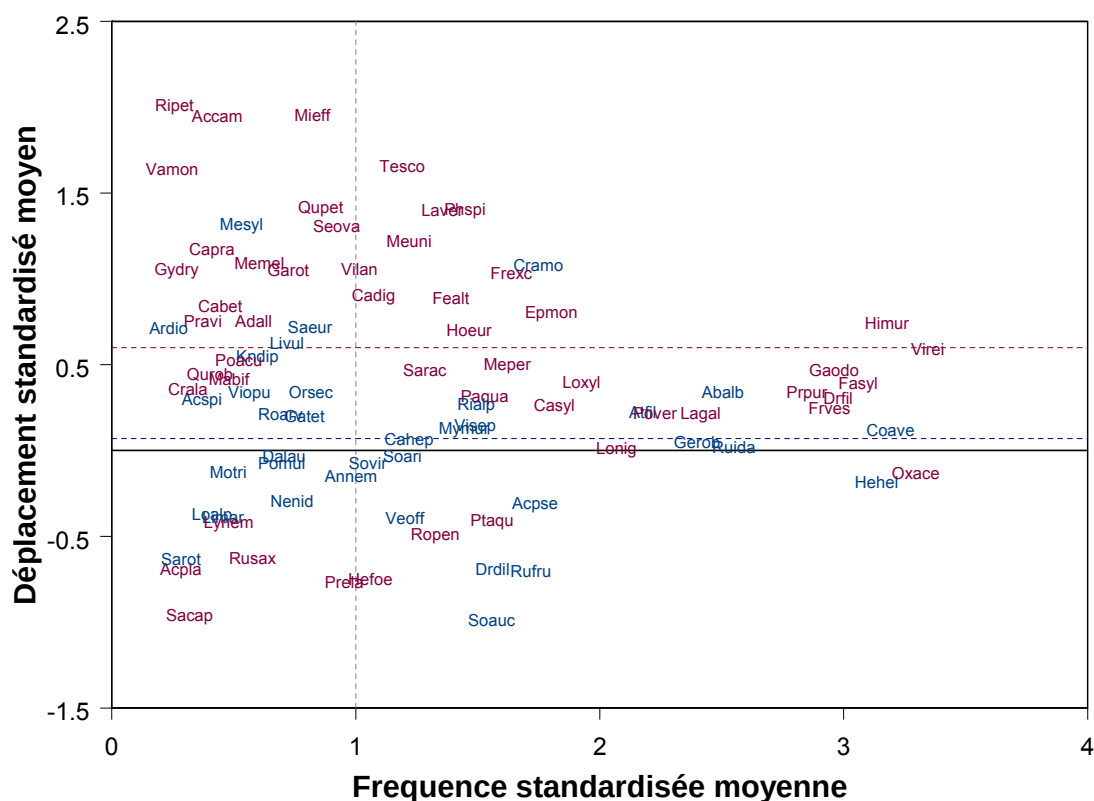


Figure 6-7 : Déplacement standardisé moyen le long du gradient altitudinal en fonction de la fréquence standardisée moyenne de 87 espèces végétales forestières. Le nom des espèces est indiqué par le radical de l'espèce (voir Table 6-4 pour le nom complet). Les espèces en bleu (n = 36) présentent un déplacement dans des directions opposées, tandis que les espèces en rouge (n = 51) présentent un déplacement dans des directions similaires entre les approches globale et régionale. Les traits verticaux en pointillés bleu et rouge indiquent le déplacement moyen pour les groupes d'espèces bleu et rouge respectivement. Le trait vertical en pointillés gris sépare le groupe des espèces dont la fréquence est supérieure à un écart-type.

La validation du déplacement d'une espèce à l'échelle globale par une observation similaire à une échelle plus réduite de taille régionale permet d'évacuer certaines incertitudes liées aux limites spécifiques de chacun des points de vue étudiés. Cependant, nous ne sommes pas en mesure de confirmer le sens du déplacement au niveau d'une espèce en particulier. Les 29 espèces identifiées au cours de la première partie de ce chapitre peuvent donc être considérées comme les espèces ayant la plus forte probabilité d'avoir réellement changé de distribution du fait de l'épisode récent de réchauffement climatique sans exclure toutefois l'influence de certains effets locaux. Si l'échelle spécifique n'est toujours pas interprétable, l'étude d'un ensemble constitué de plusieurs espèces dont les caractéristiques écologiques sont communes au sein de cet ensemble pourrait permettre de lisser les effets dus aux facteurs locaux et de comprendre comment ces changements de distribution s'opèrent vis-à-vis du réchauffement récent.

6.2 Confrontation des observations avec les connaissances actuelles

6.2.1 Conservation de la niche climatique et déséquilibre de la distribution face au réchauffement brutal du climat

Dans le cadre théorique du déterminisme de la distribution des espèces suivant le concept de niche écologique (Elton, 1927; Grinnell, 1917; Hutchinson, 1957) et en considérant le postulat d'équilibre de la répartition des espèces (Cheddadi *et al.*, 2005; Prentice *et al.*, 1998; Webb, 1986) comme valable avant l'épisode récent du réchauffement, nous avons montré, à deux échelles spatiales différentes, un déplacement de la distribution des espèces végétales au cours des dernières décennies (chapitres 3, 4 et 5). Ce résultat de changement rapide des aires de répartition des plantes forestières est en accord avec l'idée de conservation de la niche (Martinez-Meyer & Peterson, 2006; Martinez-Meyer *et al.*, 2004; Peterson *et al.*, 1999), de même qu'avec l'idée d'un retour rapide à l'équilibre de la distribution des espèces végétales (Araujo & Pearson, 2005). Néanmoins, si la remontée générale des espèces en altitude évoque à la fois la conservation de la niche et l'équilibre de la distribution, l'ampleur de cette remontée, globalement inférieure à celle du réchauffement, ainsi que la variabilité des déplacements observés impliquent d'autres phénomènes simultanés d'adaptation et/ou de freins à la migration. L'existence de processus adaptatifs dans la réponse des espèces et des populations au climat n'est pas exclue (Davis & Shaw, 2001; Davis *et al.*, 2005; Jump & Penuelas, 2005), mais la rapidité avec laquelle les températures ont augmenté dans les dernières décennies et la nature des prédictions futures (IPCC, 2007b) rendent peu probable la possibilité du seul phénomène d'adaptation des espèces vis-à-vis de ces nouvelles conditions (Etterson & Shaw, 2001). En contrepartie, les travaux récents qui montrent des écarts parfois importants de la distribution de certaines espèces végétales par rapport à l'état d'équilibre (Svenning *et al.*, 2008; Svenning & Skov, 2004; Van der Veken, 2008) sont en partie en accord avec nos résultats. En effet, le déplacement moyen que nous avons observé à l'échelle globale (65 m, chapitre 3) est inférieur à celui attendu en cas de retour à la situation d'équilibre parfait (120 à 150 m, chapitre 1). Ce déséquilibre apparent de la distribution implique l'existence de freins qui empêchent la migration complète des espèces végétales forestières vers des territoires devenus favorables. L'observation des capacités de dispersion très limitées chez certaines plantes forestières (Hermy *et al.*, 1999) ajoutées à une fragmentation importante des paysages (Honnay *et al.*, 2002) pourraient constituer autant de freins favorables au déséquilibre de la distribution.

6.2.2 Considérations théoriques des changements de distribution basées sur les caractéristiques biologiques, écologiques et biogéographiques des espèces

Face aux changements climatiques, les espèces répondent de manière individuelle entraînant chacune une cascade d'événements qui vont modifier la structure et la composition des communautés par le jeu des interactions, qu'elles soient positives ou négatives (compétition, facilitation, prédation, mutualisme et parasitisme) (Hughes, 2000). Cependant, les espèces qui partagent certaines caractéristiques biologiques, écologiques ou biogéographiques en commun sont susceptibles de réagir de manière identique et ainsi présenter des tendances similaires face au réchauffement du climat (Thuiller *et al.*, 2005a). Nous avons distingué dans le premier chapitre de la thèse deux tendances pouvant expliquer seules ou conjointement une remontée générale de la distribution des espèces végétales en altitude : (i) la migration au-delà de la limite altitudinale supérieure de l'aire de répartition qualifiée ici de migration par le haut (Figure 1-9A) et/ou (ii) l'extinction dans la zone proche de la limite altitudinale inférieure qualifiée ici d'extinction par le bas (Figure 1-9B). Ces tendances très différentes que sont la migration et l'extinction ont été largement associées dans la littérature scientifique à certaines caractéristiques des espèces qu'elles soient d'ordres biologique, écologique ou biogéographique. Nous avons ainsi dégagé 5 caractéristiques différentes qui sont à la base des considérations théoriques les plus utilisées pour analyser des changements de distribution par migration et/ou extinction :

- Le cycle de reproduction (trait lié à la biologie de l'espèce) : les animaux de petite taille au pouvoir reproducteur supérieur à celui des grands animaux, présentent une meilleure résilience après une perturbation (Bennett & Owens, 1997; Gaston & Blackburn, 1995), ce qui tend à diminuer les risques d'extinction chez les petits animaux (Cardillo & Bromham, 2001). Par analogie, les petits végétaux (herbacées) bénéficient, pour une même période, d'un plus grand nombre de générations que les grands végétaux (arbres et arbustes) au cycle de vie plus long, ce qui leur permet de coloniser de nouveaux territoires plus rapidement (Hawkins *et al.*, 2008). Par conséquent, pour les espèces dont l'optimum s'est élevé en altitude, nous avons supposé que les arbres et arbustes présentent un risque d'extinction par le bas supérieur à celui des herbacées, dont le cycle de reproduction plus court améliore les chances de migration par le haut. Des changements rapides de distribution par migration des espèces végétales sont peu probables dans le contexte climatique futur, excepté pour les espèces

herbacées dont le cycle de reproduction est court et pour lesquelles les graines présentent des caractéristiques à forte capacité de dispersion (Loarie *et al.*, 2008) ;

- La capacité de dispersion (trait lié à la biologie de l'espèce) : les plantes dont la morphologie des diaspores (graines, fruits ou spores) présente des structures adaptées à une dispersion efficace, sont celles qui migrent le plus en altitude (Parolo & Rossi, 2008). La capacité à se disperser constitue un élément clé dans la migration des espèces végétales, notamment pour les plantes forestières dont les taux de migration dépendent principalement du mode de dispersion (Takahashi & Kamitani, 2004). Par conséquent, nous avons supposé que seules les espèces aptes à se disperser rapidement migrent par le haut, tandis que les espèces incapables de se disperser rapidement présentent un risque élevé d'extinction par le bas. La plupart des études travaillant sur la prédiction des changements de distribution des espèces face au réchauffement du climat utilisent deux types de scénario de dispersion : absence totale de dispersion (i.e. migration nulle et risques d'extinction maximum) et dispersion illimitée (i.e. migration complète et risques d'extinction minimum) (Loarie *et al.*, 2008; Thomas *et al.*, 2004; Thuiller *et al.*, 2005b). Seules deux études à l'heure actuelle utilisent des modèles cohérents de dispersion des espèces végétales pour prédire des changements de distribution face au réchauffement du climat (Dullinger *et al.*, 2004; Iverson *et al.*, 2004) ;
- L'amplitude vis-à-vis de la température (caractéristique liée à la niche écologique de l'espèce) : les espèces qualifiées de spécialistes¹⁴ par opposition aux espèces généralistes¹⁵ sont moins tolérantes vis-à-vis d'un changement des conditions de température (Brown, 1995) et par conséquent moins tolérantes à un épisode de réchauffement. Par exemple, au sein des montagnes norvégiennes, il a été montré que les plantes spécialistes de la fonte des neiges tardives (*Cerastium cerastoides*, *Oxyria digyna*, *Ranunculus pygmaeus*) ont fortement diminué en fréquence suite au réchauffement récent, tandis que les espèces plus généralistes (*Deschampsia flexuosa*, *Phyllodoce caerulea*, *Vaccinium myrtillus*) ont été favorisées (Klanderud & Birks, 2003). Par conséquent, nous avons supposé que les espèces spécialistes présentent un risque élevé d'extinction par le bas, du fait de leur aire potentielle de refuge qui est restreinte, tandis que

¹⁴ Par spécialiste, nous avons considéré ici les espèces à amplitude écologique étroite vis-à-vis de la température, ou sténothermes.

¹⁵ Par généraliste, nous avons considéré ici les espèces à amplitude écologique large vis-à-vis de la température, ou eurythermes.

l'aire potentielle de refuge des espèces généralistes est plus vaste, ce qui leur permet de migrer par le haut. Les projections futures montrent notamment que les espèces faiblement tolérantes aux variations des températures sont susceptibles de perdre une plus grande proportion d'habitats favorables ou refuges (40 à 60%) (Thuiller *et al.*, 2005a) ;

- L'optimum vis-à-vis de la température (caractéristique liée à la niche écologique de l'espèce) : les espèces marginales¹⁶ situées à l'extrémité froide du gradient de température sont plus sensibles au réchauffement climatique que les espèces situées à l'extrémité chaude (Thuiller *et al.*, 2005a). L'impact d'une augmentation de 1 °C du niveau des températures n'aura certainement pas le même effet sur la distribution d'une espèce suivant que son optimum écologique est situé à l'extrémité froide ou chaude du gradient. Par conséquent, nous avons supposé que les espèces marginales qui préfèrent les conditions froides présentent un risque plus élevé d'extinction par le bas que celles qui préfèrent les conditions chaudes, pour lesquelles un réchauffement améliore les chances de migration par le haut. En effet, les espèces marginales dont l'optimum thermique est situé à l'extrémité froide sont généralement localisées dans les régions géographiques les plus froides, qui sont susceptibles de perdre une plus grande proportion de zones refuges (50%) (Thuiller *et al.*, 2005a) ;
- L'aire géographique (particularité liée à l'habitat occupé par l'espèce) : les espèces végétales de hautes montagnes, n'ayant plus la possibilité de migrer plus haut en altitude du fait de la diminution de surface des territoires favorables, sont potentiellement celles qui présentent les risques les plus élevés d'extinction face au réchauffement climatique (Körner, 2003; Theurillat & Guisan, 2001; Walther, 2003). De tels signes d'extinction ont déjà été rapportés pour les plantes de l'étage nival avec une disparition des espèces subnivales et nivales au profit des espèces alpines de l'étage sous-jacent (Pauli *et al.*, 2007). Parallèlement, les espèces végétales de plus basse altitude, situées dans des zones géographiques un peu plus chaudes pourraient bénéficier du réchauffement par migration vers les altitudes supérieures. Klanderud & Birks (2003) ont ainsi observé une disparition des espèces de haute altitude par augmentation des effets de compétition liés à la remontée générale de la distribution d'espèces plus compétitives situées à des altitudes inférieures. Par conséquent, nous avons supposé que les espèces

¹⁶ Par marginale, nous avons considéré ici les espèces dont les besoins thermiques correspondent aux extrêmes froid ou chaud.

montagnardes présentent un risque élevé d'extinction par le bas, tandis que les collinéennes disposent de nouveaux territoires devenus favorables, augmentant ainsi les chances de migration par le haut. En effet, les espèces situées dans les régions géographiques les plus chaudes sont susceptibles de gagner une large proportion d'habitats favorables (80%) (Thuiller *et al.*, 2005a).

En supposant que ces considérations théoriques soient acceptables, nous devrions nous attendre à certaines convergences entre les résultats issus de nos observations et les hypothèses exposées ci-dessus. L'objectif de cette partie est donc de répondre aux questions suivantes : les espèces qui présentent un déplacement important, sont-elles des espèces : (1) - dont le cycle de reproduction est rapide *versus* lent ? ; (2) – dont les capacités de dispersion sont élevées *versus* limitées ? ; (3) - généralistes vis-à-vis des températures *versus* spécialistes ? ; (4) - marginales dont l'optimum écologique est situé à l'extrême chaud *versus* froid ? ; (5) - collinéennes *versus* montagnardes ?

6.2.3 Confrontation des considérations théoriques avec nos résultats

Notre objectif ici est de répondre aux 5 questions posées ci-dessus. Pour cela, nous avons analysé l'intensité des déplacements observés en fonction des caractéristiques biologiques, écologiques et biogéographiques des espèces, afin d'identifier : (i) la ou les caractéristiques qui expliquent le mieux la variable à expliquer de déplacement standardisé moyen (Table 6–4) et (ii) pour chacune des variables les plus explicatives, le ou les groupes d'espèces qui présentent les déplacements les plus importants. Etant donné la complexité des relations qui existent entre ces différentes caractéristiques, nous nous sommes contraints, au cours de cette partie, à ne pas étudier les différentes interactions possibles entre elles. Une analyse de variance (ANOVA) à plusieurs facteurs (sans interactions) a donc été réalisée pour extraire parmi les 5 caractéristiques étudiées, les variables explicatives ayant une influence sur le déplacement standardisé moyen que nous avons observé. Pour les caractéristiques ayant une influence significative, nous avons effectué un test de comparaison de moyenne 2 à 2 pour isoler les modalités ou groupes d'espèces dont les déplacements sont les plus importants par rapport à ceux qui présentent les déplacements les plus faibles. Au cours de ces analyses, nous avons tenu compte de l'influence de la fréquence des espèces sur nos résultats. En effet, nous avons montré précédemment que les espèces les moins fréquentes formaient un bruit plus important autour de la moyenne du déplacement par rapport aux espèces les plus fréquentes (Figure 6-3). Par conséquent, nous avons utilisé pour tous nos

tests statistiques : (i) un premier seuil de fréquence standardisée moyenne fixé à 0.5 écart-type, soit des fréquences minimales qui correspondent à 80 occurrences en France pour 6 dans le Jura et (ii) un second seuil fixé à 1 écart-type correspondant à 140 occurrences en France pour 6 dans le Jura. Les traitements ont été réalisés sous le logiciel S-Plus.

6.2.3.1 Type biologique et cycle de vie

Au cours du chapitre 3 nous avons montré que les espèces herbacées à durée de vie courte présentaient un déplacement plus important que les espèces à durée de vie plus longue comme les arbres et arbustes. La question est de savoir si l'on retrouve un résultat similaire après intégration des échelles spatiales globale et régionale. Pour cela nous avons utilisé, pour chacune des 87 espèces de la liste étudiée, les types biologiques définis dans la base catminat (Julve, 1998). La majorité des 33 types définis par Julve (1998) présentent un effectif réduit voir nul sur la base des 87 espèces étudiées, nous avons donc regroupé certains types biologiques ensemble afin de former 5 classes principales (Table 6-5, 6-6) :

- Les phanérophytes-hautes (type1) : regroupe l'ensemble des phanérophytes de la strate arborée de plus de 8 m de haut et au stade juvénile ici (voir chapitre 4 et 5) dont les tissus pérennes sont des bourgeons aériens qui passent la mauvaise saison protégés par des écailles (*Abies alba*, *Acer pseudoplatanus*, *Carpinus betulus*, *Fagus sylvatica*, *Quercus petraea*) ;
- Les phanérophytes-basses (type2) : regroupe les phanérophytes de moins de 8 m de haut, les chaméphytes arbustives, ainsi que les hémicryptophytes ruboïdes dont les tissus pérennes sont des bourgeons aériens qui passent la mauvaise saison protégés soit par des écailles (phanérophytes), soit par les feuilles mortes et la neige (chaméphytes) (*Corylus avellana*, *Daphne laureola*, *Hedera helix*, *Rubus idaeus*, *Viburnum lantana*) ;
- Les cryptophytes-géophytes (type3) : regroupe l'ensemble des cryptophytes et géophytes dont les tissus pérennes sont des bourgeons cachés qui passent la mauvaise saison protégés dans le sol sous la forme de bulbes ou de rhizomes (*Actaea spicata*, *Cardamine heptaphylla*, *Lilium martagon*, *Polygonatum multiflorum*, *Pteridium aquilinum*) ;

- Les hémicryptophytes-ramassées (type4) : regroupe les hémicryptophytes en rosettes, stolonifères et cespiteuses dont les tissus pérennes sont des bourgeons semi-cachés qui passent la mauvaise saison protégés à la surface du sol sous une rosette ou une touffe de feuilles sèches (*Carex sylvatica*, *Festuca altissima*, *Fragaria vesca*, *Hordeum europaeus*, *Rubus saxatilis*) ;
- Les hémicryptophytes-dressées (type5) : regroupe les hémicryptophytes érigées et les rares thérophytes forestières dont les tissus pérennes passent la mauvaise saison soit sous forme de bourgeons semi-cachés (hémicryptophytes), soit sous forme de graines (thérophytes) (*Adenostyles alliariae*, *Lathyrus vernus*, *Melampyrum sylvaticum*, *Prenanthes purpurea*, *Saxifraga rotundifolia*).

Table 6–5 : Description des différentes modalités utilisées pour 5 variables qualitatives liées : au type biologique de l'espèce (type), à la distance de dispersion de l'espèce (dist), à l'amplitude écologique de l'espèce vis-à-vis de la température (ampl), à l'optimum écologique de l'espèce vis-à-vis de la température (temp) et à l'aire biogéographique de l'espèce (biog).

Variables	Modalités				
	1	2	3	4	5
type	phanérophytes-hautes	phanérophytes-basses	cryptophytes-géophytes	hémicryptophytes-ramassées	hémicryptophytes-dressées
dist	< à 5 m	5 à 15 m	15 à 500 m	> à 500 m	
ampl	< à 6 °C	6 à 8 °C	8 à 10 °C	> à 10 °C	
temp	< à 5 °C	5 à 7 °C	7 à 9 °C	> à 9 °C	indifférentes
biog	collinéennes	ubiquistes	montagnardes		

Table 6–6 : Effectifs des espèces étudiées pour les différentes modalités : du type biologique (type), de la distance de dispersion (dist), de l'amplitude écologique vis-à-vis de la température (ampl), de l'optimum écologique vis-à-vis de la température (temp) et de l'aire biogéographique (biog). Seules les espèces dont la fréquence est supérieure à 80 présences à l'échelle globale et à 6 présences à l'échelle régionale sont représentées ici (n = 68).

Variables	Modalités				
	1	2	3	4	5
type	7	15	11	20	15
dist	9	24	5	30	
ampl	12	14	20	22	
temp	11	18	20	17	2
biog	16	30	22		

6.2.3.2 Mode de dissémination et capacité de dispersion

Le mode précis de dispersion des graines est difficile à caractériser pour chaque espèce étant donné que la majorité des espèces présente deux voir plus de deux modes de dispersion différents (Vittoz & Engler, 2007). C'est pourquoi l'utilisation d'une typologie basée sur plusieurs critères d'information a été utilisée. En effet, la caractérisation de la capacité à se disperser pour les 87 espèces de la liste étudiée a été réalisée à partir des 7 catégories de dispersion définies par Vittoz & Engler (2007). Les 7 catégories sont hiérarchisées suivant un critère de distance maximale de dispersion variant entre 1 et 5 000 m pour 99% des graines (Vittoz & Engler, 2007). L'avantage de cette typologie est que l'attribution d'une espèce à une catégorie particulière de dispersion ne nécessite que des informations couramment disponibles, comme le vecteur de dispersion (autonome, vent, eau, animaux, homme), le mode précis de dispersion (dyszoochorie, myrmécochorie, endozoochorie, épizoochorie) et les traits biologiques influençant la dispersion (hauteur de la plante, habitat, famille). Sur la base de cette typologie, nous avons fusionné certaines catégories afin d'obtenir des effectifs suffisants d'espèces par catégories. Les catégories utilisées sont les suivantes (Table 6–5, 6–6) :

- Distances inférieures à 5 m (**dist1**) : regroupe les types 1 et 2 définis par Vittoz & Engler (2007). Cette catégorie inclut la blastochorie, la ballochorie, la boléochorie, la cystométéorochoirie, la chaméchoirie des espèces de pelouses, et l'ombrochorie (*Carex digitata*, *Geranium robertianum*, *Lysimachia nemorum*, *Mercurialis perennis*, *Oxalis acetosella*) ;
- Distances allant de 5 à 15 m (**dist2**) : correspond au type 3 définis par Vittoz & Engler (2007) qui contient les herbacées ptérométéorochores, les fougères, les orchidées, les pyroles et les orobanches forestières cystométéorochores, les espèces trichométéorochores forestières, les myrmécochores, et les épizoochores transportées par les petits mammifères (*Gymnocarpium dryopteris*, *Knautia dipsacifolia*, *Neottia nidus-avis*, *Orthilia secunda*, *Viola reichenbachiana*) ;
- Distances allant de 15 à 500 m (**dist3**) : regroupe les types 4 et 5 définis par Vittoz & Engler (2007). Cette catégorie inclut les arbres ptérométéorochores, les fougères, les orchidées, les pyroles et les orobanches de pelouses cystométéorochores, les espèces trichométéorochores de pelouses, les espèces chaméchores à inflorescences sèches, et les dyszoochores non

stockées et dispersées par les petits animaux (*Acer campestre*, *Adenostyles alliariae*, *Carpinus betulus*, *Epilobium montanum*, *Salix caprea*) ;

- Distances supérieures à 500 m (dist4) : regroupe les types 6 et 7 définis par Vittoz & Engler (2007). Cette catégorie inclut la dyszoochorie liée au stockage des graines par les grands animaux, l'endozoochorie par les oiseaux et les grands vertébrés, l'épizoochorie par les grands mammifères et l'agochorie par l'homme (*Fagus sylvatica*, *Galeopsis tetrabit*, *Maianthemum bifolium*, *Prunus avium*, *Rubus idaeus*).

6.2.3.3 Amplitude écologique et tolérance

L'amplitude des espèces vis-à-vis de la niche écologique pour la température a été obtenue à partir des courbes de réponse des espèces, réalisées par Gégout (2006) pour calculer leurs valeurs indicatrices. Ces valeurs indicatrices concernent 8 variables écologiques calibrées pour environ 700 espèces forestières (voir annexes Gégout, 2006) à partir des relevés issus de la base EcoPlant (Gégout *et al.*, 2005). L'amplitude, exprimée en 1/10 de la longueur du gradient écologique analysé, correspond à la largeur optimale du gradient pour l'espèce (Gégout, 2006). Nous avons ainsi utilisé l'amplitude liée à la température moyenne annuelle (TmoyA) qui représente la gamme optimale de conditions de température pour la reproduction, le développement et la survie de l'espèce. Quatre classes ont été distinguées (Table 6–5, 6–6) :

- Hautement spécialistes (ampl1) : regroupe les espèces dont la tolérance vis-à-vis des conditions de température est très faible, correspondant à une amplitude pour la température moyenne annuelle qui est inférieure à 0.35, soit moins de 6 °C environ (*Aruncus dioicus*, *Carpinus betulus*, *Lonicera alpigena*, *Polygonatum verticillatum*, *Valeriana montana*) ;
- Spécialistes (ampl2) : regroupe les espèces moyennement tolérantes, dont l'amplitude pour la température moyenne annuelle est comprise entre 0.35 et 0.45, soit de 6 à 8 °C environ (*Acer platanoides*, *Lathyrus vernus*, *Quercus robur*, *Prenanthes purpurea*, *Ribes petraeum*) ;
- Généralistes (ampl3) : regroupe les espèces plus tolérantes, dont l'amplitude pour la température moyenne annuelle est comprise entre 0.45 et 0.55, soit de 8 à 10 °C environ (*Cardamine pratensis*, *Carex sylvatica*, *Fraxinus excelsior*, *Lamium galeobdolon*, *Teucrium scorodonia*) ;

- Hautement généralistes (ampl14) : regroupe les espèces dont la tolérance vis-à-vis des conditions de température est très grande, correspondant à une amplitude pour la température moyenne annuelle qui est supérieure à 0.55, soit plus de 10 °C environ (*Athyrium filix-femina*, *Crataegus monogyna*, *Helleborus foetidus*, *Sanicula europaea*, *Vicia sepium*).

6.2.3.4 Optimum écologique et position marginale

La position de l'optimum des espèces vis-à-vis de la niche écologique pour la température a également été obtenue à partir des valeurs indicatrices de Gégout (2006). La valeur indicatrice, égale à l'optimum de l'espèce, est la valeur du gradient qui correspond au mode de la courbe de sa probabilité de présence (Gégout, 2006). Nous avons ainsi utilisé la valeur indicatrice de température moyenne annuelle (TmoyA) qui représente l'optimum écologique de l'espèce vis-à-vis de la température, pour laquelle nous avons considéré 5 classes (Table 6–5, 6–6) :

- Préférences froides (temp1) : concerne toutes les espèces dont la valeur indicatrice est inférieure à 5 °C (*Cardamine heptaphylla*, *Maianthemum bifolium*, *Orthilia secunda*, *Polystichum aculeatum*, *Rosa pendulina*) ;
- Préférences semi-froides (temp2) : concerne toutes les espèces dont la valeur indicatrice est comprise entre 5 et 7 °C (*Abies alba*, *Adenostyles alliariae*, *Festuca altissima*, *Lathyrus vernus*, *Prenanthes purpurea*) ;
- Préférences semi-chaudes (temp3) : concerne toutes les espèces dont la valeur indicatrice est comprise entre 7 et 9 °C (*Fagus sylvatica*, *Lonicera xylosteum*, *Milium effusum*, *Primula elatior*, *Solidago virgaurea*) ;
- Préférences chaudes (temp4) : concerne toutes les espèces dont la valeur indicatrice est supérieure à 9 °C (*Carpinus betulus*, *Daphne laureola*, *Ligustrum vulgare*, *Melica uniflora*, *Melittis melissophyllum*) ;
- Indifférentes (temp5) : concerne les espèces qui ne possèdent pas d'optimum vis-à-vis de la température moyenne annuelle (*Helleborus foetidus* et *Sanicula europaea*).

6.2.3.5 Situation géographique et étagement

Dans le chapitre 3 nous avons observé que les espèces dont l'aire géographique est restreinte aux massifs montagneux (montagnardes) présentaient un déplacement plus important que les espèces dont la distribution n'est pas restreinte aux territoires de montagnes (ubiquistes). Parallèlement, au cours du chapitre 5, nous avons montré que les espèces montagnardes diminuaient en fréquence, tandis que les espèces dont l'aire géographique est restreinte aux habitats forestiers de plaines (collinéennes) augmentaient en fréquence. La question est de savoir si l'on retrouve un résultat similaire après intégration des approches globale et régionale. Pour cela nous avons utilisé, pour chacune des 87 espèces de la liste étudiée, les types définis au cours des chapitres 3 et 5 (Table 6–5, 6–6) :

- Les collinéennes (biog1) : une espèce est classée comme collinéenne si sa distribution sur le territoire français est restreinte aux habitats de plaines (Rameau *et al.*, 1989) (*Carex sylvatica*, *Carpinus betulus*, *Ligustrum vulgare*, *Quercus robur*, *Rubus fruticosus*) ;
- Les ubiquistes (biog2) : une espèce est classée comme ubiquiste si sa distribution sur le territoire français n'est restreinte ni aux habitats de plaines, ni aux territoires de montagnes (Rameau *et al.*, 1989; Rameau *et al.*, 1993) (*Epilobium montanum*, *Galium odoratum*, *Helleborus foetidus*, *Sanicula europaea*, *Vicia sepium*) ;
- Les montagnardes (biog3) : une espèce est classée comme montagnarde si sa distribution sur le territoire français est restreinte aux massifs montagneux (Rameau *et al.*, 1993) (*Abies alba*, *Actaea spicata*, *Cardamine heptaphylla*, *Orthilia secunda*, *Prenanthes purpurea*).

6.2.3.6 Identification des variables significatives

Les résultats de l'ANOVA à plusieurs facteurs sur le déplacement standardisé moyen en fonction des 5 variables détaillées ci-dessus et pour un seuil de fréquence qui équivaut à 80 présences à l'échelle globale et à 6 présences à l'échelle régionale (n = 68 espèces) sont résumés dans la Table 6–7. Le type biologique est la seule variable qui explique de manière significative l'intensité des déplacements observés (Table 6–7). Le même modèle d'ANOVA calibré sans seuil de fréquence (n = 87 espèces) ou pour un seuil qui équivaut à 140 présences à l'échelle globale et à 6 présences

à l'échelle régionale ($n = 47$ espèces) ne montre aucune tendance significative pour les variables étudiées. Nous avons également réalisé une ANOVA à un facteur pour chaque variable explicative séparément et aux différents seuils de fréquence ($n = 87, 68$ et 47 espèces). A nouveau la variable liée au type biologique explique de manière significative l'intensité des déplacements observés uniquement pour le seuil de fréquence qui équivaut à 80 présences à l'échelle globale et à 6 présences à l'échelle régionale (One-Way ANOVA, $n = 68$, $F = 2.95$, $P = 0.03$). Parmi les 4 autres caractéristiques étudiées, seule la distance de dispersion explique de manière significative l'intensité des déplacements observés et également pour le seuil de fréquence qui équivaut à 80 présences à l'échelle globale et à 6 présences à l'échelle régionale (One-Way ANOVA, $n = 68$, $F = 3.41$, $P = 0.02$). Pour les autres seuils de fréquence, aucune caractéristique n'explique de manière significative les déplacements observés.

En définitive, les traits de vie biologiques sont les seules caractéristiques qui nous ont permis d'expliquer l'intensité des déplacements observés. Les caractéristiques liées à la niche écologique, et à l'habitat géographique n'expliquent pas les déplacements que nous avons observé après intégration des échelles spatiales globale et régionale (Table 6–7). La forme de vie des espèces et la capacité des espèces à se disperser semblent donc les deux facteurs les plus importants parmi les 5 étudiés pour expliquer nos résultats. Ceci confirme en partie les résultats obtenus au chapitre 3 concernant l'influence du trait lié à la durée de vie des espèces (Lenoir *et al.*, 2008). L'absence d'effet pour les caractéristiques écologiques et biogéographiques implique, soit une importance moindre de ces facteurs, soit que l'échantillon étudié est insuffisant ($n = 87$ espèces) pour pouvoir détecter une tendance. Par exemple, en ce qui concerne le caractère biogéographique des espèces, nous avons montré, au cours du chapitre 3, un déplacement beaucoup plus important des espèces montagnardes par rapport aux espèces ubiquistes (Lenoir *et al.*, 2008), non décelé ici. Néanmoins, il est nécessaire de rappeler que l'effectif étudié dans ce chapitre ($n = 87$ espèces) est deux fois moins important que dans le chapitre 3 ($n = 171$ espèces). Que l'effectif soit insuffisant ou que les facteurs écologiques et biogéographiques soient moins importants pour expliquer les déplacements observés, il convient d'étudier plus en détail les différents groupes d'espèces concernés par les deux traits biologiques, afin d'identifier le ou les groupes qui présentent les déplacements les plus importants.

Table 6–7 : Analyse de variance (ANOVA) à plusieurs facteurs du déplacement standardisé moyen pour les espèces dont la fréquence est supérieure à 80 présences à l'échelle globale et à 6 présences à l'échelle régionale ($n = 68$), en fonction : du type biologique (type), de la distance de dispersion (dist), de l'amplitude écologique vis-à-vis de la température (ampl), de l'optimum écologique vis-à-vis de la température (temp) et de l'aire biogéographique (biog). La significativité des variables explicatives utilisées est indiquée par la valeur du test F et sa probabilité P associée. Les chiffres en gras indiquent un résultat significatif au seuil de 5%.

variables	F	P
type	3.01	0.03
dist	2.33	0.08
ampl	0.57	0.63
temp	0.70	0.59
biog	0.82	0.45

6.2.3.7 *Groupes d'espèces dont les déplacements sont significativement importants*

L'étude de la comparaison 2 à 2 des moyennes entre les modalités du trait lié à la durée de vie des espèces nous a permis d'isoler le groupe des hemicryptophytes-dressées (type5) dont la moyenne des déplacements est significativement supérieure à celle des cryptophytes-géophytes (type3) et des phanérophytes-basses (type2) (Figure 6-8). Le trait lié à la capacité de dispersion des espèces montre une différence significative uniquement entre le groupe des espèces dont la distance de dispersion est inférieure à 5 m (dist1) et celui dont la distance de dispersion est supérieure à 500 m (dist4). Ce sont notamment les espèces à faible capacité de dispersion qui présentent les déplacements les plus élevés (Figure 6-9). Nous avons également analysé les déplacements en fonction de la durée de vie et de la capacité de dispersion pour l'ensemble des 87 espèces étudiées, sans seuil de fréquence : aucune variable ne présente de comparaison 2 à 2 dont la différence est significative entre les différentes modalités. En définitive et pour une fréquence supérieure à 80 présences à l'échelle globale et à 6 présences à l'échelle régionale, les espèces qui présentent les déplacements les plus importants sont les hémicryptophytes et thérophytes (type5), ainsi que les espèces qui se dispersent à courtes distances (dist1).

Parmi les 5 questions posées précédemment et à partir de ces résultats, nous pouvons répondre aux deux premières questions qui traitent des caractéristiques biologiques. Pour les 3 dernières questions qui concernent les caractéristiques écologiques et biogéographiques des espèces, nous n'avons pas été en mesure d'identifier les groupes dont les déplacements seraient les plus importants. En effet, l'absence d'effet de ces variables ou l'effectif limité du nombre d'espèces étudiées ne nous a pas permis d'analyser celles-ci dans le détail.

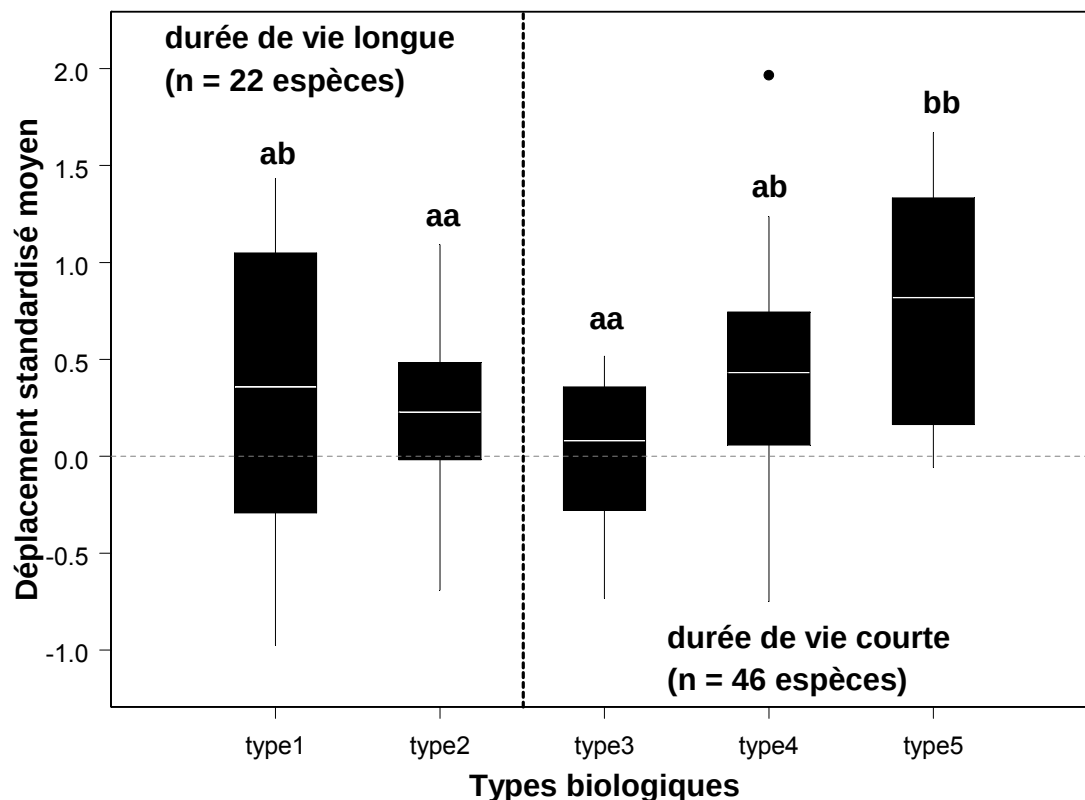


Figure 6-8 : Diagramme en boîtes à moustaches du déplacement standardisé moyen le long du gradient altitudinal pour : les stades juvéniles des phanérophytes-hautes (type1), les phanérophytes-basses (type2), les cryptophytes-géophytes (type3), les hémicryptophytes-ramassées (type4) et les hémicryptophytes-dressées (type5). Seules les espèces dont la fréquence est supérieure à 80 présences à l'échelle globale et à 6 présences à l'échelle régionale sont représentées ici (n = 68). Le trait blanc indique la position de la médiane, les extrémités des rectangles noirs représentent le premier et le troisième quartile et la longueur des moustaches équivaut à 1.5 fois l'écart interquartile, soit des extrémités voisines du premier et du 99^{ème} centile. Les lettres au-dessus de chaque boîte à moustaches indiquent le résultat du test de comparaison 2 à 2 des moyennes par la méthode de Fisher. Seules les modalités qui ne partagent pas au moins une lettre en commun présentent des moyennes significativement différentes.

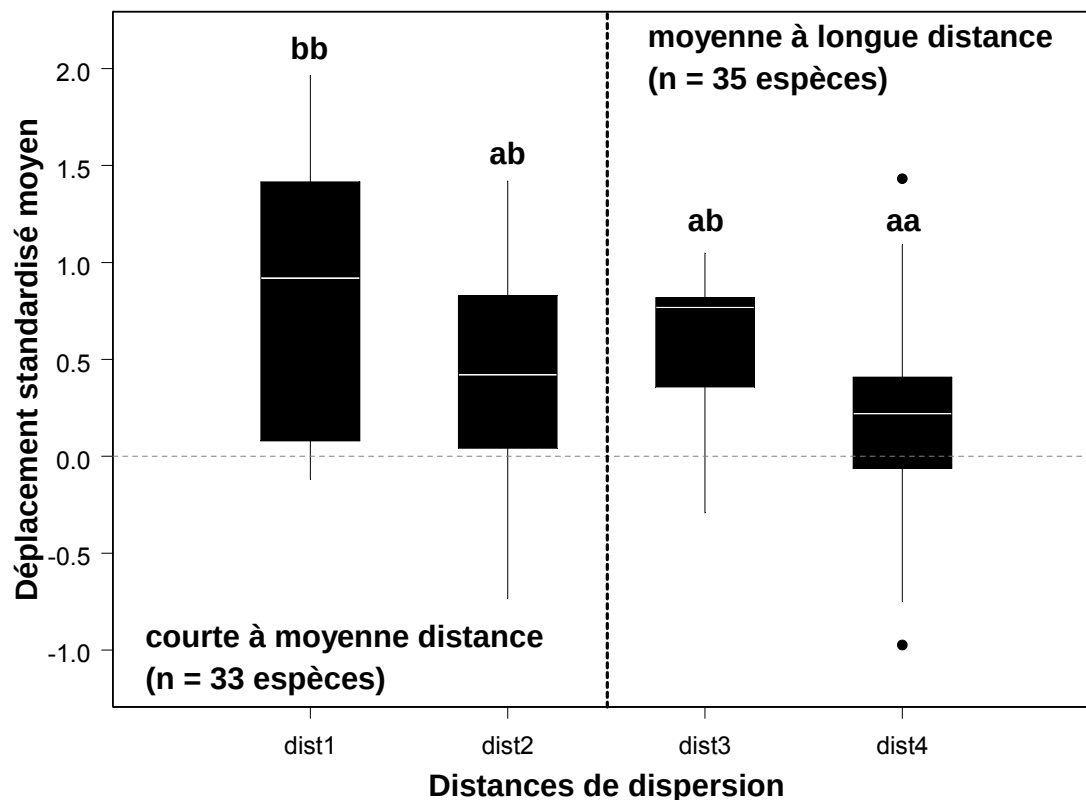


Figure 6-9 : Diagramme en boîtes à moustaches du déplacement standardisé moyen le long du gradient altitudinal pour : les distances de dispersion inférieures à 5 m (dist1), les distances allant de 5 à 15 m (dist2), les distances allant de 15 à 500 m (dist3), et les distances supérieures à 500 m (dist4). Seules les espèces dont la fréquence est supérieure à 80 présences à l'échelle globale et à 6 présences à l'échelle régionale sont représentées ici (n = 68). Le trait blanc indique la position de la médiane, les extrémités des rectangles noirs représentent le premier et le troisième quartile et la longueur des moustaches équivaut à 1.5 fois l'écart interquartile, soit des extrémités voisines du premier et du 99^{ème} centile. Les lettres au-dessus de chaque boîte à moustaches indiquent le résultat du test de comparaison 2 à 2 des moyennes par la méthode de Fisher. Seules les modalités qui ne partagent pas au moins une lettre en commun présentent des moyennes significativement différentes.

En ce qui concerne la question de la durée de vie des végétaux, il est intéressant de constater que les hémicryptophytes et les thérophytes (type4 et type5), dont la durée de vie est proportionnellement plus courte par rapport aux autres types, sont les espèces qui remontent le plus en altitude (Figure 6-8). Ce résultat est cohérent avec d'autres études qui montrent un déplacement plus important des espèces dont le taux de renouvellement des générations est rapide, que cela concerne les animaux (Perry *et al.*, 2005) ou les végétaux (Lenoir *et al.*, 2008). Cependant, les géophytes (type3) sont les plantes qui présentent les déplacements les plus faibles, or ce sont des espèces à durée de vie courte. Il s'agit également des espèces dont le bourgeon apical, à l'origine de la future tige aérienne, passe l'hiver dans le sol sous forme d'organe de réserve (bulbe ou rhizome). Le sol pourrait donc constituer un tampon idéal pour atténuer les effets du réchauffement récent du climat. Parmi les espèces à durée de vie longue (type1 et type2), les formes arbustives (type2) présentent également un déplacement significativement plus faible que les hémicryptophytes et thérophytes (type5), contrairement aux formes arborées (type1). La comparaison des formes ligneuses à durée de vie longue (type1 et type2) par rapport aux formes herbacées à durée de vie courte (type3, type4 et type5) ne montre pas de différences significatives (One-Way ANOVA, $n = 68$, $F = 1.35$, $P = 0.25$), tandis que dans le chapitre 3 la tendance était significative (One-Way ANOVA, $n = 171$, $F = 5.73$, $P = 0.02$). Cette absence de différences après avoir intégré les échelles spatiales globale et régionale est liée au cas particulier des essences forestières (type1) qui dans ce chapitre montrent des déplacements presque aussi importants que les hémicryptophytes-ramassées (type4) et plus important que les chaméphytes (type4) et les géophytes (type3). En effet, dans le chapitre 3 nous avons analysé le déplacement des formes ligneuses sans distinction de stade de développement, alors que dans le chapitre 4 nous avons distingué les stades juvénile et adulte, et dans le chapitre 5, nous avons uniquement analysé la strate basse des essences (juvéniles et arbustes de moins de 8 m de haut et de plus d'un an). Ceci explique un déplacement plus important des phanérophytes-hautes (type1) par rapport aux chaméphytes (type2), car pour les essences forestières, la notion de durée de vie est tronquée et correspond uniquement aux dernières générations ayant subi le réchauffement climatique. Il est d'ailleurs intéressant de constater que cette troncature de la durée de vie des essences forestières implique approximativement le même déplacement que celui des espèces à durée de vie courte. En définitive, une remontée altitudinale plus importante des hémicryptophytes et thérophytes (type4 et type5) est cohérente avec l'hypothèse selon laquelle un cycle de vie plus court permet aux plantes de migrer vers de nouveaux territoires devenus favorables du fait du réchauffement climatique (Hawkins *et al.*, 2008).

L'observation d'un déplacement en altitude plus important chez les espèces dont la distance de dispersion est inférieure à 5 m (dist1) (Figure 6-9) est en contradiction avec les observations faites par Parolo & Rossi (2008) qui ont montré un déplacement d'autant plus élevé que les espèces possèdent des modes de dispersion efficaces (i.e. longue distance). Cette tendance significative que nous avons observée est conservée lorsque nous comparons le cas des espèces dont les distances de dispersion sont courtes à moyennes (dist1 et dist2) par rapport au cas des espèces dont les distances de dispersion sont moyennes à longues (dist3 et dist4) (One-Way ANOVA, $n = 68$, $F = 5.07$, $P = 0.03$). Cependant, les plantes du tapis végétal forestier adaptées aux conditions environnementales stables qui règnent dans le sous-étage sont caractérisées par des capacités de dispersion et de colonisation faibles (Hermy *et al.*, 1999), inférieures à 1.5 m/an dans une matrice forestière continue (Bossuyt *et al.*, 1999; Brunet & Von Oheimb, 1998; Matlack, 1994). Ces observations largement étudiées dans la littérature scientifique nous ont amené à analyser le lien entre durée de vie et capacité de dispersion des espèces. La Table 6–8 met en évidence qu'une proportion importante des espèces à faible capacité de dispersion (dist1 et dist2) présente une durée de vie courte (type4 et type5). De même, une plus forte proportion des espèces à forte capacité de dispersion (dist3 et dist4) présente plutôt une durée de vie longue (type1 et type2) (Table 6–8). Cette dépendance forte entre la distance de dispersion et le type biologique de l'espèce est hautement significative (Fisher exact-test, $P < 10^{-4}$). Notamment, les déplacements les plus importants concernent les espèces à durée de vie courte (type4 et type5) et à capacité de dispersion faible (dist1 et dist2) (Table 6–8). En moyenne, la différence de déplacement standardisé moyen entre les espèces à durée de vie courte (type4 et type5) et à capacité de dispersion faible (dist1 et dist2) ($n = 25$) et les espèces à durée de vie longue (type1 et type2) et à capacité de dispersion forte (dist3 et dist4) ($n = 22$) est de 0.5 écart-type (Student's two-sample *t*-test, $t = 2.66$, d.f. = 45, $P = 0.01$). Parmi les rares espèces à durée de vie courte (type4 et type5) et à capacité de dispersion longue (dist3 et dist4), qui sont susceptibles de présenter les déplacements les plus importants, on constate une variabilité forte de l'intensité du déplacement moyen qui est certainement liée aux faibles effectifs (Table 6–8). En définitive, la remontée en altitude importante des espèces à faible capacité de dispersion cache un effet durée de vie, de même que l'effet durée de vie cache un effet capacité de dispersion.

Table 6–8 : Effectifs (Eff) et moyennes des déplacements standardisés moyens (Dep) des espèces étudiées en fonction de la distance de dispersion (dist) et du type biologique (type). Seules les espèces dont la fréquence est supérieure à 80 présences à l'échelle globale et à 6 présences à l'échelle régionale sont représentées ici (n = 68). Les chiffres en gras indiquent les effectifs supérieurs à 10 espèces.

	dist1		dist2		dist3		dist4	
	Eff	Dep	Eff	Dep	Eff	Dep	Eff	Dep
type1					3	0.33	4	0.34
type2							15	0.30
type3	2	0.07	6	0.30			3	0.25
type4	3	0.71	11	0.50			6	-0.08
type5	4	0.73	7	0.68	2	0.80	2	0.19

Pour conclure, nous avons isolé deux stratégies différentes: (i) celle des herbacées à durée de vie courte et à capacité de dispersion à courte et moyenne distance, (ii) et celle des ligneux à durée de vie longue et à capacité de dispersion à moyenne et longue distance. Si dans un cas, les herbacées compensent une faible capacité de dispersion par un renouvellement rapide des générations, les ligneux compensent le renouvellement lent des générations par des capacités de dispersion à longue distance. A partir de nos résultats, il semblerait que dans le contexte actuel de réchauffement rapide des températures, les hémicryptophytes et les thérophytes constituent le groupe des espèces qui remontent le plus en altitude soit par une extinction par le bas liée à de faibles capacités de dispersion, soit par une migration par le haut liée à un renouvellement rapide des générations. Quel que soit le phénomène, migration par le haut ou extinction par le bas, beaucoup de petits déplacements entraînent des changements plus rapidement décelable que de grands déplacements peu fréquents.

Lorsque nous avons attribué l'effet durée de vie à la différence observée entre ligneux et herbacées au chapitre 3, nous n'avions pas étudié l'effet de la capacité des espèces à se disperser et notamment la faible capacité des herbacées forestières à se disperser. La remontée des plantes forestières en altitude pourrait ainsi s'expliquer par un phénomène d'extinction par le bas non négligeable, en plus du phénomène de migration par le haut. Il est par conséquent important de ne pas négliger les relations de dépendance entre les différentes caractéristiques biologiques, écologiques et biogéographiques étudiées. La prochaine étape consiste à analyser l'ensemble de ces 5 caractéristiques en même temps en tenant compte des relations de dépendances pour mieux comprendre les changements observés et notamment l'observation pour certaines espèces de déplacements vers des altitudes inférieures.

6.3 Typologie des espèces et sens du déplacement

6.3.1 Etat des connaissances sur les relations connues entre les caractéristiques biologiques, écologiques et biogéographiques des espèces

Nous venons de voir qu'il est difficile de répondre aux différentes questions que nous nous sommes posées de manière individuelle et indépendante, étant donné la complexité des relations qui peuvent exister entre les caractéristiques biologiques, écologiques et biogéographiques. Il est en effet impossible d'isoler simplement le phénomène de migration par le haut, du phénomène d'extinction par le bas. Néanmoins, nous avons été en mesure d'identifier certains groupes d'espèces plus réactifs que d'autres face au réchauffement climatique. En effet, les hémicryptophytes et thérophytes forestières à durée de vie courte et à faible capacité de dispersion ont montré des déplacements plus élevés que les phanérophytes et chaméphytes à durée de vie plus longue et à forte capacité de dispersion (Table 6–8). C'est pourquoi, les relations entre les différentes caractéristiques étudiées ne doivent pas être négligées. Si la majorité des espèces qui présentent des capacités de dispersion à longue distance sont également des espèces à durée de vie longue et vice-versa, il existe également d'autres types de relations entre les 5 caractéristiques étudiées :

- Il existe notamment des relations importantes entre les traits biologiques des espèces et leurs caractéristiques biogéographiques. Par exemple, il est suggéré que les espèces phanérophytes et chaméphytes qualifiées de longévives présentent des distributions spatiales plus diffuses et plus étendues que les thérophytes à durée de vie courte (Pocock *et al.*, 2006). De façon similaire, il est généralement admis, que les espèces à faible capacité de dispersion présentent des aires de répartition restreintes à certaines localités géographiques (Gaston, 1994) ou bien distribuées en agrégats disparates et isolés (Van der Veken *et al.*, 2007). En contrepartie, les espèces endozoochores, épizoochores et anémochores, qui correspondent à des modes de dispersion à moyenne et longue distance, sont distribuées de manière plus diffuse et étendue (Van der Veken *et al.*, 2007).
- Les relations sont également très fortes entre caractéristiques écologiques et biogéographiques. En effet, les caractéristiques d'une espèce dans l'espace de la niche écologique déterminent en partie sa distribution dans l'espace géographique : une espèce se

distribue sur un territoire en fonction de la convenance et de la disponibilité des habitats qui répondent à ses besoins écologiques. Il s'agit du parallèle entre la niche réalisée au sens de Hutchinson (1957) et la répartition observée des espèces. Par exemple, les espèces spécialistes dont la gamme optimale de reproduction, de développement et de survie est restreinte à certaines conditions de températures, sont pour la plupart des espèces dont l'aire géographique est limitée à quelques localités, telles que les espèces boréo-alpines (Broennimann *et al.*, 2006; Thuiller *et al.*, 2005a). De même, les espèces marginales dont l'optimum thermique est situé à l'extrémité chaude du gradient sont généralement localisées dans les régions géographiques les plus chaudes, telles que les espèces méditerranéennes (Thuiller *et al.*, 2005a).

L'ensemble de ces relations potentielles entre caractéristiques biologiques, écologiques et biogéographiques nous a amené à étudier les déplacements observés en fonction de plusieurs groupes d'espèces établis de manière à tenir compte des relations exposées ci-dessus. Néanmoins la réalisation d'une ANOVA avec interactions entre les 5 variables explicatives étudiées est délicate étant donné l'effectif faible de notre échantillon. Nous avons donc réalisé une typologie des espèces à l'aide des 5 caractéristiques étudiées, afin d'établir des groupes qui intègrent l'ensemble des relations possibles entre variables. L'objectif principal est de compléter le résultat précédent qui nous a permis une première identification, celle du groupe des espèces à durée de vie courte et dont les capacités de dispersion sont faibles, identifié comme un groupe particulièrement réactif.

6.3.2 Réalisation d'une typologie des espèces basée sur leurs caractéristiques biologiques, écologiques et biogéographiques

Notre objectif ici est d'analyser les déplacements observés en tenant compte de la dépendance entre les variables qualitatives que nous avons détaillées plus haut, toujours en identifiant des groupes d'espèces qui partagent des caractéristiques biologiques, écologiques et biogéographiques communes. Étant donné les nombreuses relations qui existent entre les variables qualitatives que sont le type biologique (type), la distance de dispersion (dist), l'amplitude écologique (ampl), la position de l'optimum sur le gradient de température (temp) et la zone biogéographique (biog), une analyse multivariée de type Analyse des Correspondances Multiples (ACM) s'imposait. Celle-ci a été complétée par une Classification Ascendante Hiérarchique (CAH) pour identifier les

différents groupes. Une ACM a donc été réalisée (Venables & Ripley, 2002) à partir de ces 5 variables qualitatives et en intégrant également la variable quantitative de fréquence standardisée moyenne (freq) (Table 6-4), ceci afin de tenir compte de l'influence forte de la fréquence sur nos résultats (Figure 6-3). Nous avons catégorisé cette variable quantitative en 4 classes d'effectifs équivalents en allant des faibles fréquences (freq1) vers les fortes fréquences (freq4) et en utilisant les seuils de fréquence standardisée moyenne suivant : 0.5, 1 et 1.5. Au total, ceci représente 6 variables actives (type, dist, ampl, temp, biog et freq) soit 25 modalités pour un jeu de 87 espèces. Cette analyse permet de dégager des axes factoriels pouvant être considérés comme des variables quantitatives résumant une partie de l'information contenue dans l'ensemble des variables qualitatives étudiées. L'intérêt étant d'utiliser ces nouvelles variables intégratrices pour comprendre les déplacements observés en tenant compte des relations entre les différentes modalités des variables qualitatives de départ. La CAH effectuée à partir des axes factoriels de l'ACM permet d'identifier différents groupes d'espèces qui s'individualisent par rapport à ces nouvelles variables intégratrices et dont les caractéristiques sont semblables. Les traitements de l'ACM ont été réalisés à partir d'une macro écrite en langage S (Hervé, 2002) puis complétés par une CAH, ainsi que des tests statistiques (ANOVA) sous le logiciel S-Plus.

Les résultats de l'ACM et de la CAH sont résumés sur les Figure 6-10 et 6-11. Les deux premiers axes de l'ACM ont été retenus pour l'interprétation écologique (taux d'inertie respectifs de 13 et 12% pour une inertie totale de 3.17). La CAH a été réalisée sur ces deux axes et le résultat de celle-ci en termes d'appartenance des espèces aux différents groupes est détaillé dans la Table 6-9. Le dépouillement de l'analyse a permis d'isoler trois grands groupes d'espèces : les groupes 1 et 2 s'opposent entre eux sur l'axe 1, puis au groupe 3 sur l'axe 2 (Figure 6-11). Six sous-groupes plus précis sont également individualisés sur la projection (Figure 6-11). L'interprétation de la projection des variables montre que les axes 1 et 2, ainsi donc que les trois groupes, reflètent a priori des différences de situation biogéographiques majeures (Figure 6-10) :

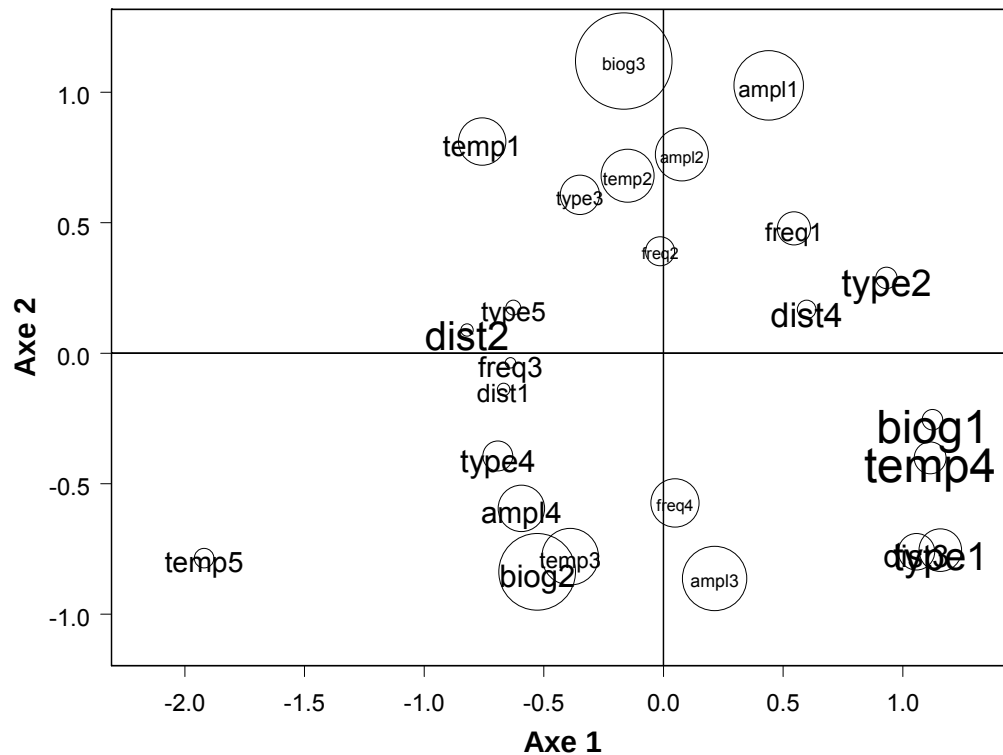


Figure 6-10 : Représentation des variables dans le plan 1-2 de l'Analyse des Correspondances Multiples (ACM) : ordination des modalités de chaque variables de 1 à n (n étant le nombre de modalité de la variable considérée). La taille du texte est fonction de la contribution de la modalité à l'inertie totale portée par l'axe 1 de l'ACM, plus la taille de la police est importante, plus la modalité à une forte contribution. La taille des bulles est fonction de la contribution de la modalité à l'inertie totale portée par l'axe 2 de l'ACM, plus la taille de la bulle est importante, plus la modalité à une forte contribution.

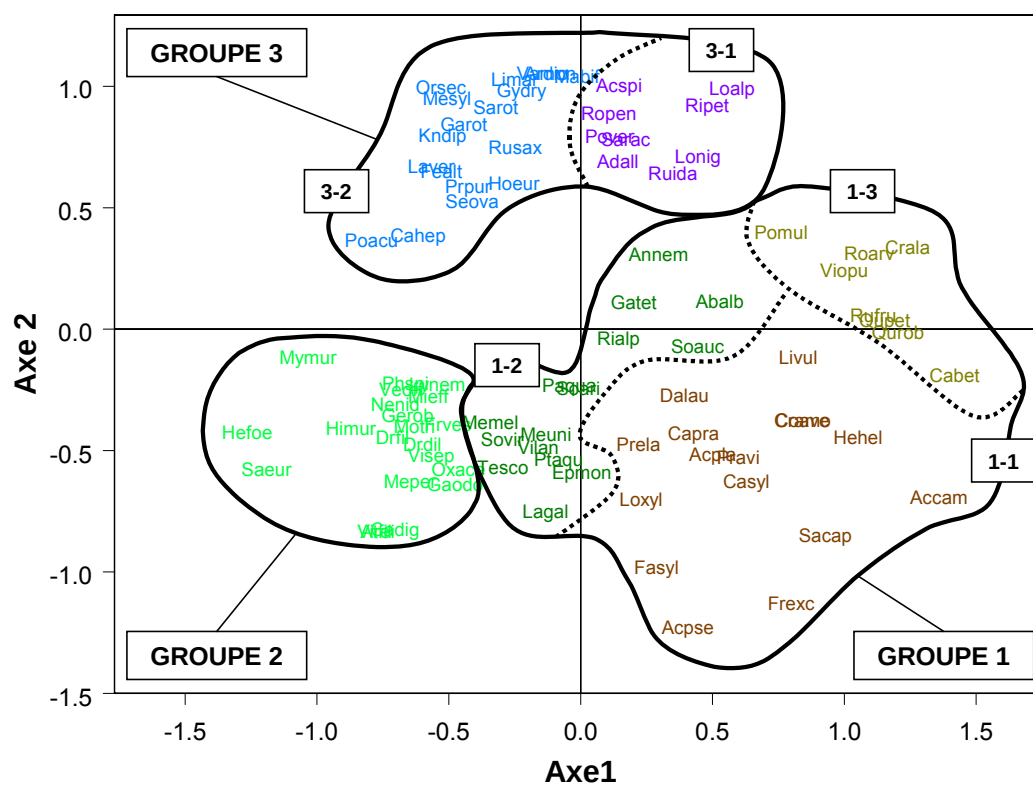


Figure 6-11 : Plan factoriel 1-2 de l'ACM et représentation des 3 groupes d'espèces et des 6 sous-groupes issus de la CAH réalisée sur les axes 1 et 2. Le nom des espèces (n = 87) est indiqué par le radical de l'espèce (voir Table 6-4 pour le nom complet).

- Le **groupe 1** rassemble les espèces caractérisées principalement par des variables contribuant fortement à l'axe 1 et à coordonnées positives (Figure 6-10). Il s'agit de la zone biogéographique de basse altitude (biog1), dont l'optimum pour la température est positionné sur l'extrémité chaude du gradient (temp4), regroupant les espèces les plus collinéennes (*Carex sylvatica*, *Carpinus betulus*, *Hedera helix*). Il s'agit également du type biologique et de la distance de dispersion qui permettent de distinguer deux sous-groupes : (i) le **sous-groupe 1-1** majoritairement représenté par les ligneux longévifs (type1 et type2) à forte capacité de dispersion (dist3) tels que les phanérophytes et les chaméphytes (*Daphne laureola*, *Lonicera xylosteum*, *Salix caprea*) et (ii) le **sous-groupe 1-2** majoritairement composé des hémicryptophytes et thérophytes moins longévives et à plus faible capacité de dispersion (*Melica uniflora*, *Melitis melissophyllum*, *Teucrium scorodonia*). Secondairement le groupe 1 est également représenté par des variables qui contribuent à l'axe 2 et à coordonnées négatives (Figure 6-10). Il s'agit de l'amplitude écologique pour la température qui permet de distinguer deux sous-groupes : (i) le sous-groupe 1-1 qui contient les espèces les plus généralistes (ampl3) et notamment les plus ubiquistes (*Acer pseudoplatanus*, *Fagus sylvatica*, *Fraxinus excelsior*), tandis que le **sous-groupe 1-3** rassemble des espèces moins ubiquistes et plus collinéennes (*Carpinus betulus*, *Quercus petraea*, *Quercus robur*) ;
- Le **groupe 2**, séparé du groupe 1 sur l'axe 1 et situé à l'extrémité négative des axes 1 et 2 (Figure 6-11), regroupe les espèces les plus ubiquistes (biog2) caractérisées principalement par des fonctions généralistes (ampl4), dont l'optimum écologique est situé dans la zone médiane du gradient (temp3), et parfois même indifféremment de la température (*Helleborus foetidus*, *Sanicula europaea*). Il s'agit également des espèces au cycle de vie court (type4), telles que les hémicryptophytes (*Fragaria vesca*, *Hieracium murorum*) et à faible capacité de dispersion (dist2), telles que les myrmécochores (*Lysimachia nemorum*, *Veronica officinalis*) ;
- Le **groupe 3** rassemble les espèces caractérisées principalement par des variables contribuant fortement à l'axe 2 et à coordonnées positives (Figure 6-10). Il s'agit de la zone biogéographique de haute altitude (biog3) regroupant les espèces les plus montagnardes (*Adenostyles alliariae*, *Lonicera nigra*, *Orthilia secunda*), dont l'amplitude écologique est restreinte vis-à-vis de la température (ampl1) correspondant aux plus spécialistes (*Knautia dipsacifolia*, *Lonicera alpigena*, *Valeriana montana*), et dont l'optimum pour la température est positionné sur

l'extrémité froide (temp1 et temp2) caractérisant les plus marginales (*Festuca altissima*, *Polystichum aculeatum*, *Prenanthes purpurea*). La durée du cycle de vie en conjonction avec la capacité de dispersion permettent de distinguer le **sous-groupe 3-1** des chaméphytes longévives et à forte capacité de dispersion (*Lonicera alpigena*, *Ribes petraeum*, *Rubus idaeus*), du **sous-groupe 3-2** des géophytes, hémicryptophytes et thérophytes moins longévives et à plus faible capacité de dispersion (*Cardamine heptaphylla*, *Lathyrus vernus*, *Melampyrum sylvaticum*).

Globalement, on retrouve les modalités des variables de type biologique et de distance de dispersion qui contribuent fortement à l'axe 1 (type2 et dist4 à l'extrémité positive et type5 et dist2 à l'extrémité négative) (Figure 6-10). Ce schéma représenté sur l'axe 1 est cohérent avec nos observations précédentes pour lesquelles la forme de vie des espèces et leurs capacités à se disperser sont deux traits biologiques intimement liés et primordiaux pour expliquer les déplacements que nous avons observés. D'autre part, les modalités de la variable amplitude écologique pour la température contribuent fortement à l'axe 2 (ampl1 à l'extrémité positive et ampl3 à l'extrémité négative), de même que les modalités de la variable optimum écologique pour la température (temp2 à l'extrémité positive et temp3 à l'extrémité négative) et ceci parallèlement aux modalités biogéographiques (biog3 à l'extrémité positive et biog2 à l'extrémité négative) (Figure 6-10). Ceci n'est pas sans rappeler les relations évoquées précédemment entre les caractéristiques écologiques de la niche des espèces et leurs répartitions spatiales (Broennimann *et al.*, 2006; Thuiller *et al.*, 2005a). En effet, les espèces spécialistes présentent plutôt une répartition géographique restreinte à certaines localités, ce qui est le cas des montagnardes, tandis que les généralistes montrent une répartition plus diffuse et étendue, ce qui est le cas des ubiquistes. A noter également que les espèces les plus fréquentes sont les plus généralistes et que les moins fréquentes sont les plus spécialites (freq2 à l'extrémité positive et freq4 à l'extrémité négative de l'axe 2). Les résultats de l'ACM confirment donc une partie des relations évoquées dans la littérature scientifique.

Les axes 1 et 2 s'avèrent très peu corrélés à la variable de déplacement standardisé moyen (-0.01 et 0.08 respectivement). Les groupes que nous avons identifiés de manière à tenir compte de l'ensemble des relations possibles entre les caractéristiques étudiées montrent globalement le même déplacement moyen (Figure 6–12). En effet, quel que soit le seuil de fréquence utilisé aux échelles spatiales globale et régionale respectivement : 50 et 5 (One-Way ANOVA, $n = 87$, $F = 0.49$, $P = 0.78$), 80 et 6 (One-Way ANOVA, $n = 68$, $F = 0.76$, $P = 0.58$) ou 140 et 6 (One-Way

ANOVA, $n = 47$, $F = 1.29$, $P = 0.29$), il n'y a aucune tendance significative. Nous ne sommes donc pas capables d'identifier clairement un groupe qui présenterait des déplacements significativement plus élevés qu'un autre. Ce résultat pourrait être lié à d'importantes compensations entre les différentes caractéristiques étudiées. Tout comme nous l'avons évoqué précédemment pour : (i) les herbacées forestières qui semblent compenser des capacités de dispersion à courte et moyenne distance par un cycle de reproduction rapide et (ii) les ligneux qui semblent compenser un cycle de reproduction lent par des capacités de dispersion à moyenne et longue distance, il est possible que d'autres formes de compensation entraînent l'absence de tendance claire.

Finalement, cette analyse qui tient compte des relations complexes entre les différentes caractéristiques biologiques, écologiques et biogéographiques des espèces nous a montré qu'il est impossible d'identifier un groupe en particulier composé des espèces qui seraient les plus sensibles. Néanmoins, nous pouvons en retirer une question importante de cette absence de tendance marquée et qui nécessiterait des analyses plus approfondies : existe-t-il des phénomènes de compensation entre les traits biologiques, les propriétés écologiques et les particularités biogéographiques des espèces qui impliqueraient au final un déplacement équivalent des différents groupes étudiés ici ?

Table 6–9 : Résultat de la Classification Ascendante Hiérarchique (CAH) sur les 87 espèces étudiées. L'appartenance des espèces aux différents groupes (n = 3) et sous-groupes (n = 6) est indiquée par deux chiffres (grpx.y) : le premier donne le numéro du groupe et le deuxième celui du sous-groupe. Les déplacements aux échelles spatiales globale (dep.alt France) et régionale (dep.alt Jura), ainsi que le déplacement moyen (dep-alt moyen) ont été indiqués en mètres sur la base du déplacement observé pour la France entière (valeurs standardisées multipliées par un coefficient multiplicateur égal à l'écart type des déplacements observés dans les chapitre 3 et 4 : le coefficient est différent pour les essences et les herbacées car issues de deux croisements différents). Les différentes modalités des variables étudiées (type, dist, ampl, temp et biog) sont détaillées pour chaque espèce. Les espèces en gras présentent une fréquence supérieure à 140 présences à l'échelle globale et à 6 présences à l'échelle régionale. La nomenclature des espèces est basée sur Flora Europaea (Tutin *et al.*, 2001).

Espèce	dep.alt France (m)	dep.alt Jura (m)	dep-alt moyen (m)	type	dist	ampl	temp	biog	grp
<i>Abies alba</i>	42	-3	19	type1	dist3	ampl2	temp2	biog3	grp1.2
<i>Acer campestre</i>	58	152	105	type1	dist3	ampl3	temp4	biog1	grp1.1
<i>Acer platanoides</i>	-3	-69	-36	type1	dist3	ampl2	temp3	biog2	grp1.1
<i>Acer pseudoplatanus</i>	-46	15	-16	type1	dist3	ampl3	temp3	biog2	grp1.1
<i>Actaea spicata</i>	230	-140	45	type3	dist4	ampl2	temp2	biog3	grp3.1
<i>Adenostyles alliariae</i>	126	93	109	type5	dist3	ampl1	temp2	biog3	grp3.1
<i>Anemone nemorosa</i>	-57	18	-19	type3	dist2	ampl2	temp4	biog1	grp1.2
<i>Aruncus dioicus</i>	253	-47	103	type3	dist2	ampl1	temp2	biog3	grp3.2
<i>Athyrium filix-femina</i>	-12	80	34	type4	dist2	ampl4	temp3	biog2	grp2
<i>Carpinus betulus</i>	22	69	46	type1	dist3	ampl1	temp4	biog1	grp1.3
<i>Carex digitata</i>	251	11	131	type4	dist1	ampl3	temp3	biog2	grp2
<i>Cardamine heptaphylla</i>	173	-150	11	type3	dist1	ampl3	temp1	biog3	grp3.2
<i>Cardamine pratensis</i>	105	234	169	type4	dist1	ampl3	temp4	biog1	grp1.1
<i>Carex sylvatica</i>	8	73	40	type4	dist4	ampl3	temp4	biog1	grp1.1
<i>Corylus avellana</i>	38	0	19	type2	dist4	ampl4	temp4	biog1	grp1.1
<i>Crataegus laevigata</i>	65	41	53	type2	dist4	ampl1	temp4	biog1	grp1.3
<i>Crataegus monogyna</i>	-62	373	155	type2	dist4	ampl4	temp4	biog1	grp1.1
<i>Daphne laureola</i>	170	-175	-3	type2	dist4	ampl4	temp4	biog2	grp1.1
<i>Dryopteris dilatata</i>	-235	43	-96	type4	dist2	ampl2	temp3	biog2	grp2
<i>Dryopteris filix-mas</i>	26	65	46	type4	dist2	ampl4	temp2	biog2	grp2
<i>Epilobium montanum</i>	211	22	116	type5	dist3	ampl3	temp2	biog2	grp1.2
<i>Fagus sylvatica</i>	36	8	22	type1	dist4	ampl3	temp3	biog2	grp1.1
<i>Festuca altissima</i>	239	19	129	type4	dist2	ampl1	temp2	biog3	grp3.2
<i>Fraxinus excelsior</i>	69	43	56	type1	dist3	ampl3	temp4	biog2	grp1.1
<i>Fragaria vesca</i>	54	20	37	type4	dist4	ampl4	temp1	biog2	grp2
<i>Galium odoratum</i>	116	21	69	type3	dist2	ampl3	temp3	biog2	grp2
<i>Galium rotundifolium</i>	257	47	152	type5	dist2	ampl2	temp2	biog3	grp3.2
<i>Galeopsis tetrahit</i>	198	-138	30	type5	dist4	ampl2	temp3	biog1	grp1.2
<i>Geranium robertianum</i>	66	-49	9	type5	dist1	ampl4	temp2	biog2	grp2
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	196	109	153	type3	dist2	ampl2	temp2	biog3	grp3.2
<i>Helleborus foetidus</i>	-97	-111	-104	type3	dist2	ampl4	temp5	biog2	grp2
<i>Hedera helix</i>	-80	32	-24	type2	dist4	ampl3	temp4	biog1	grp1.1
<i>Hieracium murorum</i>	162	53	107	type4	dist2	ampl4	temp1	biog2	grp2
<i>Hordelymus europaeus</i>	196	9	102	type4	dist4	ampl2	temp2	biog3	grp3.2
<i>Knautia dipsacifolia</i>	200	-39	81	type4	dist2	ampl1	temp1	biog3	grp3.2
<i>Lamium galeobdolon</i>	39	28	33	type4	dist2	ampl3	temp3	biog1	grp1.2
<i>Lathyrus vernus</i>	351	52	202	type5	dist1	ampl2	temp2	biog3	grp3.2
<i>Lilium martagon</i>	23	-130	-54	type3	dist1	ampl1	temp1	biog3	grp3.2
<i>Ligustrum vulgare</i>	-317	499	91	type2	dist4	ampl4	temp4	biog1	grp1.1
<i>Lonicera alpigena</i>	-119	19	-50	type2	dist4	ampl1	temp2	biog3	grp3.1
<i>Lonicera nigra</i>	4	4	4	type2	dist4	ampl1	temp2	biog3	grp3.1
<i>Lonicera xylosteum</i>	36	82	59	type2	dist4	ampl3	temp3	biog2	grp1.1

Chapitre 6 – Discussion générale

Espèce	dep.alt France (m)	dep.axe1 Jura (m)	dep-alt moyen (m)	type	dist	ampl	temp	biog	grp
<i>Lysimachia nemorum</i>	-7	-108	-58	type4	dist1	ampl4	temp2	biog2	grp2
<i>Maianthemum bifolium</i>	59	64	61	type3	dist4	ampl2	temp1	biog3	grp3.2
<i>Melittis melissophyllum</i>	167	148	157	type5	dist1	ampl4	temp4	biog2	grp1.2
<i>Mercurialis perennis</i>	126	22	74	type3	dist1	ampl4	temp3	biog2	grp2
<i>Melampyrum sylvaticum</i>	380	0	190	type5	dist2	ampl1	temp1	biog3	grp3.2
<i>Melica uniflora</i>	249	103	176	type4	dist2	ampl4	temp4	biog1	grp1.2
<i>Milium effusum</i>	412	148	280	type4	dist1	ampl2	temp3	biog2	grp2
<i>Moehringia trinervia</i>	227	-258	-15	type5	dist2	ampl4	temp3	biog2	grp2
<i>Mycelis muralis</i>	117	-76	20	type5	dist2	ampl4	temp1	biog2	grp2
<i>Neottia nidus-avis</i>	156	-235	-40	type3	dist2	ampl4	temp3	biog2	grp2
<i>Orthilia secunda</i>	167	-66	51	type3	dist2	ampl2	temp1	biog3	grp3.2
<i>Oxalis acetosella</i>	-6	-27	-17	type4	dist1	ampl3	temp2	biog2	grp2
<i>Paris quadrifolia</i>	35	59	47	type3	dist4	ampl3	temp2	biog2	grp1.2
<i>Phyteuma spicatum</i>	273	131	202	type5	dist2	ampl3	temp2	biog2	grp2
<i>Polystichum aculeatum</i>	90	64	77	type4	dist2	ampl4	temp1	biog3	grp3.2
<i>Polygonatum multiflorum</i>	-46	28	-9	type3	dist4	ampl1	temp4	biog1	grp1.3
<i>Polygonatum verticillatum</i>	41	25	33	type3	dist4	ampl1	temp2	biog3	grp3.1
<i>Prunus avium</i>	40	42	41	type1	dist4	ampl4	temp4	biog2	grp1.1
<i>Primula elatior</i>	-158	-56	-107	type4	dist4	ampl3	temp3	biog1	grp1.1
<i>Prenanthes purpurea</i>	53	48	50	type5	dist2	ampl2	temp2	biog3	grp3.2
<i>Pteridium aquilinum</i>	-102	-8	-55	type3	dist2	ampl3	temp4	biog2	grp1.2
<i>Quercus petraea</i>	80	73	77	type1	dist4	ampl1	temp4	biog1	grp1.3
<i>Quercus robur</i>	36	12	24	type1	dist4	ampl2	temp4	biog1	grp1.3
<i>Ribes alpinum</i>	94	-13	41	type2	dist4	ampl3	temp3	biog3	grp1.2
<i>Ribes petraeum</i>	264	312	288	type2	dist4	ampl2	temp2	biog3	grp3.1
<i>Rosa arvensis</i>	83	-19	32	type2	dist4	ampl1	temp4	biog1	grp1.3
<i>Rosa pendulina</i>	-14	-120	-67	type2	dist4	ampl1	temp1	biog3	grp3.1
<i>Rubus fruticosus</i>	-231	34	-98	type2	dist4	ampl1	temp4	biog1	grp1.3
<i>Rubus idaeus</i>	55	-45	5	type2	dist4	ampl2	temp2	biog3	grp3.1
<i>Rubus saxatilis</i>	-74	-100	-87	type4	dist4	ampl2	temp1	biog3	grp3.2
<i>Salix caprea</i>	-78	-190	-134	type1	dist3	ampl3	temp4	biog2	grp1.1
<i>Sanicula europaea</i>	315	-106	105	type4	dist2	ampl4	temp5	biog2	grp2
<i>Sambucus racemosa</i>	9	129	69	type2	dist4	ampl2	temp2	biog3	grp3.1
<i>Saxifraga rotundifolia</i>	97	-272	-88	type5	dist1	ampl1	temp1	biog3	grp3.2
<i>Senecio ovatus</i> subsp. <i>ovatus</i>	300	77	188	type5	dist2	ampl1	temp3	biog3	grp3.2
<i>Sorbus aria</i>	-18	16	-1	type1	dist4	ampl4	temp3	biog3	grp1.2
<i>Sorbus aucuparia</i>	-108	4	-52	type1	dist4	ampl3	temp2	biog3	grp1.2
<i>Solidago virgaurea</i>	-30	14	-8	type5	dist2	ampl3	temp3	biog1	grp1.2
<i>Teucrium scorodonia</i>	74	402	238	type5	dist1	ampl3	temp4	biog2	grp1.2
<i>Valeriana montana</i>	82	389	236	type3	dist2	ampl1	temp2	biog3	grp3.2
<i>Veronica officinalis</i>	55	-164	-54	type4	dist4	ampl4	temp1	biog2	grp2
<i>Viburnum lantana</i>	79	227	153	type2	dist4	ampl4	temp3	biog2	grp1.2
<i>Viburnum opulus</i>	-24	125	50	type2	dist4	ampl2	temp4	biog1	grp1.3
<i>Viola reichenbachiana</i>	157	15	86	type4	dist2	ampl4	temp3	biog2	grp2
<i>Vicia sepium</i>	75	-28	23	type5	dist4	ampl4	temp3	biog2	grp2

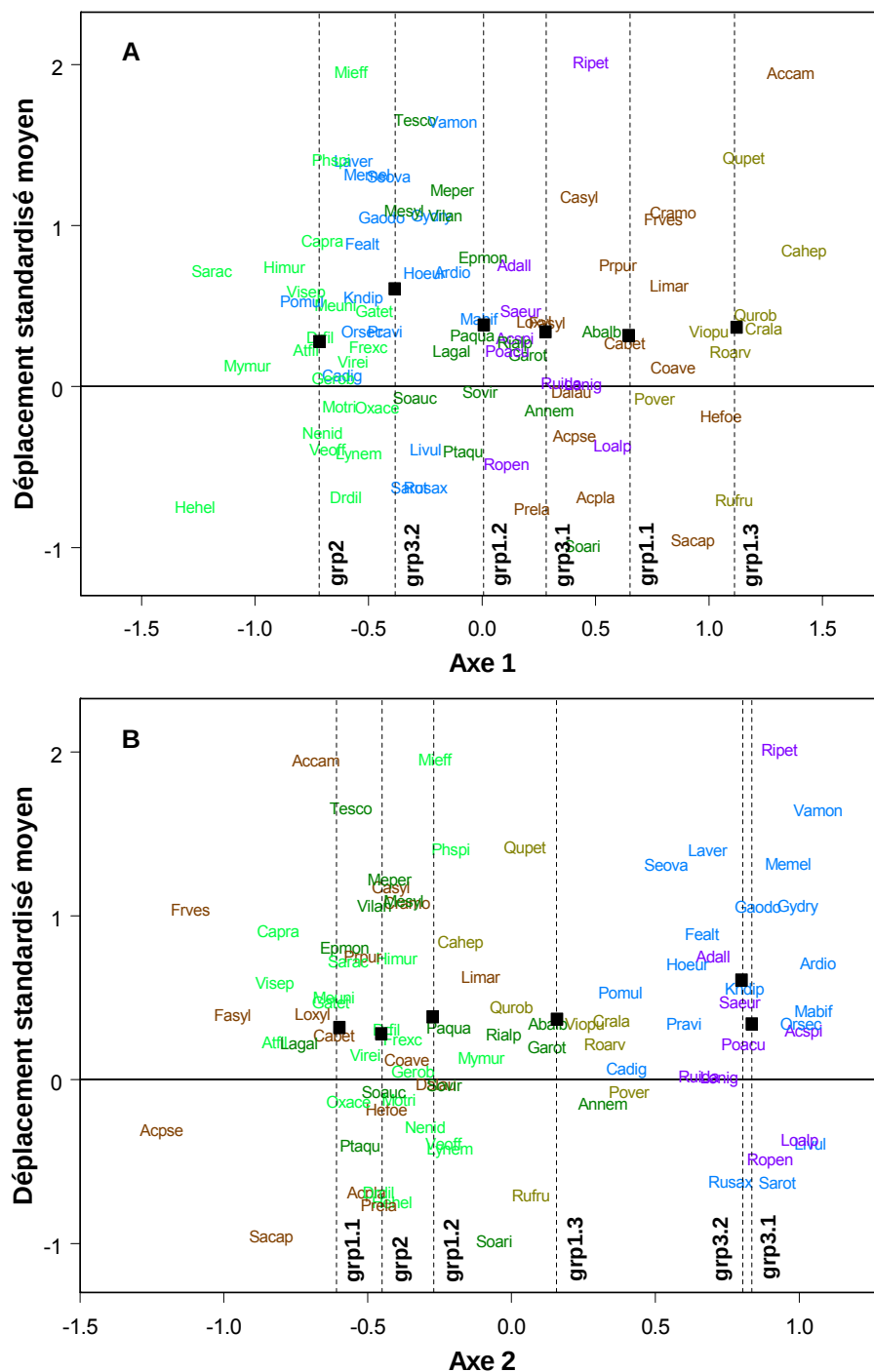


Figure 6-12 : Déplacement standardisé moyen le long des axes 1 (A) et 2 (B) de l'ACM. Le nom des espèces ($n = 87$) est indiqué par le radical de l'espèce (voir Table 6-4 pour le nom complet). La moyenne du déplacement de chaque sous-groupe est positionnée sur la coordonnée factorielle moyenne du sous-groupe et est symbolisée par un carré noir à l'aplomb duquel sont indiqués les numéros des groupes ($n = 3$) et des sous-groupes ($n = 6$) suivant le format grp x .y.

6.3.3 Lien entre le sens des déplacements observés et les groupes d'espèces issus de la typologie

6.3.3.1 Le cas particulier des déplacements altitudinaux négatifs

L'observation de déplacements orientés vers les basses altitudes peut sembler déroutante au premier abord étant donné l'intuition générale selon laquelle les espèces devraient remonter en altitude pour retrouver des conditions climatiques qui leur sont favorables au cours d'un épisode de réchauffement. En effet, il semble difficile d'attribuer un tel comportement de descente altitudinale à une cause climatique. Seule une étude réalisée en milieu sub-tropical dans les îles Canaries, a démontré la possibilité d'un déplacement vers les basses altitudes lié à une cause climatique pour le biome forestier laurifère et sous la limite altitudinale d'inversion des alizés (Sperling *et al.*, 2004). Sous cette altitude limite qui sépare l'air humide transporté par les alizés, de l'air chaud et très sec qui le surplombe, Sperling *et al.* (2004) montrent une augmentation de l'humidité atmosphérique concomitante d'une diminution des températures diurnes pour les dernières décennies et pour plusieurs scénarios climatiques futurs : phénomène favorable au développement de la forêt laurifère plus bas en altitude. Cependant, ce type de phénomène concerne des contextes climatiques rares. Hormis ce cas emblématique, aucune étude ne traite réellement le cas des espèces qui présentent des déplacements vers les basses altitudes. Pourtant, de nombreuses études récentes mentionnent des déplacements vers des altitudes inférieures, soit dans des proportions plus faibles par rapport à la remontée des espèces en altitude (Kelly & Goulden, 2008; Konvicka *et al.*, 2003; Lenoir *et al.*, 2008; Raxworthy *et al.*, 2008), soit parfois dans des proportions équivalentes ou supérieures (Archaux, 2004). A l'échelle globale, Parmesan & Yohe (2003) montrent ainsi que 80% des espèces présentent un déplacement de leurs distributions en accord avec une augmentation des températures (vers le nord et/ou les altitudes supérieures), contre 20% qui présentent un déplacement opposé. A l'échelle des montagnes françaises, 30% des plantes forestières présentent des déplacements orientés vers les basses altitudes, contre 70% qui remontent (Lenoir *et al.*, 2008). Après intégration des échelles spatiales globale et régionale, 9 espèces sur les 87 étudiées (soit 10%) présentent un déplacement systématiquement orienté vers les basses altitudes (*Acer platanooides*, *Helleborus foetidus*, *Lysimachia nemorum*, *Oxalis acetosella*, *Primula elatior*, *Pteridium aquilinum*, *Rosa pendulina*, *Rubus saxatilis*, *Salix caprea*) (Table 6–9). Par conséquent, même si la majorité des espèces remonte en altitude face au réchauffement récent, une proportion non négligeable présente des déplacements opposés.

Nous ne sommes malheureusement pas en mesure de comparer notre liste d'espèces dont les déplacements sont négatifs avec d'autres listes issues de la littérature scientifique, étant donné le peu d'études qui portent sur le déplacement des plantes le long d'un gradient altitudinal complet. Sur une liste de 10 espèces étudiées entre 250 et 2 500 m d'altitude au cours de la période récente de réchauffement (1977-2007), Kelly & Goulden (2008) observent un déplacement négatif pour l'espèce *Agave deserti* uniquement. Nous avons néanmoins essayé de comprendre ce phénomène à partir de nos résultats en analysant le sens des déplacements que nous avons observés en fonction des caractéristiques biologiques, écologiques et biogéographiques des espèces étudiées. Pour cela, nous nous sommes basés sur la typologie précédemment établie.

6.3.3.2 Projection du sens des déplacements dans le nuage des espèces

L'objectif consiste cette fois-ci à représenter dans l'ACM précédente, le sens des déplacements observés, ceci afin de comprendre le cas particulier des espèces dont les déplacements sont orientés vers les altitudes inférieures à la fois à l'échelle globale et à l'échelle régionale (Table 6–9). Pour cela nous avons créé une variable supplémentaire (sens) qui n'intervient pas dans le calcul des axes de l'ACM, mais que nous avons projeté dans l'ACM. Les types de déplacements se distinguent suivant 3 modalités différentes :

- Le cas des déplacements systématiquement orientés vers les basses altitudes (**sens1**) pour la France et le Jura ;
- Le cas des déplacements non systématiquement orientés dans la même direction (**sens2**) pour la France et le Jura ;
- Le cas des déplacements systématiquement orientés vers les hautes altitudes (**sens3**) pour la France et le Jura.

La Figure 6-13 représente la projection de la variable sens de déplacement (sens) dans l'ACM. Nous avons ainsi constaté, que les modalités de cette variable supplémentaire présentent une tendance à l'ordination préférentielle le long de l'axe 2 de l'ACM. Rappelons que celui-ci représente schématiquement l'opposition entre les espèces ubiquistes resp. généralistes et les espèces montagnardes resp. spécialistes. En particulier, la modalité liée aux déplacements négatifs

(sens1) s'écarte sur le bord négatif de l'axe 2 se rapprochant ainsi des espèces les plus ubiquistes resp. généralistes (Figure 6-13). Inversement, les déplacements aléatoires (sens2) s'écartent légèrement vers l'extrémité positive de l'axe 2 se rapprochant ainsi des espèces montagnardes resp. spécialistes (Figure 6-13). Néanmoins, cette modalité reste proche de l'origine. En ce qui concerne la modalité désignant les déplacements systématiquement positifs (sens3), cette dernière est au centre de gravité du nuage des espèces (Figure 6-13). Cette position proche de l'origine pour des déplacements positifs (sens3) et aléatoires (sens2) indique une faible corrélation de ces modalités avec les variables actives étudiées, ce qui est cohérent avec l'observation d'un déplacement moyen équivalent dans tous les groupes (Figure 6-12). Seuls les déplacements négatifs aux deux échelles spatiales s'écartent bien de l'origine du nuage.

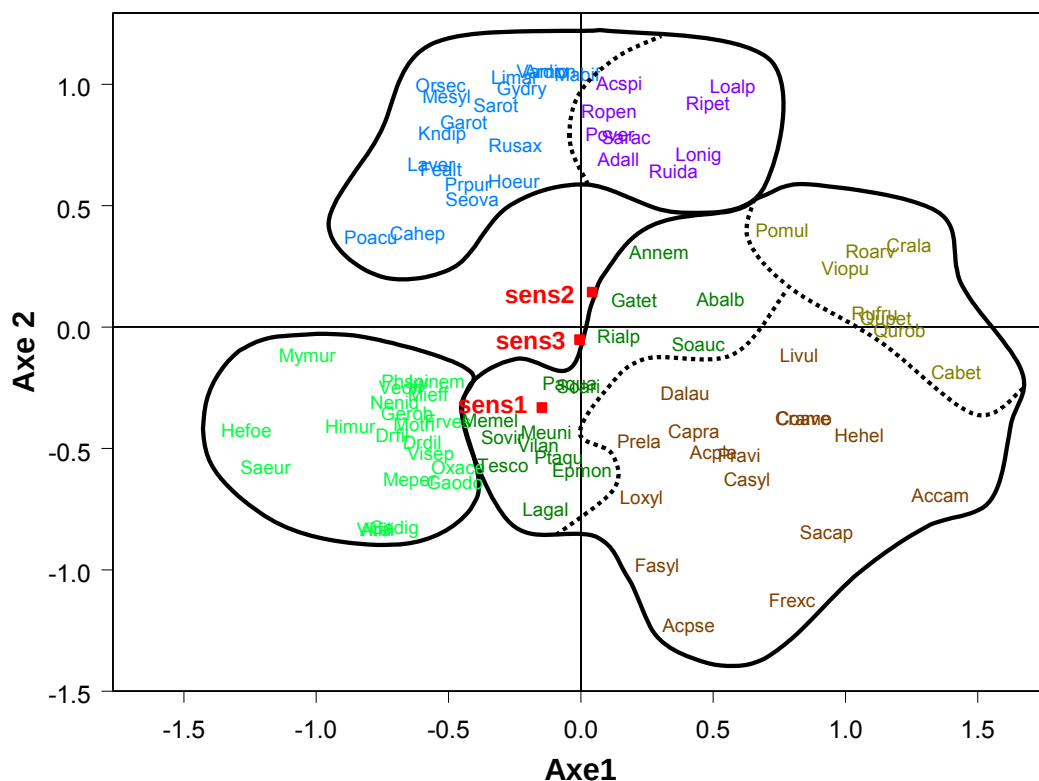


Figure 6-13 : Représentation des espèces et des modalités de la variable supplémentaire de sens de déplacement (sens) dans le plan 1-2 de l'ACM. La modalité sens1 (n = 9) désigne le cas des déplacements systématiquement orientés vers les basses altitudes, la modalité sens2 (n = 36) correspond aux déplacements non systématiquement orientés dans la même direction, tandis que la modalité sens3 (n = 42) représente les déplacements systématiquement orientés vers les hautes altitudes.

Il est difficile d'attribuer ces déplacements globalement minoritaires à une tendance réelle, étant donné le caractère aléatoire de l'échelle spécifique dans notre étude. Néanmoins, le fait que ces déplacements concernent majoritairement des espèces ubiquistes, caractérisées par un comportement généraliste vis-à-vis des températures, amène à considérer la tendance, certes de manière modérée mais avec intérêt. Le résultat obtenu permet de penser que ces espèces à amplitude large, qui n'ont pas de préférences particulières vis-à-vis des conditions de températures pourraient profiter du réchauffement en occupant des situations devenues vacantes à basse altitude du fait de la remontée générale des espèces les moins ubiquistes. Ce phénomène d'opportunisme pourrait ainsi conduire à un déplacement général de ces espèces vers le bas. A une échelle plus spécifique, Hättenschwiler & Körner (1995) ont mis en évidence un déplacement vers le bas de l'écocline entre *Pinus cembra* et *Pinus sylvestris* par installation de jeunes semis de *Pinus cembra* sous la limite altitudinale des adultes, invoquant une modification de la compétition pour l'installation des jeunes semis. Il est possible d'envisager que la remontée de certaines espèces en altitude face à l'augmentation du niveau des températures implique des effets collatéraux en termes d'interactions biotiques (Hughes, 2000), effets qui pourraient bien s'exprimer par des déplacements moyens vers les basses altitudes pour d'autres espèces. Par exemple, le réchauffement peut conduire à une augmentation du taux de mortalité au sein de certaines populations d'espèces spécialistes et l'effet collatéral de ce phénomène pourrait être la libération d'une contrainte de compétition qui était effective pour d'autres populations d'espèces plus généralistes situées au même endroit et en aval de leur distribution.

En définitive, il est nécessaire de rester prudent quant à l'interprétation de ce type de déplacement, car il est encore difficile de savoir si ces déplacements correspondent à une réalité écologique ou bien à un artefact méthodologique. Cependant la question de l'effet de la compétition pour expliquer ce type de déplacement reste ouverte et constitue une perspective de recherche intéressante dans la compréhension des impacts liés au réchauffement climatique.

-CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES-



Lost lake trail, Alaska (Photo : Dauphin J.-B.)

Chapitre 7: Conclusions et perspectives

L'objectif de cette thèse a consisté à évaluer et à comprendre l'impact du réchauffement climatique récent sur la distribution des espèces végétales en contexte globalement tempéré, au delà des connaissances acquises dans les écosystèmes les plus sensibles (zones polaires, sommets de montagnes). Dans ce chapitre conclusif, nous tirons un bilan des différents résultats que nous avons évoqués dans les chapitres précédents en abordant les perspectives de recherche associées. Nous discutons également nos résultats par rapport aux hypothèses que nous avons fixées au départ. Nous apportons enfin une série de suggestions concernant l'implication de nos résultats dans la gestion forestière.

7.1 Retour sur les résultats et perspectives de recherche

7.1.1 Bilan quantitatif et mise en évidence des changements de distribution des espèces végétales forestières au sein des montagnes françaises

A la lumière des différents résultats exposés au cours de nos travaux, nous avons répondu à la première question posée au départ de la thèse. Quelle que soit l'échelle étudiée, globale (France) ou régionale (Jura), les résultats concordent sur la mise en évidence d'une remontée générale en altitude des espèces végétales forestières. Le déplacement moyen de l'optimum altitudinal des espèces représente ainsi une remontée générale de 65 m entre 1971 et 1993 (chapitre 3) (Figure 7-1B), ayant entraîné localement un changement de la composition des communautés devenues dans l'ensemble plus thermophiles et xérophiles qu'auparavant (chapitre 5) (Figure 7-1C). Ces changements de distribution ont été méticuleusement confrontés aux différents facteurs potentiellement en cause. Nous avons ainsi discuté et écarté un à un, les problèmes liés : (i) aux changements d'utilisation des sols, (ii) à l'eutrophisation et à l'acidification des sols, (iii) à la dynamique de vieillissement des peuplements forestiers, (iv) à l'effet observateur et (v) à l'influence du gibier. L'impact du facteur climatique, capable d'agir à la fois aux échelles spatiales globale et régionale (Pearson & Dawson, 2003) est le seul qui soit cohérent avec l'ensemble de nos résultats. Même si les changements observés impliquent une multitude de causes possibles à l'échelle locale et/ou spécifique, ces dernières se compensent mutuellement lorsque l'on augmente l'échelle spatiale d'étude et/ou le nombre de taxons étudiés (Parmesan & Yohe, 2003). Par conséquent, les déplacements que nous avons observés pour une multitude d'espèces

végétales au sein des forêts des montagnes françaises ont été attribués aux variations climatiques récentes, sans exclure toutefois l'influence d'autres facteurs à des échelles plus locales ou plus spécifiques. Néanmoins, il est difficile de faire la part entre l'effet lié à l'augmentation de la température seule, et l'effet combiné avec le niveau des précipitations lié à l'alimentation hydrique. Les variations du climat n'affectent pas seulement les températures, le régime des précipitations et des bilans hydriques varie également dans l'espace et dans le temps entraînant ainsi des modifications dans le fonctionnement des écosystèmes terrestres (Walther *et al.*, 2002; Weltzin *et al.*, 2003), telles que des changements de distribution des espèces (Weltzin & McPherson, 2003). A cela s'ajoutent l'augmentation de l'occurrence des extrêmes climatiques tels que les fortes chaleurs et les fortes précipitations qui influencent aussi la distribution des espèces (Easterling *et al.*, 2000). Au même titre que pour la température, il existe pour l'alimentation en eau un seuil physiologique propre à chaque espèce et qui influence sa distribution (Hoffman & Parsons, 1997; Woodward, 1987). L'influence des facteurs hydriques est une question importante, qui constitue une perspective de recherche intéressante pour aboutir à une meilleure compréhension sur les causes exactes des changements de distribution des espèces végétales.

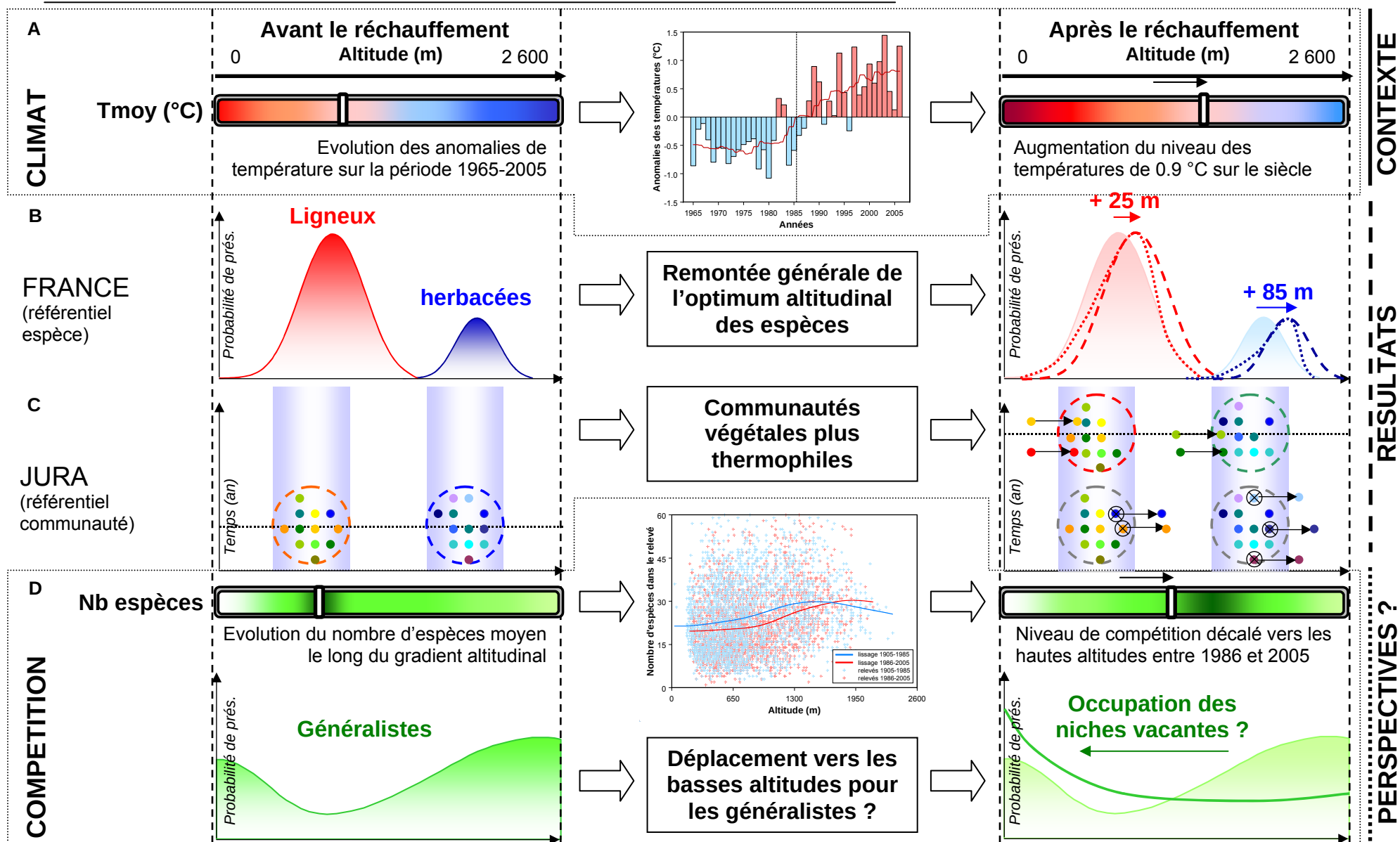


Figure 7-1 : Représentation schématique de l'impact du réchauffement climatique sur la distribution des espèces végétales forestières en contexte de montagne. Modification des conditions de température dans les montagnes françaises au cours de l'épisode récent de réchauffement (A). Remontée générale de la distribution des espèces ligneuses (phanérophytes et chaméphytes à durée de vie longue capables de se disperser à moyenne et longue distances) et herbacées (hémicryptophytes et thérophytes à durée de vie courte capables de se disperser à courte et moyenne distances) le long du gradient altitudinal (B). Modifications dans la composition des communautés végétales forestières (plus thermophiles et xérophiles) entre 1989 et 2007. Décalage du niveau de richesse spécifique le long du gradient altitudinal au cours de l'épisode récent de réchauffement et déplacement vers les altitudes inférieures des espèces les plus opportunistes (ubiquistes à large amplitude vis-à-vis de la température) (D). La position des curseurs sur les différents gradients étudiés indique les changements de conditions abiotique et biotique au cours de l'épisode récent de réchauffement. Le graphique d'évolution des températures entre 1965 et 2005 a été réalisé à partir de 73 postes météo situés dans la zone d'étude (Source : Météo France). Le graphique d'évolution du nombre d'espèces en fonction de l'altitude pour les périodes 1905-1985 (2 735 relevés) et 1986-2005 (2 648 relevés) a été réalisé à partir d'une sous-sélection dans le biome tempéré des relevés utilisés dans le chapitre 3. Pour les espèces ligneuses et herbacées, les courbes en tireté correspondent à un décalage à la fois de l'optimum et de la gamme complète de distribution, tandis que les courbes en pointillés correspondent à un décalage de l'optimum seul (Source : Breshears *et al.* (2008), *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105 : 11 591-11 592, Fig. 2). Les grands cercles en tireté représentent les communautés végétales composées de plusieurs espèces symbolisées par des petits cercles de couleurs. Pour les espèces généralistes, le déplacement global vers les basses altitudes est indiqué par la transformation d'une courbe bimodale en une courbe unimodale décroissante.

7.1.2 Bilan qualitatif et compréhension des déplacements observés d'après les caractéristiques biologiques, écologiques et biogéographiques des espèces

La confrontation des déplacements observés aux échelles spatiales globale et régionale avec les caractéristiques biologiques, écologiques et biogéographiques des espèces nous a permis de répondre à la deuxième question posée au départ de la thèse. Le résultat de cette analyse a montré que le trait biologique lié à la forme de vie des espèces est le facteur le plus important pour expliquer les déplacements observés. Notamment, les déplacements sont plus forts chez les hémicryptophytes et thérophytes à durée de vie courte que chez les chaméphytes à durée de vie longue et les géophytes qui sont les seules formes enterrées bénéficiant ainsi d'un environnement tamponné (chapitre 6). Au-delà de la nécessité de confirmer cet effet tampon du sol propre aux géophytes, ce résultat confirme une tendance déjà observée et qui concerne le déplacement plus important de l'optimum altitudinal des herbacées (85 m) par rapport à celui des ligneux toutes générations confondues (25 m) (chapitre 3) (Figure 7-1B). Dans un commentaire sur les résultats de Kelly & Goulden (2008), Breshears *et al.* (2008) distinguent deux types de changement de distribution impliquant une remontée altitudinale de l'optimum : (i) décalage complet de la gamme de présence de l'espèce et donc de l'optimum 'marsh' (i.e. extinction par le bas et migration par le haut) ou (ii) décalage de l'optimum au sein de la gamme de présence qui reste inchangée 'lean' (i.e. extinction par le bas et absence de migration par le haut). A partir de nos résultats, nous ne sommes pas capables de conclure sur la prédominance de l'un ou de l'autre de ces deux processus. Cependant, le paradoxe que nous avons observé entre l'importance des déplacements chez les hémicryptophytes et thérophytes forestières et les distances limitées auxquelles ces espèces sont capables de se disperser (Bossuyt *et al.*, 1999; Hermy *et al.*, 1999; Honnay *et al.*, 2002), incite à considérer l'hypothèse d'une remontée altitudinale de type 'lean' (Breshears *et al.*, 2008) comme la plus plausible pour ces espèces. Ce paradoxe est d'autant plus important que nos résultats concernent des déplacements verticaux, ce qui implique des déplacements géographiques le long des pentes des massifs qui sont bien plus importants encore. Par conséquent, l'hypothèse de l'extinction par le bas constitue une perspective de recherche qu'il serait intéressant de développer et qui permettrait de concilier de forts déplacements avec des capacités de dispersion limitées chez les herbacées forestières.

Une autre perspective de recherche concerne le déplacement de certaines espèces vers les altitudes inférieures et pour lesquelles nous n'avons observé qu'une faible tendance liée à leur

caractère globalement opportuniste. L'hypothèse d'un effet collatéral de type biotique pour ces espèces est une piste à développer. En effet, la remontée massive des espèces végétales vers les altitudes supérieures implique par voie de conséquences une augmentation du niveau de diversité spécifique à ces altitudes (Figure 7-1D). Ceci pourrait avoir comme effet d'augmenter les relations de compétition à des altitudes où la compétition était moindre car les conditions thermiques étaient moins favorables autrefois (Figure 7-1A). Cet effet local d'augmentation de la compétition à plus haute altitude pourrait être favorable aux espèces spécialistes, généralement plus compétitives que les espèces généralistes qui seraient quant à elles plutôt repoussées vers les basses altitudes du fait de leur plasticité (Figure 7-1D). Il s'agit là d'une considération hypothétique non vérifiée. Néanmoins, celle-ci constitue une piste de recherche qu'il semble nécessaire d'approfondir afin d'améliorer notre compréhension des changements de distribution des espèces végétales.

7.1.3 Bilan spécifique et identification des espèces qui ont changé de distribution altitudinale au cours des dernières décennies

La troisième et dernière question posée au départ de la thèse concerne l'identification d'une liste des espèces dont on peut être sûr qu'elles ont réellement changé de distribution altitudinale au cours des dernières décennies. L'absence de lien entre le sens des déplacements observés à l'échelle globale (chapitre 3 et 4) et ceux observés à l'échelle régionale (chapitre 5), n'a pas permis l'utilisation, à un niveau spécifique, de la liste des 87 espèces issues des croisements que nous avons réalisés entre chapitres. La remontée générale des espèces végétales observée aux échelles spatiales globale et régionale présente une part d'aléa que nous n'avons pas été capables de filtrer au travers de ces différents croisements. Par conséquent, à l'échelle de notre travail, nous ne sommes pas en mesure de fournir une réponse à la question de l'identification des espèces clés qui changent réellement de distribution altitudinale. Néanmoins, même si l'analyse spécifique est peu fiable ici, les 51 espèces qui présentent des déplacements orientés dans le même sens entre les échelles globale et régionale constituent une liste d'espèces pour lesquelles les probabilités d'avoir réellement changé de distribution sont les plus élevées vis-à-vis de l'épisode récent de réchauffement climatique. Dans ce cas, une perspective souhaitable pour confirmer à un niveau spécifique les tendances générales observées serait de cibler un lot de quelques espèces parmi les 51 espèces évoquées et d'analyser plus précisément l'évolution de leurs notes d'abondances selon l'échelle proposée par Braun-Blanquet (Braun-Blanquet, 1932). Par exemple il pourrait être intéressant d'étudier l'évolution des abondances pour ces espèces à travers l'utilisation d'un

réseau de placettes permanentes à l'échelle nationale tel que le réseau RENECOFOR dont les inventaires floristiques ont débuté à partir de 1997. En effet, l'analyse de la chronique des placettes RENECOFOR situées en zone de montagne pourrait apporter une vision complémentaire pour nous aider à confirmer ces tendances à l'échelle spécifique.

"Mais soldats, vous n'avez rien fait puisqu'il vous reste encore à faire" (N. Bonaparte)

7.2 Retour sur les notions de conservation vs adaptation de la niche climatique et d'équilibre vs déséquilibre de la distribution spatiale

Après avoir posé la problématique liée à une augmentation brutale du niveau des températures sur la théorie de la niche et le postulat d'équilibre, nous avons distingué deux hypothèses concernant les changements de distribution des espèces végétales forestières en contexte de montagne : (i) une remontée totale avec maintien de l'équilibre de la distribution et conservation de la niche climatique vis-à-vis des nouvelles conditions ou (ii) une remontée partielle de la distribution liée à un déséquilibre et/ou à des phénomènes adaptatifs. D'après nos résultats, l'ampleur de la remontée est inférieure à nos suppositions de départ qui prévoyaient une remontée de 120 à 150 m (chapitre 1) en altitude pour un réchauffement de 0.7 à 0.9 °C au cours des 2 à 3 dernières décennies (0.33 °C par décennies entre 1979 et 2006) (IPCC, 2007b) et en considérant un gradient thermique adiabatique de 0.6 °C/100 m. Ce constat semble donc favorable à la validation de la seconde hypothèse qui fait état de l'existence de freins au maintien d'un équilibre de la distribution face au réchauffement actuel et/ou de l'influence de processus adaptatifs diminuant l'effet de conservation de la niche sur les changements de distribution des plantes forestières.

Chez les plantes, l'existence d'un équilibre de la distribution vis-à-vis du climat passé est bien documenté (Cheddadi *et al.*, 2005; Prentice *et al.*, 1998; Webb, 1986). Cependant, la période actuelle correspond à un changement violent des conditions climatiques et la question de la stabilité de cet équilibre n'est plus aussi évidente. En effet, la remontée moyenne de 65 m (chapitre 3) du centre de la distribution des plantes forestières, au cours des 2 à 3 dernières décennies, est moitié moins importante que celle prévue dans le cas d'un maintien de cet équilibre. Par conséquent, l'équilibre entre la distribution altitudinale des plantes forestières et le climat est fortement compromis par l'ampleur du réchauffement actuel, ce qui est cohérent avec

certaines observations qui montrent un déséquilibre de la distribution de certaines espèces végétales par rapport au climat actuel (Johnstone & Chapin, 2003; Svenning & Skov, 2004). D'après nos résultats, cette situation de déséquilibre est d'autant plus importante pour les ligneux qui présentent les déplacements les plus faibles à l'échelle de notre étude, de l'ordre de 26 m (chapitre 4). Parallèlement, les herbacées sont les espèces dont le déséquilibre est le moins prononcé étant donné l'importance des déplacements observés pour ces espèces, de l'ordre 85 m (chapitre 3). Ce constat est en contradiction avec l'idée générale que l'importance du déséquilibre entre distribution et climat serait lié à des contraintes de dispersion qui constitueraient un frein à l'atteinte de la situation d'équilibre (Svenning & Skov, 2004; Van der Veken, 2008). En effet, nous avons montré au cours de nos analyses que les herbacées présentent des capacités de dispersion très limitées par rapport aux ligneux (chapitre 6), or il s'agit justement du groupe d'espèces dont l'amplitude des déplacements les rapprochent le plus de la situation d'équilibre. En définitive, nos résultats montrent plutôt un effet de la durée de vie sur la capacité des espèces à être en équilibre avec le climat, les espèces à durée de vie courte étant les plus proches de l'équilibre.

La notion de conservation de la niche au cours de la phylogénèse est une question encore très controversée qui fait l'objet d'importants débats en écologie (Losos, 2008a, b; Pearman *et al.*, 2008; Wiens, 2008; Wiens & Graham, 2005). Cependant, le véritable problème n'est pas tellement de savoir si oui ou non il y a conservation ou différenciation de la niche au cours du temps (Wiens & Graham, 2005). Dans une synthèse récente Wiens & Graham (2005) se posent plutôt la question de savoir quelles sont les conséquences éventuelles d'un degré élevé de conservation de la niche vis-à-vis des conditions climatiques. Notamment, ces deux auteurs évoquent dans la liste de ces conséquences, celle des changements de distribution des espèces (vers les pôles ou vers les sommets) comme une manifestation d'un degré important de conservation. Nous pouvons donc rapprocher l'importance des déplacements que nous avons observés à un degré élevé de conservation. Mais ce degré de conservation ne s'exprime pas dans sa totalité, car cela aurait nécessité une remontée globale en altitude deux fois plus importante. L'alternative de la conservation concerne la différenciation de la niche liée à des phénomènes évolutifs. En effet, il existe d'ores et déjà des exemples récents d'évolution en réponse au changement climatique actuel (Bradshaw & Holzapfel, 2006; Skelly *et al.*, 2007). D'autre part, certains auteurs ont argué que le rôle des processus adaptatifs dans la réponse des espèces et des populations aux changements du climat était sous-estimé (Davis & Shaw, 2001; Davis *et al.*, 2005; Jump & Penuelas, 2005). Ainsi, les faibles déplacements observés chez les phanérophytes et chaméphytes

pourraient impliquer un faible degré de conservation de la niche et une forme d'adaptation. Cependant, il s'agit d'espèces dont la durée de vie est bien supérieure à la vitesse à laquelle s'effectue le réchauffement créant ainsi un découplage entre rapidité des changements environnementaux et capacité d'adaptation (Skelly *et al.*, 2007). Pour ces espèces, seule la plasticité phénotypique des individus pourrait éventuellement constituer une forme d'adaptation à court terme (Jump & Penuelas, 2005). Par contre, les hémicryptophytes et thérophytes forestières à durée de vie courte sont les plus susceptibles de s'adapter par différenciation de leur niche vis-à-vis de la température. Pourtant d'après nos résultats, ce sont ces espèces qui montrent les déplacements les plus importants, impliquant un faible degré de différenciation à l'échelle de notre étude. En définitive, nous n'excluons pas l'influence de certaines formes d'adaptation telle que la plasticité phénotypique de certains individus au sein d'une population, mais la possibilité d'une différenciation de la niche paraît peu probable sur l'échelle de temps considérée.

Finalement, il n'est pas possible à partir de nos résultats de savoir avec certitude si le décalage entre la remontée altitudinale observée et celle attendue est dû à un effet de déséquilibre de la distribution lié au réchauffement brutal du climat et/ou un effet de différenciation de la niche lié à des processus adaptatifs vis-à-vis des nouvelles conditions climatiques.

"Scientists study the world as it is; engineers create the world that has never been" (T. von Karman)

7.3 Retour sur le point de vue du gestionnaire forestier et perspectives de développement

Il apparaît essentiel de confronter les différents résultats obtenus au cours de ce travail de thèse avec les préoccupations des gestionnaires forestiers vis-à-vis des changements liés au climat. Celles-ci concernent principalement les incertitudes qui pèsent sur le devenir de la ressource ligneuse future et sur la conservation de la diversité.

Par rapport à l'objectif de production des peuplements forestiers de montagne, la remontée globale de 65 m (chapitre 3) de l'altitude moyenne des espèces végétales au cours de l'épisode récent de réchauffement intéresse directement le praticien pour qui la première incertitude porte sur le choix des essences objectif. Ce choix difficile est un pari sur l'avenir, pour lequel il est nécessaire d'anticiper les risques liés au réchauffement climatique actuel et futur. Les catalogues et

guides de stations forestières sont les outils utilisés par le gestionnaire pour l'aider à orienter son choix des essences objectif et de la gestion à mener. Néanmoins, les stations décrites et définies à l'aide de ces outils sur des critères environnementaux à un instant et à un endroit donné évoluent au cours du temps. La révision régulière des stations et de leurs classements sur le terrain est capitale dans un contexte environnemental fluctuant. Nous avons montré que le cortège des espèces herbacées sous le couvert forestier réagissait rapidement face au réchauffement climatique, plus rapidement que le cortège des espèces ligneuses (chapitre 3 et 6). Par conséquent, l'évolution de la composition du cortège des herbacées forestières constitue une véritable vigie que le gestionnaire se doit d'interroger régulièrement pour le guider dans le choix des essences objectif. En effet, celles-ci indiquent au gestionnaire un état minimum du changement en cours et donc du retard minimal des essences par rapport aux conditions présentes. Par contre les espèces herbacées n'indiquent pas ce qui va se passer dans le futur, or il s'agit d'une information capitale pour la gestion des essences à longue durée de vie. Il faut donc considérer la flore herbacée comme un outil de diagnostic qui donne le minimum à prévoir ainsi que la direction générale des changements passés et présents, ce qui n'empêche pas au gestionnaire forestier d'anticiper les changements futurs. Les résultats du présent travail appuient donc la démarche des réseaux permanents d'observations déjà mis en place par l'ONF (RENECOFOR) et qu'il apparaît nécessaire de maintenir dans le contexte actuel des changements globaux. Dans le cas de la forêt de montagne, il convient également de favoriser l'installation de tels réseaux d'observation en amont et en aval du gradient altitudinal de présence des principales essences de production et plus particulièrement dans les zones de transition entre les essences clés (écotones). Le diagnostic d'évolution des peuplements (composition, structure, état sanitaire, croissance, recrutement, et prélèvement) dans ces zones dites de transition facilitera la prise de décisions raisonnées et permettra d'éviter des erreurs dues à des préconisations de gestion trop hâtives telles que la transformation massive des peuplements en place avant même qu'ils ne montrent des signes de faiblesse. Dans le massif Jurassien, le dépérissement des sapins adultes dans les sapinières situées en dessous de 600 m d'altitude est un signe d'affaiblissement. Si le réchauffement climatique n'en est pas obligatoirement le facteur déclenchant, il constitue néanmoins un facteur aggravant. Favoriser la régénération naturelle du sapin en dessous de cette limite altitudinale dans le Jura serait donc un mauvais pari sur l'avenir. Parallèlement, la présence de semis de feuillus issus de l'étage collinéen sous-jacent pourrait constituer une population d'individus à favoriser. Enfin, en termes d'exploitation de la ressource, il est intéressant de rapprocher l'importance des déplacements observés par rapport à l'inertie temporelle des essences à durée de vie longue. Ce

caractère longévif implique des risques de perte d'exploitabilité non négligeable à la limite altitudinale inférieure de présence de certaines essences. La révision à la baisse de l'âge d'exploitabilité de certaines essences à certaines altitudes limite permettrait de diminuer la probabilité de sacrifices d'exploitabilité. En ce qui concerne la mobilisation des bois en contexte de montagne, il semble nécessaire de souligner que de plus en plus, la même quantité de ressource ligneuse sera prélevée plus haut en altitude, ce qui implique également des aménagements importants et coûteux pour optimiser la desserte en zone de montagne. Le développement des techniques d'exploitation par câble constitue donc une perspective à considérer avec le plus grand intérêt.

Dans un souci de gestion de la diversité, la prise en compte de cette remontée altitudinale des espèces végétales apparaît à la fois comme une source de diversité supplémentaire, mais également comme un risque de perte de diversité. En effet, si la montagne représente pour les espèces animales et végétales une zone de refuge vis-à-vis du réchauffement, grâce à des conditions de températures et de précipitations qui changent très rapidement sur de courtes distances, elle constitue également un écosystème très vulnérable à haute altitude. Il apparaît donc essentiel de concentrer les efforts de gestion conservatoire aux altitudes les plus hautes. D'une façon pratique, les habitats forestiers d'altitude classés d'intérêts communautaires et prioritaires au sein des différents sites du réseau NATURA 2000 constituent des candidats idéaux pour l'application de tels efforts de conservation. Le suivi à long terme de l'évolution de ces habitats permettrait de mesurer l'impact d'une gestion conservatoire sur le niveau de diversité par rapport à d'autres habitats témoins qui ne bénéficieraient pas de cette gestion conservatoire. Il est également important de prendre en compte l'augmentation de la pression de production au sein des écosystèmes forestiers de montagne qui pourrait entraîner localement des conflits d'intérêts entre gestion conservatoire et production forestière. L'effort de conciliation entre production et conservation est donc plus que jamais important dans le contexte actuel et futur.

-BIBILOGRAPHIE-



Cypripedium calceolus, France (Photo : Lenoir J.)

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Akhalkatsi, M., Abdaladze, O., Nakhutsrishvili, G., & Smith, W.K. (2006) Facilitation of seedling microsites by *Rhododendron caucasicum* extends the *Betula litwinowii* alpine treeline, Caucasus Mountains, Republic of Georgia. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 38, 481-488.
- Allen, C.D. & Breshears, D.D. (1998) Drought-induced shift of a forest-woodland ecotone: rapid landscape response to climate variation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 95, 14839-14842.
- Araujo, M.B., Cabeza, M., Thuiller, W., Hannah, L., & Williams, P.H. (2004) Would climate change drive species out of reserves? An assessment of existing reserve-selection methods. *Global Change Biology*, 10, 1618-1626.
- Araujo, M.B. & Pearson, R.G. (2005) Equilibrium of species' distributions with climate. *Ecography*, 28, 693-695.
- Archaux, F. (2004) Breeding upwards when climate is becoming warmer: no bird response in the French Alps. *Ibis*, 146, 138-144.
- Archaux, F., Gosselin, F., Berges, L., & Chavlier, R. (2006) Effects of sampling time, species richness and observer on the exhaustiveness of plant censuses. *Journal of Vegetation Science*, 17, 299-306.
- Austin, M.P. (2002) Spatial prediction of species distribution: An interface between ecological theory and statistical modelling. *Ecological Modelling*, 157, 101-118.
- Austin, M.P., Cunningham, R.B., & Fleming, P.M. (1984) New approaches to direct gradient analysis using environmental scalars and statistical curve-fitting procedures. *Vegetatio*, 55, 11-27.
- Austin, M.P. & Nicholls, A.O. (1997) To fix or not to fix the species limits, that is the ecological question: Response to Jari Oksanen. *Journal of Vegetation Science*, 8, 743-748.
- Austin, M.P., Nicholls, A.O., Doherty, M.D., & Meyers, J.A. (1994) Determining species response functions to an environmental gradient by means of a β -function. *Journal of Vegetation Science*, 5, 215-228.
- Austin, M.P. & Smith, T.M. (1989) A new model for the continuum concept. *Vegetatio*, 83, 35-47.
- Bakkenes, M., Alkemade, J.R.M., Ihle, F., Leemans, R., & Latour, J.B. (2002) Assessing effects of forecasted climate change on the diversity and distribution of European higher plants for 2050. *Global Change Biology*, 8, 390-407.
- Battaglia, L.L., Fore, S.A., & Sharitz, R.R. (2000) Seedling emergence, survival and size in relation to light and water availability in two bottomland hardwood species. *Journal of Ecology*, 88, 1041-1050.
- Beare, D., Burns, F., Jones, E., Peach, K., Portilla, E., Greig, T., McKenzie, E., & Reid, D. (2004) An increase in the abundance of anchovies and sardines in the north-western North Sea since 1995. *Global Change Biology*, 10, 1209-1213.
- Beckage, B., Osborne, B., Gavin, D.G., Pucko, C., Siccama, T., & Perkins, T. (2008) A rapid upward shift of a forest ecotone during 40 years of warming in the Green Mountains of Vermont. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105, 4197-4202.
- Begon, M., Harper, J.L., & Townsend, C.R. (1996) *Ecology: Individuals, populations and communities*, 3rd edn. Blackwell Scientific Publications, Cambridge, 1068 p.
- Benichou, P. & Le Breton, O. (1987) Prise en compte de la topographie pour la cartographie des champs pluviométriques statistiques. *La Météorologie*, 19, 12.
- Beniston, M., Diaz, H.F., & Bradley, R.S. (1997) Climatic change at high elevation sites: An overview. *Climatic Change*, 36, 233-251.
- Bennett, P.M. & Owens, I.P.F. (1997) Variation in extinction risk among birds: Chance or evolutionary predisposition? *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 264, 401-408.
- Bennie, J., Hill, M.O., Baxter, R., & Huntley, B. (2006) Influence of slope and aspect on long-term vegetation change in British chalk grasslands. *Journal of Ecology*, 94, 355-368.
- Bert, D. (1992a) Influence du climat des facteurs stationnels et de la pollution sur la croissance et l'état sanitaire du Sapin pectiné (*Abies alba* Mill) dans le Jura. Etude phytoécologique et dendrochronologique. Thèse en Biologie Végétale et Forestière, Université de Nancy I, Nancy, 200 p.

Références bibliographiques

- Bert, D. (1992b) Main types of silver fir (*Abies alba*) stands in the Jura (France and Switzerland). A phytoecological study. *Annales des Sciences Forestières*, 49, 161-183.
- Bossuyt, B., Hermy, M., & Deckers, J. (1999) Migration of herbaceous plant species across ancient-recent forest ecotones in central Belgium. *Journal of Ecology*, 87, 628-638.
- Both, C., Artemyev, A.V., Blaauw, B., Cowie, R.J., Dekhuijzen, A.J., Eeva, T., Enemar, A., Gustafsson, L., Ivankina, E.V., Jarvinen, A., Metcalfe, N.B., Nyholm, N.E.I., Potti, J., Ravussin, P.A., Sanz, J.J., Silverin, B., Slater, F.M., Sokolov, L.V., Torok, J., Winkel, W., Wright, J., Zang, H., & Visser, M.E. (2004) Large-scale geographical variation confirms that climate change causes birds to lay earlier. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 271, 1657-1662.
- Bradley, N.L., Leopold, A.C., Ross, J., & Huffaker, W. (1999) Phenological changes reflect climate change in Wisconsin. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 96, 9701-9704.
- Bradshaw, A.D. & McNeilly, T. (1991) Evolutionary response to global climate change. *Annals of Botany*, 67, 5-14.
- Bradshaw, W.E. & Holzapfel, C.M. (2006) Evolutionary Response to Rapid Climate Change. *Science*, 312, 1477-1478.
- Braque, R. (1987) *Biogéographie des continents*, Masson edn. Paris, 470 p.
- Braun-Blanquet, J. (1932) *Plant sociology, the study of plant communities*. McGraw Hill, New York, 439 p.
- Breshears, D.D., Huxman, T.E., Adams, H.D., Zou, C.B., & Davison, J.E. (2008) Vegetation synchronously leans upslope as climate warms. *Science*, 105, 11591-11592.
- Brise, H., De Ruffray, P., Grandjouan, G., & Hoff, M. (1995a) European vegetation survey - La banque de données phytosociologiques SOPHY. *Annali di botanica*, LIII, 191-223.
- Brise, H., de Ruffray, P., Grandjouan, G., & Hoff, M. (1995b) European vegetation survey. The phytosociological database "Sophy". Part 1. Calibration of indicator plants. Part 2. Socio-ecological classification of the relevés. *Annali di botanica*, 53, 177-223.
- Broennimann, O., Thuiller, W., Hughes, G., Midgley, G.F., Alkemade, J.M.R., & Guisan, A. (2006) Do geographic distribution, niche property and life form explain plants' vulnerability to global change? *Global Change Biology*, 12, 1079-1093.
- Brommer, J.E. (2004) The range margins of northern birds shift polewards. *Annales Zoologici Fennici*, 41, 391-397.
- Brown, J.H. (1984) On the relationship between abundance and distribution of species. *The American Naturalist*, 124, 255-279.
- Brown, J.H. (1995) *Macroecology*. The University of Chicago Press, London, 269 p.
- Brown, J.H., Davidson, D.W., Munger, J.C., & Inouye, R.S. (1986). The desert granivore system. In *Community ecology* (eds J. Diamond & T.J. Case). Harper & Row, New York, 41-61.
- Brown, J.H. & Maurer, B.A. (1989) Macroecology: The division of food and space among species on continents. *Science*, 243, 1145-1150.
- Brown, J.H., Stevens, G.C., & Kaufman, D.M. (1996) The geographic range: Size, shape, boundaries and internal structure. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 27, 597-623.
- Brunet, J., Diekmann, M., & Falkengren-Grerup, U. (1998) Effects of nitrogen deposition on field layer vegetation in south Swedish oak forests. *Environmental Pollution*, 102, 35-40.
- Brunet, J., Falkengren-Grerup, U., Ruhling, A., & Tyler, G. (1997) Regional differences in floristic change in South Swedish oak forests as related to soil chemistry and land use. *Journal of Vegetation Science*, 8, 329-336.
- Brunet, J. & Von Oheimb, G. (1998) Migration of vascular plants to secondary woodlands in southern Sweden. *Journal of Ecology*, 86, 429-438.
- Burden, R.L. & Faires, J.D. (2001) *Numerical Analysis*, 7th edn. Brooks/Cole, Pacific Grove, USA, 841 p.
- Cairns, D.M. & Moen, J. (2004) Herbivory influences tree lines. *Journal of Ecology*, 92, 1019-1024.
- Callaway, R.M. & Walker, L.R. (1997) Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology*, 78, 1958-1965.
- Cardillo, M. & Bromham, L. (2001) Body size and risk of extinction in Australian mammals. *Conservation Biology*, 15, 1435-1440.

Références bibliographiques

- Cardillo, M., Mace, G.M., Jones, K.E., Bielby, J., Bininda-Emonds, O.R.P., Sechrest, W., Orme, C.D.L., & Purvis, A. (2005) Multiple causes of high extinction risk in large mammal species. *Science*, 309, 1239-1241.
- Case, T.J., Holt, R.D., McPeck, M.A., & Keitt, T.H. (2005) 'The community context of species' borders: ecological and evolutionary perspectives. *Oikos*, 108, 28-46.
- Chambers, J.M. & Hastie, T.J. (1991) Statistical models in S. Chapman & Hall, London, UK, 624 p.
- Chapin, F.S., III, Callaghan, T.V., Bergeron, Y., Fukuda, M., Johnstone, J.F., Juday, G., & Zimov, S.A. (2004) Global change and the boreal forest: thresholds, shifting states or gradual change? *Ambio*, 33, 361.
- Chase, J.M. & Leibold, M.A. (2003) *Ecological Niches*. The University of Chicago Press, Chicago, 212 p.
- Cheddadi, R., de Beaulieu, J.L., Jouzel, J., Andrieu-Ponel, V., Laurent, J.M., Reille, M., Raynaud, D., & Bar-Hen, A. (2005) Similarity of vegetation dynamics during interglacial periods. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102, 13939-13943.
- Chytrý, M. & Rafajova, M. (2003) Czech National Phytosociological Database: basic statistics of the available vegetation-plot data. *Preslia*, 75, 1-15.
- Collins, R.J. & Carson, W.P. (2004) The effects of environment and life stage on *Quercus* abundance in the eastern deciduous forest, USA: are sapling densities most responsive to environmental gradients? *Forest Ecology and Management*, 201, 241-258.
- Cotton, P.A. (2003) Avian migration phenology and global climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100, 12219-12222.
- Coudun, C. (2005) Approche quantitative de la réponse écologique des espèces végétales forestières à l'échelle de la France. Thèse de doctorat en sciences forestières, Ecole Nationale du Génie Rural des Eaux et Forêts, 128 p.
- Coudun, C. & Gégout, J.-C. (2004) Ecological behaviour of herbaceous forest species along the pH gradient: a comparison between oceanic and semi-continental regions in northern France. *Global Ecology & Biogeography*, 14, 263-270.
- Coudun, C. & Gégout, J.-C. (2006) The derivation of species response curves is sensitive to position of the optimum, species' prevalence and size of the data set. *Ecological Modelling*, 199, 164-175.
- Coudun, C., Gégout, J.C., Piedallu, C., & Rameau, J.C. (2006) Soil nutritional factors improve models of plant species distribution: an illustration with *Acer campestre* (L.) in France. *Journal of Biogeography*, 33, 1750-1763.
- Criddle, R.S., Hansen, L.D., Smith, B.N., Macfarlane, C., Church, J.N., Thygeson, T., Jovanovic, T., & Booth, T. (2005) A thermodynamic law of adaptation of plants to environmental temperatures. *Pure and Applied Chemistry*, 77, 1425-1444.
- Czerepko, J. (2008) A long-term study of successional dynamics in the forest wetlands. *Forest Ecology and Management*, 255, 630-642.
- Dambrine, E., Ulrich, E., Cénac, N., Durand, P., Gauquelin, T., Mirabel, P., Nys, C., Probst, A., Ranger, J., & Zéphoris, M. (1994). Atmospheric deposition in France and possible relation with forest decline. In *Forest decline and atmospheric deposition effects in the French mountains* (eds G. Landmann & M. Bonneau). Springer, Verlag Berlin Heidelberg New York, 177-200.
- Danby, R.K. & Hik, D.S. (2007) Variability, contingency and rapid change in recent subarctic alpine tree line dynamics. *Journal of Ecology*, 95, 352-363.
- Davis, A.J., Jenkinson, L.S., Lawton, J.H., Shorrocks, B., & Wood, S. (1998) Making mistakes when predicting shifts in species range in response to global warming. *Nature*, 391, 783-786.
- Davis, M.B. & Shaw, R.G. (2001) Range shifts and adaptive responses to Quaternary climate change. *Science*, 292, 673-679.
- Davis, M.B., Shaw, R.G., & Etterson, J.R. (2005) Evolutionary responses to changing climate. *Ecology*, 86, 1704-1714.
- de Candolle, A.P. (1855) *Géographie botanique raisonnée*. Masson, Paris, 1365 p.
- de Ruffray, P., Brisse, H., Grandjouan, G., & Hoff, M. (1989) "SOPHY", une banque de données phytosociologiques; son intérêt pour la Conservation de la nature. In *Acte du colloque plantes sauvages et menacées de France: bilan et protection*. BRG, Brest, 129-150.

Références bibliographiques

- Debussche, G., Lepar, J., & Dervieux, A. (1999) Mediterranean landscape changes: evidence from old postcards. *Global Ecology & Biogeography*, 8, 3-15.
- Diniz-Filho, J.A.F., Bini, L.M., & Hawkins, B.A. (2003) Spatial autocorrelation and red herrings in geographical ecology. *Global Ecology & Biogeography*, 12, 53-64.
- Dirnbock, T., Dullinger, S., & Grabherr, G. (2003) A regional impact assessment of climate and land-use change on alpine vegetation. *Journal of Biogeography*, 30, 401-417.
- Dobbertin, M., Hilker, N., Rebetez, M., Zimmermann, N.E., Wohlgemuth, T., & Rigling, A. (2005) The upward shift in altitude of pine mistletoe (*Viscum album* ssp. *austriacum*) in Switzerland - the result of climate warming? *International Journal of Biometeorology*, 50, 40-47.
- Dullinger, S., Dirnbock, T., & Grabherr, G. (2004) Modelling climate change-driven treeline shifts: relative effects of temperature increase, dispersal and invasibility. *Journal of Ecology*, 92, 241-252.
- Dupouey, J.L. & Bodin, J. (2007) Changes already observed in plant species: various key cases but not massive migrations. *Rendez-Vous techniques de l'Office National des Forêts*, HS n°3, 34-39.
- Dupouey, J.L., Thimonier, A., Lebourgeois, F., Becker, M., Picard, J.F., & Timbal, J. (1999) Changements de la végétation dans les forêts du nord-est de la France entre 1970 et 1990. *Revue Forestière Française*, 2, 219-229.
- Easterling, D.R., Meehl, G.A., Parmesan, C., Changnon, S.A., Karl, T.R., & Mearns, L.O. (2000) Climate Extremes: Observations, Modeling, and Impacts. *Science*, 289, 2068-2074.
- Ellenberg, H., Weber, H.E., Düll, R., Wirth, V., Werner, W., & Paulßen, D. (1992) Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. *Scripta geobotanica*, 18, 1-248.
- Elton, C. (1927) *Animal ecology* Sidgwick and Jackson, London, 208p.
- Eriksson, O. (2000) Functional roles of remnant plant populations in communities and ecosystems. *Global Ecology & Biogeography*, 9, 443-449.
- Eriksson, O. (2002) Ontogenetic niche shifts and their implications for recruitment in three clonal *Vaccinium* shrubs: *Vaccinium myrtillus*, *Vaccinium vitis-idaea*, and *Vaccinium oxycoccos*. *Canadian Journal of Botany*, 80, 635-641.
- Etterson, J.R. & Shaw, R.G. (2001) Constraint to adaptive evolution in response to global warming. *Science*, 294, 151-154.
- Falkengren-Grerup, U. (1986) Soil acidification and vegetation changes in deciduous forest in southern Sweden. *Oecologia*, 70, 339-347.
- FAO (1988). Revised legend of the FAO-UNESCO soil map of the world, Rep. No. 60. FAO, Rome.
- Fischer, A. (1998). Floristic changes in central European forest ecosystems during the past decades as an expression of changing site conditions. In causes and consequences of accelerating tree growth in Europe (eds T. Karjalainen, H. Spiecker & O. Laroussinie). European Forest Institute, Joensuu, 53-64.
- Fitter, A.H. & Fitter, R.S.R. (2002) Rapid changes in flowering time in British plants. *Science*, 296, 1689-1691.
- Franco, A.M.A., Hill, J.K., Kitschke, C., Collingham, Y.C., Roy, D.B., Fox, R., Huntley, B., & Thomas, C.D. (2006) Impacts of climate warming and habitat loss on extinctions at species' low-latitude range boundaries. *Global Change Biology*, 12, 1545-1553.
- Gaiffe, M. & Schmitt, A. (1980) Sols et végétation à l'étage montagnard dans les forêts du Jura Central. *Science du Sol. Bulletin AFES*, 4, 265-296.
- Gaston, K.J. (1994) *Rarity*, 1st edn. Chapman and Hall, London, 205 p.
- Gaston, K.J. & Blackburn, T.M. (1995) Birds, Body-Size and the Threat of Extinction. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 347, 205-212.
- Gaston, K.J. & Blackburn, T.M. (2000) *Pattern and Process in Macroecology*. Blackwell Science, Oxford, 377 p.
- Gauch, H.G.J. & Whittaker, R.H. (1972) Coenocline simulation. *Ecology*, 53, 446-451.
- Gégout, J.C. (2001) Création d'une base de données phytoécologiques pour déterminer l'autécologie des espèces de la flore forestière de France. *Rev. For. Fr.*, 53, 397-403.
- Gégout, J.C. (2006) Distribution et caractère bioindicateur des espèces végétales forestières françaises vis-à-vis du sol et du climat. *Diplôme d'Habilitation à Diriger des Recherches*, 108 p.

Références bibliographiques

- Gégout, J.C., Coudun, C., Bailly, G., & Jabiol, B. (2005) EcoPlant: a forest site database linking floristic data with soil and climate variables. *Journal of Vegetation Science*, 16, 257-260.
- Gégout, J.C., Herve, J.C., Houllier, F., & Pierrat, J.C. (2003) Prediction of forest soil nutrient status using vegetation. *Journal of Vegetation Science*, 14, 55-62.
- Gégout, J.C., Piedallu, C., Cornu, J.F., & Cluzeau, C. (2008) La cartographie prédictive des stations forestières: un nouvel outil au service du gestionnaire. *Revue Forestière Française*, 60, 37-60.
- Gehrig-Fasel, J., Guisan, A., & Zimmermann, N.E. (2007) Tree line shifts in the Swiss Alps: climate change or land abandonment? *Journal of Vegetation Science*, 18, 571-582.
- Germaine, H.L. & McPherson, G.R. (1999) Effects of biotic factors on emergence and survival of *Quercus emoryi* at lower treeline, Arizona, USA. *Ecoscience*, 6, 92-99.
- Gibbs, J.P. & Breisch, A.R. (2001) Climate warming and calling phenology of frogs near Ithaca, New York, 1900-1999. *Conservation Biology*, 15, 1175-1178.
- Gottfried, M., Pauli, H., Reiter, K., & Grabherr, G. (1999) A fine-scaled predictive model for changes in species distribution patterns of high mountain plants induced by climate warming. *Diversity & Distributions*, 5, 241-251.
- Grabherr, G., Gottfried, M., & Pauli, H. (1994) Climate effects on mountain plants. *Nature*, 369, 448-448.
- Grandin, U. (2004) Dynamics of understory vegetation in boreal forests: experiences from Swedish integrated monitoring sites. *Forest Ecology & Management*, 195, 45-55.
- Grinnell, J. (1917) The niche-relations of the California Thrasher. *The Auk*, 34, 427-433.
- Grubb, P.J. (1977) The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Reviews*, 52, 107-145.
- Grubb, P.J. (1998) A reassessment of the strategies of plants which cope with shortages of resources. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 1, 3-31.
- Guisan, A. & Theurillat, J.P. (2000) Equilibrium modeling of alpine plant distribution: how far can we go? *Phytocoenologia*, 30, 353-384.
- Gworek, J.R., Wall, S.B.V., & Brussard, P.F. (2007) Changes in biotic interactions and climate determine recruitment of Jeffrey pine along an elevation gradient. *Forest Ecology and Management*, 239, 57-68.
- Hastie, T.J. & Tibshirani, R.J. (1990) Generalized additive models. Chapman & Hall, London, UK, 356 p..
- Hattenschwiler, S. & Korner, C. (1995) Responses to recent climate warming of *Pinus sylvestris* and *Pinus cembra* within their montane transition zone in the Swiss Alps. *Journal of Vegetation Science*, 6, 357-368.
- Hawkins, B.A., Sharrock, S., & Havens, K. (2008) Plants and climate change: which future? Botanic Gardens Conservation International, Richmond, UK, 96 p.
- Hermý, M., Honnay, O., Firbank, L., Grashof-Bokdam, C., & Lawesson, J.E. (1999) An ecological comparison between ancient and other forest plant species of Europe, and the implications for forest conservation. *Biological Conservation*, 91, 9-22.
- Hervé, J.-C. (2002) Fonctions S-Plus pour l'analyse en composantes principales et l'analyse factorielle des correspondances.
- Hickling, R., Roy, D.B., Hill, J.K., Fox, R., & Thomas, C.D. (2006) The distributions of a wide range of taxonomic groups are expanding polewards. *Global Change Biology*, 12, 450-455.
- Hickling, R., Roy, D.B., Hill, J.K., & Thomas, C.D. (2005) A northward shift of range margins in British Odonata. *Global Change Biology*, 11, 502-506.
- Hill, J.K., Thomas, C.D., Fox, R., Telfer, M.G., Willis, S.G., Asher, J., & Huntley, B. (2002) Responses of butterflies to twentieth century climate warming: implications for future ranges. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 269, 2163.
- Hoffman, A.A. & Parsons, P.A. (1997) Extreme Environmental Change and Evolution. Cambridge University Press, Cambridge, 259 p.
- Honnay, O., Verheyen, K., Butaye, J., Jacquemyn, H., Bossuyt, B., & Hermý, M. (2002) Possible effects of habitat fragmentation and climate change on the range of forest plant species. *Ecology Letters*, 5, 525-530.
- Hughes, L. (2000) Biological consequences of global warming: is the signal already apparent? *Trends in Ecology & Evolution*, 15, 56-61.

Références bibliographiques

- Huisman, J., Olff, H., & Fresco, L.F.M. (1993) A hierarchical set of models for species response analysis. *Journal of Vegetation Science*, 4, 37-46.
- Hutchinson, G.E. (1957) Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22, 415-427.
- IPCC (2007a). *Climate Change 2007: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the IPCC*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 976 p.
- IPCC (2007b). *Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the IPCC*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 996 p.
- Iverson, L.R., Schwartz, M.W., & Prasad, A.M. (2004) How fast and far might tree species migrate in the eastern United States due to climate change? *Global Ecology and Biogeography*, 13, 209-219.
- Janzen, F.J. (1994) Climate-Change and Temperature-Dependent Sex Determination in Reptiles. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 91, 7487-7490.
- Johnson, C.N. (1998) Species extinction and the relationship between distribution and abundance. *Nature*, 394, 272-274.
- Johnstone, J.F. & Chapin, F.S. (2003) Non-equilibrium succession dynamics indicate continued northern migration of lodgepole pine. *Global Change Biology*, 9, 1401-1409.
- Jones, P.D., Osborn, T.J., & Briffa, K.R. (2001) The evolution of climate over the last millennium. *Science*, 292, 662-667.
- Jongman, R.G.H., Ter Braak, C.J.F., & Van Tongeren, O.F.R. (1987) *Data analysis in community and landscape ecology*, First edn. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 299 p.
- Julve, P. (1998) *Baseflor. Index botanique, écologique et chorologique de la Flore de France*. Version électronique du 9 février 2006. <http://perso.wanadoo.fr/philippe.julve/catminat.htm>.
- Jump, A.S. & Penuelas, J. (2005) Running to stand still: adaptation and the response of plants to rapid climate change. *Ecology Letters*, 8, 1010-1020.
- Karl, J.W., Svancara, L.K., Heglund, P.J., Wright, N.M., & Scott, J.M. (2002). Species commonness and the accuracy of habitat-relationship models. In *Predicting species occurrences: Issues of accuracy and scale* (eds J.M. Scott, P.J. Heglund, F. Samson, J. Haufler, M. Morrison, M. Raphael & B. Wall). Island Press, Covelo, California, 573-580.
- Keller, F., Kienast, F., & Beniston, M. (2000) Evidence of response of vegetation to climatic change on high elevation sites in the Swiss Alps. *Regional and Environmental Change*, 2, 70-77.
- Kelly, A.E. & Goulden, M.L. (2008) Rapid shifts in plant distribution with recent climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105, 11823-11826.
- Klanderud, K. & Birks, H.J.B. (2003) Recent increases in species richness and shifts in altitudinal distributions of Norwegian mountain plants. *Holocene*, 13, 1-6.
- Kochy, M. & Wilson, S.D. (2001) Nitrogen deposition and forest expansion in the northern Great Plains. *Journal of Ecology*, 89, 807-817.
- Konvicka, M., Maradova, M., Benes, J., Fric, Z., & Kepka, P. (2003) Uphill shifts in distribution of butterflies in the Czech Republic: effects of changing climate detected on a regional scale. *Global Ecology and Biogeography*, 12, 403-410.
- Korb, J.E. & Fule, P.Z. (2008) Intra- and interannual vegetation change: implications for long-term research. *Restoration Ecology*, 16, 5-11.
- Korner, C. (2003) *Alpine plant life*, 2nd edn. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 344 p.
- Korner, C. & Paulsen, J. (2004) A world-wide study of high altitude treeline temperatures. *Journal of Biogeography*, 31, 713-732.
- Kullman, L. (2002) Rapid recent range-margin rise of tree and shrub species in the Swedish Scandes. *Journal of Ecology*, 90, 68-77.
- Kullman, L. (2007) Tree line population monitoring of *Pinus sylvestris* in the Swedish Scandes, 1973-2005: implications for tree line theory and climate change ecology. *Journal of Ecology*, 95, 41-52.
- Lacoste, A. & Salanon, R. (1969) *Eléments de biogéographie et d'écologie*, Nathan Université edn. France, 189 p.
- Landolt, E. (1977) *Ökologische zeigerwerte zur Schweizer flora* Veröff. Geobot. Inst. ETH, Zürich, 28 p.

Références bibliographiques

- Larsen, J.B. (1995) Ecological stability and sustainable silviculture. *Forest Ecology & Management*, 73, 85-96.
- Lavergne, S., Molina, J., & Debussche, M. (2006) Fingerprints of environmental change on the rare Mediterranean flora: a 115-year study. *Global Change Biology*, 12, 1466-1478.
- Lavoie, C. & Payette, S. (1994) Recent fluctuations of the lichen-spruce forest limit in subarctic Quebec. *Journal of Ecology*, 82, 725-734.
- Lawesson, J.E., Dickmann, M., Eilertsen, O., Fosaa, A.M., & Heikkilä, H. (1997) The Nordic Vegetation Survey: Concepts and perspectives. *Journal of Vegetation Science*, 8, 455-458.
- Lenoir, J., Gegout, J.C., Marquet, P.A., de Ruffray, P., & Brisse, H. (2008) A Significant Upward Shift in Plant Species Optimum Elevation During the 20th Century. *Science*, 320, 1768-1771.
- Lepart, J. & Debussche, G. (1992). Human impact on landscape patterning: Mediterranean examples. In *Landscape boundaries, consequences for biotic diversity and ecological flows* (ed A.J.d.C. Hansen, F.). Springer, New York, NY, 76-106.
- Leps, J. & Hadincova, V. (1992) How Reliable Are Our Vegetation Analyses. *Journal of Vegetation Science*, 3, 119-124.
- Lesica, P. & McCune, B. (2004) Decline of arctic-alpine plants at the southern margin of their range following a decade of climatic warming. *Journal of Vegetation Science*, 15, 679-690.
- Lindgren, E., Talleklint, L., & Polfeldt, T. (2000) Impact of climatic change on the northern latitude limit and population density of the disease-transmitting European tick *Ixodes ricinus*. *Environmental Health Perspectives*, 108, 119-123.
- Lloyd, A.H. & Fastie, C.L. (2003) Recent changes in treeline forest distribution and structure in interior Alaska. *Ecoscience*, 10, 176-185.
- Loarie, S.R., Carter, B.E., Hayhoe, C., McMahon, S., Moe, R., Knight, C.A., & Ackerly, D.D. (2008) Climate Change and the Future of California's Endemic Flora. *Plos ONE*, 3, 1-10.
- Losos, J.B. (2008a) Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. *Ecology Letters*, 11, 995-1003.
- Losos, J.B. (2008b) Rejoinder to Wiens (2008): Phylogenetic niche conservatism, its occurrence and importance. *Ecology Letters*, 11, 1005-1007.
- Marquet, P.A. (2001) Ecology goes macro. *Nature*, 412, 481-482.
- Martinez-Meyer, E. & Peterson, A.T. (2006) Conservatism of ecological niche characteristics in North American plant species over the Pleistocene-to-Recent transition. *Journal of Biogeography*, 33, 1779-1789.
- Martinez-Meyer, E., Townsend Peterson, A., & Hargrove, W.W. (2004) Ecological niches as stable distributional constraints on mammal species, with implications for Pleistocene extinctions and climate change projections for biodiversity. *Global Ecology and Biogeography*, 13, 305-314.
- MathSoft, I. (1999) S-Plus 2000 - User's Guide MathSoft, Inc., Data Analysis Products Division, Seattle, Washington, United States of America, 558 p.
- Matlack, G.R. (1994) Plant species migration in a mixed-history forest landscape in eastern North America. *Ecology*, 75, 1491-1502.
- Maurer, B.A. (1999) Untangling ecological complexity: The macroscopic perspective. University of Chicago Press, Chicago, 262 p.
- McCarthy, J.P. (2001) Ecological consequences of recent climate change. *Conservation Biology*, 15, 320-331.
- McCullagh, P. & Nelder, J.A. (1997) Generalized linear models, Reprinted edn. Chapman & Hall, London, UK, 511 p.
- McDonald, K.A. & Brown, J.H. (1992) Using montane mammals to model extinctions due to global change. *Conservation Biology*, 6, 409-415.
- McKenney, D.W., Venier, L.A., Heerdegen, A., & McCarthy, M.A. (2002). A Monte Carlo experiment for species mapping problems. In *Predicting species occurrences: Issues of accuracy and scale* (eds J.M. Scott, P.J. Heglund, F. Samson, J. Haufler, M. Morrison, M. Raphael & B. Wall). Island Press, Covelo, California, 377-381.
- Menzel, A. & Fabian, P. (1999) Growing season extended in Europe. *Nature*, 397, 659.
- Menzel, A., Sparks, T.H., Estrella, N., Koch, E., Aasa, A., Ahas, R., Alm-Kubler, K., Bissolli, P., Braslavski, O., Briede, A., Chmielewski, F.M., Crepinsek, Z., Curnel, Y., Dahl, A., Defila, C., Donnelly, A., Filella, Y., Jatczka,

Références bibliographiques

- K., Mage, F., Mestre, A., Nordli, O., Penuelas, J., Pirinen, P., Remisova, V., Scheifinger, H., Striz, M., Susnik, A., Van Vliet, A.J.H., Wielgolaski, F.E., Zach, S., & Zust, A. (2006) European phenological response to climate change matches the warming pattern. *Global Change Biology*, 12, 1969-1976.
- Miriti, M.N. (2006) Ontogenetic shift from facilitation to competition in a desert shrub. *Journal of Ecology*, 94, 973-979.
- Moisselin, J.M., Schneider, M., Canellas, C., & Mestre, O. (2002) Les changements climatiques en France au XXe siècle ; Etude des longues séries homogénéisées de données de température et de précipitations. *La Météorologie*, 38, 45-55.
- Morin, X. (2006) Biogéographie des espèces d'arbres européens et nord-américains: déterminisme et évolution sous l'effet du changement climatique. Thèse de doctorat en Biologie des Populations et Ecologie, Université Montpellier II Sciences et Techniques du Languedoc, 152 p.
- Moritz, C., Patton, J.L., Conroy, C.J., Parra, J.L., White, G.C., & Beissinger, S.R. (2008) Impact of a Century of Climate Change on Small-Mammal Communities in Yosemite National Park, USA. *Science*, 322, 261-264.
- Mucina, L., Bredenkamp, G.J., Hoare, D.B., & McDonald, D.J. (2000) A national vegetation database for South Africa. *South African Journal of Science*, 96, 497-498.
- Mucina, L., Rodwell, J.S., Schaminée, J.H.J., & Dierschke, H. (1993) European Vegetation Survey: Current state of some national programmes. *Journal of Vegetation Science*, 4, 429-438.
- Myneni, R.B., Keeling, C.D., Tucker, C.J., Asrar, G., & Nemani, R.R. (1997) Increased plant growth in the northern high latitudes from 1981 to 1991. *Nature*, 386, 698-702.
- National Aeronautics and Space Administration, N.A.S.A. (1988) *Earth System Science: A Closer View*, Washington, D.C. : National Aeronautics and Space Administration, 208 p.
- Nemani, R.R., Keeling, C.D., Hashimoto, H., Jolly, W.M., Piper, S.C., Tucker, C.J., Myneni, R.B., & Running, S.W. (2003) Climate-driven increases in global terrestrial net primary production from 1982 to 1999. *Science*, 300, 1560-1563.
- Nilsson, I.N. & Nilsson, S.G. (1985) Experimental estimates of census efficiency and pseudo-turnover on islands: error trend and between-observer variation when recording vascular plants. *Journal of Ecology*, 73, 65-70.
- Nygaard, P.H. & Odegaard, T. (1999) Sixty years of vegetation dynamics in a south boreal coniferous forest in southern Norway. *Journal of Vegetation Science*, 10, 5-16.
- Odum, E.P. (1959) *Fundamentals of ecology*. Saunders, Philadelphia, 546 p.
- O'Hara, K.L., Hasenauer, H., & Kindermann, G. (2007) Sustainability in multi-aged stands: an analysis of long-term plenter systems. *Forestry*, 80, 163-181.
- Okland, T., Bakkestuen, V., Okland, R.H., & Eilertsen, O. (2004) Changes in forest understorey vegetation in Norway related to long-term soil acidification and climatic change. *Journal of Vegetation Science*, 15, 437-448.
- Oksanen, J. (1997) Why the beta-function cannot be used to estimate skewness of species responses. *Journal of Vegetation Science*, 8, 147-152.
- Oksanen, J., Läärä, E., Huttunen, P., & Meriläinen, J. (1988) Estimation of pH optima and tolerances of diatoms in lake sediments by the methods of weighted averaging, least squares and maximum likelihood and their use for the prediction of lake acidity. *Journal of Paleolimnology*, 1, 39-49.
- Oksanen, J., Läärä, E., Tolonen, K., & Warner, B.G. (2001) Confidence intervals for the optimum in the Gaussian response function. *Ecology*, 82, 1191-1197.
- Oksanen, J. & Minchin, P.R. (2002a) Continuum theory revisited: what shape are species responses along ecological gradients? *Ecological Modelling*, 157, 119-129.
- Oksanen, J. & Minchin, P.R. (2002b) Non-linear maximum likelihood estimation of Beta and HOF response models. <http://cc.oulu.fi/~jarioksa/softhelp/hof3.pdf>.
- Ozenda, P. (1982) *Les végétaux dans la biosphère*. Paris, 432 p.
- Parmesan, C. (2006) Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 37, 637-669.
- Parmesan, C., Ryrholm, N., Stefanescu, C., Hill, J.K., Thomas, C.D., Descimon, H., Huntley, B., Kaila, L., Kullberg, J., Tammara, T., Tennent, W.J., Thomas, J.A., & Warren, M.

Références bibliographiques

- (1999) Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming. *Nature*, 399, 579-583.
- Parmesan, C. & Yohe, G. (2003) A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, 421, 37-42.
- Parolo, G. & Rossi, G. (2008) Upward migration of vascular plants following a climate warming trend in the Alps. *Basic and Applied Ecology*, 9, 100-107.
- Parrish, J.A.D. & Bazzaz, F.A. (1985) Ontogenetic niche shifts in old-field annuals. *Ecology*, 66, 1296-1302.
- Pauli, H., Gottfried, M., Reiter, K., Klettner, C., & Grabherr, G. (2007) Signals of range expansions and contractions of vascular plants in the high Alps: observations (1994-2004) at the GLORIA* master site Schrankogel, Tyrol, Austria. *Global Change Biology*, 13, 147-156.
- Pearman, P.B., Guisan, A., Broennimann, O., & Randin, C.F. (2008) Niche dynamics in space and time. *Trends in Ecology & Evolution*, 23, 149-158.
- Pearson, R.G. (2006) Climate change and the migration capacity of species. *Trends in Ecology & Evolution*, 21, 111-113.
- Pearson, R.G. & Dawson, T.P. (2003) Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology & Biogeography*, 12, 361-371.
- 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, A.S. (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.
- Perry, A.L., Low, P.J., Ellis, J.R., & Reynolds, J.D. (2005) Climate change and distribution shifts in marine fishes. *Science*, 308, 1912-1915.
- Peterson, A.T., Ortega-Huerta, M.A., Bartley, J., Sanchez-Cordero, V., Soberon, J., Buddemeier, R.H., & Stockwell, D.R.B. (2002) Future projections for Mexican faunas under global climate change scenarios. *Nature*, 416, 626-629.
- Peterson, A.T., Soberon, J., & Sanchez-Cordero, V. (1999) Conservatism of ecological niches in evolutionary time. *Science*, 285, 1265-1267.
- Petriccione, B. (2005) Short-term changes in key plant communities of Central Apennines (Italy). *Acta Botanica Gallica*, 152, 545-561.
- Pfaff, E., Klein, F., Saint-Andrieux, C., Guibert, B. (2008) La situation du cerf élaphe en France: Résultats de l'inventaire 2005. *Faune sauvage*, 280, 40-50.
- Pitelka, L.F., Gardner, R.H., Ash, J., Berry, S., Gitay, H., Noble, I.R., Saunders, A., Bradshaw, R.H.W., Brubaker, L., Clark, J.S., Davis, M.B., Sugita, S., Dyer, J.M., Hengeveld, R., Hope, G., Huntley, B., King, G.A., Lavorel, S., Mack, R.N., Malanson, G.P., McGlone, M., Prentice, I.C., & Rejmanek, M. (1997) Plant migration and climate change. *American Scientist*, 85, 464-473.
- Pocock, M.J.O., Hartley, S., Telfer, M.G., Preston, C.D., & Kunin, W.E. (2006) Ecological correlates of range structure in rare and scarce British plants. *Journal of Ecology*, 94, 581-596.
- Pounds, J.A., Fogden, M.P.L., & Campbell, J.H. (1999) Biological response to climate change on a tropical mountain. *Nature*, 398, 611-615.
- Prentice, I.C., Harrison, S.P., Jolly, D., & Guiot, J. (1998) The climate and biomes of Europe at 6000 yr BP: comparison of model simulations and pollen-based reconstructions. *Quaternary Science Reviews*, 17, 659-668.
- Prodon, R. & Lebreton, J.-D. (1981) Breeding avifauna of a Mediterranean succession: the holm oak and cork oak series in the eastern Pyrénées. 1. Analysis and modelling of the structure gradient. *Oikos*, 37, 21-38.
- Pulliam, H.R. (2000) On the relationship between niche and distribution. *Ecology Letters*, 3, 349-361.
- Putwain, P.D. & Harper, J.L. (1970) Studies in the dynamics of plant populations. III. The influence of associated species on populations of *Rumex acetosa* L., and *R. acetosella* L. in grassland. *Journal of Ecology*, 58, 251-264.
- Rameau, J.C., Mansion, D., & Dumé, G. (1989) Flore forestière française - guide écologique illustré - tome 1 : plaines et collines Institut pour le Développement Forestier, Paris, FR, 1796 p.

Références bibliographiques

- Rameau, J.C., Mansion, D., & Dumé, G. (1993) Flore forestière française - guide écologique illustré - tome 2 : montagnes Institut pour le Développement Forestier, Paris, FR, 2421 p.
- Raxworthy, C.J., Pearson, R.G., Rabibisoa, N., Rakotondrazafy, A.D., Ramanamanjato, J.B., Raselimanana, A.P., Wu, S., Nussbaums, R.A., & Stone, D.A. (2008) Extinction vulnerability of tropical montane endemism from warming and upslope displacement: a preliminary appraisal for the highest massif in Madagascar. *Global Change Biology*, 14, 1703-1720.
- Rebetez, M. & Dobbertin, M. (2004) Climate change may already threaten Scots pine stands in the Swiss Alps. *Theoretical and Applied Climatology*, 79, 1-9.
- Rebetez, M. & Reinhard, M. (2008) Monthly air temperature trends in Switzerland 1901-2000 and 1975-2004. *Theoretical and Applied Climatology*, 91, 27-34.
- Root, T.L., Price, J.T., Hall, K.R., Schneider, S.H., Rosenzweig, C., & Pounds, J.A. (2003) Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature*, 421, 57-60.
- Rudner, M. (2005) Seasonal and interannual dynamics in dwarf rush vegetation in the Southwestern Iberian Peninsula. *Phytocoenologia*, 35, 403-420.
- Rydgren, K., Økland, R.H., & Økland, T. (2003) Species response curves along environmental gradients. A case study from SE Norwegian swamp forests. *Journal of Vegetation Science*, 14, 869-880.
- Sala, O.E., Chapin, F.S., III, Armesto, J.J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Huenneke, L.F., Jackson, R.B., Kinzig, A., Leemans, R., Lodge, D.M., Mooney, H.A., Oesterheld, M., Poff, N.L., Sykes, M.T., Walker, B.H., Walker, M., & Wall, D.H. (2000) Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, 287, 1770-1774.
- Sanz-Elorza, M., Dana, E.D., Gonzalez, A., & Sobrino, E. (2003) Changes in the high-mountain vegetation of the central Iberian peninsula as a probable sign of global warming. *Annals of Botany*, 92, 273-280.
- Schiffers, K. & Tielbörger, K. (2006) Ontogenetic shifts in interactions among annual plants. *Journal of Ecology*, 94, 336-341.
- Scott, W.A. & Hallam, C.J. (2002) Assessing species misidentification rates through quality assurance of vegetation monitoring. *Plant Ecology*, 165, 101-115.
- Seynave, I., Gegout, J.C., Herve, J.C., & Dhote, J.F. (2006) Ecological factors and production of beech in France. *Forêt-Entreprise*, 167, 41-45.
- Seynave, I., Gegout, J.C., Herve, J.C., Dhote, J.F., Drapier, J., Bruno, E., & Dume, G. (2005) *Picea abies* site index prediction by environmental factors and understorey vegetation: a two-scale approach based on survey databases. *Canadian Journal of Forest Research*, 35, 1669-1678.
- Shoo, L.P., Williams, S.E., & Hero, J.M. (2006) Detecting climate change induced range shifts: Where and how should we be looking? *Austral Ecology*, 31, 22-29.
- Skelly, D.K., Joseph, L.N., Possingham, H.P., Freidenburg, L.K., Farrugia, T.J., Kinnison, M.T., & Hendry, A.P. (2007) Evolutionary Responses to Climate Change. *Conservation Biology*, 21, 1353-1355.
- Skov, F. & Svenning, J.C. (2004) Potential impact of climatic change on the distribution of forest herbs in Europe. *Ecography*, 27, 366-380.
- Smith, R.L. & Smith, T.M. (2003) Elements of ecology, 5th edn. Addison-Wesley & Benjamin Cummings, 682 p.
- Soberon, J. (2007) Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology Letters*, 10, 1115-1123.
- Sperling, F.N., Washington, R., & Whittaker, R.J. (2004) Future climate change of the subtropical North Atlantic: implications for the cloud forests of Tenerife. *Climatic Change*, 65, 103-123.
- Stenseth, N.C., Mysterud, A., Ottersen, G., Hurrell, J.W., Chan, K.S., & Lima, M. (2002) Ecological Effects of Climate Fluctuations. *Science*, 297, 1292-1296.
- Stephenson, N.L. (1990) Climatic control of vegetation distribution: the role of water balance. *American Naturalist*, 135, 649-670.
- Stockwell, D.R.B. & Peterson, A.T. (2002). Controlling bias in biodiversity data. In *Predicting species occurrences: Issues of accuracy and scale* (eds J.M. Scott, P.J. Heglund, F. Samson, J. Haufler, M. Morrison, M. Raphael & B. Wall). Island Press, Covelo, California, 537-546.
- Stohlgren, T.J., Bachand, R.R., Onami, Y., & Binkley, D. (1998) Species-environment relationships and vegetation patterns: effects of spatial scale and tree life-stage. *Plant Ecology*, 135, 215-228.

Références bibliographiques

- Sturm, M., Racine, C., & Tape, K. (2001) Climate change - Increasing shrub abundance in the Arctic. *Nature*, 411, 546-547.
- Svenning, J.C. (2003) Deterministic Plio-Pleistocene extinctions in the European cool-temperate tree flora. *Ecology Letters*, 6, 646-653.
- Svenning, J.C. & Condit, R. (2008) Biodiversity in a Warmer World. *Science*, 322, 206-207.
- Svenning, J.C., Normand, S., & Skov, F. (2008) Postglacial dispersal limitation of widespread forest plant species in nemoral Europe. *Ecography*, 31, 316-326.
- Svenning, J.C. & Skov, F. (2004) Limited filling of the potential range in European tree species. *Ecology Letters*, 7, 565-573.
- Svenning, J.C. & Skov, F. (2007) Could the tree diversity pattern in Europe be generated by postglacial dispersal limitation? *Ecology Letters*, 10, 453-460.
- Swihart, R.K., Gehring, T.M., Kolozsvary, M.B., & Nupp, T.E. (2003) Responses of 'resistant' vertebrates to habitat loss and fragmentation: the importance of niche breadth and range boundaries. *Diversity & Distributions*, 9, 1-18.
- Takahashi, K. & Kamitani, T. (2004) Effect of dispersal capacity on forest plant migration at a landscape scale. *Journal of Ecology*, 92, 778-785.
- Tansley, A.G. (1935) The use and the abuse of vegetational concepts and terms. *Ecology*, 16, 284-307.
- Taverna, K., Peet, R.K., & Phillips, L.C. (2005) Long-term change in ground-layer vegetation of deciduous forests of the North Carolina Piedmont, USA. *Journal of Ecology*, 93, 202-213.
- ter Braak, C.J.F. & Barendregt, L.G. (1986) Weighted averaging of species indicator values: Its efficiency in environmental calibration. *Mathematical Biosciences*, 78, 57-72.
- ter Braak, C.J.F. & Looman, C.W.N. (1986) Weighted averaging, logistic regression and the Gaussian response model. *Vegetatio*, 65, 3-11.
- ter Braak, C.J.F. & Prentice, I.C. (1988) A Theory of Gradient Analysis. *Advances in ecological research*, 18, 271-317.
- Theurillat, J.P. & Guisan, A. (2001) Potential impact of climate change on vegetation in the European Alps: a review. *Climatic Change*, 50, 77-109.
- Thimonier, A. (1994) Changements de la végétation et des sols en forêt tempérée européenne au cours de la période 1970-1990. Rôle possible des apports atmosphériques. Doctorat de l'Université de Paris XI Orsay, Université de Paris-sud, Centre d'Orsay, Paris, 197 p.
- Thimonier, A., Dupouey, J.L., Bost, F., & Becker, M. (1994) Simultaneous eutrophication and acidification of a forest ecosystem in North-East France. *New Phytologist*, 126, 533-539.
- Thimonier, A., Dupouey, J.L., & Timbal, J. (1992) Floristic changes in the herb-layer vegetation of a deciduous forest in the Lorraine Plain under the influence of atmospheric deposition. *Forest Ecology and Management*, 55, 149-167.
- Thomas, C.D., Cameron, A., Green, R.E., Bakkenes, M., Beaumont, L.J., Collingham, Y.C., Barend, F.N.E., Siqueira, M.F.d., Grainger, A., Hannah, L., Hughes, L., Huntley, B., Jaarsveld, A.S.v., Midgley, G.F., Miles, L., Ortega-Huerta, M.A., Peterson, A.T., Phillips, O.L., & Williams, S.E. (2004) Extinction risk from climate change. *Nature*, 427, 145-148.
- Thomas, C.D. & Lennon, J.J. (1999) Birds extend their ranges northwards. *Nature*, 399, 213-213.
- Thuiller, W., Lavorel, S., & Araujo, M.B. (2005a) Niche properties and geographical extent as predictors of species sensitivity to climate change. *Global Ecology & Biogeography*, 14, 347-357.
- Thuiller, W., Lavorel, S., Araujo, M.B., Sykes, M.T., & Prentice, I.C. (2005b) Climate change threats to plant diversity in Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102, 8245-8250.
- Truong, C., Palme, A.E., & Felber, F. (2007) Recent invasion of the mountain birch *Betula pubescens* ssp. *tortuosa* above the treeline due to climate change: genetic and ecological study in northern Sweden. *Journal of Evolutionary Biology*, 20, 369-380.
- Tryjanowski, P., Sparks, T.H., Kuczynski, L., & Kuzniak, S. (2004) Should avian egg size increase as a result of global warming? A case study using the red-backed shrike (*Lanius collurio*). *Journal of Ornithology*, 145, 264-268.
- Tryjanowski, P., Sparks, T.H., & Profus, P. (2005) Uphill shifts in the distribution of the white stork *Ciconia ciconia* in southern Poland:

Références bibliographiques

- the importance of nest quality. *Diversity and Distributions*, 11, 219-223.
- Tsujino, R. & Yumoto, T. (2007) Spatial distribution patterns of trees at different life stages in a warm temperate forest. *Journal of Plant Research*, 120, 687-695.
- Tutin, T.G., Heywood, V.H., Burges, N.A., Valentine, D.H., Walters, S.M., & Webb, D.A. (2001) *Flora Europaea 5 Volume Set and CD-ROM Pack* Cambridge university press. Mixed media, Cambridge, UK, 2392 p.
- Van Breemen, N. & Van Dijk, H.F.G. (1988) Ecosystem effects of atmospheric deposition of nitrogen in the Netherlands. *Environmental Pollution*, 54, 249-274.
- Van der Veken, S. (2008) Range dynamics of forest plant species in the face of climate change. *Dissertationes de Agricultura, Katholieke Universiteit Leuven Faculteit Bio-ingenieurswetenschappen*, 146 p.
- Van der Veken, S., Bellemare, J., Verheyen, K., & Hermy, M. (2007) Life-history traits are correlated with geographical distribution patterns of western European forest herb species. *Journal of Biogeography*, 34, 1723-1735.
- Van der Veken, S., Bossuyt, B., & Hermy, M. (2004) Climate gradients explain changes in plant community composition of the forest understorey: An extrapolation after climate warming. *Belgian Journal of Botany*, 137, 55-69.
- Venables, W.N. & Ripley, B.D. (2002) *Modern applied statistics with S-Plus*, 4th edn. Springer Verlag, New York, 495 p.
- Vetaas, O.R. (2000) Separation of subspecies along a temperature gradient. In *Proceedings IAVS Symposium*, 28-31.
- Vetaas, O.R. (2002) Realized and potential climate niches: a comparison of four *Rhododendron* tree species. *Journal of Biogeography*, 29, 545-554.
- Vitousek, P.M., Mooney, H.A., Lubchenco, J., & Melillo, J.M. (1997) Human domination of Earth's ecosystems. *Science*, 277, 494-499.
- Vittoz, P., Bodin, J., Ungricht, S., Burga, C.A., & Walther, G.R. (2008) One century of vegetation change on Isla Persa, a nunatak in the Bernina massif in the Swiss Alps. *Journal of Vegetation Science*, 6, 671-680.
- Vittoz, P. & Engler, R. (2007) Seed dispersal distances: a typology based on dispersal modes and plant traits. *Botanica Helvetica*, 117, 109-124.
- Vittoz, P. & Guisan, A. (2007) How reliable is the monitoring of permanent vegetation plots? A test with multiple observers. *Journal of Vegetation Science*, 18, 413-422.
- Vittoz, P., Randin, C., Dutoit, A., Bonnet, F., & Hegg, O. (In press) Low impact of climate change on subalpine grasslands in the Swiss Northern Alps. *Global Change Biology*.
- von Humboldt, A. & Bonpland, A. (1807) *Essai sur la géographie des plantes*, Paris.
- Walkovszky, A. (1998) Changes in phenology of the locust tree (*Robinia Pseudoacacia* L.) in Hungary. *International Journal of Biometeorology*, 41, 155-160.
- Walther, G.R. (2000) Climatic forcing on the dispersal of exotic species. *Phytocoenologia*, 30, 409-430.
- Walther, G.R. (2003) Plants in a warmer world. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics*, 6, 169-185.
- Walther, G.R., Beibner, S., & Burga, C.A. (2005a) Trends in the upward shift of alpine plants. *Journal of Vegetation Science*, 16, 541-548.
- Walther, G.R., Berger, S., & Sykes, M.T. (2005b) An ecological 'footprint' of climate change. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 272, 1427-1432.
- Walther, G.R., Gritti, E.S., Berger, S., Hickler, T., Tang, Z., & Sykes, M.T. (2007) Palms tracking climate change. *Global Ecology and Biogeography*, 16, 801-809.
- Walther, G.R. & Grundmann, A. (2001) Trends of vegetation change in colline and submontane climax forests in Switzerland. *Bulletin of the Geobotanical Institute ETH*, 67, 3-12.
- Walther, G.R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T.J.C., Fromentin, J.M., Hoegh-Guldberg, O., & Bairlein, F. (2002) Ecological responses to recent climate change. *Nature*, 416, 389-395.
- Wardle, P. & Coleman, M.C. (1992) Evidence for Rising Upper Limits of 4 Native New-Zealand Forest Trees. *New Zealand Journal of Botany*, 30, 303-314.
- Webb, T.I. (1986) Is vegetation in equilibrium with climate? How to interpret late-Quaternary pollen data. *Vegetatio*, 67, 75-91.
- Webb, T.I., B., S., & Williams, J.W. (2004) Climatically forced vegetation dynamics in eastern North America during the late

Références bibliographiques

- Quaternary period. Development in Quaternary Science, 1, 459-478.
- Weltzin, J.F., Loik, M.E., Schwinning, S., Williams, D.G., Fay, P.A., Haddad, B.M., Harte, J., Huxman, T.E., Knapp, A.K., Lin, G.H., Pockman, W.T., Shaw, M.R., Small, E.E., Smith, M.D., Smith, S.D., Tissue, D.T., & Zak, J.C. (2003) Assessing the response of terrestrial ecosystems to potential changes in precipitation. *BioScience*, 53, 941-952.
- Weltzin, J.F. & McPherson, G.R. (2003) Changing Precipitation Regimes and Terrestrial Ecosystems: A North American Perspective. Tucson: University of Arizona Press, 237 p.
- Whittaker, R.H. (1956) Vegetation of the Great Smoky Mountains. *Ecological Monographs*, 26, 1-80.
- Wiens, J.J. (2008) Commentary on Losos (2008): niche conservatism déjà vu. *Ecology Letters*, 11, 1004-1005.
- Wiens, J.J. & Graham, C.H. (2005) Niche conservatism: Integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 36, 519-539.
- Wild, J., Neuhauslova, Z., & Sofron, J. (2004) Changes of plant species composition in the Sumava spruce forests, SW Bohemia, since the 1970s. *Forest Ecology and Management*, 187, 117-132.
- Wilson, R.J., Gutierrez, D., Gutierrez, J., Martinez, D., Agudo, R., & Monserrat, V.J. (2005) Changes to the elevational limits and extent of species ranges associated with climate change. *Ecology Letters*, 8, 1138-1146.
- Wittig, R. (1988). Retrospective studies of changes in central European forests by means of repeating phytosociological surveys. In Human influence on forest ecosystems development in Europe (ed F. Salbitano). ESF FERN-CNR, Pitagora Editrice, Bologna, 139-147.
- Woodward, F.I. (1987) Climate and plant distribution. Cambridge University Press, Cambridge, 174 p.
- Yee, T.W. & Mitchell, N.D. (1991) Generalized additive models in plant ecology. *Journal of Vegetation Science*, 2, 587-602.
- Yom-Tov, Y. (2001) Global warming and body mass decline in Israeli passerine birds. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 268, 947-952.
- Zaniewski, A.E., Lehmann, A., & Overton, J.M. (2002) Predicting species spatial distributions using presence-only data: a case study of native New Zealand ferns. *Ecological Modelling*, 157, 261-280.
- Zeleny, D. (2002) 'Selfish' HOF response curves. <http://www.sci.muni.cz/botany/zeleny/selfish-hof.php>.
- Zika, P.F. (1993) Historical Species Loss in the Alpine Zone of Camels-Hump, Vermont. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 120, 73-75.

Impacts d'un réchauffement rapide du climat sur la distribution des espèces végétales forestières le long du gradient d'altitude

RESUME : L'objectif de ce travail a consisté en l'évaluation des changements récents de distribution de la flore des milieux tempérés, jusqu'ici peu étudiée, afin de déterminer dans quelle mesure les espèces végétales sont capables de réagir face à un épisode rapide de réchauffement. Pour cela nous avons travaillé en zone de montagne et sous la limite altitudinale forestière, où l'étude de l'impact du réchauffement sur la distribution des espèces de la flore tempérée est facilitée par des conditions thermiques qui varient rapidement et de manière unidirectionnelle avec l'altitude. A partir de deux échelles spatiales (globale et régionale) et en utilisant trois référentiels d'études (espèce, population et communauté), nous avons analysé les changements de distribution vis-à-vis du réchauffement sous trois points de vue différents dans le but d'écarter les différents facteurs de confusion. A l'échelle globale, l'optimum altitudinal de 171 espèces est remonté en moyenne de 65 m entre 1971 et 1993 avec un déplacement plus important chez les herbacées à durée de vie courte. Chez les arbres à durée de vie longue, nous avons montré que l'altitude moyenne des présences, pour 13 essences sur les 17 étudiées, est plus élevée dans les populations au stade juvénile que dans les populations au stade adulte sur la période récente de réchauffement (1986-2006). A l'échelle régionale, la composition des communautés végétales est devenue plus thermophile et xérophile entre 1989 et 2007. Une analyse croisée de ces trois points de vue vis-à-vis des caractéristiques biologiques, écologiques et biogéographiques des espèces a confirmé l'importance du trait biologique lié au cycle de vie des espèces pour expliquer nos résultats. Dans l'ensemble ces résultats apportent de nouveaux éléments qui confirment une remontée significative des plantes en altitude, cohérente avec l'épisode de réchauffement récent et qui complètent, pour les milieux tempérés, les observations jusqu'ici emblématiques faites dans les écosystèmes alpins, subalpins, arctiques et boréaux.

MOTS-CLES : altitude, changement climatique, communauté, distribution, espèce, forêt, montagnes françaises, niche, plante, population, remontée.

Impacts of a rapid climate warming event on forest plant species distribution along the elevation gradient

ABSTRACT : Do plant species shift their ranges in pace with the rapidly changing climate? Here we aimed to assess the magnitude of current changes in plant species distribution to answer this question for a currently understudied ecosystem, namely temperate forest. We worked in mountain environments below the tree-line limit since it provides an ideal environment for detecting shifts in temperate plant species distribution in response to climate warming because of steep and unidirectional climatic gradients across elevation. We addressed our study question at two spatial scales (whole of France and individual mountain ranges within France) and for three different range measures (overall species distributions, life-stage specific distributions, and community composition). At the scale of France, we estimated an upward shift in plant species optimum elevation averaging 65 m for 171 forest species between 1971 and 1993, with a larger shift for herbs, probably reflecting their faster generation turnover. For 13 out of 17 tree species, we found that the mean altitude of presence records for the seedling life stage was higher than for the adult life stage during the studied warm period (1986-2006). At scale of individual mountain chains, we documented changes in plant community composition towards warmer and dryer conditions between 1989 and 2007. A synthetic analysis linking the three range measures to species' biological, ecological and biogeographical characteristics confirmed generation turnover as the most important life trait determinant of the magnitude of the realized range shift. Overall these results give new insights supporting a significant upward shift in plant species distribution coherent with climate warming. It also highlights that warming-driven range shifts are already now occurring in temperate ecosystems.

KEYWORDS: elevation, climate change, community, distribution, species, forest, French mountains, niche, plant, population, upward shift.

* *AgroParisTech-INRA, UMR1092, Laboratoire d'Etude des Ressources Forêt-Bois (LERFoB), Nancy (France)*

Impacts d'un réchauffement rapide du climat sur la distribution des espèces végétales forestières le long du gradient d'altitude

RESUME : L'objectif de ce travail a consisté en l'évaluation des changements récents de distribution de la flore des milieux tempérés, jusqu'ici peu étudiée, afin de déterminer dans quelle mesure les espèces végétales sont capables de réagir face à un épisode rapide de réchauffement. Pour cela nous avons travaillé en zone de montagne et sous la limite altitudinale forestière, où l'étude de l'impact du réchauffement sur la distribution des espèces de la flore tempérée est facilitée par des conditions thermiques qui varient rapidement et de manière unidirectionnelle avec l'altitude. A partir de deux échelles spatiales (globale et régionale) et en utilisant trois référentiels d'études (espèce, population et communauté), nous avons analysé les changements de distribution vis-à-vis du réchauffement sous trois points de vue différents dans le but d'écarter les différents facteurs de confusion. A l'échelle globale, l'optimum altitudinal de 171 espèces est remonté en moyenne de 65 m entre 1971 et 1993 avec un déplacement plus important chez les herbacées à durée de vie courte. Chez les arbres à durée de vie longue, nous avons montré que l'altitude moyenne des présences, pour 13 essences sur les 17 étudiées, est plus élevée dans les populations au stade juvénile que dans les populations au stade adulte sur la période récente de réchauffement (1986-2006). A l'échelle régionale, la composition des communautés végétales est devenue plus thermophile et xérophile entre 1989 et 2007. Une analyse croisée de ces trois points de vue vis-à-vis des caractéristiques biologiques, écologiques et biogéographiques des espèces a confirmé l'importance du trait biologique lié au cycle de vie des espèces pour expliquer nos résultats. Dans l'ensemble ces résultats apportent de nouveaux éléments qui confirment une remontée significative des plantes en altitude, cohérente avec l'épisode de réchauffement récent et qui complètent, pour les milieux tempérés, les observations jusqu'ici emblématiques faites dans les écosystèmes alpins, subalpins, arctiques et boréaux.

MOTS-CLES : altitude, changement climatique, communauté, distribution, espèce, forêt, montagnes françaises, niche, plante, population, remontée.

Impacts of a rapid climate warming event on forest plant species distribution along the elevation gradient

ABSTRACT : Do plant species shift their ranges in pace with the rapidly changing climate? Here we aimed to assess the magnitude of current changes in plant species distribution to answer this question for a currently understudied ecosystem, namely temperate forest. We worked in mountain environments below the tree-line limit since it provides an ideal environment for detecting shifts in temperate plant species distribution in response to climate warming because of steep and unidirectional climatic gradients across elevation. We addressed our study question at two spatial scales (whole of France and individual mountain ranges within France) and for three different range measures (overall species distributions, life-stage specific distributions, and community composition). At the scale of France, we estimated an upward shift in plant species optimum elevation averaging 65 m for 171 forest species between 1971 and 1993, with a larger shift for herbs, probably reflecting their faster generation turnover. For 13 out of 17 tree species, we found that the mean altitude of presence records for the seedling life stage was higher than for the adult life stage during the studied warm period (1986-2006). At scale of individual mountain chains, we documented changes in plant community composition towards warmer and dryer conditions between 1989 and 2007. A synthetic analysis linking the three range measures to species' biological, ecological and biogeographical characteristics confirmed generation turnover as the most important life trait determinant of the magnitude of the realized range shift. Overall these results give new insights supporting a significant upward shift in plant species distribution coherent with climate warming. It also highlights that warming-driven range shifts are already now occurring in temperate ecosystems.

KEYWORDS: elevation, climate change, community, distribution, species, forest, French mountains, niche, plant, population, upward shift.



N° / / / / / / / / / / / / / / / /

THÈSE

pour obtenir le grade de

Docteur

de

l'Institut des Sciences et Industries du Vivant et de l'Environnement (Agro Paris Tech)

Spécialité : Sciences Forestières

présentée et soutenue publiquement par

Jonathan LENOIR

Le 27 Février 2009

IMPACTS D'UN RECHAUFFEMENT RAPIDE DU CLIMAT SUR LA DISTRIBUTION DES ESPECES VEGETALES FORESTIERES LE LONG DU GRADIENT D'ALTITUDE

Directeur de thèse : Jean-Claude GEGOUT

AgroParisTech-INRA, UMR1092, Laboratoire d'Etude des Ressources Forêt-Bois (LERFoB), 14 rue Girardet, F-54000 Nancy

Devant le jury :

M. Daniel EPRON, Professeur, Université Henri Poincaré Nancy
M. Didier ALARD, Professeur, Université Bordeaux 1
M. Pierre COUTERON, Directeur de recherche, IRD Montpellier
M. Jean-Luc DUPOUEY, Directeur de recherche, INRA Nancy
M. Pablo MARQUET, Professeur, Universidad Católica de Chile
M. Wilfried THUILLER, Chargé de recherche, LECA-CNRS Grenoble
M. Jean-Claude GEGOUT, Professeur, AgroParisTech Nancy

Président
Rapporteur
Rapporteur
Examineur
Examineur
Examineur
Directeur de thèse