



HAL
open science

Réponse spatio-temporelle de la végétation forestière au réchauffement climatique - Évaluation du remaniement de la végétation et caractérisation de l'effet des facteurs écologiques et géographiques le modulant à l'échelle de l'espèce et des communautés

Romain R. Bertrand

► To cite this version:

Romain R. Bertrand. Réponse spatio-temporelle de la végétation forestière au réchauffement climatique - Évaluation du remaniement de la végétation et caractérisation de l'effet des facteurs écologiques et géographiques le modulant à l'échelle de l'espèce et des communautés. Sciences agricoles. AgroParis-Tech, 2012. Français. NNT : 2012AGPT0065 . pastel-00839155

HAL Id: pastel-00839155

<https://pastel.hal.science/pastel-00839155v1>

Submitted on 27 Jun 2013

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.

**ECOLE
DOCTORALE RP2E**

Doctorat ParisTech

T H È S E

pour obtenir le grade de docteur délivré par

**L'Institut des Sciences et Industries
du Vivant et de l'Environnement
(AgroParisTech)**

Spécialité : Sciences Forestières et du Bois

présentée et soutenue publiquement par

Romain BERTRAND

le 7 novembre 2012

**Réponse spatio-temporelle de la végétation forestière au
réchauffement climatique**

**Evaluation du remaniement de la végétation et caractérisation de l'effet des facteurs
écologiques et géographiques le modulant à l'échelle de l'espèce et des communautés**

Directeur de thèse : **Pr. Jean-Claude GEGOUT**

Jury

M. Antoine GUISAN, Pr., Spatial ecology group, Université de Lausanne (CH)
M. Paul LEADLEY, Pr., ESE (UMR8079 CNRS/U-PSud/AgroParisTech), Université Paris-Sud
M. Vincent DEVICTOR, Dr., ISE (UMR5554 CNRS/UM2), CNRS Montpellier
M. Jean-François DHOTE, DR, Département Recherche & Développement, ONF Fontainebleau
M. Stéphane DRAY, Dr., LBBE (UMR5558 CNRS/UL1), Université Lyon 1
M. Serge MULLER, Pr., LIEBE (UMR7146 UPV-M/CNRS), Université de Lorraine Metz
M. Jean-Claude GEGOUT, Pr., LERFoB (UMR1092 AgroParisTech-INRA), AgroParisTech Nancy

Rapporteur
Rapporteur
Examineur
Examineur
Examineur
Examineur
Directeur de thèse

**REPONSE SPATIO-TEMPORELLE DE LA VEGETATION
FORESTIERE AU RECHAUFFEMENT CLIMATIQUE**

**EVALUATION DU REMANIEMENT DE LA VEGETATION ET CARACTERISATION DE
L'EFFET DES FACTEURS ECOLOGIQUES ET GEOGRAPHIQUES LE MODULANT A
L'ECHELLE DE L'ESPECE ET DES COMMUNAUTES**

**SPATIO-TEMPORAL RESPONSE OF THE FOREST VEGETATION
TO CLIMATE WARMING**

**ASSESSMENT OF THE VEGETATION RESHUFFLING AND CHARACTERISATION OF
THE EFFECT OF ECOLOGICAL AND GEOGRAPHICAL FACTORS MODULATING THIS
PROCESS AT THE SPECIES AND COMMUNITY SCALES**

REMERCIEMENTS

Mes remerciements vont tout d'abord à Jean-Claude Gégout pour sa confiance et l'indépendance qu'il m'a laissé pour mener à bien mes travaux (je pense que le résultat ne t'a pas déçu ?). J'espère que nous pourrons renforcer nos liens à l'avenir. Je le remercie aussi sur un plan plus personnel d'avoir ramené de ses nombreux voyages chilien une merveille équatorienne.

Merci à l'ADEME (réfèrent : Audrey Trevisiol) et le CR Lorraine d'avoir cru en mon projet de thèse et de l'avoir financé pendant 3 ans.

Je remercie les membres du jury d'avoir accepté d'évaluer mon travail, ainsi que pour l'étape Question/Réponse de la soutenance qui a été très intéressante et constructive.

Je remercie Jean-Daniel Bontemps pour toutes nos discussions, souvent tardives mais toujours passionnantes (voir improbables !). Je le remercie aussi pour m'avoir toujours laissé sa porte ouverte, de m'avoir traité d'égal à égal, ainsi que de m'avoir encouragé à passer au-dessus des bruits de couloirs. Je le remercie aussi pour m'avoir fourni l'alibi d'un pétage de plomb monumental avec la participation de mes amis thésards (Marie et Pierre). A ce sujet je te jure que je n'ai plus le canard ! Enfin, j'espère que nos chemins se croiseront aussi souvent que l'on pourra en vue de collaborations fructueuses mais aussi pour poursuivre cette amitié...

Je remercie Jonathan Lenoir auquel j'ai succédé et qui a su m'écouter quand je perdais confiance. Je le remercie aussi pour les road trip que l'on a fait aux USA et en Corée (heureusement que tous nos pétages de plomb se sont fait à l'écart sinon à ce jour on aurait sûrement perdu toute crédibilité...). J'espère aussi que nous continuerons à travailler ensemble (deux cerveaux valent mieux qu'un) et que l'on pourra se retrouver Simonas, Akva, Gaby, toi et moi aussi souvent que l'on pourra (Moulis-Amiens c'est pas si loin...).

Je remercie également les 2 thésards (Pierre et Marie) avec qui j'ai partagé cette expérience. Bonne ou mauvaise c'était une sacrée expérience que j'ai aimé partager avec vous. Mon petit Pierrot, mon frère Lagaule, tout simplement merci. Merci d'avoir traversé l'Atlantique pour venir assister à ma soutenance... c'était inattendu comme tes blagues ! Ne change rien (même pas ton QI de Brithney Spears). PS : Mailys prend bien soin de lui ;). PS2 : t'as retrouvé les tarières ? J'espère que nos « indices » nous amèneront à nous croiser de nombreuses fois. Marie, petite Marie ou plutôt THE Marie adulée de la FIF, merci pour ton sourire et ta bonne humeur permanente (Bordeaux c'est pas si loin de Moulis...). Quand est-ce qu'on va au ski ?

Je remercie également tous les membres de l'équipe écologie forestière du LERFoB (et même un peu plus) : Sophie, Corinne, Isabelle, Evelyne, Nicole (toutes des secrétaires... oups gestionnaires... Merci les filles !), Ingrid, Laurette, Catherine, Meriem, Sylvie, Bernard (connais-tu le nouveau slogan de Mac ? non !? nous c'est la pomme vous c'est les poires !), Bruno (tes descentes en roller dans les escaliers du

LERFoB vont me manquer), François (tu as sans doute raison le renom de la publication ne fait pas la qualité du papier... heureusement que j'ai les deux alors ☺), Jean-Michel, Jean-Claude, Damien, Vincent (sex-symbol de la FIF [je pense qu'une plaquette avec Vincent nu pour seul programme de la formation APT serait tout aussi efficace qu'un descriptif complet, à essayer ?] et en plus il sait tout faire même peigner les girafes...), et Christian (une fois que tu auras lu ce manuscrit continueras-tu à penser que la dispersion n'est pas un paramètre crucial pour prédire la distribution des espèces et comprendre la niche écologique des espèces ?).

Tiens tant que je suis dans l'APT je remercie les personnes qui ont eu la bonne idée d'arrêter mes programmes ou débrancher les ordinateurs contribuant ainsi à la prolongation de ma thèse (au total 5 mois de calculs ont été perdus)... J'ai beaucoup pensé à vous lorsque je me couchais tôt le matin afin de rattraper le temps perdu !

Merci aussi à tous les pourvoyeurs de données : Claude Vidal, Jean-Christophe Hervé, et François Morneau pour la BD IFN, et Patrice de Ruffray pour la BD Sophy. J'espère que nous continuerons à collaborer. Je tiens aussi à remercier tous ceux qui ont participé de près ou de loin à la collecte et à la mise en forme des données : techniciens IFN, les thésards du LERFoB, Benoît, Sébastien, Fabien et Erwin. Je suis arrivé malheureusement trop tard à la répartition des tâches et je n'ai fait que mettre en forme et vérifier (HEUREUSEMENT... n'est-ce pas Jonathan ?) les données. Non pas que ce n'était pas suffisant... noooooon (plus de 6 mois à faire ça, ça brise un homme...) ! Mais un peu de terrain ne nuit pas à la santé... Dommage ! En tout cas, merci à vous, pour le travail que vous fournissez car sans données pas de sciences ! Et merci aussi à Sébastien (alors toi tu es plein de connerie ☺ MERCI... faudra qu'on aille au truffe un de ces 4. Je t'apprendrai à ramasser 1 kg en 5 min ☺), Fabien (South Park en force... mes respects à Madame), et Erwin (merci de m'avoir appris à travailler !) pour votre gentillesse !

Merci à tous mes amis qui m'ont soutenu tout au long de cette thèse : Nono, Alisa et Robin, Paul et Nico ! J'ai hâte de profiter de vous et de votre progéniture. Merci à Serge et Amélie (sans oublier Féran), c'est cool de se dire qu'on va pouvoir se voir maintenant ! Vous avez été présent dans cette thèse chacun à votre manière et vous m'avez permis de m'accrocher. Ma porte vous sera toujours ouverte.

Merci à David, Fabrice, Tony, Patrick, Bredin, Manu, Damien et Agathe, Coraline et Cédric et Bertrand, Simon, Raphael et Emilien. J'espère que nous ne nous perdrons pas de vue.

Merci à mes parents et ma sœur, vous avez été géniaux ! J'espère qu'en lisant ma thèse vous vous direz que l'éloignement a servi à quelque chose. Je sais que ça ne peut pas tout compenser mais vous avez été une énorme source de motivation et de soutien ! Bref, merci d'avoir été patients et présents chacun à votre façon ! Merci à ma nièce et mon neveu pour avoir le don de me faire rire ☺. Merci aussi à tout le reste de ma famille. Merci aussi à tout le reste de ma famille pour leur soutien.

Et enfin, comment pourrais-je finir par une autre personne que toi Gaby (ma bourrinosse... mi amorcita). Cette thèse n'a finalement pas été si traumatisante avec du recul (on est 4 jours après la soutenance au

moment où j'écris ces mots ☺) car je t'ai rencontré. Je t'en ai fait vivre des choses ces deux dernières années... Merci aussi à ta famille pour m'avoir adopté car elle est super (Carlos, Mirian, Eli, Carla, Chivito, Mamacita et tous les autres... Merci !). Je ne te remercierai jamais assez pour ton amour et ton indulgence (et je m'arrête là car le reste nous appartient... vivement qu'on écrive la suite).

AVANT-PROPOS

Cette thèse présente le travail de doctorat que j'ai effectué au sein de l'équipe Ecologie Forestière du Laboratoire d'Etude des Ressources Forêt-Bois (LERFoB ; UMR1092 AgroParisTech-INRA) à Nancy, entre le 1er décembre 2007 et le 20 août 2012. Ce travail a été financé lors des 3 premières années par l'Agence De l'Environnement et de la Maîtrise de l'Energie (ADEME) et le conseil régional de Lorraine. A partir du 1er décembre 2010, ce travail a été poursuivi en parallèle de mon recrutement à temps complet en tant qu'ingénieur d'étude par le LERFoB afin de développer (i) des modèles de distributions potentielles des habitats forestiers du réseau Natura2000 en vue de son évaluation 2013 (projet TEECH commandité par le Museum National d'Histoire Naturelle et supervisé par le Dr. Damien Marage) et (ii) des modèles spatio-temporels du climat français sur la période 1960–2010 (projet commandité par la Direction Régionale de l'Alimentation, de l'Agriculture et des Forêts et le conseil régional de Lorraine, et supervisé par Dr. Christian Piedallu).

Ce manuscrit est construit d'après un plan IMReD classique (i.e. enchaînement des parties *Introduction*, *Méthodologie générale*, *Résultats*, *Discussion générale* et *Conclusions et perspectives*). Conformément aux objectifs de ce travail, la partie présentant les résultats est divisée en deux : la première évalue le remaniement des communautés végétales forestières induit par le réchauffement climatique alors que la seconde se concentre sur la caractérisation de l'effet des facteurs biotiques, abiotiques, et géographiques sur ces changements de végétation à l'échelle de l'espèce et de la communauté. A l'instar des autres parties rédigées en français, les résultats sont articulés autour de 4 articles scientifiques rédigés en anglais et publiés pour trois d'entre eux dans des revues de rang A. Une liste complète des articles et autres contributions scientifiques issus de ce travail de doctorat, ainsi que ceux réalisés au cours de cette thèse dans le cadre d'autres projets sont référencés dans les pages suivantes.

RESUME

Le changement climatique est connu pour entraîner une redistribution spatiale des conditions climatiques et avec elle une migration des espèces vers les pôles et les sommets. De tels changements impliquent une réorganisation des communautés végétales dont la nature, l'intensité et le déterminisme sont encore peu connus. L'objectif de cette thèse est d'évaluer, à large échelle spatiale et sur de longs pas de temps, les changements de composition des communautés végétales forestières induits par le réchauffement climatique, ainsi qu'analyser les facteurs écologiques et géographiques contribuant à ces changements à l'échelle de l'espèce et des communautés. La réponse de la flore forestière vis-à-vis du réchauffement climatique a été étudiée à l'échelle du territoire français (~546000 km²) à partir de larges bases de données d'observations floristiques, de données environnementales mesurées et modélisées, et d'une approche modélisatrice basée sur le concept de niche écologique et sur le caractère bio-indicateur des espèces.

Dans un premier temps, nous avons montré que le remaniement des communautés végétales a permis la compensation de 0.54°C du réchauffement climatique ayant touché les forêts de montagne entre les périodes 1965–1986 et 1987–2008 (i.e. +1.07°C) contre seulement 0.02°C pour les forêts de plaine (réchauffement = 1.11°C). Cette compensation partielle démontre l'existence d'une dette climatique de la flore induite par le réchauffement climatique. L'importance de cette dette en plaine par rapport aux montagnes provient probablement de l'effet combiné d'un déficit d'extinction et de migration des espèces en plaine conduit respectivement par une plus large tolérance thermique des plantes forestières sur cette zone et par une migration des plantes *a priori* (i) limitée par l'importante fragmentation des forêts de plaine et (ii) inférieure au déplacement des conditions thermiques en plaine. Les particularités écologiques et géographiques des forêts de plaine et de montagne nous ont amené à considérer deux types de menaces induites par le changement climatique : (i) l'attrition biotique en plaine, et (ii) la perte d'une biodiversité historique et spécifique en montagne (réduction de l'habitat des espèces alpines aboutissant à leur disparition) remplacée probablement par des espèces plus communes.

Dans un second temps, les effets de facteurs abiotiques, biotiques et géographiques pouvant amplifier ou réduire les changements de distribution des espèces et de composition des communautés induits par le réchauffement climatique ont été caractérisés. Nous avons ainsi montré que l'opportunité pour une espèce végétale de trouver un refuge climatique diminuait lorsque l'on passe des montagnes aux plaines (en lien avec la variation des conditions climatiques induite par la topographie) et lorsque la fragmentation spatiale des forêts augmente. Nous avons

établi que la diversité locale des conditions thermiques (induite par la microtopographie) devrait permettre aux plantes de compenser une part de la hausse des températures en migrant sur des distances inférieures à 1 km. Nous avons aussi montré à partir de simulations du changement de distribution du chêne pubescent au cours du 21^e s. que la dispersion et la durée de vie sont des traits biologiques qui contraignent fortement sa propagation et sa capacité à suivre les déplacements de son habitat potentiel. Ces simulations nous ont également permis de démontrer l'importance des dimensions non-climatiques pour prédire les changements de distribution des espèces, et notamment la dimension édaphique qui fragmente l'habitat mais aussi peut favoriser la persistance du chêne pubescent sous des conditions climatiques *a priori* défavorables. Nous avons également mis en évidence l'occurrence de changements de niche ontogénique chez les principales essences forestières de la zone tempérée européenne pouvant probablement contraindre leur dynamique et donc leur capacité à suivre les déplacements de leur habitat potentiel induits par les changements environnementaux. Enfin, nous avons montré que certains changements environnementaux (i.e. augmentation des précipitations, de la disponibilité en lumière et en azote du sol) ont contribué au recouvrement de la dette climatique de la flore forestière sur les deux dernières décennies.

MOTS-CLES

Aire de distribution, analyse spatio-temporelle, bio-indication, changements globaux, gradient édaphique, dispersion, déficit d'extinction et/ou de migration, dette climatique, niche écologique, modélisation, ontogénie, remaniement des communautés.

ABSTRACT

Climate change is known to cause a spatial redistribution of climatic conditions which is driving poleward and upward range shifts. Such shifts imply a reorganization of plant communities which is still poorly understood. Here we aimed to assess the changes in plant communities' composition induced by climate warming at a global scale and over a long time period, as well as to analyze the effects of ecological and geographical factors that contribute to these changes at the species and community levels. The response of the forest flora to the raising temperature has been studied across the French metropolitan territory (~546,000 km²) from large floristic databases, measured and modeled environmental data, and a modeling approach based on the concept of ecological niche and the bioindicator properties of plant species.

First, we showed that the reshuffling of plant communities allowed to recover 0.54°C of the temperature increase between the periods 1965–1986 and 1987–2008 in highland forests (i.e. +1.07°C), while it recovered only 0.02°C in lowland forest (warming = 1.11 °C). This partial compensation demonstrates the current occurrence of a climatic debt in forest vegetation caused by climate warming. The high climatic debt observed in lowland forest compared to the highland one is likely due to extinction and migration debts caused by a wider temperature tolerance of plants in lowland communities and a plant migration capacity (i) limited by the high spatial fragmentation of the lowland forest habitat and (ii) shorter than the shift of thermal conditions in lowland areas, respectively. The ecological and geographical specificity of lowland and highland forests led us to consider two different threats induced by climate change: (i) biotic attrition in lowland areas, and (ii) loss of a specific and an historic biodiversity in highland forest (mountaintop extinction of alpine species due the surface decrease of their potential habitat) likely replaced by more common species assemblage (increase of generalist plants).

Second, the effects of abiotic, biotic and geographical factors which can amplify or reduce the magnitude of both the species range shifts and the reshuffling of plant communities induced by global warming were characterized. We showed that the opportunity for a plant species to find climatic refugia decreases when (i) passing from highland to lowland areas (it relies to the climatic variability due to topography) and (ii) the spatial fragmentation of the forest territory increases. We established that the local diversity of climatic conditions (induced by microtopography) should allow plants to recover some of the temperature increase by migrating over distances less than 1 km. We also showed by simulating the range shifts of *Quercus pubescens* over the 21th century that dispersion and generation turnover are biological traits that constrain strongly its propagation and ability to track the shifts of its potential habitat. These simulations allowed us to

demonstrate the importance of considering non-climatic variables to predict species range shifts as the edaphic dimension which contributes to fragment the potential habitat, but in another way can promote the persistence of pubescent oak under *a priori* unfavorable climatic conditions. In addition, we highlighted the occurrence of ontogenetic niche shifts among the more common temperate tree species, which could likely restrict their current dynamic, and as a consequence their ability to track the shift of their potential habitat caused by environmental changes. Finally, other environmental changes (such as the increase in rainfall, light and soil nitrogen availability) could amplify the recovery of the climatic debt of the forest vegetation over the two last decades.

KEY WORDS

Distribution area, spatio-temporal analysis, bio-indication, global changes, edaphic gradient, dispersion, extinction and/or migration debt, climatic debt, ecological niche, ecological modeling, ontogeny, plant community change.

CONTRIBUTIONS SCIENTIFIQUES ISSUES DE LA THESE

PUBLICATIONS DANS UNE REVUE INTERNATIONALE A COMITE DE LECTURE

- Bertrand, R.**, Perez, V. & Gégout, J.-C. (2012) Disregarding the edaphic dimension in species distribution models leads to the omission of crucial spatial information under climate change: the case of *Quercus pubescens* in France. *Global Change Biology*, **18**, 2648-2660.
- Bertrand, R.**, Lenoir, J., Piedallu, C., Riofrío-Dillon, G., de Ruffray, P., Vidal, C., Pierrat, J.-C. & Gégout, J.-C. (2011) Changes in plant community composition lag behind climate warming in lowland forests. *Nature*, **479**, 517-520.
- Bertrand, R.**, Gégout, J.-C. & Bontemps, J.-D. (2011) Niches of temperate tree species converge towards nutrient-richer conditions over ontogeny. *Oikos*, **120**, 1479-1488.

COMMUNICATIONS ORALES DANS UN COLLOQUE INTERNATIONAL

- Bertrand, R.**, Riofrío-Dillon, G., Lenoir, J. & Gégout, J.-C. (2012) Understanding the current reshuffling of forest plant communities: amplifying and mitigating effects of secondary drivers on the impact of climate warming. In: *55th symposium of the LAVS*, Mopko, Korea.
- Bertrand, R.**, Gégout, J.-C., Pierrat, J.C. & Piedallu, C. (2010) Partial response of temperate forest plant communities to recent climate warming. In: *95th ESA Annual Meeting*, Pittsburgh, USA.
- Lenoir, J., **Bertrand, R.**, Gégout, J.-C., Svenning, J.C. & Decocq, G. (2012) Detecting contemporary-time lags in the biotic responses of forest plants to climate change. In: *55th symposium of the LAVS*, Mopko, Korea.

COMMUNICATIONS ORALES DANS UN COLLOQUE NATIONAL

- Gégout, J.-C., **Bertrand, R.**, Piedallu, C. & Seynave, I. (2012) Utilisation des données de l'Inventaire Forestier National pour spatialiser l'acidité des sols et évaluer l'impact du changement climatique sur la végétation. In: *Journée de la recherche de l'IGN*, Saint-Mandé, France.

COMMUNICATIONS SOUS FORME DE POSTER DANS UN COLLOQUE NATIONAL

- Bertrand, R.** & Gégout, J.-C. (2009) Evolution ontogénique de la niche trophique des principales essences forestières françaises au XX^e siècle. In: *Séminaire ED RP2E*, Nancy, France.

AUTRES CONTRIBUTIONS SCIENTIFIQUES

PUBLICATIONS DANS UNE REVUE INTERNATIONALE A COMITE DE LECTURE

Riofrío-Dillon, G., **Bertrand, R.** & Gégout, J.-C. (2012) Toward a recovery time: Forest herbs insight related to anthropogenic acidification. *Global Change Biology*, In Press.

Curt, T., **Bertrand, R.**, Borgnier, L., Marini, E. & Ferrieux, T. Post-fire survival and resprouting of *Quercus suber* in south-eastern France. *European journal of forest research*, Under review.

PUBLICATIONS DANS UNE REVUE DE VULGARISATION

Piedallu, C., Perez, V., Gégout, J.C., Lebourgeois, F. & **Bertrand, R.** (2009) Impact potentiel du changement climatique sur la distribution de l'Epicéa, du Sapin, du Hêtre et du Chêne sessile en France. *Revue Forestière Française*, **LXI**, 567-593.

COMMUNICATIONS ORALES DANS UN COLLOQUE INTERNATIONAL

Riofrío-Dillon, G., **Bertrand, R.** & Gégout, J.-C. (2012) Towards a Recovery Time from Acidification: French forest evidence. In: *55th symposium of the IAVS*, Mopko, Korea.

COMMUNICATIONS ORALES DANS UN COLLOQUE NATIONAL

Riofrío-Dillon, G., **Bertrand, R.** & Gégout, J.-C. (2012) Vers une sortie de la période d'acidification des sols forestiers : un aperçu à partir de la flore spontanée. In: *ECOVEG8*, Nancy, France.

Curt, T., **Bertrand, R.**, Shaffhauser, A. & Taton, T. (2008) Les communautés végétales fortement perturbées par les feux deviennent-elles plus inflammables et plus combustibles ? Un exemple dans les maquis et formations à chêne liège. In: *ECOVEG4*, Rennes, France (publication dans les actes du colloque).

Curt, T., **Bertrand, R.**, Borgnier, L., Ferrieux, T. & Marini, E. (2008) Prédiction de la mortalité et de la régénération du chêne liège après feu – Implications pour la dynamique des peuplements. In: *ECOVEG4*, Rennes, France (publication dans les actes du colloque).

COMMUNICATIONS SOUS FORME DE POSTER DANS UN COLLOQUE INTERNATIONAL

Lenoir, J., Svenning, J.C., **Bertrand, R.**, Virtanen, R., Le Roux, P.C. & Luoto, M. (2012) Determinants of Unexpected Altitudinal Range Shifts under Warming Climate. In: *CNRS symposium on Ecological Effects of Environmental Change*, Paris, France.

Curt, T., **Bertrand, R.**, Borgnier, L., Ferrieux, T. & Marini, E. (2010) The impact of fire recurrence on populations of *Quercus suber* in southeastern France. In: *VI International conference on forest fire research*, Coimbra, Portugal (publication dans les actes du colloque).

COMMUNICATIONS SOUS FORME DE POSTER DANS UN COLLOQUE NATIONAL

Bertrand, R. & Marage, D. (2012) Importance des variables non-climatiques pour le déterminisme environnemental des végétaux. In: *ECOVEG8*, Nancy, France.

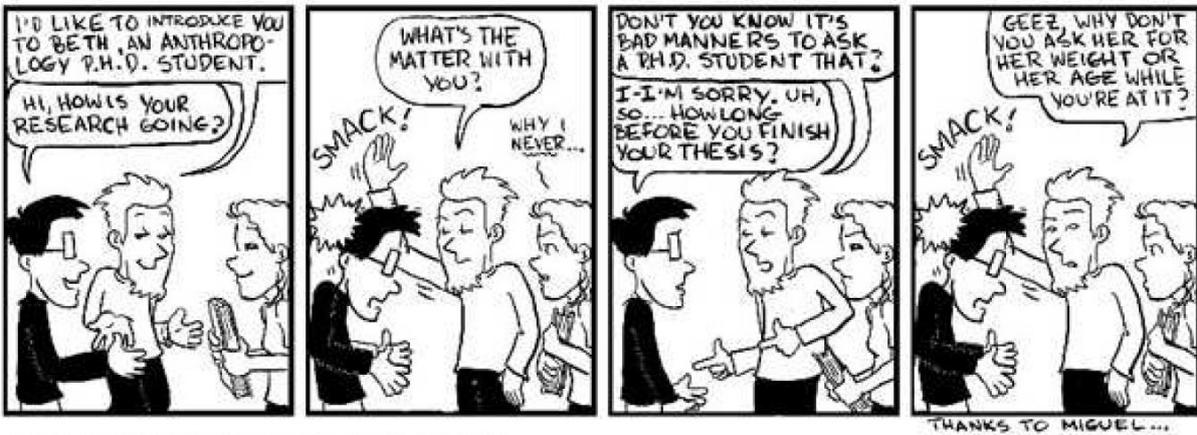
TABLE DES MATIERES

| | |
|--|------------|
| 1. INTRODUCTION..... | 23 |
| 1.1. Contexte général | 25 |
| 1.1.1. Les changements globaux..... | 25 |
| 1.1.2. Impact général sur les végétaux..... | 28 |
| 1.2. Cadre théorique : la niche écologique au service de l'étude des interactions espèces-environnement | 31 |
| 1.2.1. Le concept de niche écologique | 31 |
| 1.2.1.1. Définition historique du concept de niche écologique..... | 31 |
| 1.2.1.2. La niche ontogénique..... | 33 |
| 1.2.1.3. Théories alternatives..... | 34 |
| 1.2.1.4. Un concept récemment revisité..... | 37 |
| 1.2.2. De la niche écologique à la distribution des espèces | 40 |
| 1.2.2.1. Le lien écologique | 40 |
| 1.2.2.2. Conservation de la niche vs. conservation de la distribution : 2 stratégies face aux changements environnementaux | 43 |
| 1.2.3. Modélisation de la niche écologique : approche mécaniste vs. corrélative..... | 48 |
| 1.3. Etat de l'art : Réponse spatio-temporelle de la végétation au réchauffement climatique..... | 55 |
| 1.3.1. Evidence du changement de distribution des espèces et du remaniement des communautés végétales | 55 |
| 1.3.2. Facteur modulant la réponse des espèces au climat..... | 58 |
| 1.3.2.1. Dispersion..... | 58 |
| 1.3.2.2. Le milieu : physiographie, fragmentation spatiale, et variation spatiale du climat..... | 62 |
| 1.3.2.3. La multidimensionnalité de la niche..... | 64 |
| 1.3.2.4. Cycle de vie et changements ontogéniques de niche écologique..... | 67 |
| 1.3.2.5. Interactions biotiques..... | 71 |
| 1.3.2.6. Diversité génétique, plasticité phénotypique et adaptation évolutive | 72 |
| 1.4. Objectifs, positionnement théorique et articulation de la thèse | 76 |
| 2. METHODOLOGIE GENERALE | 83 |
| 2.1. Description des données floristiques | 85 |
| 2.1.1. EcoPlant | 85 |
| 2.1.2. Sophy..... | 86 |
| 2.1.3. Inventaire Forestier National..... | 86 |
| 2.1.4. Prétraitement et homogénéisation des données | 88 |
| 2.2. Description des variables environnementales | 89 |
| 2.2.1. Indicateurs climatiques..... | 89 |
| 2.2.1.1. Données historiques et spatialisées sur la période 1960–2008..... | 89 |
| 2.2.1.2. Données spatialisées des conditions climatiques moyennes 1961–1990..... | 96 |
| 2.2.1.3. Données climatiques futures | 97 |
| 2.2.2. Indicateurs trophiques..... | 99 |
| 2.2.2.1. Les données mesurées | 100 |
| 2.2.2.2. Les données spatialisées..... | 101 |
| 2.3. Etude de la distribution des espèces et de son déterminisme environnemental | 102 |

| | |
|--|------------|
| 2.3.1. Modélisation de la distribution des espèces | 102 |
| 2.3.1.1. Echantillonnage | 102 |
| 2.3.1.2. Description du modèle | 102 |
| 2.3.1.3. Construction des modèles de distribution des espèces..... | 103 |
| 2.3.1.4. Qualité et validation des ajustements..... | 104 |
| 2.3.2. Evaluation des changements de niche écologique dans l'espace environnemental | 105 |
| 2.3.3. Développement d'un <i>process-based model</i> dynamique et stochastique pour la prédiction des changements de distribution des espèces | 106 |
| 2.4. Suivi du remaniement des communautés végétales forestières à partir d'observations floristiques temporaires | 111 |
| 2.4.1. Echantillonnage spatio-temporel | 111 |
| 2.4.2. Utilisation de la bio-indication comme un indicateur du remaniement des communautés végétales..... | 113 |
| 3. EVALUATION DE L'IMPACT DU RECHAUFFEMENT CLIMATIQUE RECENT : LE REMANIEMENT DES COMMUNAUTES VEGETALES EST RETARDE DANS LES FORETS DE PLAINE | 119 |
| 3.1. Abstract..... | 121 |
| 3.2. Introduction..... | 122 |
| 3.3. Methods summary | 126 |
| 3.4. Results | 130 |
| 3.5. Discussion | 132 |
| 3.6. Conclusion..... | 136 |
| 3.7. Supplementary Methods..... | 136 |
| 3.7.1. Study area | 136 |
| 3.7.2. Floristic data collection | 137 |
| 3.7.3. Meteorological data collection..... | 138 |
| 3.7.4. Modelling method to infer temperature from the floristic assemblage..... | 139 |
| 3.7.5. Reconstruction of temperature trends | 140 |
| 3.7.6. Data analysis | 141 |
| 3.8. Acknowledgements | 143 |
| 3.9. Author contributions | 143 |
| 4. FACTEURS MODULANT LA REPONSE DE LA VEGETATION FORESTIERE AU RECHAUFFEMENT CLIMATIQUE..... | 145 |
| 4.1. Effet confondant d'autres changements environnementaux : cas du changement des conditions lumineuses en forêts de plaine | 147 |
| 4.1.1. Contexte du travail..... | 147 |
| 4.1.2. Réponse au commentaire | 148 |
| 4.1.3. Author contributions..... | 149 |
| 4.2. Multidimensionnalité de la niche : importance de la dimension édaphique..... | 150 |
| 4.2.1. Abstract..... | 150 |
| 4.2.2. Introduction..... | 151 |

| | |
|--|------------|
| 4.2.3. Material and Methods..... | 152 |
| 4.2.3.1. Ecology of <i>Quercus pubescens</i> | 152 |
| 4.2.3.2. Species dataset..... | 153 |
| 4.2.3.3. Environmental variables included in the SDMs..... | 154 |
| 4.2.3.4. Future climatic projections..... | 155 |
| 4.2.3.5. Fitting SDMs..... | 155 |
| 4.2.3.6. Dynamic future predictions using a cellular automaton..... | 158 |
| 4.2.4. Results..... | 163 |
| 4.2.4.1. Current projections of SDM..... | 163 |
| 4.2.4.2. Simulations of future projections..... | 166 |
| 4.2.5. Discussion..... | 173 |
| 4.2.6. Supplementary methods..... | 176 |
| 4.2.6.1. Pool of environmental variables..... | 176 |
| 4.2.6.2. Variable selection in SDM..... | 177 |
| 4.2.6.3. Potential bias of using a bio-indicated variable in SDM..... | 178 |
| 4.2.6.4. Test of the impact of spatial resolution in SDM..... | 178 |
| 4.2.7. Acknowledgements..... | 179 |
| 4.2.8. Author contributions..... | 179 |
| 4.3. Changements ontogéniques de niche : la niche écologique des arbres convergent vers des conditions nutritionnelles plus riches au cours de l'ontogénie..... | 180 |
| 4.3.1. Abstract..... | 180 |
| 4.3.2. Introduction..... | 181 |
| 4.3.3. Materials and methods..... | 183 |
| 4.3.3.1. Data description..... | 183 |
| 4.3.3.2. Environmental variables included in niche models..... | 185 |
| 4.3.3.3. Modelling method..... | 185 |
| 4.3.3.4. Estimation of niche parameters with bootstrap simulations..... | 186 |
| 4.3.4. Results..... | 188 |
| 4.3.4.1. Niche optimum shifts..... | 189 |
| 4.3.4.2. Niche amplitude shifts..... | 190 |
| 4.3.5. Discussion..... | 191 |
| 4.3.5.1. Increase in nutritional requirements over tree species' lifespan..... | 193 |
| 4.3.5.2. Importance of ontogenetic niche shifts..... | 195 |
| 4.3.6. Acknowledgements..... | 196 |
| 4.3.7. Author contributions..... | 197 |
| 5. DISCUSSION GENERALE..... | 199 |
| 5.1. Réponse de la végétation forestière au réchauffement climatique..... | 201 |
| 5.1.1. Un remaniement des communautés plus ou moins retardé..... | 201 |
| 5.1.2. Des conséquences inégales sur le territoire..... | 204 |
| 5.2. Quels facteurs participent aux changements de distribution et au remaniement de la végétation forestière induits par le réchauffement climatique ?..... | 209 |
| 5.2.1. L'accessibilité du milieu limite la capacité des espèces à suivre le réchauffement climatique..... | 209 |
| 5.2.2. Cycle de vie : temps de génération et niche ontogénique..... | 214 |

| | |
|---|------------|
| 5.2.3. La végétation forestière ne répond pas qu'au réchauffement climatique..... | 218 |
| 5.2.4. Vers une quantification de l'effet des facteurs amplifiant ou réduisant la dette climatique de la végétation forestière..... | 222 |
| 5.3. Limites des résultats | 229 |
| 5.3.1. Transfert temporel de la niche réalisée | 229 |
| 5.3.2. La résolution spatiale kilométrique est-elle suffisante ? | 232 |
| 5.3.3. Analyse spatio-temporelle de données <i>in situ</i> | 234 |
| 5.3.4. <i>simRShift</i> : pertinence écologique du modèle ?..... | 236 |
| 6. CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES..... | 239 |
| 6.1. Synthèse des résultats | 241 |
| 6.2. Perspectives | 245 |
| 6.2.1. Poursuivre, étendre et vulgariser le suivi du remaniement des communautés végétales forestières induit par le réchauffement climatique..... | 245 |
| 6.2.2. Améliorer les connaissances du remaniement actuel des communautés végétales | 246 |
| 6.2.3. Analyser la redistribution des conditions climatiques et vérifier ces conséquences pour la migration des espèces | 250 |
| 6.2.4. Quantifier et comparer l'effet limitant de la niche écologique, la durée de vie, la dispersion, et la fragmentation spatiale sur les changements de distribution des espèces | 252 |
| 6.2.5. Quantifier l'incertitude de l'utilisation de la niche réalisée lorsque celle-ci est ajustée sur une période de changements environnementaux | 253 |
| 6.2.6. Analyser l'effet du changement de niche ontogénique sur la réponse des plantes aux changements environnementaux | 254 |
| 6.2.7. Développer une méthode de bio-indication tenant compte de la tolérance environnementale des espèces | 255 |
| 6.2.8. Continuer le développement de <i>simRshift</i> | 256 |
| 7. REFERENCES | 259 |
| 8. ANNEXE | 295 |
| 8.1. Annexe 1..... | 297 |



JORGE CHAM ©THE STANFORD DAILY

1. INTRODUCTION

1.1. Contexte général

1.1.1. Les changements globaux

Les changements globaux font référence à divers changements naturels ou d'origine anthropique des processus biologiques et physiques du système terrestre. Ils prennent la forme de différentes composantes pouvant interagir entre elles et parmi lesquelles nous trouvons : le changement de la composition de l'atmosphère, le changement climatique, le changement d'utilisation du sol, l'érosion de la biodiversité et les invasions biologiques (Vitousek, 1992). Il est admis aujourd'hui que l'Homme, du fait de la croissance de sa population (passage de 3 à 6.8 milliards d'habitants dans le monde entre 1960 et 2010 d'après la Banque Mondiale) et de l'utilisation des ressources qu'elle nécessite, modèle son environnement et participe de manière active au changement global (Vitousek, 1997 ; **figure 1-1**).

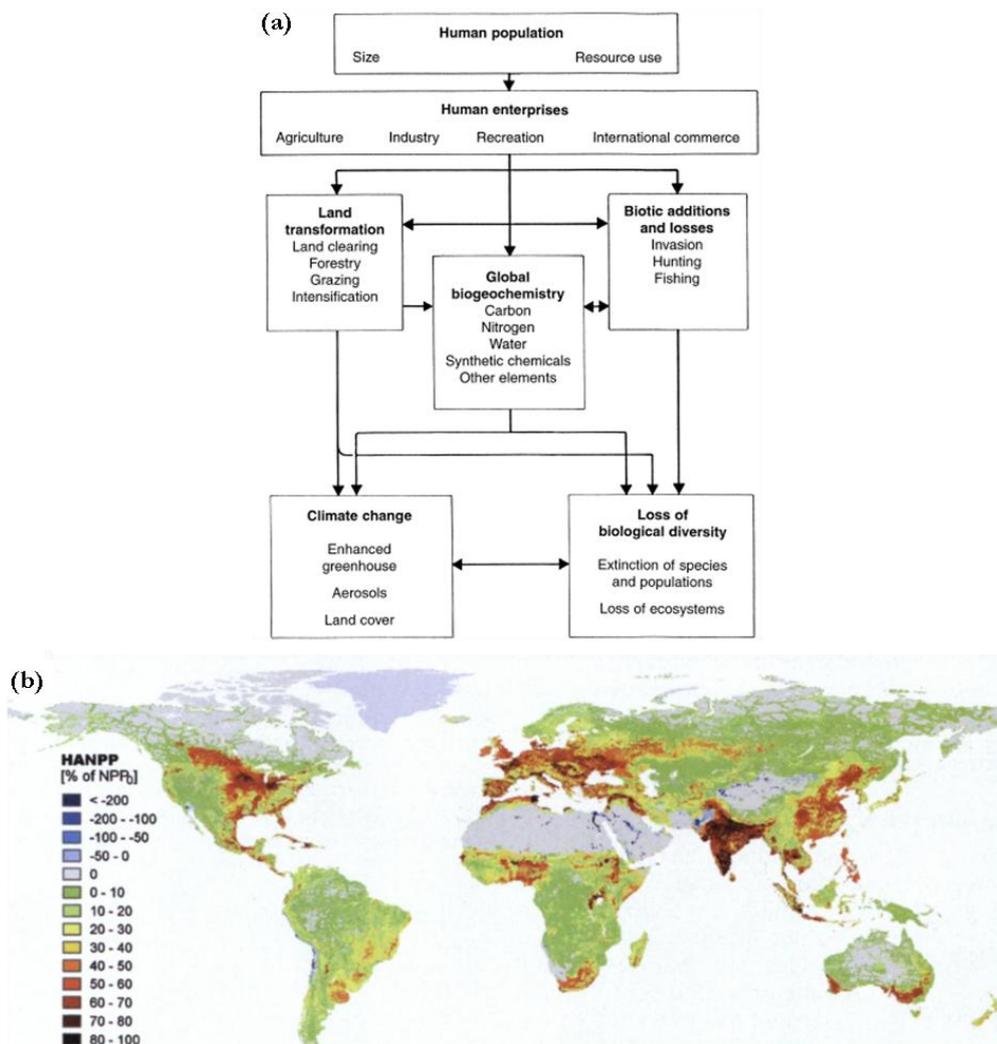


Figure 1-1 : Origine anthropique du changement global. (a) Effet direct et indirect de l'Homme sur le système terrestre (Vitousek, 1997). **(b)** Carte de l'appropriation humaine de la production primaire nette

(HANPP : Human Appropriation of Net Primary Production ; Haberl *et al.*, 2007). En bleu les zones présentant une augmentation de la production primaire nette ; de vert à rouge un gradient croissant d'anthropisation du milieu.

De par sa médiatisation, son investigation, et ses premiers effets ressentis sur les écosystèmes et l'humanité, le changement climatique est sûrement le plus connu des changements environnementaux globaux (IPCC, 2007a). Bien que nous soyons dans une phase de réchauffement naturel de la Terre, il n'en est pas moins reconnu que l'Homme participe activement à ce phénomène entraînant un réchauffement climatique accéléré sans précédent (Stott *et al.*, 2000 ; Rosenzweig *et al.*, 2008 ; Huber & Knutti, 2012 ; Muller *et al.*, Submitted). L'utilisation croissante des énergies fossiles depuis le début du siècle a dégagé de grandes quantités de gaz dans l'atmosphère (passage de 280 à 395 ppm de CO₂ dans l'atmosphère entre 1850 et 2009 ; Vermeulen *et al.*, 2011) accentuant l'effet de serre, modifiant le bilan radiatif de la Terre et contribuant ainsi au réchauffement climatique (Hansen *et al.*, 1981 ; Hansen *et al.*, 2007 ; IPCC, 2007a). La température moyenne annuelle a augmenté en moyenne de 0.07°C ($\pm 0.02^\circ\text{C}$) par décennie entre 1901 et 2005 à la surface du globe (Brohan *et al.*, 2006), atteignant un taux de +0.17°C ($\pm 0.05^\circ\text{C}$) par décennie à partir de 1979¹ (Smith & Reynolds, 2005) (**figure 1-2a**). A l'échelle mondiale, le réchauffement est très hétérogène (varie de -0.75°C à +0.75°C par décennie entre 1979 et 2005) touchant plus fortement l'hémisphère Nord (**figure 1-2c**). Le changement climatique en France est caractérisé par un réchauffement plus important que la moyenne mondiale, atteignant +0.5°C par décennie entre 1979 et 2005 (source : Météo France), et par une forte variabilité spatiale (**figure 1-2b et d**). Au cours du 21^e s., les scénarios de changement climatique prévoient une augmentation de 0.5 à 8°C à l'échelle mondiale suivant le développement économique et la localisation (2 à 8°C en France ; IPCC, 2007a). Ces scénarios semblent déjà sous-estimer la hausse des températures sur la période 1995–2007 (Rahmstorf *et al.*, 2007). Depuis l'échec du sommet de Durban (2011), repoussant à 2020 tout accord contraignant de réduction des émissions de gaz à effet de serre, il est très probable que les 2°C de hausse globale des températures soient atteints dans les prochaines années (valeur considérée comme un seuil de danger par certains climatologues; Rockström *et al.*, 2009 ; Betts *et al.*, 2011 ; New *et al.*, 2011 ; Rogelj *et al.*, 2011).

¹ Le début des années 1980s est considéré comme le début du réchauffement climatique contemporain (IPCC, 2007b). En France le ressenti du réchauffement climatique contemporain semble plus tardif, vers le milieu des années 80s (Moisselin *et al.*, 2002).

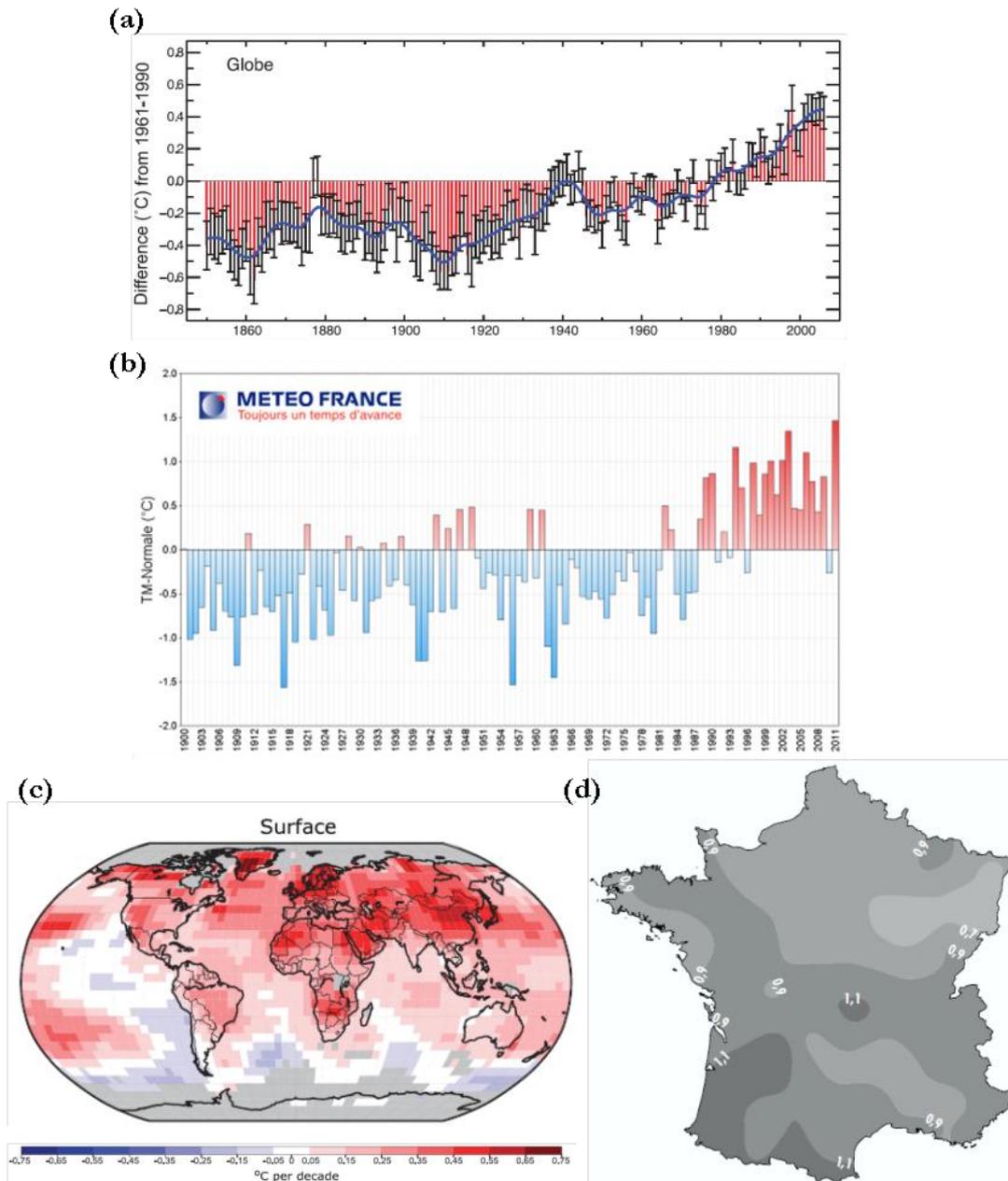


Figure 1-2 : Evolution spatio-temporelle des anomalies de température annuelle. (a) Evolution mondiale entre 1850 et 2006 par rapport à la moyenne des températures de la période 1961–1990 et estimée à partir de la base de données HadCRUT3 (<http://www.cru.uea.ac.uk/>; IPCC, 2007b). Les barres d'erreur précisent l'intervalle de confiance (5 à 95%) et la courbe bleue représente un lissage par décennie. (b) Evolution française entre 1901 et 2011 par rapport à la moyenne des températures de la période 1971–2000 (source Météo France). (c) Cartographie du changement de température entre 1979 et 2005 à la surface de la Terre à partir de mesures satellite (gris = mesures incomplètes ; IPCC, 2007b). (d) Cartographie du changement de température en France métropolitaine au cours du 20^e s. (Moisselin et al., 2002).

L'effet du changement climatique sur le régime des précipitations est beaucoup moins clair du fait de l'incertitude des données et du peu de recul des séries temporelles (IPCC, 2007b ; Wentz *et al.*, 2007). Il a toutefois été reporté une tendance à l'augmentation du cumul annuel des précipitations en France (essentiellement dans le Nord ; Moisselin *et al.*, 2002) et dans le monde (Wentz *et al.*, 2007) au cours du 20^e s., ainsi qu'une importante variabilité spatiale. Le GIEC attribue cette augmentation de la pluviométrie annuelle à un accroissement de 2 à 4% des événements de fortes précipitations (Moisselin *et al.*, 2002). Plus largement, le changement climatique serait à l'origine de l'accentuation actuelle des événements climatiques extrêmes (principalement les canicules et les épisodes de fortes précipitations ; Coumou & Rahmstorf, 2012).

Les cycles biogéochimiques sont aussi perturbés par les activités humaines (Vitousek, 1992 ; Galloway, 2001 ; Galloway *et al.*, 2008 ; Hastings *et al.*, 2009). Les dépôts atmosphériques soufrés et azotés, ainsi que les pollutions agricoles ont eutrophisé et acidifié les écosystèmes au cours du 20^e s., principalement à proximité des zones industrialisées (Thimonier *et al.*, 1994 ; Vitousek *et al.*, 1997 ; Lövblad *et al.*, 2004). Sous l'impulsion de mesures environnementales et d'avancées technologiques visant à réduire ces émissions, les dépôts atmosphériques ont diminué à partir des années 90 réduisant d'autant les intrants d'origine anthropique dans les écosystèmes (Lövblad *et al.*, 2004). En France, les émissions de soufre et d'azote ont diminué de 70 et 21% au cours des 20 dernières années (Coddeville *et al.*, 2004 ; www.emep.int).

1.1.2. Impact général sur les végétaux

Le changement climatique et l'altération des cycles biogéochimiques modifient le déterminisme environnemental des espèces impactant en premier lieu leur physiologie, puis leur phénologie et de façon ultime leur distribution (**figure 1-3** ; Vitousek *et al.*, 1997 ; Norby, 1998 ; Hughes, 2000 ; Parmesan, 2006). L'enrichissement global en carbone et azote du 20^e s. a perturbé l'équilibre entre les éléments minéraux et modifié les contraintes nutritionnelles pour les plantes (Peñuelas *et al.*, 2012). L'acidification s'est traduite par une augmentation de $[H^+]$ et $[Al^{3+}]$ dans le sol, la désaturation du complexe d'échange et le lessivage des cations basiques ayant pour effet d'augmenter la toxicité aluminique des sols et de diminuer la concentration en éléments nutritifs disponibles pour les plantes (Cronan & Grigal, 1995 ; Schoenholtz *et al.*, 2000). Elle entraîne une diminution de la croissance des forêts et de leur niveau de recrutement (e.g. Sverdrup & Warfvinge, 1993 ; Farr *et al.*, 2009), allant même jusqu'à être une cause de leur dépérissement au cours du 20^e s. et favoriser la sensibilité au climat des forêts les plus perturbées (e.g. Sverdrup & Warfvinge, 1993 ; Drobyshev *et al.*, 2007). A l'inverse, le réchauffement climatique par

accroissement de la période de végétation (e.g. Menzel & Fabian, 1999), les émissions d'azote par levée de contraintes nutritionnelles (Bontemps *et al.*, 2011), et les émissions de CO₂ par stimulation de la photosynthèse (e.g. Tissue *et al.*, 1997 ; Ceulemans *et al.*, 1999) ont participé à l'accroissement de la production primaire au cours du 20^e s. dans les zones tempérées et boréales où température et nutrition azotée limitent le développement des plantes (Townsend *et al.*, 1996 ; Myneni *et al.*, 1997 ; Nemani *et al.*, 2003). Le réchauffement climatique impacte aussi le cycle de vie des organismes vivants (Penuelas *et al.*, 2002 ; Menzel *et al.*, 2006 ; Parmesan, 2006). En effet, la durée de la période de végétation s'est allongée dans l'hémisphère Nord au cours du 20^e s. (e.g. +29 et +10.8 jours, respectivement, en zones méditerranéenne et tempérée ; Menzel & Fabian, 1999 ; Penuelas *et al.*, 2002). La floraison des arbres ainsi que la fructification ont été avancées (e.g. -6 et -9 jours, respectivement, pour la floraison et la fructification depuis 1952 et 1974 en zone méditerranéenne d'après Penuelas *et al.*, 2002 ; Menzel & Dose, 2005 ; Gunderson *et al.*, 2012). Des changements phénologiques qui devraient s'accroître au cours du 21^e siècle (Lebourgeois *et al.*, 2010 ; Vitasse *et al.*, 2011). Même si l'effet du changement climatique sur la dormance, la germination et la viabilité des graines n'est pas encore totalement compris, celles-ci sont aussi impactées et devraient avoir de fortes implications pour la dynamique des populations et la migration des espèces à plus large échelle (Ooi *et al.*, 2009 ; Walck *et al.*, 2011 ; Ooi *et al.*, 2012 ; Ooi, 2012).

En réponse aux changements environnementaux globaux, les espèces peuvent s'adapter ou tout du moins s'acclimater (e.g. Parmesan, 2006 ; Hoffmann & Sgro, 2011). Par exemple, il a été reporté que certaines plantes avaient tendance à développer moins de stomates en réponse aux émissions de CO₂ (Beerling & Kelly, 1997), ainsi qu'une taille plus petite que par le passé en réponse à l'augmentation des températures (Sheridan & Bickford, 2011). Toutefois il est reconnu que l'intensité et la rapidité du changement climatique actuel ne permettent qu'une réponse évolutive limitée des espèces (e.g. Huntley, 2007). Lorsqu'elles ne tolèrent plus les conditions environnementales, leurs survies passent par la migration. Ainsi, il a été observé un déplacement global de l'aire de répartition des espèces vers les pôles (e.g. +10 km par décennie pour les arbres aux Etats-Unis ; Woodall *et al.*, 2009) ou vers les sommets (+29 m par décennie pour les plantes forestières en France ; Lenoir *et al.*, 2008) pour compenser la hausse des températures (Parmesan & Yohe, 2003 ; Root *et al.*, 2003). De tels déplacements entraînent une restructuration des communautés impactant les relations interspécifiques et plus globalement le fonctionnement des écosystèmes (Hughes, 2000 ; Walther, 2010 ; Martin & Maron, 2012), auxquels il faut ajouter des changements de flore plus locaux liés à l'acidification, l'eutrophisation et la disponibilité en lumière (e.g. Keith *et al.*, 2009b ; Verheyen *et al.*, 2012). Les prévisions futures montrent une

probable accentuation des déplacements d'espèces pouvant aboutir à la formation de nouvelles communautés et d'écosystèmes (Williams & Jackson, 2007 ; Hobbs *et al.*, 2009) et pouvant à terme menacer la biodiversité (Thomas *et al.*, 2006 ; Engler *et al.*, 2011 ; Thuiller *et al.*, 2011).

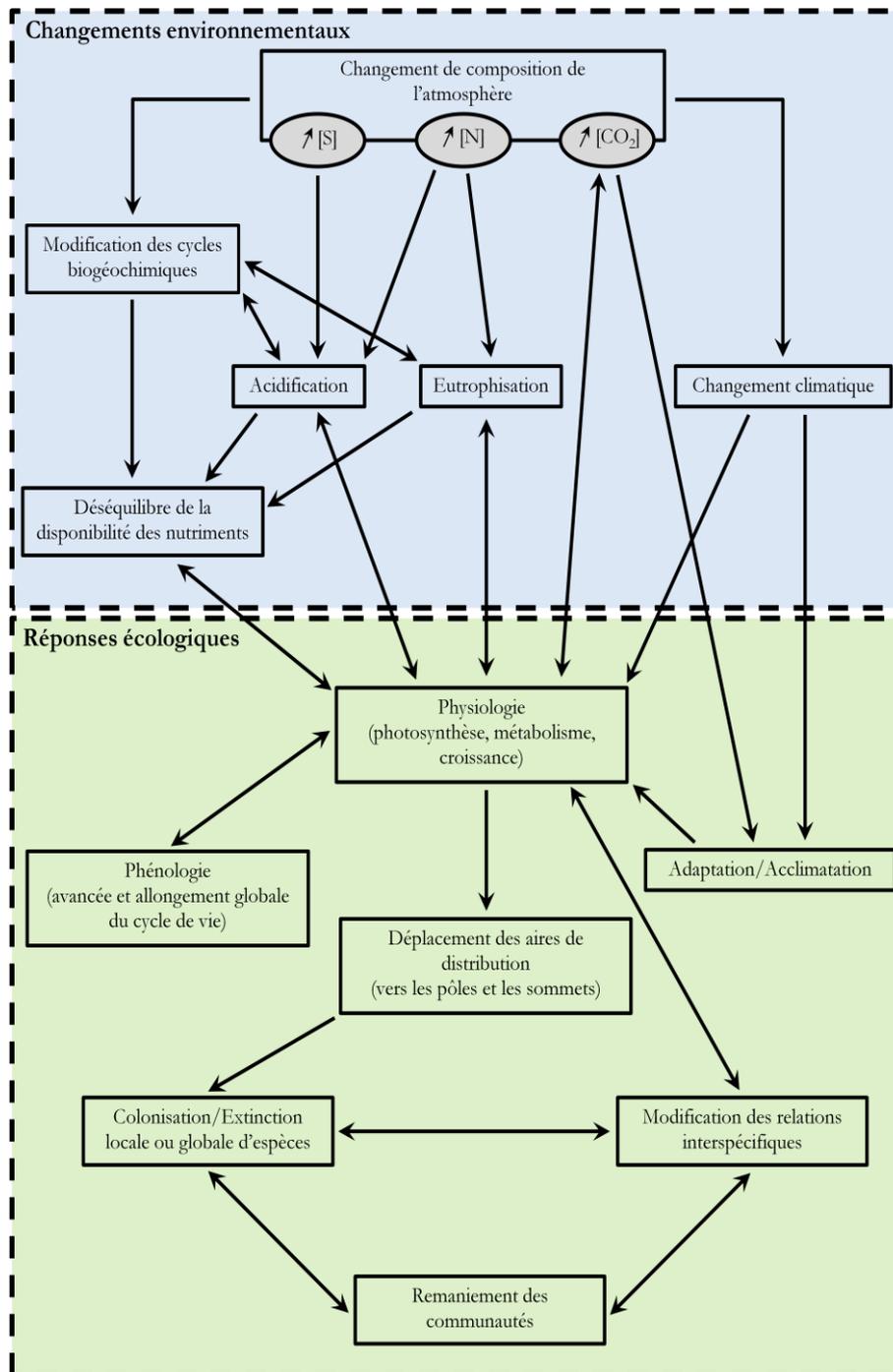


Figure 1-3: Réponse écologique des végétaux aux changements environnementaux. Les changements environnementaux modifient la physiologie des espèces entraînant des changements phénologiques et à terme des déplacements d'aires de distribution d'espèces lorsque les conditions environnementales ne sont plus tolérées. Les colonisations et extinctions locales ou globales des espèces modifient les relations interspécifiques et aboutissent à un remaniement des communautés.

1.2. Cadre théorique : la niche écologique au service de l'étude des interactions espèces-environnement

1.2.1. Le concept de niche écologique

1.2.1.1. Définition historique du concept de niche écologique

Même s'il faut attendre le début du 20^e s. pour que le concept soit introduit, il avait déjà été implicitement employé dans le cadre des travaux de Darwin (1859) et Wallace (1876) sur la sélection naturelle et l'évolution des espèces (e.g. nommé « line of life » dans les travaux de Darwin). Historiquement, Grinnell (1917) et Elton (1927) ont développé deux visions de ce concept aussi complémentaires que différentes. Selon Grinnell, la niche écologique est définie par la position d'une espèce par rapport à son environnement abiotique (conditions thermiques, hydriques, et nutritionnelles principalement) et biotique (interaction avec les autres espèces). Elton propose, lui, une vision à la fois plus fonctionnelle et centrée sur la communauté en faisant référence aux fonctions qu'assure l'espèce dans la chaîne alimentaire et à son impact sur l'environnement (producteur primaire, secondaire, prédateur). L'un perçoit l'environnement comme la cause de la présence des espèces (Grinnell) alors que l'autre le voit plus comme une conséquence à l'assemblage des espèces dans les communautés (Elton). Cette dualité a été reprise par Odum (1959) et Leibold (1995) distinguant l'*habitat-adresse* de la *niche-profession* pour le premier, et la *requirement niche* de l'*impact niche* pour le second (la première et seconde terminologies distinguant respectivement la niche écologique selon Grinnell de celle d'Elton).

Hutchinson proposa en 1957 une avancée notable en formalisant le concept de niche écologique principalement centré sur l'approche de Grinnell. Selon lui la niche représente un hypervolume à n dimensions regroupant l'ensemble des conditions écologiques ou ressources (définies par chaque dimension) nécessaires au développement pérenne de l'espèce (i.e. englobe l'environnement favorable pour la croissance, la reproduction et la survie de l'espèce). Tout comme Tansley (1917), il différencie la niche fondamentale de la niche réalisée (**figure 1-4**). La niche fondamentale d'une espèce correspond à l'ensemble des conditions environnementales abiotiques permettant à l'espèce d'exister indéfiniment. Cette niche est purement théorique au sens où elle n'est pas observable *in situ* (sauf dans des conditions particulières où la compétition interspécifique est supprimée, e.g. monoculture), une sorte d'expression génétique de la relation espèce-environnement. A l'inverse la niche réalisée correspond à l'hypervolume des conditions environnementales défini par la niche fondamentale sous contrainte des relations biotiques, c'est l'expression *in situ* de la niche. Bien que considérée souvent plus réduite que la niche fondamentale, la niche réalisée est parfois en contexte particulier (souvent des conditions

environnementales extrêmes ou perturbées ; Callaway *et al.*, 2002) sous l'influence d'interactions positives entre espèces (facilitation et symbiose) étendant au contraire la niche à des conditions *a priori* non favorables à l'espèce (**figure 1-4** ; Callaway & Walker, 1997 ; Selosse & Le Tacon, 1999 ; Valiente-Banuet & Verdu, 2008 ; Chen *et al.*, 2009b ; le Roux *et al.*, 2012). Ce type d'interactions est souvent occulté, à tort, lors de l'interprétation de la niche réalisée de l'espèce (Araujo & Guisan, 2006).

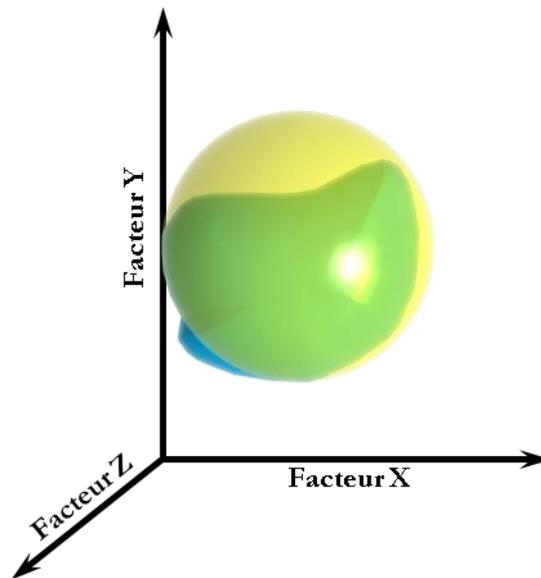


Figure 1-4 : Représentation théorique de la niche écologique d'une espèce en fonction de 3 gradients environnementaux. Les niches fondamentale (en jaune) et réalisée (en bleu et vert) sont différenciées. La niche réalisée peut occuper un sous volume au sein (i.e. compétition représentée en vert) ou en dehors (i.e. symbiose ou facilitation représentée en bleu) de la niche fondamentale suivant la nature et l'intensité des interactions biotiques agissant sur l'espèce *in situ*.

Le concept de niche écologique a été repris et étendu par les recherches de MacArthur pour en faire un cadre théorique de travail basé sur l'étude (i) de la largeur de niche (i.e. la gamme des conditions ou ressources utilisées par une espèce), (ii) de la séparation des niches (i.e. le niveau de différenciation des ressources utilisées par les espèces coexistant au sein de communautés), (iii) du chevauchement de niche (i.e. le niveau de partage des ressources utilisées de manière commune par différentes espèces), et (iv) de l'assemblage des niches dans les communautés (i.e. l'organisation des espèces au sein des communautés) (Vandermeer, 1972). Même si cette vision est principalement basée sur l'approche fonctionnelle d'Elton, elle n'exclut pas pour autant la vision de Grinnell reprise par Hutchinson. Dès lors la niche écologique est au centre de divers travaux aussi bien en écologie évolutive, écologie des populations et des communautés, et biogéographie (Chase & Leibold, 2003). Un total de 535 articles scientifiques en

écologie comporte les termes « ecological niche » depuis 1975 d'après *Web of Science* (apps.isiknowledge.com/).

1.2.1.2. *La niche ontogénique*

Le concept de niche ontogénique a été initié par Grubb (1977) afin de mieux comprendre la structuration des communautés et le maintien de la biodiversité. Pour cela il reprend le concept de niche écologique lui ajoutant une dimension temporelle laissant la possibilité au déterminisme environnemental des espèces de varier au cours de leur cycle de vie. Grubb identifie 4 niches ontogéniques qui selon lui devraient être distinguées pour avoir une vision complète de la niche écologique des plantes :

- La niche dite *habitat* qui correspond aux conditions environnementales rencontrées et tolérées dans l'habitat par les individus matures.
- La niche dite *life-form* qui correspond aux conditions environnementales nécessaires à la croissance des plantes.
- La niche dite *phenological* qui correspond aux conditions environnementales expliquant le développement saisonnier des plantes (e.g. débourrement, floraison, ...).
- La niche dite *regeneration* qui correspond aux conditions environnementales nécessaires à la plante pour qu'un individu mature soit remplacé par un autre.

Cette déclinaison de niche n'est toutefois pas une règle générale en écologie. Young *et al.* (2005) préconise l'utilisation d'une typologie différente en écologie de la restauration. Il distingue les niches de dispersion, d'installation, des adultes, et exprimée *in situ* (**figure 1-5**). Ainsi, la niche ontogénique peut être définie plus généralement comme l'ensemble des conditions environnementales biotiques et abiotiques nécessaires et/ou contraignantes au développement d'un stade critique d'une espèce. La définition classique de la niche écologique correspond donc à l'ensemble des conditions environnementales définissant les niches ontogéniques et permettant à une espèce d'accomplir la totalité de son cycle de vie. Dans son approche, Grubb (1977) explique que la différenciation entre la niche fondamentale et la niche réalisée s'applique aussi aux niches ontogéniques comme défini par Hutchinson (1957). La séparation ontogénique de la niche permet d'identifier les stades critiques à l'expression de la niche écologique. Par exemple, Grubb (1977) identifie le stade de régénération comme critique pour le maintien de la biodiversité dans les communautés végétales. Bien que pertinent, le concept de niche ontogénique a été peu étudié chez les végétaux. Il offre cependant un cadre théorique important pour l'écologie des

communautés, la restauration des écosystèmes mais aussi l'étude de l'impact des changements environnementaux sur les espèces (Jackson *et al.*, 2009).

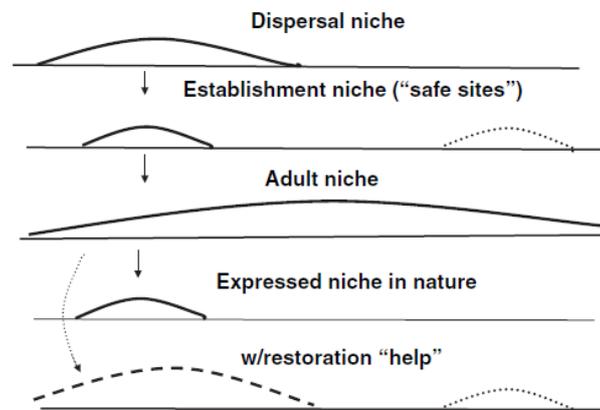


Figure 1-5 : Exemple de l'expression d'une séquence de niches ontogéniques chez une espèce (tiré de Young *et al.*, 2005). Chaque niche est représentée le long du même gradient environnemental. Les niches de dispersion, d'installation, des adultes correspondent, respectivement, à l'ensemble des conditions environnementales où les graines arrivent, les plantules s'installent, et les adultes (ou individus matures) se développent. La niche exprimée correspond à la niche réalisée de l'espèce, soit les conditions environnementales communes à la niche de dispersion, d'installation, des adultes et de reproduction (cette dernière n'est pas représentée sur le graphique). La niche ontogénique la plus étroite est considérée comme la plus critique car elle limite la niche écologique de l'espèce, elle joue le rôle de filtre. Le graphique du bas ainsi que les niches représentées par des lignes interrompues montrent l'impact potentiel d'action humaine visant à atténuer l'effet limitant de certains stades critiques pour le développement de l'espèce (par exemple, en aidant l'installation et la dispersion de l'espèce).

1.2.1.3. Théories alternatives

En se basant sur le concept de métapopulation, Pulliam (1988 et 2000) a notamment critiqué l'approche statique du concept de niche écologique, démontrant que la *source-sink theory* ainsi que la capacité de dispersion des espèces (en matière de distance) influencent la persistance des populations et l'espace niche réalisée. Pour cela il différencie deux types d'habitats : (i) l'habitat *source* défini par un taux de natalité excédant le taux de mortalité, et (ii) l'habitat *sink* présentant une démographie opposée. Ce dernier habitat est décrit par l'absence ou l'insuffisance de conditions environnementales ne permettant pas à une espèce de réaliser la totalité de son cycle de vie (James *et al.*, 1984). Ce type d'habitat n'est pas pris en compte dans la définition de la niche écologique dont la principale condition est la pérennité de la population (soit le seul habitat *source* décrit par Pulliam). La première divergence que Pulliam met en avant est que la dispersion limitée des espèces et la fragmentation de l'habitat (qui ralentit ou bloque cette dispersion) sont des

alternatives pertinentes à la compétition pour les ressources pour expliquer les différences entre niche fondamentale et niche réalisée (**figure 1-6a**). La seconde est qu'une espèce peut persister en dehors de sa niche fondamentale (i.e. habitat *sink*) si celle-ci est supportée par un flux suffisant d'immigrants provenant d'un habitat *source* relativement productif (**figure 1-6b**). Un concept, supporté tant par des observations théoriques (Pulliam, 1988 ; Pulliam & Danielson, 1991 ; Pulliam, 2000) qu'*in situ* (e.g. James *et al.*, 1984 ; Dunning *et al.*, 1992), qui ne remet cependant pas en cause le concept de niche écologique. Au contraire, l'association des deux théories semble profitable pour comprendre la distribution des espèces et la composition des communautés (Pulliam, 2000 ; Soberón, 2007 ; Soberón & Nakamura, 2009 ; Soberón, 2010).

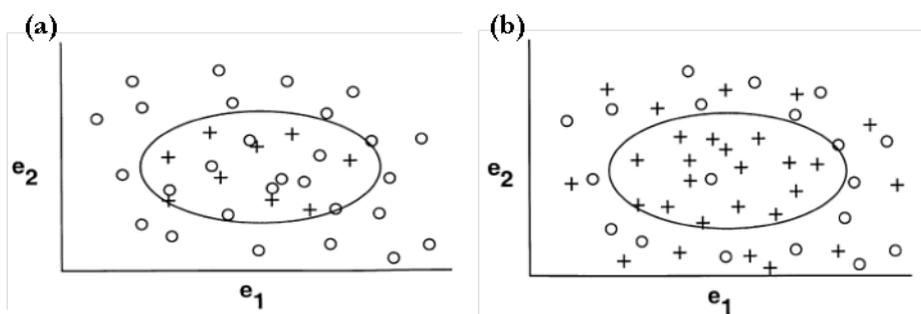


Figure 1-6 : Illustration de l'effet de la limite de dispersion des espèces (a) et de la démographie entre populations *source* et *sink* sur la niche écologique (b) (tirée de Pulliam, 2000). En (a), la présence de l'espèce est contrainte à l'intérieur de la niche fondamentale (représentée par une ellipse dans les 2 panels) de par sa faible capacité de dispersion (elle-même fonction de la fragmentation de l'habitat). En (b), l'espèce est présente en dehors de sa niche fondamentale (forme les populations *sink*) grâce à l'immigration d'individus produits par les populations *source*. e_1 et e_2 représentent deux facteurs environnementaux définissant l'espace dans lequel la niche écologique de l'espèce est étudiée. Les « + » et « o » représentent des conditions environnementales particulières pour lesquelles l'espèce est, respectivement, présente et absente *in situ*.

La théorie neutre, mieux connue sous le nom de *unified neutral theory of biodiversity and biogeography*, décrit par Hubbel en 2001, conteste le paradigme de la niche et propose que c'est la similarité, et non les différences, entre espèces qui explique la diversité et la composition des communautés. Une théorie qui a relancé le débat scientifique sur la structuration des communautés (Chase & Leibold, 2003). Hubbel pose en effet l'hypothèse que les espèces, occupant un même niveau trophique, sont identiques à l'égard de leur fitness² et des relations

² C'est un concept central en écologie évolutive initié par la découverte de la sélection naturelle des espèces par Darwin (1859). La fitness correspond à la valeur sélective d'une espèce, soit la capacité d'une espèce à survivre et se reproduire dans l'environnement. Elle peut être quantifiée de différente manière, par exemple la croissance, ou plus généralement le succès reproducteur.

interspécifiques. La théorie neutre considère que la dynamique des populations est modulée seulement par la variation aléatoire de la natalité, mortalité et dispersion (Adler *et al.*, 2007) (**figure 1-7**). Le principe est de mesurer jusqu'où des processus aléatoires peuvent expliquer la diversité et l'abondance des espèces dans les communautés. La théorie neutre peut être en quelque sorte considérée comme l'hypothèse nulle du concept de niche écologique (Bell, 2001 ; Leibold & McPeck, 2006). Elle est finalement très utile pour quantifier l'importance relative des processus démographiques stochastiques, de la limite de dispersion des espèces et de la différenciation des niches dans la structuration des communautés (Hubbell, 2001 ; Chase & Myers, 2011). La théorie est toutefois aussi controversée que le concept de niche écologique, et son efficacité varie suivant les écosystèmes étudiés (à l'origine elle a été appliquée aux écosystèmes tropicaux peu soumis à des limitations environnementales ; Chase & Leibold, 2003). En premier lieu, l'hypothèse de base n'est pas souvent vérifiée car les espèces présentent des traits différents et montrent des *trade-offs* leur permettant de coexister sur de longues périodes (contraire à l'association aléatoire des espèces de la théorie neutre). En second lieu, il a été démontré qu'un écosystème perturbé revient souvent à un état d'équilibre ce qui est aussi contraire à un processus aléatoire. Aussi, les prédictions issues du modèle neutre sont fragiles et fortement dépendantes des paramètres utilisés (bien souvent irréalistes). La distinction entre les prédictions issues du modèle neutre et celles de la différenciation de la niche est parfois confuse en pratique. Enfin, de nombreuses observations empiriques ne sont pas en accord avec les prédictions du modèle neutre concernant la biodiversité, la composition spécifique, ou l'abondance des espèces (e.g. Gilbert & Lechowicz, 2004 ; Kelly *et al.*, 2008 ; Leibold, 2008). Malgré ces limites, la théorie neutre est complémentaire à la théorie de la niche. Il est rare que l'une ou l'autre explique seule la structuration des communautés, et il semble, au contraire, exister un continuum entre ces deux extrêmes (Gravel *et al.*, 2006 ; Leibold & McPeck, 2006 ; Adler *et al.*, 2007).

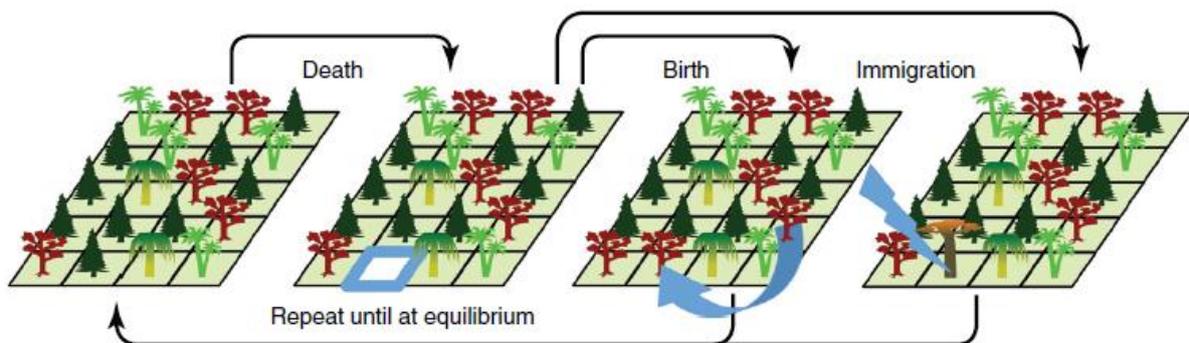


Figure 1-7 : Principes et mécanismes de la théorie neutre appliqués à une communauté d'espèces (figure tirée de Rosindell *et al.*, 2011). Les mécanismes (mortalité, natalité et

immigration) sont aléatoires pour chaque individu et espèce composant la communauté. Ainsi, la probabilité qu'un individu meurt est $1/J$ (J étant le nombre d'individus observés dans la communauté ; i.e. 20 individus dans le panel de gauche). La probabilité qu'un individu s'installe est $(1-m) \times 1/J$ par individu ($J = 19$ dans le second panel du fait de la mort d'un individu) avec m la probabilité d'immigration.

1.2.1.4. Un concept récemment revisité

La formalisation du concept de niche écologique par Hutchinson a donc permis de préciser le concept, permettant notamment de quantifier la niche et de ce fait offre un champ large d'applications que ce soit par l'analyse théorique ou prédictive (Chase & Leibold, 2003). Toutefois, cette formalisation n'a pas conduit à résoudre la confusion qui règne autour du concept de niche écologique pouvant être utilisé au sens de Grinnell et Hutchinson ou au sens d'Elton (Leibold, 1995 ; Pulliam, 2000). Le concept est actuellement revisité et rénové vers des approches plus mécanistes afin de concilier les deux visions de la niche mais aussi d'étendre son étude à d'autres processus que la compétition pour les ressources (par exemple la dispersion) ainsi que répondre aux critiques du concept (Pulliam, 2000 ; Hubbell, 2001 ; Chase & Leibold, 2003 ; Holt, 2009).

Chase et Leibold (2003) propose une définition plus large de la niche incluant une dimension démographique : « concept intégrant (i) les conditions environnementales qui permettent à une espèce de satisfaire ses exigences minimales de telle sorte que le taux de natalité d'une population locale soit égale ou supérieure à son taux de mortalité ainsi que (ii) l'ensemble des effets de cette espèce sur son environnement ». Les deux auteurs proposent aussi une définition plus technique mais plus précise de leur vision de la niche : « articulation de l'isocline de zéro croissance nette (ZNGI) d'un organisme ou population avec les vecteurs d'impact l'influencent dans l'hypervolume défini par l'ensemble des conditions environnementales utilisées par l'espèce ». Ils distinguent la *niche requirement* d'après l'approche de Grinnell et Hutchinson, et l'*impact niche* d'après l'approche d'Elton et MacArthur. ZNGI (défini comme $dN/dt = 0$, i.e. taux de mortalité égale au taux de natalité) correspond à un point particulier du taux de croissance d'une population au-dessus duquel la population est considérée comme pérenne (que l'on peut assimiler aux populations *source* d'après la définition de Pulliam (2000)) et déterminant ainsi la *niche requirement*, et en-dessous duquel la population est vouée à disparaître du fait de conditions environnementales ne permettant pas de soutenir un démographie positive (que l'on peut assimiler aux populations *sink* d'après la définition de Pulliam (2000)) (**figure 1-8a**). L'*impact niche* quantifie l'impact de l'espèce sur son environnement (caractérisé par l'*impact vector* I), et est étudié

au travers de la modification des paramètres démographiques de l'espèce *in situ* (jouant notamment sur le taux de croissance des populations ; **figure 1-8b**). Par exemple, une plante puise des ressources pour se développer régulant ainsi ses disponibilités, et donc sa propre démographie (ainsi que plus largement la démographie de toutes les espèces exploitant la même ressource par compétition) ainsi que sa réponse aux stress environnementaux (moins de ressource donc l'espèce est moins résistante au stress). Les deux axes de la niche écologique interagissent clairement dans cette définition, les rendant indissociables *in situ*. Ainsi, la relation espèce/facteur abiotique, représentant la niche fondamentale de l'espèce proche de la niche écologique définie par Grinnell, et l'impact des relations interspécifiques sur l'espèce, déterminant la place de l'espèce dans l'environnement biotique proche de la niche écologique définie par Elton, interagissent pour former la niche réalisée (Soberón, 2007).

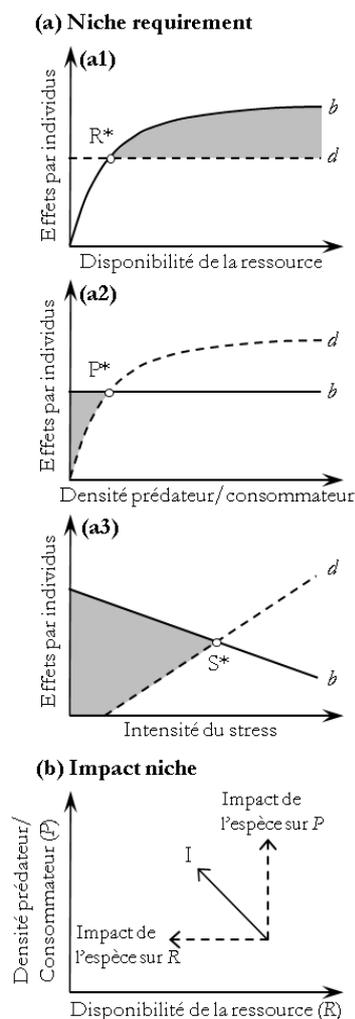


Figure 1-8 : Illustration du concept de niche écologique revisité par Chase et Leibold (2003). (a) *niche requirement* d'une espèce par rapport à la disponibilité d'une ressource (a1), à la densité d'un prédateur (a2), et à un stress environnemental (a3). *b* et *d* correspondent, respectivement, aux variations des taux de

natalité et de mortalité le long du gradient écologique. R^* , P^* et S^* correspondent, respectivement, aux niveaux limites de ressource, de densité de prédateurs/consommateurs, et d'intensité de stress écologique permettant de maintenir une population, soit différentes estimations du ZNGI. La *niche requirement* est définie par la surface grise le long des différents gradients écologiques ($ZNGI \geq 0$). **(b)** Exemple d'*impact niche* d'une espèce vis-à-vis de sa ressource et l'effectif de prédateur/consommateur. Les vecteurs pointillés représentent l'impact de l'espèce sur chacun des facteurs alors que le vecteur continu, nommé vecteur d'impact (I), représente les impacts cumulés.

D'après les bases du concept de niche ontogénique décrites par Grubb (1977), Chase et Leibold (2003) intègrent une dimension temporelle au concept revisité de niche écologique. Ils considèrent que le développement des organismes est soumis à des contraintes, et que différentes ressources ou différents niveaux de ressources peuvent limiter divers stades de développement. Ainsi, le ZNGI peut être décliné au cours du cycle de vie, leur combinaison déterminant le ZNGI de l'espèce, i.e. l'ensemble des conditions environnementales nécessaire à une espèce pour conduire son cycle de vie à terme. Une sorte de reconnaissance pour le concept de niche ontogénique basée sur le fait que mesurer la *niche requirement* et/ou l'*impact niche* d'une espèce dans le but de comprendre les interactions spécifiques ou encore la coexistence des espèces peut conduire à des résultats différents de ceux obtenus lorsque les stades de développement sont différenciés. La comparaison et la transition de niche ontogénique (trouvées dans la littérature sous le nom de *ontogenetic niche shift*) étendent le concept de niche écologique à la différenciation intraspécifique de la croissance et mortalité au cours du développement, permettant ainsi de comprendre les processus de sélection intra- et interspécifique ainsi que les facteurs déterminant le passage d'un stade à un autre (**figure 1-9**).

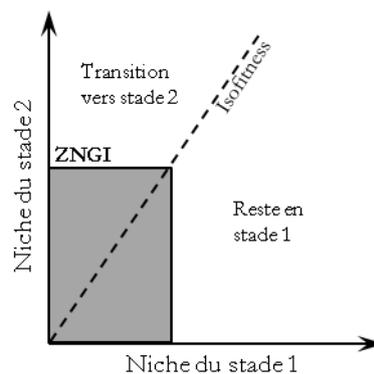


Figure 1-9 : Niche écologique, niches ontogéniques et transition entre stades (d'après Chase & Leibold, 2003). Le cas présenté fait référence à une espèce plastique dans sa capacité à passer d'un stade à un autre (principalement le cas des animaux). Les niches écologiques de deux stades sont délimitées par leur ZNGI (les stades 1 et 2 se suivent dans le cycle de vie de l'espèce). La surface grisée représente la

niche écologique commune aux 2 stades. Dans l'exemple, le stade 2 exprime une niche plus étroite que celle du stade 1, ce qui limite la niche écologique de l'espèce au cours de son développement. L'isofitness correspond à l'isocline d'égalité de fitness entre les 2 stades. Celle-ci considère l'ensemble des coûts et bénéfices au développement de l'espèce dans les 2 stades. Dans l'exemple, si l'espèce rencontre des conditions environnementales situées en-dessous de cet isocline alors le stade 1 représente plus de bénéfice que le stade 2 pour l'espèce, ce qui peut bloquer son développement au stade 1 (fréquent chez les organismes subissant une métamorphose). A l'inverse, si l'espèce rencontre des conditions environnementales situées au-dessus de cet isocline alors le stade 2 représente plus de bénéfice que le stade 1 pour l'espèce, ce qui peut initier la transition entre les deux stades.

1.2.2. De la niche écologique à la distribution des espèces

1.2.2.1. Le lien écologique

La distribution ou aire de répartition d'une espèce peut être définie comme le territoire occupé par l'ensemble des populations de cette espèce. L'espace géographique, à l'intérieur duquel on observe la présence ou non d'espèces, représente un ensemble de localités caractérisées par des combinaisons environnementales particulières. Par conséquent, la distribution d'une espèce à un instant t est à première vue l'expression géographique ou la projection spatiale de sa niche réalisée (**Figure 1-10**). Toutefois, le passage direct de la niche à la distribution est limité par (i) le transfert d'un espace environnemental continu pour la niche à un espace géographique discontinu de par la variation des conditions environnementales dans l'espace (Soberón & Nakamura, 2009 ; Soberón, 2010) qui va notamment influencer la capacité de dispersion des espèces, et (ii) le fait que la distribution des espèces est une expression complexe de leur écologie ainsi que leur histoire évolutive et biogéographique (Brown *et al.*, 1996 ; Wiens & Donoghue, 2004 ; Buckley *et al.*, 2010 ; Wiens, 2011). Par exemple, depuis la dernière période glaciaire des espèces se sont propagées plus ou moins facilement/rapidement depuis leurs zones refuges en fonction de leurs capacités de dispersion, de la fragmentation spatiale de l'habitat, et de la physiographie³ du milieu, pouvant ainsi contraindre les espèces à occuper une aire de distribution actuelle plus restreinte que ce qu'elles pourraient potentiellement occuper (e.g. Svenning & Skov, 2004 ; Svenning *et al.*, 2010 ; Normand *et al.*, 2011). L'orientation Est-Ouest du massif alpin aurait constitué un filtre majeur à la migration latitudinale des espèces comparée aux montagnes Rocheuses orientées Nord-Sud, expliquant en partie l'extinction d'espèces plus importante en Europe (Huntley, 1993 ; Svenning,

³ Le terme « physiographie » employé dans cette thèse décrit le faciès topographique (altitude, pente, exposition) d'une emprise géographique. Il est notamment utilisé pour décrire l'hétérogénéité climatique d'un massif ou d'un paysage (Dobrowski *et al.*, 2009) qui va définir des zones refuges pour les espèces, et ainsi influencer la persistance et la migration des plantes face au réchauffement climatique (e.g. Dobrowski, 2011).

2003). Par conséquent, la distribution d'une espèce à un instant t (D dans la **figure 1-11**) est modélisée par 3 dimensions écologiques : la distribution spatiale des conditions environnementales abiotiques (niche fondamentale ; A dans la **figure 1-11**) et biotiques favorables à l'espèce (B dans la **figure 1-11**) dont l'intersection définit la projection spatiale de sa niche réalisée, et l'accessibilité du milieu passée et présente pour l'espèce (M dans la **figure 1-11**) dépendant principalement de sa capacité de dispersion, de la fragmentation spatiale de l'habitat et la physiographie du milieu (Soberón & Peterson, 2005; **figure 1-11**). La prise en compte de la seule niche écologique est donc insuffisante pour déterminer la distribution d'une espèce, elle décrit son habitat potentiel. Lorsque niche et processus spatiaux (tel que la dispersion de l'espèce ou la physiographie du paysage) sont inclus dans des modèles dynamiques (e.g. Engler & Guisan, 2009 ; Iversen *et al.*, 2011 ; Fordham *et al.*, 2012) les prédictions définissent des aires géographiques potentielles (Araujo & Guisan, 2006). Si la distribution est étudiée au cours de long pas de temps alors l'adaptation évolutive doit être aussi considérée (Soberón & Peterson, 2005).

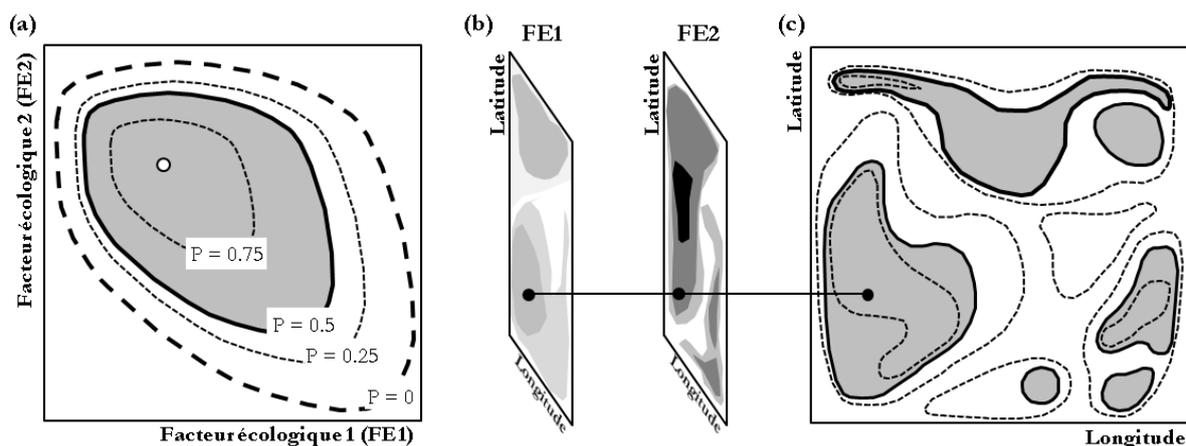


Figure 1-10 : Lien entre niche écologique et distribution d'une espèce. (a) Projection de la niche écologique d'une espèce dans un espace environnemental à 2 dimensions. Projections de l'environnement (b) et de la niche écologique de l'espèce dans l'espace géographique (c). Les isolignes de probabilité de présence de l'espèce prédites par un modèle de niche sont représentées dans les panels (a) et (c). L'optimum de probabilité de présence correspondant à la combinaison des facteurs environnementaux prédisant la probabilité de présence maximale est représenté par un point blanc dans le panel (a). Le seuil de probabilité de présence de l'espèce représenté par une isoligne continue épaisse ($P = 0.5$ dans l'exemple) caractérise l'ensemble des conditions environnementales tolérées par l'espèce (i.e. l'amplitude de la niche écologique) lorsque la niche est projetée dans le référentiel environnemental (a) et l'enveloppe de l'habitat potentiel de l'espèce lorsque la niche est projetée dans le référentiel géographique (c) (représentée par une zone grisée). Le trait horizontal entre (b) et (c) illustre une combinaison de conditions environnementales définissant un certain niveau de probabilité de présence de l'espèce dans

l'espace géographique. Les différents niveaux de gris dans le panel **(b)** illustrent un niveau croissant de la valeur des facteurs environnementaux.

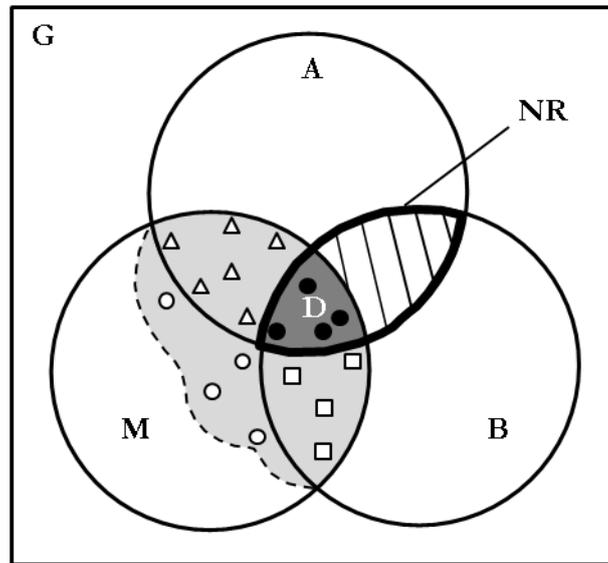


Figure 1-11 : Schéma synthétique des principaux facteurs écologiques influençant la distribution d'une espèce en lien avec le concept de niche écologique (modifié d'après Soberón & Peterson, 2005 ; Soberón, 2007). **G** représente l'aire géographique étudiée. **A** représente l'aire géographique regroupant les conditions abiotiques définies par la niche fondamentale. **B** représente l'aire géographique où l'espèce coexiste avec d'autres espèces ou exclut d'autres espèces, i.e. l'expression géographique des interactions biotiques favorables (facilitation, symbiose) et tolérées (compétition) par l'espèce. L'aire géographique combinant niche fondamentale et interactions biotiques permettant à l'espèce de se développer détermine la projection spatiale de la niche réalisée (d'après Hutchinson, 1957 ou Chase & Leibold, 2003 ; $\mathbf{NR} = \mathbf{A} \cap \mathbf{B}$; délimitée par un trait épais sur la figure). **M** représente l'aire géographique passée ou présente accessible à l'espèce quelle que soit la qualité environnementale de l'habitat, i.e. l'aire colonisée ou colonisable par l'espèce. La combinaison de ces 3 dimensions définit l'aire géographique potentielle de l'espèce, i.e. la projection géographique de l'ensemble des conditions abiotiques et biotiques accessibles à l'espèce ($\mathbf{D} = \mathbf{A} \cap \mathbf{B} \cap \mathbf{M}$; représentée par la surface colorée en gris foncée) où l'espèce est observée dans des populations *source* (représentées par des disques noirs). La zone hachurée au sein de la projection spatiale de la niche réalisée définit l'espace où des populations *source* peuvent potentiellement s'installer si le territoire devient accessible sous l'effet naturel de l'extension du territoire ou sous l'effet de changements environnementaux, par exemple. En périphérie de l'aire géographique potentielle (**D**), l'espèce est observée de manière marginale dans des populations *sink* ($ZNGI < 0$) grâce à un flux soutenu de migrants, et ce malgré des interactions biotiques (triangles blanc) et/ou des conditions environnementales abiotiques (carrés blancs) (combinaison des 2 facteurs = cercles blancs) limitantes (Pulliam, 2000). La surface grisée correspond à l'habitat potentiel de l'espèce déterminé à partir d'une niche écologique ajustée d'après des données de présence/absence ou d'abondance de l'espèce quel que soit le taux de croissance populationnel (cas de la plupart des modèles de niche écologique).

1.2.2.2. *Conservation de la niche vs. conservation de la distribution : 2 stratégies face aux changements environnementaux*

Face aux changements environnementaux, la performance physiologique des espèces est affectée entraînant en premier lieu des modifications de croissance, phénologie, et de façon ultime la mortalité, ou le déplacement pour les organismes mobiles d'individus lorsque l'environnement n'est plus toléré aboutissant à des changements de distribution et remaniement des communautés (Parmesan, 2006 ; Lenoir, 2009 ; Charru, 2012 ; Mérian, 2012). Il existe donc deux stratégies possibles pour assurer la pérennité des espèces face aux changements environnementaux (Parmesan, 2006 ; Williams *et al.*, 2008 ; Lavergne *et al.*, 2010 ; Wiens *et al.*, 2010) :

- Conserver sa distribution, i.e. persister au sein de sa distribution géographique originale par tolérance, acclimatation ou adaptation évolutive.
- Conserver sa niche, i.e. compenser les changements environnementaux par déplacement de l'aire de répartition de l'espèce afin de suivre les conditions requises par celle-ci.

La première stratégie (conservation de la distribution) dépend de 3 mécanismes majeurs centrés sur le patrimoine génétique des espèces et leur capacité à l'exprimer voire le remanier :

- La plasticité génotypique qui correspond à la diversité génétique des individus au sein d'une population ou métapopulation, s'exprimant par une variabilité morphologique et physiologique, et conférant à la population diverses solutions pour faire face aux variations de l'environnement (Gregorius & Kleinschmit, 1999 ; Gienapp *et al.*, 2008 ; Meier & Leuschner, 2008 ; Stocklin *et al.*, 2009 ; Chevin *et al.*, 2010 ; Hoffmann & Sgro, 2011).
- La plasticité phénotypique qui correspond à la capacité, propre à chaque individu, à utiliser toute l'expression de son patrimoine génétique pour faire varier sa morphologie, physiologie, et phénologie au cours de sa vie en réponse aux variations de l'environnement (Bradshaw & Holzapfel, 2006 ; Gienapp *et al.*, 2008 ; Meier & Leuschner, 2008 ; Stocklin *et al.*, 2009 ; Hoffmann & Sgro, 2011).
- L'adaptation évolutive qui correspond à une modification du patrimoine génétique de l'espèce vers des génotypes maximisant sa fitness (Gregorius & Kleinschmit, 1999 ; Ackerly, 2004 ; Davis *et al.*, 2005 ; Jump & Penuelas, 2005 ; Gienapp *et al.*, 2008 ; Chevin *et al.*, 2010 ; Hoffmann & Sgro, 2011). C'est un processus basé sur la sélection où les individus les mieux adaptés aux conditions environnementales à un instant t ont un avantage reproducteur qui leur permet de maximiser le transfert de leurs gènes aux générations futures.

En théorie, la niche fondamentale étant l'expression génétique des relations espèce-environnement, son amplitude mesure la plasticité génotypique et phénotypique. L'amplitude de la niche réalisée, elle, mesure l'expression *in situ* de la plasticité génotypique et phénotypique à un instant t conditionnelle à l'historique (biogéographique et évolutif) ainsi qu'à la nature et l'intensité des relations interspécifiques. Cela signifie que la distribution d'une espèce peut être conservée sans que sa niche écologique soit modifiée si les changements environnementaux sont tolérés par la niche fondamentale (**figure 1-12a**). A l'inverse, si l'on se place dans le référentiel de la niche réalisée alors l'expression d'un nouveau génotype et/ou phénotype peut entraîner un déplacement de la niche réalisée dans les limites de sa niche fondamentale. Plasticités génotypique et phénotypique sont donc les 2 premiers recours permettant à une espèce de survivre dans un environnement changeant, mais dont l'efficacité sera restreinte aux conditions environnementales définissant sa niche fondamentale. En effet, les plasticités génotypique et phénotypique ne garantissent pas la survie d'individus ni la pérennité des populations lorsque des changements environnementaux extrêmes sont répétés (Bradshaw & McNeilly, 1991). Dans ce cas, la stabilité de la distribution d'une espèce passe (entre autre) par l'adaptation évolutive. Celle-ci est un processus dont l'efficacité est reconnue sur de longs pas de temps et lorsque les conditions environnementales convergent lentement vers un état environnemental particulier (réchauffement climatique, acidification,...). Elle entraîne indéniablement un déplacement de la niche fondamentale et réalisée vers ce nouvel état qui permet à l'espèce de survivre sur place (**figure 1-12b**). La rapidité de ce mécanisme évolutif dépend en grande partie du *turnover* générationnel (les espèces à court cycle de vie ont un avantage certain), mais aussi de la diversité génotypique et phénotypique de l'instant (si aucun individu ne tolère le changement la sélection ne sert à rien) (Bradshaw & Holzapfel, 2006 ; Skelly *et al.*, 2007 ; Gienapp *et al.*, 2008). Les changements environnementaux auxquels ont dû faire face les milieux naturels depuis les années 1950 ont été accentués et accélérés par l'impact de l'homme entraînant des modifications brutales sans précédent de l'environnement qui ne semblent pas possibles de compenser (au moins en totalité) par l'adaptation évolutive (e.g. Bradshaw & McNeilly, 1991 ; Davis & Shaw, 2001 ; Jump & Penuelas, 2005 ; Huntley, 2007).

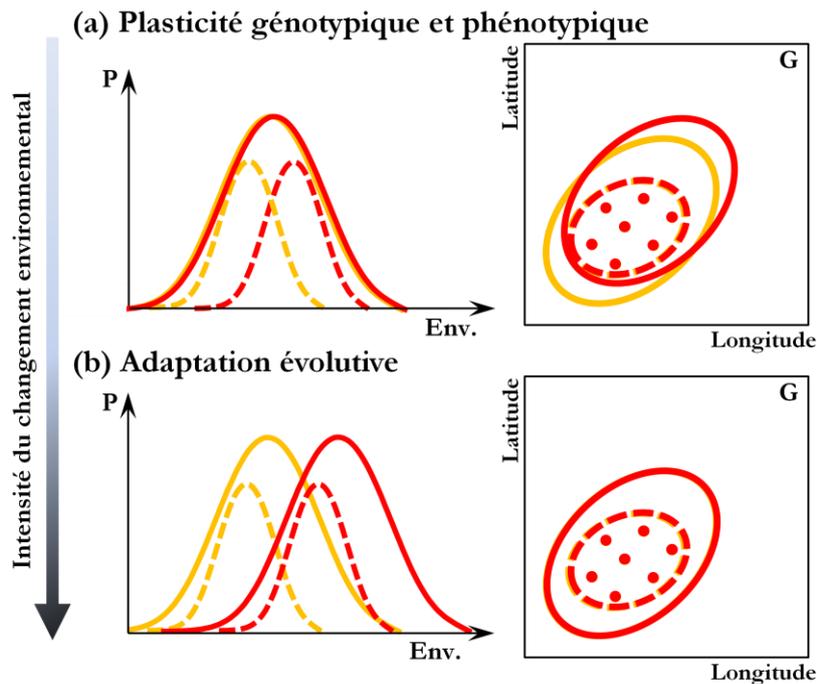


Figure 1-12 : Conséquences écologiques et spatiales de la stratégie de conservation de la distribution en réponse à un changement environnemental croissant : effet de la plasticité génotypique et phénotypique (a) et effet de l'adaptation évolutive (b). En traits pleins et discontinus sont représentés les projections environnementales et géographiques, respectivement, des niches fondamentales et réalisées. En orange et rouge sont représentés l'état de la niche et de la distribution de l'espèce respectivement avant et après changements environnementaux. Les cercles noirs dans le référentiel géographique représentent les présences de l'espèce.

La seconde stratégie (conservation de la niche ; Peterson *et al.*, 1999 ; Martinez-Meyer *et al.*, 2004 ; Wiens & Graham, 2005 ; Martinez-Meyer & Peterson, 2006 ; Wiens *et al.*, 2010 ; Peterson, 2011) dépend principalement de la capacité des espèces à suivre les changements environnementaux sur le plan géographique, et donc de leur capacité de déplacement/dispersion et d'installation. De ce point de vue, les végétaux, immobiles, semblent moins adaptés que les animaux, pour la plupart mobiles. En effet, si les animaux ont la capacité d'échapper aux variations de l'environnement non tolérées de leur vivant (dans les limites de leur habitat), la mobilité des végétaux passe par la reproduction et la dispersion des graines. Cette dernière, dépendant d'un vecteur de dispersion (animaux, vent, eau, gravité) dont la dynamique ne garantit pas le suivi spatial des changements environnementaux (sauf dans certains cas lorsque le vecteur est un animal impacté lui aussi par ces changements), ne permet pas à l'espèce une recherche active des conditions environnementales optimales pour l'installation d'un individu (Schupp, 1995). C'est la germination, et notamment sa niche écologique associée, qui opère comme un processus de sélection des individus aptes à s'installer, et donc explique en partie le changement

de distribution et son adéquation avec le changement environnemental (Grubb, 1977 ; Schupp, 1995 ; Donohue *et al.*, 2010). Les graines qui ne germent pas constituent une banque de graines dont le rôle pour la pérennité des espèces semble majeur en cas de forte variabilité environnementale (Walck *et al.*, 2011). La capacité des espèces à suivre les changements environnementaux par migration est aussi modulée par : le *turnover* générationnel (les espèces à courte durée de vie mettront moins de temps à se reproduire et donc à migrer), la conformation spatiale de l'habitat dans lequel une espèce vit (niveau de fragmentation principalement), et la structure spatiale des changements environnementaux (e.g. la variation du climat est graduelle selon la latitude, longitude et altitude alors que la qualité des sols varie plus localement ; Pearson & Dawson, 2003) (Jump *et al.*, 2009 ; Scherrer & Korner, 2011).

L'immobilité des végétaux les condamne à subir les changements environnementaux à l'endroit où les individus s'installent, cela signifie que lorsque ces changements ne sont plus tolérés, les individus disparaissent (Schupp, 1995 ; Donohue *et al.*, 2010). Par conséquent, la distribution des espèces végétales se modifie au gré de la dynamique d'extinction et d'installation des populations, affectant en premier lieu les marges de l'aire de répartition. Plusieurs scénarios sont envisageables pour que l'espèce conserve totalement ou partiellement sa niche :

- Installation >> extinction (**figure 1-13a**) : changement de distribution essentiellement conduit par la dispersion de l'espèce, aboutissant à l'expansion de l'aire de répartition à partir de sa marge favorable.
- Installation << extinction (**figure 1-13b**) : changement de distribution essentiellement conduit par la mortalité d'individus, aboutissant à la restriction de l'aire de répartition à partir de sa marge défavorable.
- Installation ~ extinction (**figure 1-13c**) : changement de distribution conduit par la mortalité et l'installation d'individus, aboutissant au déplacement global de l'aire de répartition vers les conditions environnementales recherchées.

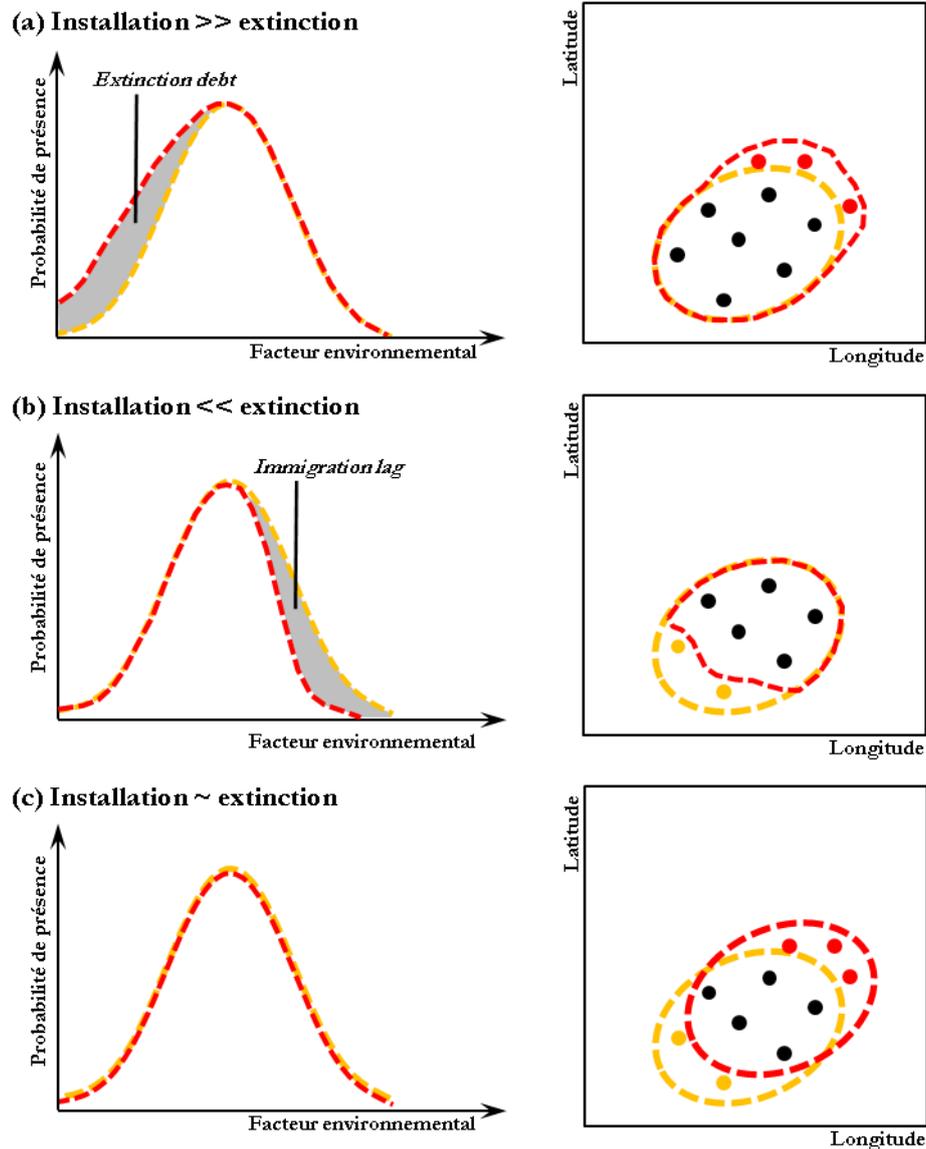


Figure 1-13 : Conséquences écologiques et spatiales de la stratégie de conservation de la niche en réponse à un changement environnemental ($\pm n$ unités sur le gradient environnemental entre les deux dates d'observations) selon différentes dynamiques d'installation/extinction. (a) cas où la dynamique d'installation est supérieure à celle d'extinction à la marge défavorable de l'aire de distribution de l'espèce, révélant un déficit d'extinction (*extinction debt*; Jackson & Sax, 2010) dont la cause peut être la survie de l'espèce à un état non reproducteur ou dans un état de dormance ou par le biais de compensation démographique (dynamique *source-sink*) ou encore par la mise en œuvre de processus évolutifs. (b) cas où la dynamique d'extinction de l'espèce est supérieure à celle d'installation à la marge favorable de l'aire de distribution de l'espèce, révélant un déficit d'immigration (*immigration lag*; Jackson & Sax, 2010) dont la cause principale est la limite des capacités de dispersion ou de colonisation de l'espèce, ou encore la fragmentation de l'habitat. (c) cas où la dynamique d'extinction et d'installation de l'espèce, respectivement, aux marges défavorable et favorable du gradient et de l'aire de répartition est équivalente. En traits discontinus sont représentées les projections environnementales et géographiques des niches écologiques réalisées de l'espèce. En orange et rouge sont représentés l'état des niches réalisées et de la

distribution de l'espèce, ainsi que les présences de l'espèce, respectivement, avant et après changements environnementaux. Les disques noirs dans le référentiel géographique représentent les présences de l'espèce avant et après changements environnementaux.

En réalité, ces deux stratégies sont indissociables et il semble que, au moins dans un premier temps, conservation de la niche et de la distribution des espèces sont à l'œuvre pour faire face aux changements environnementaux (Davis *et al.*, 2005 ; Eckhart *et al.*, 2011). En effet, sans aptitude à conserver sa distribution, une espèce ayant une plasticité génotypique et phénotypique faible sera incapable de tolérer un changement environnemental, ne lui permettant pas de participer à la reproduction qui correspond pourtant au processus clef pour qu'une plante échappe (par dispersion des graines et colonisation) et s'adapte à ce changement de manière durable. L'efficacité de ces deux stratégies offre aux espèces deux manières différentes de compenser les changements environnementaux, aboutissant à des conséquences spatiales opposées et un état transitoire entre changement de niche écologique (mécanisme évolutif) et changement de distribution géographique. Au même titre que la capacité limitée de dispersion des plantes, leur durée de vie, la fragmentation du milieu ou encore la physiographie du paysage, les processus évolutifs ainsi que la tolérance aux changements environnementaux participent eux aussi au retard de réponse ou décalage entre déplacement des aires de distributions et les changements environnementaux que peuvent accumuler les espèces (Davis, 1986). Ce retard peut avoir deux causes principales : (i) un déficit d'immigration (*immigration lag* ; Jackson & Sax, 2010 ; **figure 1-13b**) et (ii) un déficit d'extinction (*extinction debt* ; Jackson & Sax, 2010 ; **figure 1-13a**). A l'échelle des communautés, la diversité de réponse des espèces aux changements environnementaux (retard, différentiel interspécifique d'efficacité des stratégies) favorise leur remaniement et leur déséquilibre avec l'environnement (Davis, 1986 ; Williams & Jackson, 2007).

1.2.3. Modélisation de la niche écologique : approche mécaniste *vs.* corrélative

La niche fondamentale d'une espèce mesure sa performance physiologique en réponse à l'environnement abiotique (Guisan & Zimmermann, 2000). Ainsi, elle ne peut pas être étudiée à partir de données *in situ* sans contrôler les interactions biotiques et la migration de l'espèce (Soberón, 2007). Sa définition nécessite l'utilisation d'approches mécanistes basées sur la connaissance théorique ou expérimentale de la relation existante entre physiologie et environnement abiotique (Guisan & Zimmermann, 2000 ; Kearney & Porter, 2004). L'approche mécaniste se veut avant tout pertinente sur le plan biologique. Elle repose notamment sur des principes biophysiques permettant le transfert d'un espace environnemental multivarié en un ensemble de performances physiologiques de l'espèce qui va délimiter l'espace environnemental

contraignant sa survie et sa reproduction (deux processus considérés comme majeur en biogéographie), i.e. sa niche fondamentale (**figure 1-14** ; Kearney & Porter, 2009). Toutefois, une telle approche est lourde à paramétrer (e.g. Sparks *et al.*, 2011) et son succès dépend principalement du niveau de connaissance de l'écologie des espèces (Kearney & Porter, 2004 ; Kearney & Porter, 2009 ; Dormann *et al.*, 2012). Cette dernière est bien souvent partielle, obligeant l'utilisateur à se baser sur des connaissances théoriques, souvent trop générales pour préciser le caractère spécifique de la réponse d'une espèce, ce qui limite son utilisation. Initialement, les modèles mécanistes ont utilisé les conditions environnementales limitantes à la physiologie des espèces (principalement climatiques ; **figure 1-14**) pour délimiter l'aire de répartition de biomes ou de groupes d'espèces (Woodward & Williams, 1987 ; Prentice *et al.*, 1992). D'autres modèles plus phénoménologiques, nommés *process-based model*, quantifient la réponse de divers processus ou stades de développement des espèces le long des gradients environnementaux dont les fonctions sont connues pour affecter leur fitness globale (Morin & Lechowicz, 2008). C'est le cas de PHENOPHIT (Chuine & Beaubien, 2001 ; Chuine, 2010), un *process-based model* visant à prédire et spatialiser la niche fondamentale des arbres à partir de l'impact de l'environnement (principalement climatique) sur la phénologie (débourrement, floraison et production de graines sont les principales étapes considérées) afin de définir la survie et la reproduction des espèces (**figure 1-15**). La niche réalisée peut être estimée à partir de l'approche mécaniste en intégrant dispersion et/ou relations interspécifiques (principalement la compétition pour les ressources) dans des systèmes dynamiques comme le permet les *gap models* (Bugmann, 2001) ou les *resource-consumer models* (Tilman, 1982) par exemple. Actuellement, ce type de combinaison est essentiellement applicable à l'échelle locale (trop lourde à paramétrer à l'échelle globale).

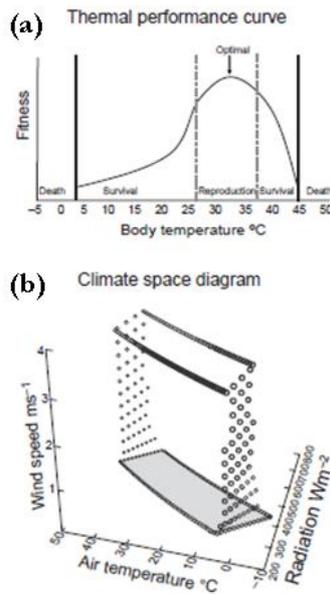


Figure 1-14 : Exemple de détermination de la niche fondamentale par une approche mécaniste chez un animal ectotherme (extrait de la figure 2 de Kearney & Porter, 2009). La performance thermique de l'espèce (entre autre) (a) permet de définir l'espace climatique favorable à sa survie et sa reproduction, i.e. la niche climatique fondamentale de l'espèce (b).

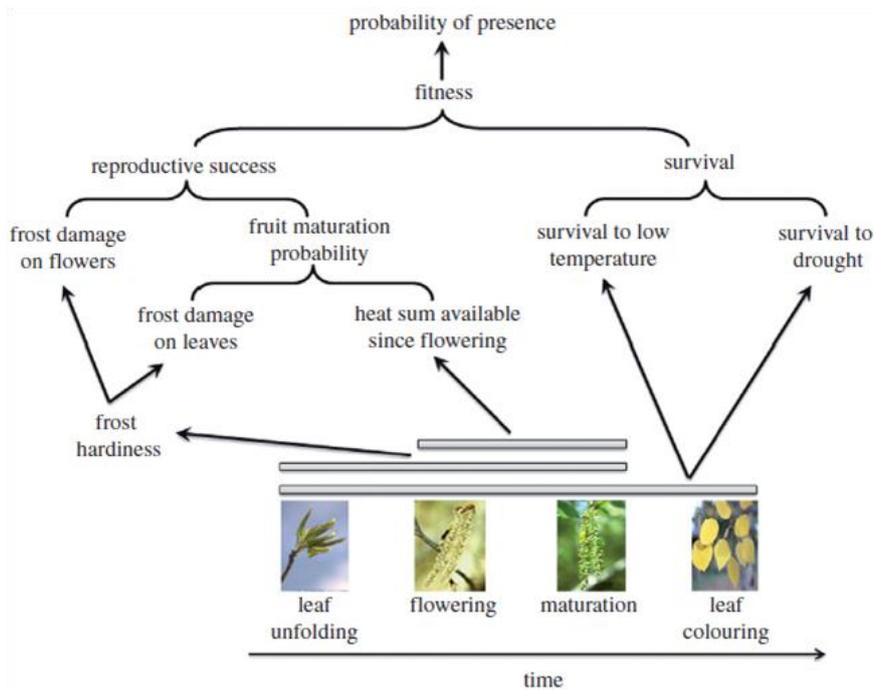


Figure 1-15 : Structure du *process-based model* PHENOPHIT (tiré de Chuine, 2010). Le déterminisme environnemental de l'espèce nécessaire pour modéliser la niche fondamentale est centré sur la phénologie des espèces à partir duquel sont déterminés succès reproducteur et survie.

A large échelle spatiale et en vue d'une étude multi-spécifique (ce qui est le cas de cette thèse), l'approche corrélative, reliant présence/absence ou abondance des espèces collectées *in*

situ et variables environnementales, semble plus appropriée pour déterminer la niche écologique des espèces (Guisan & Zimmermann, 2000). Ce type d'approche, ne nécessitant pas une connaissance *a priori* de l'autécologie des espèces, est largement développé depuis le milieu des années 90 et favorisé par la disponibilité croissante de modèles statistiques performants, d'atlas et bases de données floristiques géoréférencées, de données environnementales spatialisées et de Systèmes d'Information Géographiques (SIG) (de nombreuses synthèses ont été réalisées sur le sujet, e.g. Guisan & Zimmermann, 2000 ; Guisan & Thuiller, 2005 ; Elith & Leathwick, 2009). On trouve ces modèles sous les noms de *Species Distribution Model* (ou SDM ; Guisan & Zimmermann, 2000) ou *Habitat Suitability Model* (ou HSM ; Hirzel & Le Lay, 2008) ou *Ecological Niche Model* (ou ENM ; Peterson, 2003) dans la littérature. Ils cherchent le plus souvent à prédire la probabilité de présence d'une espèce en fonction des conditions environnementales abiotiques, que l'on peut projeter aussi bien dans l'espace environnemental que géographique (**figure 1-10**). Ces modèles sont dits statiques c'est-à-dire qu'ils cherchent à reproduire le déterminisme environnemental de la distribution des espèces à un instant *t*. Leurs utilisations reposent sur plusieurs hypothèses critiques dont la vérification modulera la pertinence, l'interprétation et le domaine d'application des résultats :

- **Fonction de réponse :** La forme de la fonction de réponse est une hypothèse centrale quand il s'agit de modéliser la niche écologique d'une espèce (Austin, 1985). Historiquement, la niche écologique, et particulièrement la niche fondamentale, a été décrite par une courbe unimodale symétrique (Gauch & Whittaker, 1972 ; Mueller-Dombois & Ellenberg, 1974 ; Whittaker, 1978 ; Begon *et al.*, 1996). Néanmoins, l'asymétrie (voir même la bimodalité) de la niche écologique a souvent été observée *in situ* (Austin, 1987 ; Austin & Gaywood, 1994 ; Austin & Meyers, 1996 ; Ejrnæs, 2000 ; Austin, 2002 ; Oksanen & Minchin, 2002 ; Heikkinen & Makipaa, 2010). La forme de la réponse semble varier le long les gradients environnementaux (**figure 1-16** ; Austin, 1990) : (i) en conditions environnementales limitantes la niche écologique est surtout déterminée par la tolérance physiologique des espèces, alors (ii) qu'en conditions environnementales non limitantes elle est surtout modélée par les relations interspécifiques. Heikkinen et Makipaa (2010) ont par exemple démontré que la niche réalisée des plantes boréales était généralement plus étroite lorsque la disponibilité en azote était élevée, signe de compétition pour la ressource favorisée par un nombre important d'espèces spécialistes de ces conditions. A l'inverse, il semble que l'asymétrie de la niche écologique soit aussi le reflet de la faible performance physiologique des espèces en conditions écologiques limitantes (Austin, 1990 ; Austin & Gaywood, 1994 ; Brown *et al.*, 1996). Une hypothèse nommée *asymmetric abiotic stress limitation* (Normand *et al.*,

2009) et qui est supportée par la biogéographie de l'*Eucalyptus* sp. (Austin & Gaywood, 1994 ; Austin, 2002) et de nombreuses plantes européennes le long du gradient climatique (Normand *et al.*, 2009) mais aussi par des études expérimentales. La seule prise en compte de la symétrie de la niche amènerait donc à surestimer les marges de distribution des espèces, un défaut qui peut être critique dans le cas de prédictions temporelles. Par conséquent, l'utilisation de méthodes statistiques particulièrement souples ayant l'aptitude à modéliser symétrie et asymétrie semble adaptée à cette problématique.

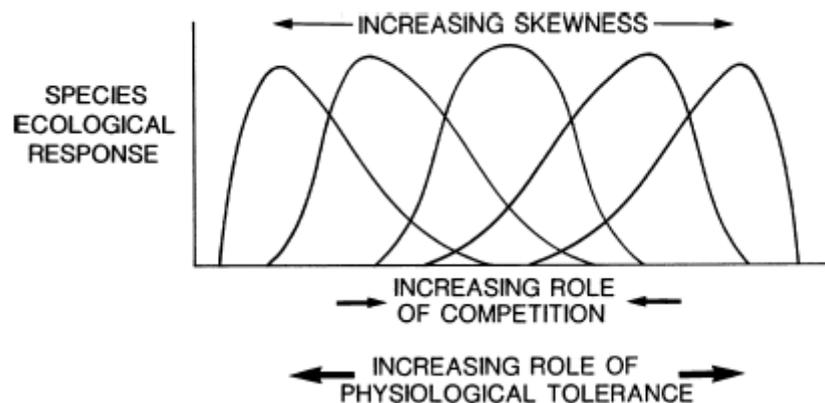


Figure 1-16 : Forme attendue de la niche réalisée le long d'un gradient environnemental (tiré de Austin, 1990). Selon Austin les effets de la tolérance physiologique et de la compétition interspécifique sur la forme de la niche écologique augmentent lorsque l'espèce se développe sous des conditions environnementales, respectivement, limitantes et non-limitantes. A l'inverse de ce qui est présenté ici, les relations interspécifiques peuvent aussi entraîner l'asymétrie (Hirzel & Le Lay, 2008 ; Heikkinen & Makipaa, 2010).

- Equilibre espèce/environnement : la capacité des modèles statiques à caractériser la niche écologique des espèces repose sur le postulat que celles-ci sont à l'équilibre avec leur milieu au moment où elles sont modélisées (Guisan & Zimmermann, 2000). Cette hypothèse revient à considérer que l'espèce occupe la totalité des conditions environnementales déterminées par sa niche fondamentale, et donc que la présence ou absence de l'espèce est la seule conséquence de la variation des conditions environnementales abiotiques. Dans le cas contraire, le déterminisme environnemental des espèces est considéré comme transitoire, i.e. que l'espèce occupe un sous-espace environnemental de sa niche fondamentale. On tend vers une situation de déséquilibre principalement lorsque la physiographie du paysage (e.g. barrière de migration, fragmentation de l'habitat), l'histoire (e.g. impact et gestion de l'homme, perturbation, distribution passée de l'espèce), la capacité de dispersion des espèces, mais aussi, plus localement, les relations interspécifiques, empêchent l'espèce d'occuper la

totalité de sa niche et/ou de son aire de distribution potentielle (**D** dans la **figure 1-11**). Dans cette situation, les modèles de niche écologique tiennent implicitement compte de l'ensemble de ces facteurs et par conséquent brisent la relation espèce/environnement abiotique modélisée. L'équilibre espèce/environnement est donc difficile à vérifier, et aucune réponse claire ne peut être trouvée dans la littérature. Si les plantes étaient actuellement à l'équilibre avec leur milieu cela signifierait que leur répartition serait expliquée par les changements environnementaux passés. De nombreuses études abondent dans ce sens (Prentice 1998, Cheddadi 2005, Huntley 1990, Webb 1986 et 2004) montrant que le réchauffement postglaciaire a entraîné la migration d'espèces et de biomes expliquant leur répartition actuelle. À l'inverse, des études récentes ont aussi démontré que des espèces ont été freinées dans leur migration depuis les zones refuges du fait de leur capacité de dispersion et de la physiographie du paysage, pouvant ainsi contraindre ces espèces à occuper un sous-espace géographique et donc probablement aussi un sous-espace de leur niche fondamentale (e.g. Svenning & Skov, 2004 ; Svenning *et al.*, 2010 ; Normand *et al.*, 2011 ; Dullinger *et al.*, 2012a). À large échelle spatiale, l'état d'équilibre ou quasi-équilibre des espèces avec l'environnement a souvent été assumé (Pearson & Dawson, 2003 ; Thuiller, 2003). La vérification de cette hypothèse est surtout cruciale lorsque ces modèles statiques sont utilisés pour prédire l'impact des changements environnementaux.

Si la niche décrite par l'approche corrélatrice est réalisée au sens où elle correspond à l'expression *in situ* de la niche écologique d'une espèce, elle ne peut cependant pas strictement faire référence à la niche réalisée au sens d'Hutchinson (1957) ou Chase et Leibold (2003). En effet, cette dernière définit l'espace environnemental favorable selon un taux positif de croissance populationnel de l'espèce ($ZNGI > 0$ qui exclut l'ensemble des populations *sink*) alors que les modèles statiques le définissent à partir du seul critère de présence de l'espèce (quel que soit le taux de croissance de la population). De plus, étant ajusté à partir de données observées *in situ*, un modèle statique tient implicitement compte des facteurs écologiques et processus métapopulationnels modulant le déterminisme abiotique de la présence de l'espèce, i.e. les interactions biotiques mais aussi l'historique de la migration de l'espèce (**figure 1-11**). Ainsi, la niche modélisée par un modèle statique représente plus une approximation de la niche réalisée (vraisemblablement plus large que celle décrite par Hutchinson), que l'on peut définir comme un habitat potentiel regroupant l'ensemble des conditions environnementales abiotiques et biotiques accessibles à l'espèce pour se développer quelle que soit la nature de son taux de croissance populationnel (détermine l'habitat potentiel de surface grisée dans la **figure 1-11**). Aussi, un tel constat ne garantit pas que l'hypothèse d'équilibre espèce/environnement (décrite plus haut) soit vérifiée, à

moins que le niveau de compétitivité de l'espèce et sa capacité de dispersion lui aient permis de suivre les changements environnementaux et perturbations passés pour occuper la totalité de son habitat potentiel actuel.

Il est évident que quelle que soit l'approche utilisée, la niche modélisée et l'utilisation que l'on en fait sont soumises à des limitations (pour avoir une vision plus complète de la différence entre l'approche mécaniste et corrélative se référer au travail de Kearney & Porter, 2009). Le choix de l'approche est essentiellement guidé par le niveau de connaissance de l'autécologie de l'espèce étudiée et le type de données disponibles (observations *in situ* ou expérimentales). Dans un contexte de prédiction et projection spatiale de la niche écologique, la différenciation niche fondamentale/niche réalisée (et donc l'approche utilisée) semble particulièrement importante (Guisan & Zimmermann, 2000 ; Morin & Lechowicz, 2008). Si l'approche corrélative est plus facile à paramétrer et peut suffire à rendre compte de la relation espèce/environnement et de la distribution d'une espèce à un instant t , son caractère statique la rend moins adaptée pour la prédiction spatio-temporelle que l'approche mécaniste. En effet, dans ces conditions, le SDM est supposé approcher la niche fondamentale de l'espèce (la vérification de l'équilibre espèce/environnement est donc importante), les interactions biotiques sont supposées constantes dans le temps (impliquant que les communautés d'espèces se déplacent en une seule entité) et la dispersion illimitée. Autant d'hypothèses qui ont peu de chance d'être vérifiées et qui nécessitent la plus grande prudence dans l'interprétation de ces modèles prédictifs. Il est toutefois possible d'intégrer l'approche corrélative dans une approche plus mécaniste afin de relâcher une ou plusieurs hypothèses (Elith *et al.*, 2010 ; Franklin, 2010). L'approche corrélative est une première étape vers la compréhension des relations espèces/environnement, mais dont les limites ne permettent pas de répondre avec pertinence à toutes les problématiques de l'écologie. Même si d'un point de vue théorique, l'utilisation de la niche fondamentale semble une meilleure option, elle est rarement optimale et sa pertinence est difficile à vérifier *in situ* sans prise en compte des interactions biotiques et la capacité migratoire passée et présente de l'espèce. De plus le manque de connaissance *a priori* de la réponse physiologique des espèces aux variations des conditions environnementales est une limite sérieuse (Dormann *et al.*, 2012). Par exemple, PHENOPHIT (Chuine & Beaubien, 2001 ; Chuine, 2010 ; **figure 1-15**) est basé sur l'ajustement du déterminisme de processus phénologique à partir de données observées, et donc dépendant de facteurs biotiques, de processus historiques et méta-populationnels ne permettant pas de s'affranchir réellement de la niche réalisée. Au-delà des clivages entre approches, il semble au contraire profitable de les lier au travers de modèles mécanistes ou hiérarchiques dynamiques pouvant combiner, connaissance *a priori* de l'autécologie de l'espèce, expression de la niche de divers

stades de vie, dispersion de l'espèce ou encore interactions biotiques (Malanson *et al.*, 1992 ; Elith *et al.*, 2010 ; Franklin, 2010 ; Meier *et al.*, 2010 ; Dormann *et al.*, 2012 ; Meier *et al.*, 2012).

1.3. Etat de l'art : Réponse spatio-temporelle de la végétation au réchauffement climatique

1.3.1. Evidence du changement de distribution des espèces et du remaniement des communautés végétales

Face au réchauffement climatique actuel, l'étude de la réponse des espèces végétales et animales a constitué une priorité en écologie au cours des 30 dernières années qui s'est accentuée depuis le début du 21^e siècle (e.g. Parmesan, 2006). La gamme de réponses des espèces s'étend de la persistance dans leurs aires de distribution d'origine lorsque le réchauffement climatique est toléré ou par adaptation évolutive lorsqu'il ne l'est plus, à des changements et déplacements de leurs aires de distribution ayant pour conséquence l'expansion mais aussi la contraction de celles-ci, et de manière ultime l'extinction, si les espèces n'arrivent pas à suivre leur niche climatique (Ackerly, 2003 ; Parmesan, 2006 ; Sexton *et al.*, 2009 ; Lavergne *et al.*, 2010). Depuis les années 2000, les preuves d'un impact global du changement climatique sur l'aire de distribution des espèces s'accumulent, avec notamment la mise en évidence d'un déplacement général vers les pôles et les sommets des montagnes (Walther *et al.*, 2001 ; Parmesan & Yohe, 2003 ; Root *et al.*, 2003 ; Walther *et al.*, 2005b). Dans les massifs montagneux français, un déplacement moyen de 29 m par décennie vers les sommets a été rapporté entre les périodes 1905–1985 et 1986–2006 pour les plantes forestières (**figure 1-17a** ; Lenoir *et al.*, 2008). Bien que l'ampleur de cette migration puisse varier (elle reste toutefois du même ordre de grandeur entre les études), le déplacement altitudinal de la flore a été confirmé par de nombreuses observations similaires partout dans le monde (e.g. Pauli *et al.*, 1996 ; Walther *et al.*, 2005a ; Colwell *et al.*, 2008 ; Kelly & Goulden, 2008 ; Parolo & Rossi, 2008 ; Jump *et al.*, 2012). En revanche, l'évidence de changements latitudinaux de distributions chez les plantes, bien qu'attendue, est assez peu référencée, plus en raison de difficultés méthodologiques que de son absence (e.g. Jump *et al.*, 2009). Par exemple, Chen et ses co-auteurs (2011), malgré des conclusions très générales sur la sous-estimation actuelle des vitesses de migrations des espèces végétales et animales vers les pôles et les sommets, n'ont pu intégrer dans leur méta-analyse la moindre donnée portant sur des déplacements latitudinaux des plantes. Toutefois, l'évidence d'un déplacement de la végétation vers les pôles est supportée par l'avancée de la limite nord des forêts (52% des 166 sites étudiés à travers le monde ont enregistré une avancée de la *tree line* contre un recul significatif dans 1% des cas d'après une méta-analyse réalisée par Harsch *et al.*, 2009). De plus, l'analyse de données de l'inventaire forestier national de

l'est des Etats-Unis (basée sur la comparaison des limites de distribution des juvéniles et adultes) a pu mettre en évidence qu'en moyenne la distribution des arbres se déplace d'1 km par an vers le nord (**figure 1-17b** ; Woodall *et al.*, 2009). Une propagation, cependant, insuffisante pour éviter une réduction de leur aire de distribution (58.7% des 92 espèces étudiées subissent actuellement une réduction de leur aire selon Zhu *et al.*, 2012). Une restriction de l'aire de distribution des plantes qui devrait probablement encore s'intensifier au cours du 21^e siècle. Par exemple, 10 à 55% (variation liée aux scénarios climatiques, aux massifs montagneux et à la localisation des plantes le long du gradient altitudinal) et 66% des plantes, respectivement, des montagnes d'Europe ($n = 2632$ sp. ; Engler *et al.*, 2011) et de Californie ($n = 600$ sp. ; Loarie *et al.*, 2008) verraient leurs distributions potentielles se réduire d'au moins 80% d'ici la fin du siècle. Pour 5 à 55% des plantes (principalement suivant le massif montagneux considéré) les conséquences seraient plus graves encore avec la réduction totale de l'habitat favorable, soit la prédiction de l'extinction locale d'espèces (principalement des espèces alpines présentes actuellement aux plus hautes altitudes ; Engler *et al.*, 2011). Un risque d'extinction face au changement climatique qui semble plausible et généralisable à l'échelle mondiale et à tout type d'espèces malgré la difficulté d'observations de leur déclin à l'heure actuelle (Thomas *et al.*, 2004 ; Thomas *et al.*, 2006 ; Maclean & Wilson, 2011 ; Thuiller *et al.*, 2011).

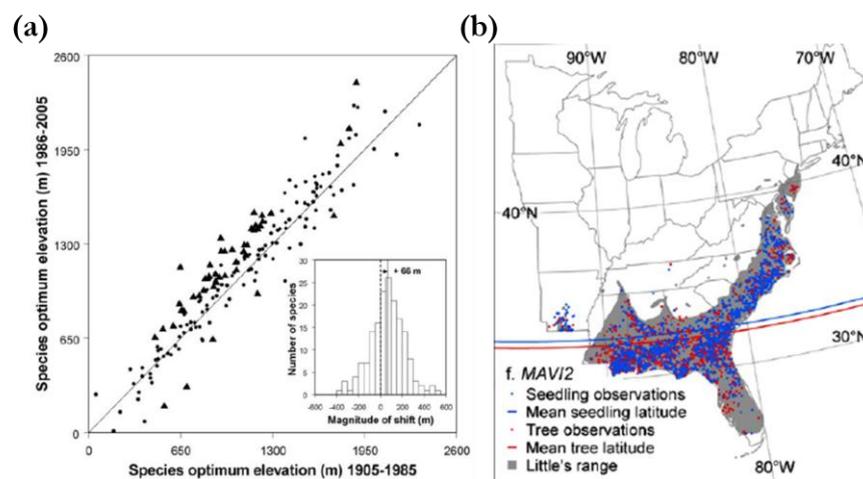


Figure 1-17 : Evidence d'un déplacement altitudinal (a ; figure tirée de Lenoir *et al.*, 2008) et latitudinal (b ; figure tirée de Woodall *et al.*, 2009) en cours des plantes forestières correspondantes, respectivement, à +29 m par décennie vers les sommets et +10 km par décennie vers le nord. Dans le panel (b), le déplacement de *Magnolia virginiana* est illustré.

Face au nombre important de déplacements d'espèces, les communautés devraient s'en retrouver déplacées ou remaniées. L'importante variabilité dans les distances de migration mais aussi des réponses actuelles des plantes (Lenoir *et al.*, 2008 ; Parolo & Rossi, 2008 ; Crimmins *et al.*, 2011 ; **figure 1-17a**) face au réchauffement climatique laisse penser qu'un remaniement des

communautés végétales est plus probable qu'un déplacement de communautés entières (i.e. en une seule entité) (Lavergne *et al.*, 2010). Ce type de changement au sein des communautés à 2 conséquences principales. La première est que le changement climatique peut aboutir en l'assemblage d'espèces sans équivalent historique connu (*no-analog communities*; Williams & Jackson, 2007 ; Hobbs *et al.*, 2009 ; Keith *et al.*, 2009a). Une possibilité que semble supporter les changements historiques de composition des communautés végétales depuis la dernière période glaciaire, où le changement climatique a favorisé la formation de nouveaux assemblages d'espèces (Jackson & Overpeck, 2000 ; Jackson & Williams, 2004 ; Williams & Jackson, 2007 ; Stewart, 2009). Peu d'études se sont cependant focalisées sur cet aspect spécifique du remaniement des communautés face au réchauffement climatique contemporain. En Suède, il a été observé la formation de nouvelles communautés de plantes alpines depuis les années 1950, composées à présent d'espèces alpines et forestières. De même, Le Roux et ses co-auteurs (2008) ont montré que les communautés de plantes de moyennes et hautes altitudes ont été remaniées au cours du 20^e siècle et forment actuellement de nouveaux assemblages d'espèces sur l'île Marion. De ces changements de composition floristique qui touchent les communautés, il ressort que les espèces spécialistes (Lenoir *et al.*, 2008 ; Clavel *et al.*, 2011) sont principalement remplacées par des espèces thermophiles et généralistes (e.g. Kuiters *et al.*, 2009 ; Lenoir *et al.*, 2010a ; Moradi *et al.*, 2012). La seconde conséquence est que le remaniement des communautés peut se décaler plus ou moins fortement derrière le changement climatique (Davis, 1986 ; Davis, 1989) de par un déficit d'immigration ou d'extinction (Jackson & Sax, 2010). Concrètement, cela signifie que le remaniement des communautés face au réchauffement climatique est graduel (à part dans le cas d'événements extrêmes où le stress peut aboutir à une extinction massive), où l'assemblage d'espèces à un instant t décrit un état transitoire de la communauté convergeant à plus ou moins long terme vers un équilibre de sa composition avec le climat (Davis, 1986 ; Davis, 1989). Des études ont prouvé l'efficacité de ce processus par le passé (e.g. Huntley, 1990, 1991 ; Wing *et al.*, 2005) ainsi que sa plausibilité actuelle (Epstein *et al.*, 2000) et future (Brady *et al.*, 2010 ; Dale *et al.*, 2010) par simulation, mais face à la nécessité d'utiliser de larges bases de données spatio-temporelles, la réponse transitoire et en particulier le suivi du décalage entre le réchauffement climatique récent et la composition floristique des communautés végétales n'ont pas pu encore être étudiées, vérifiées et quantifiées. De telles études récemment menées sur les communautés d'oiseaux et de papillons montrent que leur remaniement n'est pas aussi rapide que la hausse des températures actuelles : un décalage avec le climat a été observée au cours des dernières décennies, correspondant, respectivement, à une distance de 212 et 135 km à l'échelle européenne (*climatic debt*; Devictor *et al.*, 2008 ; Devictor *et al.*, 2012).

1.3.2. Facteur modulant la réponse des espèces au climat

Bien qu'un schéma général de la réponse des espèces au réchauffement climatique ait pu être défini, celle-ci est avant tout propre à chaque espèce, et chaque contexte géographique et environnemental (Jackson & Williams, 2004). Il en résulte une réponse complexe des communautés face aux changements environnementaux, où la cooccurrence d'espèces dépend de l'intensité du ou des changements environnementaux, de processus historiques et actuels de spéciation et migration (dispersion, accessibilité du milieu), de la combinaison des conditions environnementales, des interactions biotiques et sans doute en partie de processus aléatoires (Walther, 2007 ; Götzenberger *et al.*, 2012). Autant de facteurs qui vont moduler la réponse des espèces et des communautés face au réchauffement climatique, et ainsi influencer la vitesse à laquelle l'équilibre entre composition floristique et le climat est rétabli (Walther, 2010).

1.3.2.1. *Dispersion*

Chez les végétaux, la migration naturelle des espèces passe par la dispersion des graines. Dans une période de changements environnementaux, cette dispersion constitue le potentiel migratoire de la réponse des espèces, et l'une des interrogations majeures en écologie est de savoir si ce processus permet aux plantes de suivre partiellement ou totalement les changements environnementaux. Depuis la dernière glaciation, de nombreuses études ont montré que les plantes avaient vraisemblablement rapidement migré en réponse aux nouvelles conditions climatiques (150 à 2000 m.an⁻¹ selon Huntley, 1991), malgré leur capacité de dispersion *a priori* limitée (Cain *et al.*, 1998). Un paradoxe qui a d'abord été interprété par l'occurrence probable d'événements de dispersion longue distance via la migration des oiseaux (Reid, 1899) et des mammifères (Pakeman, 2001). Clark et ses co-auteurs (1998b) confirment la plausibilité de cette interprétation montrant qu'une grande distance moyenne de dispersion n'est pas nécessaire pour garantir une migration rapide si des événements ponctuels de dispersion longue distance se produisent. À l'inverse, ils reportent aussi que l'imprécision spatio-temporelle des études paléo-écologiques menées a très probablement omis des zones micro-refuges conduisant à surestimer la vitesse de migration (souligné aussi par Pitelka, 1997). Ce dernier élément a notamment été confirmé depuis par des analyses génétiques estimant que la vitesse de migration depuis la dernière période glaciaire était inférieure à 100 m.an⁻¹ pour certains arbres nord-américains suite à la mise en évidence de zones micro-refuges où les espèces ont survécu lors de la glaciation à de faible densité dans des populations satellites et à partir desquelles elles ont pu coloniser rapidement (McLachlan *et al.*, 2005 ; Pearson & Dawson, 2005). En Europe, les aires de distribution actuelles de plus de 508 plantes semblent avoir été contraintes par un déficit de

migration des espèces que les auteurs ont attribué à leur faible capacité migratoire (la contrainte diminue avec le nombre de vecteurs de dispersion et la connectivité du milieu), la forme de vie (la contrainte augmente avec la durée de vie des espèces) et la localisation des refuges glaciaires (Normand *et al.*, 2011). Bien que les études paléo-écologiques renseignent sur la capacité migratoire des espèces, rien ne dit que leur vitesse de migration passée correspond à leur taux maximum de dispersion (Clark, 1998 ; McLachlan *et al.*, 2005). De plus, ces études sont difficilement transposables aux contextes environnemental et géographique actuel où l'homme a une forte emprise sur le territoire (Clark *et al.*, 1998b). Particulièrement, de par ses activités et ses mouvements, l'homme favorise les événements de dispersion d'extrêmes longues distances (plusieurs dizaines à centaines de km) comme le montrent les transhumances du bétail (Manzano & Malo, 2006), les activités touristiques (Bodin, 2010) et les imports d'espèces invasives par les corridors de migration et de commerce humain (Hulme, 2009). D'un autre côté, la rapide hausse des températures actuelles (supérieure d'un facteur 10 à 20 par rapport au réchauffement postglaciaire) ne garantit pas que la capacité de dispersion des plantes leur permet de suivre leur niche écologique comme par le passé (e.g. la migration de 20 à 25 km par siècle depuis les 6000 dernières années chez des arbres nord-américains est très inférieure à celle de 300 km par siècle nécessaire actuellement selon Davis, 1989).

Incapable de contrôler leur dispersion, la migration des plantes passe principalement par l'intermédiaire de vecteurs (e.g. Cain *et al.*, 1998 ; Vittoz & Engler, 2007 ; Cousens *et al.*, 2008). Quatre modes de dispersion (hors activités humaines décrites ci-dessus) sont principalement représentés chez les végétaux :

- L'autochorie, dont la dispersion s'effectue sans vecteur externe, soit par gravité ou explosion du fruit qui éjecte les graines. C'est un mode de dispersion courte distance qui n'excède pas 5 m (e.g. Vittoz & Engler, 2007).
- L'hydrochorie, dont le transport des graines s'effectue par l'eau. Un mode de dispersion à la fois de courte et longue distances quand les graines sont transportées par le courant de rivières (e.g. Vittoz & Engler, 2007).
- L'anémochorie, dont la dispersion s'effectue par le vent et dont les mécanismes déterminant la distance de dissémination sont le poids et la forme des graines, la vitesse du vent et la taille des organismes (Nathan *et al.*, 2002 ; Tackenberg *et al.*, 2003 ; Nathan *et al.*, 2011b). Ce type de dispersion excède rarement quelques dizaines de mètres mais peut atteindre 500 m ou plus lors d'événements météorologiques extrêmes (Vittoz & Engler, 2007 ; Nathan *et al.*, 2008).

- La zoochorie, dont la dispersion s'effectue par transport interne (endo- ; le fruit est consommé et les graines sont dispersées dans les excréments), externe (épi- ; transport par pelage, plume, patte), ou par des individus cachant les graines en vue d'en constituer un stock de nourriture mais qui n'est pas consommé par oubli ou perte de la graine (dys-). C'est de loin le mode de dispersion naturel qui permet le transport des graines sur les plus longues distances allant de quelques mètres à plusieurs kilomètres (Vittoz & Engler, 2007 ; Nathan *et al.*, 2008). Dans ce cas, la dissémination des graines dépendra aussi de l'étendue du domaine vital, du caractère sédentaire ou nomade, et du comportement à risque de certains individus disséminateurs (Pakeman, 2001 ; Bartoń *et al.*, 2012).

Bien que la dispersion des graines ne soit pas contrôlée par les végétaux, la dispersion n'en est pas plus un processus aléatoire car la localisation des parents, la topographie, les phénomènes météorologiques (principalement la direction et la force du vent), ou encore le déplacement des animaux définissent le point d'arrivée des graines (Pakeman, 2001 ; Nathan *et al.*, 2008). En particulier, la localisation des parents va déterminer l'impact potentiel de la dispersion sur l'aire de répartition de l'espèce. A proximité du front de migration, la dispersion des graines permet potentiellement d'étendre la distribution de l'espèce, alors qu'à l'intérieur de l'aire elle a un effet important sur la persistance et le renouvellement des populations et donc sur la stabilité de l'aire d'origine de l'espèce (notamment par l'arrivée de graines dont le génotype est pré-adapté aux nouvelles conditions climatiques par exemple) (Cousens *et al.*, 2008 ; Sexton *et al.*, 2009). Dans la nature, la dispersion multi-vecteurs des graines est très répandue (Bakker *et al.*, 1996 ; Nathan & Muller-Landau, 2000 ; Nathan *et al.*, 2008). Par exemple, le genre *Quercus* possède des graines assez lourdes qui sont disséminées sur de courtes distances par gravité (barochorie) et les rongeurs (dyszoochorie), et sur de plus longues distances par les geais (*Garrulus* sp. ; dyszoochorie) (Ducouso *et al.*, 1993 ; Le Corre *et al.*, 1997 ; den Ouden *et al.*, 2005). De manière générale la dispersion courte distance participe au renouvellement et à la dynamique locale de la population, alors que la dispersion longue distance participe à la connectivité de la métapopulation ainsi qu'à la migration de l'espèce (Cousens *et al.*, 2008 ; Schupp, 2011). Aussi rares soient-ils les événements de dispersion longue distance semblent donc particulièrement importants pour prédire la migration et la persistance des plantes face au changement climatique (probabilité de dispersion égale à 0.001 pour une distance de 1 à 10 km ; Higgins & Richardson, 1999) et pour leur conservation (Trakhtenbrot *et al.*, 2005). Néanmoins son mécanisme et son impact réel sont difficiles à étudier *in situ* car la probabilité de déterminer l'origine d'une graine diminue avec la distance la séparant de son point de départ (des solutions sont cependant apportées par les analyses génétiques ; Higgins & Richardson, 1999 ; Cain *et al.*, 2000 ; Nathan *et*

al., 2003). Finalement, la forme générale des fonctions de dispersion varient assez peu : (i) probabilité de dissémination des graines décroissante avec l'augmentation de la distance au producteur (parent), (ii) présence généralement d'un optimum (ou plusieurs dans le cas de la dispersion multi-vecteurs) plus ou moins éloigné de la source suivant le vecteur de dispersion, et (iii) une large gamme d'événements longues distances dépendant de la queue de distribution de la fonction de dispersion (Clark *et al.*, 1998b ; Cousens *et al.*, 2008).

De par les caractéristiques de la dispersion des graines décrites ci-dessus, il est légitime de considérer que celle-ci puisse limiter la migration des plantes face au réchauffement climatique actuel et futur. La non prise en compte de ce paramètre dans les prédictions des changements de distribution a depuis longtemps été identifiée comme un facteur d'incertitude important des résultats surestimant la capacité migratoire des espèces (e.g. Davis *et al.*, 1998b ; Thuiller, 2004). Depuis peu, des approches dynamiques permettant de coupler SDM et dispersion des graines sont développées (e.g. Engler & Guisan, 2009 ; Midgley *et al.*, 2010). Les premières prédictions montrent que les espèces anémochores semblent particulièrement menacées (Midgley *et al.*, 2006 ; Nathan *et al.*, 2011a), et que le caractère limitant de la dispersion (i) est plus ou moins prononcé suivant le contexte géographique (Engler *et al.*, 2009) et (ii) semble s'accroître avec l'intensité du réchauffement (Engler & Guisan, 2009). L'importante variabilité de la capacité de dispersion des graines entre plantes (e.g. Vittoz & Engler, 2007) implique une inégalité entre elles pour conserver leur niche écologique face aux changements environnementaux. A l'échelle spécifique, cette variabilité a pour conséquence de contraindre l'aire de distribution actuelle de certaines plantes alors que leur niche écologique s'étend hors de leur limite actuelle (Van der Veken *et al.*, 2012). Il semble que les plantes dont la distribution actuelle est limitée par leur dispersion soient toutes aussi fréquentes *in situ* que celles limitées par leur niche écologique (Moore & Elmendorf, 2006). A l'échelle des communautés végétales, les différences de capacité de dispersion des graines entre espèces expliquent en partie (avec les interactions biotiques) leur remaniement face à la variation du climat (Urban *et al.*, 2012). Dans les Alpes, les communautés végétales occupant les sommets ont notamment été principalement colonisées par des plantes pouvant se disperser sur de longues distances (Vittoz *et al.*, 2009). Plus largement, la perte de biodiversité floristique ayant touché le nord-ouest de l'Europe au cours du 20^e siècle se ferait au détriment d'espèces dont les graines sont dispersées sur de courtes distances (épizoochorie et hydrochorie) (Ozinga *et al.*, 2009), confirmant un peu plus leur sensibilité face aux changements globaux.

1.3.2.2. *Le milieu : physiographie, fragmentation spatiale, et variation spatiale du climat*

L'impact de l'environnement géographique sur la réponse des plantes et leurs communautés face au changement climatique actuel et futur agit potentiellement sur la migration et la persistance des espèces. L'environnement géographique est caractérisé par différentes occupations du sol qui vont fragmenter l'habitat des plantes (e.g. Thuiller *et al.*, 2004). L'hétérogénéité et la discontinuité du milieu filtrent la dispersion des graines ralentissant ou empêchant la migration des plantes (e.g. Pitelka, 1997). Depuis la dernière période glaciaire, la capacité de dispersion des espèces végétales, déjà très limitée (e.g. Cain *et al.*, 1998), a été réduite par la fragmentation spatiale et la présence de barrières géographiques impossibles à franchir pour les espèces (e.g. Svenning & Skov, 2004 ; Svenning *et al.*, 2010). Ce contexte géographique, propre à chaque territoire, serait à l'origine de la différence d'extinction, de vitesse de propagation, d'expansion de l'aire des espèces, et de biodiversité entre le continent américain et européen (Huntley, 1993 ; Svenning, 2003 ; Gugger *et al.*, 2008). La fragmentation spatiale diminue la capacité migratoire et donc d'expansion de l'aire de distribution des plantes en réponse au réchauffement climatique (Collingham & Huntley, 2000 ; Scheller & Mladenoff, 2008). L'anthropisation de certaines zones géographiques serait telle que la fragmentation empêcherait toute colonisation (cas vraisemblable des espèces prairiales en Hollande d'après Soons *et al.*, 2005). Néanmoins, l'intensité et la vitesse du changement climatique actuel ne semblent pas garantir que les plantes suivent rapidement leur niche climatique lorsque la fragmentation spatiale n'est pas limitante (Honnay *et al.*, 2002). Dans le contexte actuel et futur, la fragmentation spatiale semble un paramètre d'autant plus important à considérer que l'occupation du sol est principalement et rapidement modifiée par les activités humaines (e.g. Leemans & Zuidema, 1995). En dehors des conséquences directes sur la migration des espèces et le remaniement des communautés végétales, la fragmentation spatiale diminue les échanges génétiques entre populations ce qui réduit généralement leur aptitude à persister face au changement climatique (pour plus de détails se reporter à la partie 1.3.2.6). Face à l'isolement géographique et aux changements globaux, la survie des espèces passe par la migration longue distance et l'adaptation évolutive (cas extrême décrit sous le nom de *environmental island* dans Ackerly, 2003).

In situ, les conditions climatiques (principalement thermiques) varient suivant la position géographique en fonction de la latitude et de l'altitude (la longitude joue aussi en présence d'un gradient de continentalité). Le long du gradient altitudinal le changement de température varie cependant plus rapidement que le long du gradient latitudinal : environ 5 à 6.5°C par tranche de 1000 m d'altitude contre 6.9°C par 1000 km de déplacement latitudinal en zone tempérée (Colwell *et al.*, 2008). Une disparité qui implique qu'un déplacement potentiel de 10 m en altitude

de l'aire géographique d'une espèce correspond à un déplacement latitudinal d'environ 10 km en moyenne pour compenser la même variation de température (Jump *et al.*, 2009). Sous l'hypothèse que les espèces conservent leur niche climatique, la vitesse de migration des plantes est donc fortement dépendante du contexte géographique et notamment de la physiographie du paysage (**figure 1-18**). Considérant la hausse de température prévue par le scénario climatique A1B en 2100, les espèces devraient, par exemple en Californie, se déplacer à un rythme de 0.03 km.an^{-1} vers les sommets, pour les milieux les plus accidentés, à 4.9 km.an^{-1} vers le nord, pour les milieux les moins accidentés, afin de conserver les mêmes conditions thermiques qu'actuellement. A l'échelle mondiale, l'effet de la topographie sur la variation de la température implique une sensibilité inégale des biomes face au réchauffement climatique (Loarie *et al.*, 2009). A une échelle plus locale, la physiographie du paysage (Dobrowski *et al.*, 2009) va déterminer des zones micro-refuges importantes pour la persistance des espèces face au réchauffement climatique (Ashcroft, 2010 ; Dobrowski, 2011). En effet, le terrain accidenté des zones montagneuses permet une mosaïque de microclimats offrant aux espèces des échappatoires courtes distances face au réchauffement global (Scherrer & Körner, 2011). L'utilisation de données climatiques dont la résolution spatiale ou l'ajustement (dans le cas de modèle) ne rend pas compte de la physiographie du paysage conduit à surestimer la restriction des aires de distribution, voire même l'extinction d'espèces, face au réchauffement climatique (Luoto & Heikkinen, 2008 ; Ashcroft *et al.*, 2009 ; Randin *et al.*, 2009 ; Ashcroft, 2010 ; Dobrowski, 2011 ; Scherrer *et al.*, 2011). Par exemple, Scherrer et ses co-auteurs (2011) évaluent à 25% la sous-estimation de la diversité climatique quand on passe d'une résolution de 1 à 100 m, correspondant à autant de refuges climatiques potentiels omis. L'importance de ces zones refuges est d'autant plus forte qu'elles ont permis lors de la dernière glaciation la survie d'espèces et facilité l'expansion de leur aire de distribution lorsque les conditions climatiques sont devenues moins limitantes (Stewart & Lister, 2001 ; McLachlan *et al.*, 2005). Elles participent également à la diversité floristique actuelle (Graham *et al.*, 2010 ; Ohlemuller *et al.*, 2012). Face au réchauffement climatique, les zones montagneuses apparaissent potentiellement plus attrayantes que les zones de plaine pour les espèces végétales. En forêt tropicale, il est même attendu que les espèces de plaine se réfugient globalement en montagne provoquant un phénomène de *lowland biotic attrition* (Colwell *et al.*, 2008), qui devrait probablement s'étendre à toutes les latitudes (e.g. Moradi *et al.*, 2012). Paradoxalement, le caractère refuge des zones montagneuses, ainsi que la facilité de suivi de la niche climatique dans ces zones, devraient vraisemblablement aboutir à un remaniement des communautés végétales plus fort qu'en plaine, mais aussi saturer le nombre d'espèces candidates

à la colonisation des zones refuges où l'habileté compétitive devrait déterminer l'accès à ces zones.

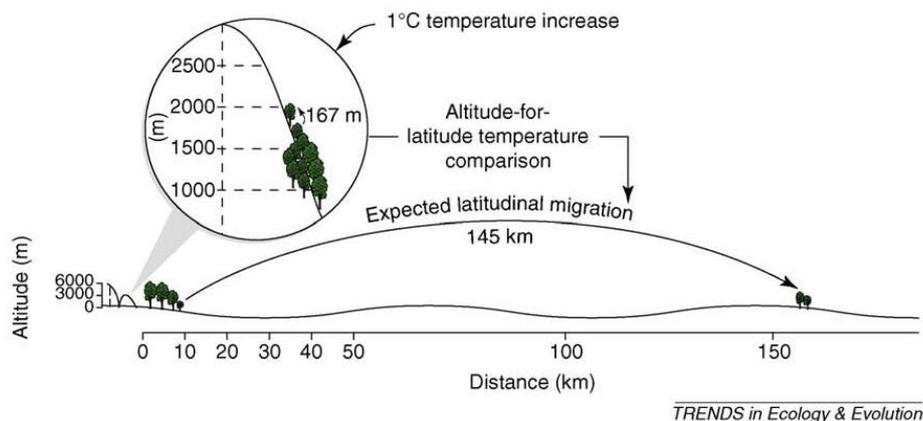


Figure 1-18 : Illustration de l'impact potentiel d'un changement de température le long des gradients altitudinal et latitudinal sur la distance de migration des végétaux nécessaire pour suivre leur niche thermique (cas d'une hausse d'1°C de la température ; figure tirée de Jump *et al.*, 2009).

1.3.2.3. La multidimensionnalité de la niche

Bien que la réponse des végétaux au réchauffement climatique actuel et futur ait souvent été étudiée au travers de la seule niche climatique (e.g. Huntley *et al.*, 1995 ; Engler *et al.*, 2011), le déterminisme environnemental des espèces n'en reste pas moins multidimensionnel (Hutchinson, 1957) : géologie (e.g. Ashcroft *et al.*, 2011), disponibilité en nutriments et toxicité des sols (e.g. Coudun *et al.*, 2006), teneur en CO₂ (e.g. Keenan *et al.*, 2011), et lumière (e.g. Austin & Van Niel, 2011a) principalement participent aussi à la définition de la niche écologique des végétaux et structurent spatialement leur distribution. Une récente étude analysant le déterminisme de la distribution de 1666 plantes a montré que la niche écologique de seulement 47 d'entre elles étaient exclusivement climatique (Bertrand & Marage, 2012). L'utilisation de la seule enveloppe climatique repose souvent sur un manque de données spatio-temporelles hors climat, et sur l'hypothèse que le climat est suffisant pour étudier et prédire les changements de distribution des espèces de l'échelle régionale à globale (200 à plus de 10000 km ; Prentice *et al.*, 1991 ; Pearson & Dawson, 2003). Pour comparaison, la dimension édaphique est considérée agir sur les changements de distribution des plantes de l'échelle stationnelle à locale (10 m à 10 km ; Pearson & Dawson, 2003). L'incertitude de cette pratique a peu à peu remis en cause son application (Pearson & Dawson, 2003 ; Hampe, 2004 ; Heikkinen *et al.*, 2006), et l'intégration des modèles de distribution dans un cadre de travail conceptuel plus large reliant théorie, données et modélisation a été jugée bénéfique (Elith & Leathwick, 2009). Récemment, une étude a mis en avant la nécessité de revisiter le cadre d'utilisation des modèles de distribution en accord avec leur objectif

écologique, et particulièrement, recommande (i) que les variables sélectionnées décrivent des processus écophysiologiques importants pour le développement des espèces (à la manière des modèles mécanistes) et (ii) que des variables climatiques et non-climatiques soient intégrées dans les modèles à une résolution spatiale compatible avec les processus écologiques déterminant la distribution des espèces et ses changements (Austin & Van Niel, 2011b). Par exemple, la prise en compte du régime de lumière dans les modèles de distribution de l'Eucalyptus (i) a précisé sa niche climatique en notamment accentuant la tolérance ayant pour conséquence géographique une différence d'ambiance lumineuse entre les expositions nord et sud correspondant à l'équivalent thermique d'un déplacement de 200 km vers les pôles, et (ii) a permis la mise en évidence de nouveaux refuges pour l'espèce face au réchauffement climatique (Austin & Van Niel, 2011b, a). Des analyses qui nécessitent d'être largement menées sur les autres dimensions de la niche écologique, afin de déterminer leur impact spatial sur la réponse des espèces au changement climatique (Austin & Van Niel, 2011b). En particulier la dimension édaphique, qui détermine croissance (e.g. Seynave *et al.*, 2008 ; Bontemps *et al.*, 2011 ; Charru, 2012), distribution (e.g. 1354 plantes sur 1666 analysées d'après Bertrand & Marage, 2012) de nombreuses espèces, ainsi que l'organisation des communautés végétales (e.g. Bigelow & Canham, 2002) est un facteur important à étudier. L'hétérogénéité locale de ce facteur devrait fragmenter l'habitat potentiel des végétaux pouvant ralentir ou même empêcher leur migration en réponse au réchauffement climatique (e.g. Harrison *et al.*, 2009 ; Lafleur *et al.*, 2010).

La multidimensionnalité de la niche écologique des espèces implique que les plantes peuvent répondre à d'autres changements environnementaux que le réchauffement climatique. Si la réponse des espèces à la variation spatio-temporelle d'un facteur environnemental a été très étudiée, elle l'est beaucoup moins quand plusieurs facteurs environnementaux sont modifiés (e.g. Niinemets, 2010). Dans ces conditions il semble que l'exposition simultanée à plusieurs stress ou changements environnementaux menacent plus la survie des espèces que l'exposition répétée à un seul changement environnemental (Niinemets, 2010). Lorsque plusieurs changements environnementaux affectent les écosystèmes (comme dans le contexte de changements globaux), la réponse attendue des espèces devrait être conduite par le ou les changements environnementaux qui vont le plus limiter le développement des plantes (**figure 1-19** ; Ackerly, 2003). La tolérance à ces changements variant entre espèces, l'issue de la réponse de chacune d'entre elles va déterminer leur impact sur les communautés végétales, et donc la divergence des réponses interspécifiques devrait s'accroître avec l'augmentation probable de l'intensité des changements environnementaux futurs (Pucko *et al.*, 2011). L'impact sur les communautés semble complexe à déterminer et prédire, et où la tolérance des espèces explique

vraisemblablement (au moins en partie) le décalage de l'équilibre entre la composition floristique et le climat (Ackerly, 2003 ; Jump & Penuelas, 2005 ; Chown & Gaston, 2008 ; Jackson *et al.*, 2009). Par exemple, face à la hausse des températures, la majorité des plantes se déplacent vers les sommets, alors qu'une quantité non négligeable d'espèces exprime le comportement inverse (e.g. Lenoir *et al.*, 2008). Une différence expliquée en Californie par le fait que les plantes qui descendent le long du gradient altitudinal ont une tolérance thermique plus importante que vis-à-vis du gradient hydrique (Crimmins *et al.*, 2011). Une contrainte qui pousse ces espèces à suivre leur niche hydrique, plutôt que leur niche thermique, dont les conditions requises se situent en moyenne à des altitudes plus faibles (Crimmins *et al.*, 2011 ; voir Tingley *et al.*, 2012 pour une illustration chez les oiseaux). A l'échelle locale, il semble que les variations de lumière dans les peuplements, l'eutrophisation et l'acidification des milieux aient un impact non négligeable sur le remaniement actuel des communautés végétales (e.g. Giesler *et al.*, 1998 ; Kuiters *et al.*, 2009 ; Pucko *et al.*, 2011 ; Verheyen *et al.*, 2012), aboutissant même en Grande-Bretagne à l'homogénéisation de la richesse spécifique et à la perte de biodiversité floristique (Keith *et al.*, 2009b).

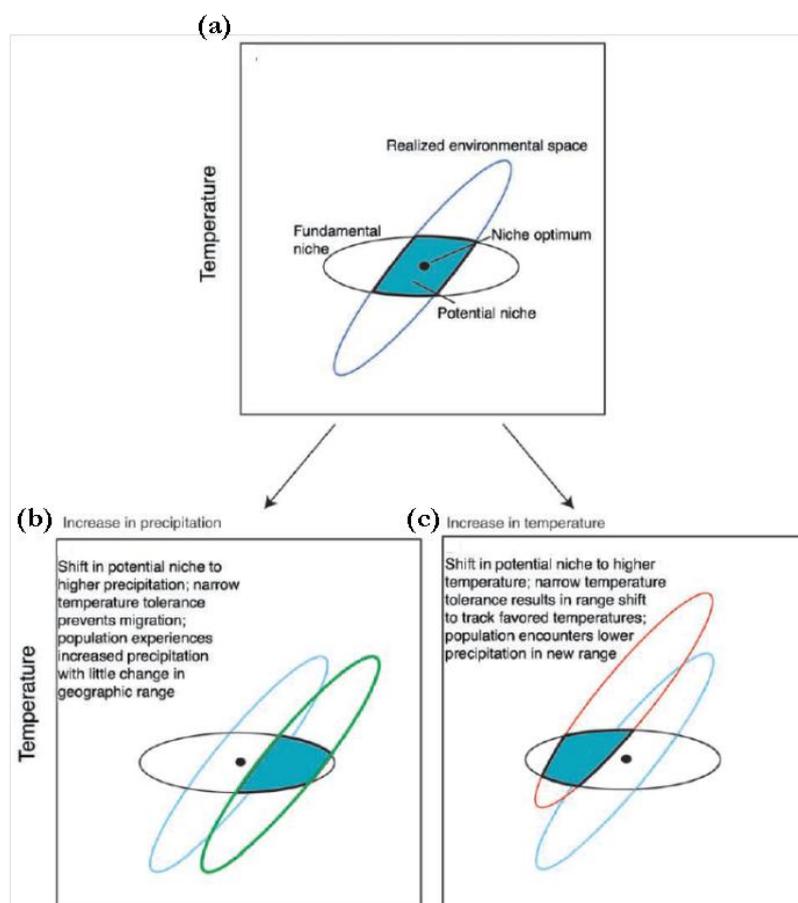


Figure 1-19 : Réponse attendue d'une espèce dont les tolérances hydrique et thermique diffèrent face à l'augmentation des températures et précipitations (figure tirée de Ackerly, 2003). (a) Position

initiale de la niche potentielle dans le référentiel environnemental délimité par le gradient de température et de précipitation, issue de l'intersection de la niche fondamentale de l'espèce et des conditions environnementales rencontrées. Dans le cas présent l'espèce tolère moins de variations de températures que de précipitations. **(b)** Déplacement de la niche potentielle en réponse à l'augmentation des précipitations. Dans ce cas, l'aire de distribution de l'espèce ne bouge pas parce que sa répartition est contrainte par l'étroitesse de la niche thermique et non par celle hydrique. **(c)** Déplacement de la niche potentielle en réponse à l'augmentation des températures. Dans ce cas, l'espèce pour survivre doit déplacer son aire de distribution parce que l'augmentation des températures est non tolérée. En d'autres termes, le déplacement des espèces sera conduit par les changements environnementaux les plus limitants. A l'inverse les changements environnementaux moins limitants pour l'espèce ne nécessitent pas le déplacement de son aire géographique. Bien que traité au travers des dimensions thermiques et hydriques, ce schéma de réponse peut être transposé à n'importe quelle combinaison de conditions environnementales. Ce schéma est basé sur l'hypothèse de conservation de la niche.

1.3.2.4. Cycle de vie et changements ontogéniques de niche écologique

La niche écologique des végétaux est, dans la quasi-totalité des cas, formalisée par une seule courbe de réponse sans aucune distinction des stades de vie, notamment quand il s'agit de déterminer ou prédire l'impact des changements environnementaux (Jackson *et al.*, 2009). Pourtant les effets du cycle de vie des plantes et de la variation du déterminisme environnemental au cours de celui-ci sont depuis longtemps reconnus (e.g. Grubb, 1977). Paradoxalement, ce processus écologique a surtout été étudié et considéré dans sa totalité chez les animaux dont les cycles de vie parfois complexes (e.g. métamorphose) et la mobilité ont facilité sa mise en évidence (e.g. Werner & Gilliam, 1984 ; Hjelm *et al.*, 2001 ; Subalusky *et al.*, 2009). En effet, l'immobilité des végétaux une fois installés ne leur permet pas une recherche active des conditions favorables aux différents stades de développement, révélant plus une difficulté méthodologique que l'absence du processus (notamment pour les espèces longévives et études *in situ* ; Schupp, 1995). *In situ*, les changements de niche écologique au cours du cycle de vie des plantes seront donc le résultat, combiné ou non, de la mortalité/survie d'individus en réponse aux changements (i) des besoins écologiques (ressource en eau et nutriments, et autres conditions environnementales nécessaires au développement), (ii) de conditions environnementales, et (iii) de niveau de tolérance et résistance face aux changements de l'environnement abiotique et biotique (Eriksson, 2002 ; Boege *et al.*, 2007 ; Lenoir *et al.*, 2009).

Afin de simplifier l'étude des changements de niche ontogénique chez les végétaux, les travaux se sont surtout focalisés sur un seul stade de développement ou la comparaison d'un nombre limité de ces stades. Considérée comme la plus étroite du cycle de vie (**figure 1-20b**) et

donc particulièrement limitante (e.g. Grubb, 1977 ; Donohue *et al.*, 2010 ; Niinemets, 2010 ; voir Quero *et al.*, 2008 pour un exemple contraire) ainsi que directement à l'origine de la colonisation des plantes (e.g. Schupp, 1995), la niche des juvéniles (caractérisant les conditions environnementales favorables à l'établissement d'une plantule) a reçu le plus de considérations. Il a notamment été démontré que cette niche (i) était déterminée par les conditions environnementales nécessaires à la levée de dormance des graines et la survie des plantules (e.g. Walck *et al.*, 2011), (ii) caractérisait le succès reproducteur dans les populations (e.g. Jackson *et al.*, 2009), et (iii) exprimait une tolérance plus faible que la niche des adultes face aux variations et perturbations de l'environnement (extrême climatique par exemple ; e.g. Donovan & Ehleringer, 1991 ; Stohlgren *et al.*, 1998 ; Miriti, 2006 ; Anderson *et al.*, 2009). Toutefois, ce dernier point mérite d'être considéré en tenant compte de la présence inactive de l'espèce sous forme de graines dans le sol en cas de conditions environnementales limitantes (e.g. Donohue *et al.*, 2010 ; Walck *et al.*, 2011). L'intérêt de la banque de graines pour la survie des espèces et la composition des communautés est d'autant plus important en contexte de changement environnemental instable, où des espèces *a priori* absentes de la communauté peuvent profiter d'accalmie pour s'installer et même dans certains cas aboutir à des communautés très différentes d'une année sur l'autre (Hairston Jr & De Stasio Jr, 1988 ; Collinge & Ray, 2009). Au cours de la croissance, du stade juvénile à adulte, les végétaux passent par différents niveaux de sensibilité environnementale. Par exemple, la plus forte mortalité des jeunes arbres dans les forêts de l'ouest des Etats-Unis a été interprétée par une tolérance plus faible de ce stade face à l'accroissement du réchauffement et du déficit hydrique actuel (van Mantgem *et al.*, 2009). Un accroissement de la tolérance au cours du cycle de vie que pourrait favoriser l'acclimatation par exposition à des variations environnementales plus ou moins stressantes au cours de l'ontogénie (Donohue *et al.*, 2010 ; Niinemets, 2010). Dans des écosystèmes limités par la disponibilité en eau (désert, méditerranée), les avantages à une installation sous couvert, permettant de maintenir la fraîcheur et l'humidité dans le sol ainsi que limiter l'évapotranspiration, diminuent au cours du développement des plantes (déficit de lumière et compétition pour les ressources hydriques devenant limitantes ; Miriti, 2006 ; Quero *et al.*, 2008). Une synthèse des résultats sur ce sujet montre une probable convergence de la niche ontogénique des plantes vers de meilleures conditions hydriques, lumineuses et/ou nutritionnelles des sols conduite par l'accroissement des besoins des espèces au cours du développement (Parrish & Bazzaz, 1985 ; Donovan & Ehleringer, 1991 ; Stohlgren *et al.*, 1998 ; Cavender-Bares & Bazzaz, 2000 ; Quero *et al.*, 2008). Enfin, la reproduction, englobant la production de fleurs et la maturation des fruits, est principalement déterminée par l'environnement (e.g. Amano *et al.*, 2010 ; Thompson *et al.*, 2011 ;

Abeli *et al.*, 2012), donc correspond à une nouvelle niche ontogénique importante à considérer pour comprendre la dynamique des populations et la capacité migratoire des plantes face au réchauffement climatique (Young *et al.*, 2005). Très souvent, les plantes ont besoin de conditions environnementales strictes pour pouvoir se reproduire (e.g. Black & Bliss, 1980 ; Tremblay *et al.*, 2002).

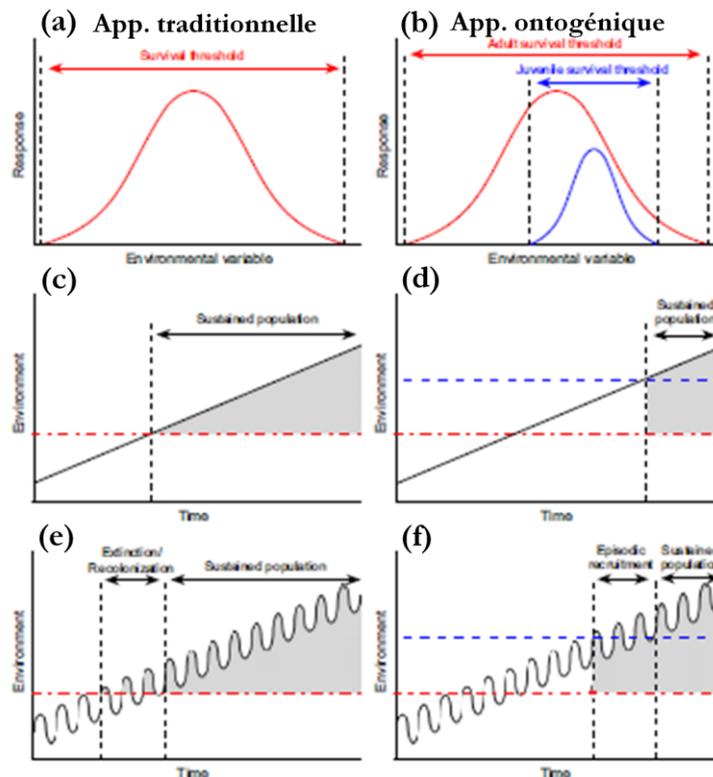


Figure 1-20 : Conséquences de la considération ou non du changement de niche ontogénique pour la population d'une plante face à deux scénarios de changements climatiques (figure tirée de Jackson *et al.*, 2009). **(a)** Typique représentation de la niche écologique d'une espèce le long d'un gradient environnemental (approche traditionnelle). **(b)** Représentation alternative de la niche écologique d'une espèce où les niches des stades juvénile et adulte sont différenciées. Dans l'exemple, la niche des juvéniles occupe un sous-espace environnemental à l'intérieur de la niche des adultes. **(c et d)** Réponse attendue d'une population soumise à un changement environnemental graduel et monotone au cours du temps d'après l'approche traditionnelle et ontogénique. **(e et f)** Réponse attendue d'une population soumise à un changement environnemental graduel soumis à des variations régulières au cours du temps d'après l'approche traditionnelle et ontogénique. La courbe noire spécifie l'état de l'environnement au cours du temps. Les traits pointillés bleus et rouges correspondent respectivement aux seuils de tolérance de l'environnement pour les stades juvénile et adulte (ou l'espèce dans le cas de l'approche traditionnelle). La surface grisée représente la période pendant laquelle la population est capable de coloniser le milieu, i.e. quand l'environnement est dans la gamme des conditions environnementales tolérées par l'espèce et le stade juvénile respectivement pour les approches traditionnelle et ontogénique.

Malgré un manque d'études évaluant les conséquences et l'aspect général de ces changements de niches au cours de l'ontogénie des plantes dans leur milieu naturel (Miriti, 2006 ; Poorter, 2007), il semble que les considérer ou non aboutit à des réponses géographiques et populationnelles différentes face au réchauffement climatique (Jackson *et al.*, 2009). C'est ce que démontrent Jackson et ses co-auteurs (2009) à travers l'étude d'un cas théorique décrit à la **figure 1-20**. Il montre notamment que, face à un changement environnemental graduel et monotone, la prise en compte d'une niche écologique englobant l'ensemble du cycle de vie d'une espèce (nommée approche traditionnelle par la suite) aboutit à un changement directionnel moins limitant pour l'espèce qui pourra soutenir une population plus rapidement (**figure 1-20c**) que lorsqu'une niche pour les juvéniles, étroite, et une niche pour les adultes, plus large, sont différenciées et considérées (approche qualifiée d'ontogénique par la suite ; **figure 1-20d**). Ajouter de la variabilité au changement environnemental (plus proche des conditions rencontrées *in situ*) introduit une période intermédiaire de successions d'extinction et de recolonisation dans le cas de l'approche traditionnelle (**figure 1-20e**) et une période intermédiaire de recrutement épisodique pour l'approche ontogénique (**figure 1-20f**). Dans le cas de l'approche traditionnelle, l'espèce pourra se maintenir dans une population, malgré la succession d'extinctions et recolonisations si des populations *source* sont présentes à distance de dispersion, jusqu'à que les variations environnementales soient enfin totalement tolérées par l'espèce. Dans le cas de l'approche ontogénique, la colonisation de l'espèce est retardée jusqu'à que les fluctuations environnementales soient tolérées par la niche des juvéniles. Si les fluctuations environnementales sortent de la gamme des conditions tolérées par la niche des adultes, ou si la fréquence des événements de recrutement est inférieure au *turnover* générationnel de l'espèce, alors une dynamique d'extinction et de recolonisation se met en place jusqu'à ce que les conditions environnementales redeviennent favorables ou que la fréquence de recrutement puisse soutenir la population. De telles différences impliquent forcément des conséquences sur le temps de réaction des espèces (e.g. plus la niche des juvéniles sera étroite plus l'espèce sera menacée et sa réponse retardée), et le remaniement des communautés en réponse au réchauffement climatique. Au cours du cycle de vie, l'impact, et notamment l'issue favorable ou non, des changements ontogéniques de niche sur la survie d'un individu et/ou d'une population dépendra (i) du stade pour lequel la niche est la plus contraignante et de (ii) si les changements environnementaux facilitent le chevauchement des niches ontogéniques ou au contraire les découplent (Donohue *et al.*, 2010). Doak et Morris (2010) ont notamment montré que la réponse aux changements environnementaux de certaines plantes est non-linéaire : l'effet du réchauffement a par exemple diminué la survie et le recrutement dans des populations de plantes situées à la marge défavorable

de l'aire de distribution (le sud de l'aire pour les espèces de l'hémisphère nord), qui continuent néanmoins de persister grâce à une croissance stimulée par le changement climatique. Une compensation démographique opère alors et peut : (i) dans un premier temps, retarder l'extinction locale et la migration des espèces, et (ii) lorsque l'accentuation du changement climatique devient aussi critique pour la croissance, entraîner une réduction rapide et importante de l'habitat occupé si les plantes n'ont pu suivre leur niche climatique à la marge favorable de leur aire de distribution (Doak & Morris, 2010).

1.3.2.5. *Interactions biotiques*

Les interactions biotiques telles que la compétition, les interactions positives ou encore les relations trophiques entre espèces sont connues pour contrôler et affecter, au moins partiellement, la dynamique des populations le long des gradients environnementaux, les changements de distribution, ainsi que l'assemblage des espèces dans les communautés (e.g. Caplat *et al.*, 2008 ; Lavergne *et al.*, 2010 ; Walther, 2010). Bien que des études montrent que les interactions interspécifiques accentuent la réduction de l'habitat face au réchauffement climatique (e.g. Preston *et al.*, 2008 ; Urban *et al.*, 2012), celles-ci rendraient surtout la détermination et la prédiction de l'issue des changements environnementaux sur les espèces et les communautés particulièrement incertaines (e.g. Davis *et al.*, 1998b ; Davis *et al.*, 1998a). Par exemple, Suttle et ses co-auteurs (2008) ont montré que les interactions biotiques avaient inversé la réponse des communautés végétales de prairies face à un changement climatique expérimental.

Les interactions biotiques (au même titre qu'une niche climatique plus contrainte par la dimension hydrique que thermique ; Crimmins *et al.*, 2011) pourraient être à l'origine de la descente, pourtant inattendue, de certaines plantes le long du gradient altitudinal (Lenoir *et al.*, 2010b ; le Roux *et al.*, 2012). En effet, les interactions peuvent évoluer en réponse au réchauffement climatique et aux remaniements des communautés pouvant conduire à des conséquences diverses allant de la rareté à l'abondance, et de la réduction de l'aire de distribution à l'expansion de celle-ci (Van der Putten *et al.*, 2010). Par exemple, la distribution actuelle des espèces a pu être contrainte historiquement par la compétition pour les ressources (notamment pour la lumière selon Pearman *et al.*, 2008b), et le relâchement de cette compétition en réponse au réchauffement climatique (par migration, mortalité ou diminution de la capacité compétitive du compétiteur) permettrait à l'espèce d'étendre son aire (dans la limite des conditions environnementales définies par sa niche fondamentale) et d'augmenter sa fréquence dans les communautés (e.g. Heegaard & Vandvik, 2004). Bien que pouvant aboutir à des conséquences plus ou moins surprenantes dans les modèles de distribution (Godsoe & Harmon, 2012), encore

peu de SDMs prennent en compte les interactions biotiques dans leurs prédictions du fait de difficultés méthodologiques à rendre compte réellement de ce processus écologique. Une récente étude montre cependant que la prise en compte des interactions biotiques entre plantes améliore la prédiction des changements de distribution des végétaux face au réchauffement climatique, principalement là où les conditions sont les plus favorables à la croissance des espèces (Meier *et al.*, 2012). Toutefois, les limites actuelles de distribution des espèces semblent principalement physiologiques (Morin *et al.*, 2007 ; Normand *et al.*, 2009), ce qui tend à démontrer que les interactions biotiques ne sont pas primordiales à larges échelles spatiales. De plus, l'utilisation des interactions biotiques pour ce type de prédictions reste limitée par (i) la formation vraisemblable de nouvelles communautés et donc de nouvelles interactions dont on ne connaît pas l'issue (e.g. Suttle *et al.*, 2007), et (ii) le plus souvent par la sous-estimation des interactions positives entre espèces (e.g. Callaway & Walker, 1997).

A l'échelle des communautés végétales, les interactions biotiques entre espèces résidentes ne semblent pas être suffisantes pour empêcher l'installation de nouvelles espèces (Levine *et al.*, 2004 ; Mouquet *et al.*, 2004 ; Klanderud & Totland, 2007), mais elles le semblent pour contenir l'abondance de ces espèces dans les communautés une fois installées (Levine *et al.*, 2004). Les espèces résistant le mieux sont toutefois les plus dominantes (Klanderud & Totland, 2007) et/ou celles qui occupent une fonction dans la communauté comparable à l'espèce immigrante (Fargione *et al.*, 2003). Face au réchauffement climatique, la réponse écologique et évolutive des espèces est plus largement impactée par leur place dans la chaîne trophique (e.g. Harmon *et al.*, 2009). Pour les végétaux, cela implique principalement que l'effet du changement climatique sur les herbivores (e.g. Brodie *et al.*, 2012), les pollinisateurs (e.g. Hegland *et al.*, 2009) et disséminateurs de graines (e.g. den Ouden *et al.*, 2005 ; Cousens *et al.*, 2008) peuvent participer à la dynamique des populations, ainsi qu'à l'issue des changements de distribution et du remaniement des communautés végétales.

1.3.2.6. Diversité génétique, plasticité phénotypique et adaptation évolutive

Diversité génétique, plasticité phénotypique et adaptation évolutive interagissent entre elles aboutissant chez les espèces à des réponses écologiques proches face au réchauffement climatique et dont les effets sont difficiles à différencier (e.g. Reusch & Wood, 2007 ; Gienapp *et al.*, 2008). Comme décrit précédemment, plasticité génotypique et phénotypique correspondent pour les plantes au premier recours pour résister/tolérer au changement climatique, alors que l'adaptation évolutive est un processus plus lent dépendant principalement de la sélection de gènes adaptés au nouvel environnement via la reproduction (e.g. Ackerly, 2003 ; Davis *et al.*, 2005

; Bradshaw & Holzapfel, 2006). Les changements de morphologie, de physiologie, et de développement, réversibles (acclimatation) ou non, au cours du cycle de vie des espèces sont le résultat de l'expression de la plasticité phénotypique en réponse aux changements environnementaux (e.g. Bradshaw, 1965 ; Jump & Penuelas, 2005). Cette plasticité, tout comme la diversité génétique au sein d'une population ou métapopulation, est cruciale pour assurer la survie d'individus, et donc plus largement des espèces, face aux variations environnementales plus courtes que leur *turnover* générationnel (**figures 1-20e et f**). Face à des changements occurrents sur de longues périodes, la plasticité phénotypique n'offre pas une solution durable mais permet de tamponner un certain temps les effets néfastes du changement climatique (e.g. Carter, 1996 ; Rehfeldt *et al.*, 2001 ; Rehfeldt *et al.*, 2002 ; Jump & Penuelas, 2005). Par exemple, l'allongement de la période de végétation, ainsi que l'avancement du débourrement et de la floraison au cours de la vie des arbres sont considérés, en partie (l'autre partie provenant de l'adaptation génétique ; Bradshaw & Holzapfel, 2006), comme le résultat de la plasticité phénotypique conduit par le réchauffement climatique actuel (e.g. Chuine, 2010). De même, la plasticité de la croissance vis-à-vis du climat favorise la persistance de populations menacées (e.g. Stocklin *et al.*, 2009 ; Doak & Morris, 2010 ; De Frenne *et al.*, 2011). Des effets positifs qui permettent aux espèces de gagner du temps pour s'adapter et/ou profiter d'accalmies climatiques pour se développer, et qui devraient diminuer l'ampleur attendue des changements de distribution des espèces et de composition des communautés (e.g. Loehle & LeBlanc, 1996). Dans le futur, il est prévu une augmentation de la fréquence des événements climatiques extrêmes qui devrait avantager les espèces particulièrement plastiques, et vraisemblablement faire de la plasticité un caractère soumis à la sélection adaptative (e.g. Gutschick & BassiriRad 2003). Un trait qui semble déjà montrer son avantage comme le prouve l'augmentation actuelle de la fréquence des espèces généralistes dans certains écosystèmes (e.g. Kuiters *et al.*, 2009 ; Lenoir *et al.*, 2010a).

Conduite par un changement environnemental (par exemple le changement climatique), la sélection adaptative opère à chaque génération en déplaçant graduellement la niche fondamentale des espèces dans la direction du changement (e.g. Ackerly, 2003). La vitesse et l'efficacité de ce processus sont dépendants des flux de gènes, de la diversité génotypique de la banque de graines, de la diversité génétique intra- et inter-population, du *turnover* générationnel, de l'intensité du changement environnemental et de la manière dont les remaniements génétiques affectent morphologie, physiologie et développement des espèces (Hairston Jr & De Stasio Jr, 1988 ; Davis & Shaw, 2001 ; Ackerly, 2003 ; Davis *et al.*, 2005 ; Savolainen *et al.*, 2007 ; Aitken *et al.*, 2008). Premièrement, l'adaptation évolutive est très dépendante de la fécondité des plantes et de la dispersion du pollen et des graines, qui correspondent aux moteurs des flux de gènes intra- et

inter-populations (Kremer *et al.*, 2012). Par conséquent, les mêmes facteurs qui déterminent en grande partie l'adaptation évolutive, participent aussi la stratégie opposée de la réponse des espèces au réchauffement climatique, i.e. la migration des espèces (Davis & Shaw, 2001 ; Lavergne *et al.*, 2010). Les flux de gènes sont particulièrement importants face à l'augmentation des températures quand ils permettent l'immigration de gènes pré-adaptés aux nouvelles conditions climatiques (**figure 1-21**) (Savolainen *et al.*, 2007 ; Sexton *et al.*, 2011). Le scénario adaptatif le plus efficace pour les espèces (i.e. celui qui maximise la fitness) veut qu'un transfert de gènes s'opère des populations de la marge défavorable de l'aire de distribution des plantes (i.e. marge sud et pied de montagne, là où les génotypes et phénotypes devraient être les plus adaptés au climat chaud) à sa marge favorable (i.e. marge nord et sommet ; là où les génotypes et phénotypes sont les plus adaptés au climat froid) (Davis & Shaw, 2001) (**figure 1-21**). Deuxièmement, de la même manière que la migration des espèces est limitée par la fragmentation spatiale et la capacité de dispersion des plantes (Jump & Penuelas, 2005), les flux de gènes le sont aussi. En effet, il est prédit que les plantes ayant une faible capacité de dispersion devraient perdre une part importante de leur diversité génétique au cours du 21^e siècle (Alsos *et al.*, 2012). Lorsque la dispersion des espèces est trop limitée, la sélection adaptative s'opère à l'intérieur de la population à partir du *pool* génétique des individus présents ce qui peut affecter son efficacité si la diversité génétique et la taille de la population sont insuffisantes (Bradshaw & Holzapfel, 2006 ; Aitken *et al.*, 2008). Cependant, à l'inverse de la migration des espèces, le brassage génétique semble facilité par une dispersion du pollen sur de plus longues distances que les graines (Kremer *et al.*, 2012). Troisièmement, la sélection passant par la reproduction sexuée, la réponse adaptative sera plus rapide chez les espèces à courte durée de vie (Jump & Penuelas, 2005 ; Bradshaw & Holzapfel, 2006 ; Franks & Weis, 2008 ; Smith & Beaulieu, 2009). Tenant compte de ces trois paramètres, Rehfeldt et ses co-auteurs (2002) montrent chez *Pinus sylvestris* qu'il faudrait entre une (à la marge climatique favorable) et 13 générations (à la marge défavorable) pour que les génotypes et phénotypes actuels soient redistribués de manière à être adaptés au réchauffement climatique prévu en 2100. Cela équivaut à une adaptation de l'ordre du siècle au nord, où l'augmentation des températures va lever les contraintes de croissance, à un millier d'années pour les populations localisées au centre et au sud de l'aire, où le réchauffement va diminuer progressivement leur croissance (Rehfeldt *et al.*, 2002). Ces pas de temps très longs ne garantissent pas la survie de ces populations si les prédictions futures du réchauffement climatique étaient vérifiées. Enfin, la corrélation positive de traits vis-à-vis d'un locus ou encore l'accroissement du stress environnemental peut accélérer la sélection adaptative (Davis & Shaw, 2001 ; Duputié *et al.*, 2012). A l'inverse, la corrélation négative de traits et la perte de diversité

génétique face à un stress environnemental trop important peuvent ralentir la réponse évolutive et même aboutir à des effets délétères (Davis & Shaw, 2001 ; Davis *et al.*, 2005 ; Duputié *et al.*, 2012).

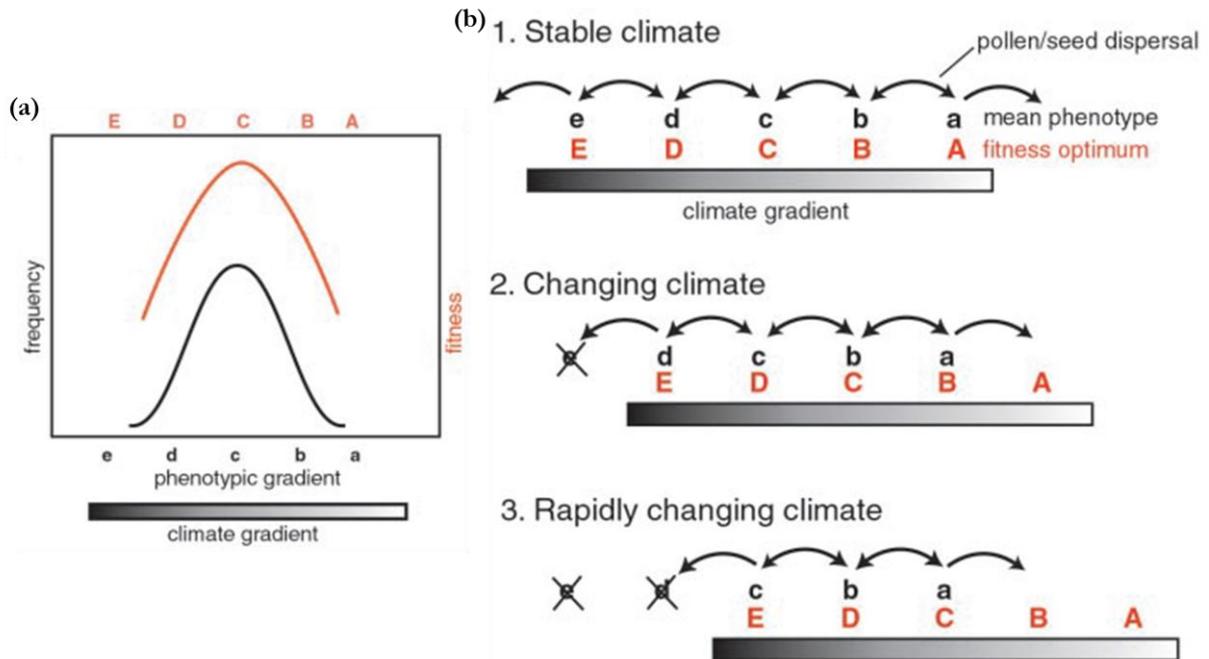


Figure 1-21 : Schéma général des flux de gènes favorisant le brassage génétique et la redistribution de phénotypes adaptés (a) à trois scénarios de changements climatiques (b) (figure tirée de Davis & Shaw, 2001). **(a)** Fréquences de phénotypes et fitness associées le long du gradient climatique (5 phénotypes caractérisés par une fitness maximale pour le phénotype *c*). **(b)** Distribution spatiale des phénotypes observés et optimaux (qui maximisent la fitness) sous l'effet de 3 scénarios de changements climatiques : 1. Climat stable, où les 5 phénotypes sont représentés et sont distribués dans l'espace de manière optimale ; 2. Réchauffement lent, où le phénotype *e* disparaît car inadapté au réchauffement climatique, et où les flux de gènes (flèche noire) devraient favoriser la redistribution des phénotypes de manière à maximiser leur fitness (en rouge sur le graphique) ; 3. Réchauffement rapide, où en plus du phénotype *e*, le *d* disparaît aussi, et où les flux de gènes (flèche noire) devraient favoriser la redistribution des phénotypes de manière à maximiser la fitness (en rouge sur le graphique). Cependant dans ce dernier cas, le brassage génétique est moins efficace car les flux de gènes ne peuvent pas compenser la hausse rapide des températures aboutissant à la restriction de l'aire de distribution, et à un décalage adaptatif et migratoire dans la conservation de l'équilibre entre espèces, phénotypes et climats.

Bien que la corrélation entre le gradient climatique actuel et certains traits (physiologiques et morphologiques) ainsi que certaines formes de vie prouvent l'occurrence et l'efficacité passées des adaptations évolutives (Davis & Shaw, 2001 ; Skelly *et al.*, 2007), la preuve d'une réponse évolutive globale des végétaux face au réchauffement climatique actuel est peu référencée

(Bradshaw & Holzapfel, 2006 ; Reusch & Wood, 2007 ; Gienapp *et al.*, 2008). Ses intérêts et rôles actuels pour la survie des espèces face au réchauffement climatique restent limités par le peu d'études conduites sur plusieurs générations et souvent l'absence de caractérisation de l'avantage adaptatif associé aux remaniements génétiques observés *in situ* (Davis *et al.*, 2005 ; Bradshaw & Holzapfel, 2006 ; Jump *et al.*, 2006b ; Reusch & Wood, 2007 ; Hoffmann & Sgro, 2011). En effet, la majorité des études évalue le potentiel adaptatif des plantes à partir de la comparaison génétique et phénotypique des populations habitant différentes localisations et conditions environnementales (e.g. Hoffmann & Sgro, 2011). Ces études ne permettent pas de déterminer avec précision l'efficacité du brassage génétique sur le plan adaptatif, autrement que par extrapolation temporelle, qui pourtant devrait caractériser le temps de réponse adaptatif des espèces face au réchauffement climatique. Aussi, un remaniement génétique en lien avec le réchauffement climatique ne garantit pas son efficacité face à ce changement. Par exemple, les changements observés au sein du génotype du hêtre ne semblent pas pour autant enrayer la restriction de son habitat (Jump *et al.*, 2006b ; Jump *et al.*, 2006a). Malgré ces difficultés, il est reconnu que la plasticité génotypique et phénotypique, ainsi que l'adaptation évolutive, augmentent principalement la capacité de persistance des espèces et donc ralentissent leur migration et le remaniement des communautés (possibilité d'accélération toutefois si l'adaptation évolutive améliore la capacité de dispersion des espèces ; e.g. Thomas *et al.*, 2001) (Davis, 1986 ; Davis, 1989 ; Davis *et al.*, 2005 ; Aitken *et al.*, 2008). Une nouvelle génération de modèles de distribution semble devoir être développée en intégrant ces processus qui peuvent diminuer l'incertitude des prédictions, en évitant notamment qu'elles soient trop pessimistes (e.g. Visser, 2008 ; Lavergne *et al.*, 2010). A la manière de ce qui a pu être fait à partir de la croissance (e.g. Carter, 1996 ; Rehfeldt *et al.*, 2002 ; O'Neill & Nigh, 2011), la diversité génétique inter-population ainsi que la provenance des individus peuvent être utilisées pour intégrer la plasticité phénotypique et l'adaptation évolutive potentielle (basées sur la diversité génétique actuelle) dans les modèles prédictifs de la distribution des plantes (Garzon *et al.*, 2011).

1.4. Objectifs, positionnement théorique et articulation de la thèse

Malgré les menaces qu'ils constituent pour la viabilité des espèces et des écosystèmes, les changements globaux procurent un cadre de travail intéressant pour tester les théories actuellement admises en écologie et pour mieux comprendre les règles qui régissent la vie des espèces et leurs associations au sein des communautés. C'est dans ce cadre que s'articule cette thèse dont l'objectif général est de caractériser la réponse spatio-temporelle de la végétation

forestière face au changement climatique à l'échelle de l'espèce et des communautés, ainsi que les facteurs modulant cette réponse afin de mieux en comprendre le déterminisme.

Basée sur le fait que les changements climatiques sont principalement à l'origine de la migration des espèces et du remaniement des communautés depuis la dernière période glaciaire, l'hypothèse centrale de ce travail est que la hausse des températures correspond au facteur principal des changements actuel et futur de végétation. Toutefois, conscient que la réponse de la végétation aux variations passées du climat a été plus ou moins décalée dans le temps et que l'aire actuelle de répartition de certaines espèces reflète partiellement leur aire potentielle de distribution, il est considéré dans ce travail que les changements de distribution et le remaniement des communautés végétales forestières en réponse au réchauffement climatique actuel et futur peuvent ne pas être instantanés mais retardés et modulés par des facteurs abiotiques (autres facteurs environnementaux limitant), biotiques (dispersion, interaction spécifique, ontogénie, adaptation évolutive), historiques (patrimoine génétique, origine géographique), et géographiques (accessibilité à l'aire potentielle de distribution dépendant de la physiographie du paysage, de la fragmentation de l'habitat et de la texture de l'environnement) (e.g. Davis, 1986 ; Davis, 1989 ; Jackson *et al.*, 2009).

Cette thèse se positionne au sein du cadre théorique de la niche écologique défini par Hutchinson (1957), considérant que la distribution des espèces possède un déterminisme environnemental abiotique. De par les données *in situ* utilisées dans ce travail, les analyses portent sur la niche réalisée tenant également implicitement compte de facteurs biotiques et historiques (d'un point de vue évolutif et biogéographique), et plus particulièrement de l'ensemble des conditions environnementales déterminant la présence passée et actuelle des espèces (Soberón, 2007 ; Soberón & Nakamura, 2009). Une particularité qui ne permet pas de différencier populations *source* et *sink* dans cette thèse, et qui constitue la principale différence avec le concept original de la niche écologique (cf. **figure 1-11** pour plus de détails). Le déterminisme environnemental de la distribution des plantes forestières sera étudié à partir de l'approche corrélatrice, et donc par l'ajustement de modèles statiques descriptifs. Conscient des limites de cette approche lorsque les changements de distribution des espèces sont étudiés, le déterminisme environnemental de la distribution des espèces (i.e. la niche écologique) sera inclus dans une approche dynamique de prédiction testant et tenant compte du cycle de vie, de la capacité de dispersion des espèces, de la fragmentation de l'habitat et de la physiographie du paysage afin de tendre vers un modèle plus mécaniste et écologiquement réaliste.

Dans un premier temps, les données floristiques et environnementales, produites et utilisées dans le cadre de cette thèse seront présentées (chapitre 2). Les différentes méthodes

employées, allant de l'échantillonnage des bases de données aux méthodes de modélisation mises en œuvre pour analyser les données, y seront aussi détaillées.

Les principaux résultats seront ensuite développés au travers de deux parties regroupant des articles scientifiques :

➤ La première partie (chapitre 3) vise à déterminer si la composition floristique des communautés forestières est à l'équilibre avec le climat malgré la hausse récente des températures. Ce sujet est particulièrement central pour l'évaluation de la réponse des espèces face au réchauffement climatique (e.g. Davis, 1986 ; Davis, 1989 ; Ackerly, 2003). Cette partie est développée dans l'article 1 qui compare l'évolution des températures reconstruites à partir de la flore à celle observée entre 1965 et 2008. Les températures reconstruites à partir de la flore sont prédites par bio-indication où (i) l'évolution représente un remaniement des communautés modifiant la valeur thermique de la flore, et (ii) l'écart à la température observée quantifie l'équilibre ou déséquilibre existant entre la composition floristique et le climat à un instant t (i.e. le décalage entre la flore et son environnement abiotique). Cette étude est particulièrement novatrice car le comportement des communautés végétales forestières de plaine et de montagne vis-à-vis du réchauffement climatique y est différencié, ainsi que l'adéquation flore-climat quantifiée en contexte de changements globaux. L'étude des communautés de plaine permet notamment d'apporter des premiers résultats sur leur réponse au changement climatique alors qu'elles n'ont été que trop peu étudiées jusque-là par rapport aux écosystèmes montagnards, principalement à cause de limites méthodologiques (Jump *et al.*, 2009). La comparaison forêts de plaine *vs.* montagne permet d'analyser l'effet différentiel de la physiographie du paysage, de la fragmentation du milieu et de la tolérance vis-à-vis du climat des cortèges floristiques sur la réponse des communautés végétales de ces deux zones. Cette partie présente plusieurs objectifs :

- (1) Suivre le remaniement des communautés végétales forestières actuelles en réponse au réchauffement climatique en contextes géographiques de plaine et de montagne.
- (2) Quantifier l'équilibre flore-climat au cours du temps.
- (3) Déterminer les principaux facteurs pouvant caractériser la différence d'adéquation flore-climat entre les forêts de plaine et montagne.

➤ La seconde partie (chapitre 4) est consacrée à l'étude des facteurs écologiques et géographiques modulant la réponse des espèces et des communautés végétales forestières au réchauffement climatique. Cette partie est divisée en trois sous-parties :

-
- La première vise à évaluer et quantifier l'effet de différents changements environnementaux (participant aux changements globaux) sur le remaniement des communautés végétales herbacées observé en réponse au réchauffement climatique entre les périodes 1965-1986 et 1987-2008 (mis en évidence au chapitre 3). Cette partie est particulièrement novatrice car l'étude de l'effet des changements environnementaux globaux sur la végétation est généralement conduite sur un nombre limité de variables (bien souvent climatiques). De plus, les changements environnementaux, principalement d'origine anthropique, peuvent être confondus et interagir entre eux rendant complexe l'attribution de tel ou tel facteur aux changements observés dans les systèmes biologiques (Parmesan, 2012). Une problématique devenue cruciale en écologie, et à laquelle l'analyse conduite ici, cherchant à séparer et déterminer le niveau de contribution de chacun des changements environnementaux sur le remaniement des communautés végétales forestières, doit apporter des premières réponses. Dans un premier temps (partie 4.1), l'effet du changement des conditions lumineuses au sein des peuplements forestiers de plaine, indicateur du niveau de perturbation naturelle (tempête) et anthropique (gestion forestière) des forêts, et connu pour affecter la composition des communautés végétales (e.g. Verheyen *et al.*, 2012), est testé et confronté à l'effet du réchauffement climatique. Dans un second temps (partie 5.2.4), une analyse plus complète est menée à titre exploratoire en forêts de plaine et de montagne sur un ensemble de variables comprenant de nombreux changements environnementaux, et des variables biotiques et d'accessibilité du milieu : réchauffement climatique, changements de pluviométrie, d'acidité, de disponibilité en azote du sol et de conditions lumineuses, tolérance thermique des plantes, fragmentation spatiale des forêts et distance de migration potentielle pour retrouver un analogue climatique. Cette partie présente plusieurs objectifs :
 - (1) Vérifier que le remaniement des communautés végétales mis en évidence à l'article 1 (chapitre 3) est principalement la conséquence du réchauffement climatique actuel.
 - (2) Quantifier la contribution relative de facteurs écologiques et géographiques au remaniement des communautés végétales.
 - (3) Déterminer la nature de l'effet de chacun de ces facteurs sur la réponse au réchauffement climatique des communautés végétales forestières de plaine et de montagne : effet amplificateur *vs.* réducteur.
 - La seconde est centrée sur l'impact de la multidimensionnalité de la niche écologique des espèces, et principalement l'importance de la prise en compte de la dimension édaphique (identifiée comme potentiellement importante par Lafleur *et al.*, 2010 ; Austin & Van Niel,

2011b), pour prédire les changements potentiels de distributions des végétaux en réponse au changement climatique. Elle est développée dans l'article 2 qui offre une analyse comparative (i) des niches écologiques déterminées par la prise en compte seule ou combinée du climat et de la dimension édaphique, et (ii) des changements potentiels de distribution du chêne pubescent (*Quercus pubescens* L.) prédits par les deux types de niches au cours du 21^e siècle. L'autre originalité de ce travail est l'utilisation d'un *process-based model* stochastique couplant modèle statique de niche et dynamique des populations pour réaliser les prédictions (comme préconisé par Franklin, 2010). Le *process-based model* développé permet notamment de tester et prendre en compte la capacité de dispersion de l'espèce, la fragmentation de l'habitat et la physiographie du paysage par l'utilisation d'un automate cellulaire, mais aussi de prendre en compte la complexité du cycle de vie des espèces et des processus écologiques le modulant (installation, reproduction et mortalité principalement). Cette partie présente plusieurs objectifs :

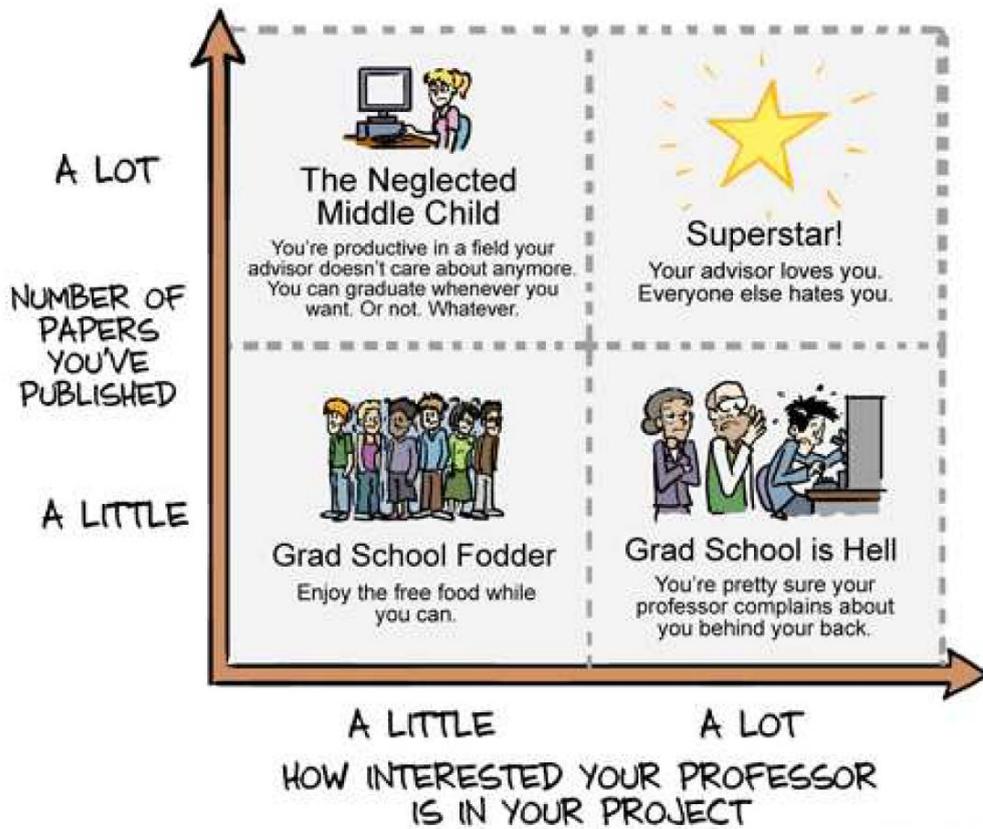
- (1) Déterminer les différences entre une niche purement climatique et une niche combinant climat et dimension édaphique dans l'espace environnemental.
 - (2) Identifier et quantifier les conséquences spatiales de ces différences pour prédire les changements potentiels de distributions de l'espèce à partir de scénarios de changement climatique, et notamment la sensibilité des prédictions par rapport à sa dispersion et sa longévité.
- La dernière sous-partie analyse la variation des déterminants environnementaux de la niche écologique au cours du développement des essences forestières. Cet axe de recherche a été très peu étudié chez les végétaux (notamment à partir de données observées *in situ* ; Schupp, 1995), où la niche écologique est bien souvent considérée constante au cours de l'ontogénie. Pourtant elle semble un paramètre majeur à considérer pour mieux comprendre la réponse des espèces aux changements environnementaux (Young *et al.*, 2005 ; Jackson *et al.*, 2009). L'étude, développée dans l'article 3, teste le concept de changement ontogénique de niche, développé par Grubb en 1977, le long de gradients de disponibilité en nutriment et toxicité des sols chez 23 espèces d'arbres de la zone tempérée (regroupées dans 9 familles phylogénétiques différentes). A l'inverse des autres parties, l'étude n'analyse pas l'effet direct du changement climatique sur la flore, mais se pose plus dans un contexte de changements globaux où acidification et eutrophisation ont modifié la capacité nutritive et la toxicité des sols. Cette étude est cependant en lien direct avec l'objectif de cette thèse car la multidimensionnalité de la niche et l'ontogénie sont des facteurs potentiels qui modulent la réponse de la végétation vis-à-vis du climat. Cette partie présente plusieurs objectifs :

- (1) Déterminer l'importance de la dimension édaphique pour expliquer le déterminisme environnemental de la distribution des arbres de la zone tempérée.
- (2) Démontrer l'existence de changements ontogéniques de niche nutritionnelle chez les arbres à partir de données *in situ* observées dans un contexte de changements globaux.
- (3) Quantifier les changements ontogéniques de niche nutritionnelle.
- (4) Fournir un schéma général de ces changements.
- (5) Quantifier l'importance de ces changements pour la différenciation des niches des arbres à l'échelle des communautés.

Dans le chapitre suivant, l'ensemble des résultats sera remis en perspective et discuté dans l'optique de mieux comprendre les déterminants abiotiques, biotiques et géographiques qui modulent la réponse de la végétation forestière au changement climatique (chapitre 5).

Pour finir, l'originalité des résultats et des conclusions de cette thèse sera synthétisée, et des perspectives de travail pour l'étude de l'impact des changements globaux sur la végétation seront proposées.

GRAD SCHOOL UTILITY CHART WHERE ARE YOU?



JORGE CHAM © 2012

WWW.PHDCOMICS.COM

2. MÉTHODOLOGIE GÉNÉRALE

2.1. Description des données floristiques

Trois sources de données différentes ont été utilisées dans cette thèse, regroupant un total de 248607 relevés floristiques français entre 1905 et 2008.

2.1.1. EcoPlant

EcoPlant⁴ est une base de données phytoécologiques conçue en 2000 par le LERFoB afin d'étudier les relations écologiques existant entre la distribution des espèces végétales et leur environnement sur le territoire français (Gégout *et al.*, 2005). Cette base de données regroupe 7667 relevés géoréférencés, majoritairement forestiers, issus de 145 études différentes réalisées entre 1905 et 2007. Son originalité repose sur un ensemble de relevés phytoécologiques contenant (**figure 2-1**) : (i) un relevé floristique exhaustif codé en abondance ou présence/absence (distinguant de 2 à 6 strates de végétation pour 5879 relevés) ; (ii) des variables écologiques mesurées (3879 relevés contiennent un profil de sol et des analyses physiques et chimiques du sol) ; (iii) une description de la végétation ; (iv) des coordonnées géographiques (avec estimation de la précision de localisation); (v) des informations standardisées sur le protocole utilisé lors du relevé phytoécologique. La majorité des relevés floristiques ont été réalisés sur des placettes de 400 m².

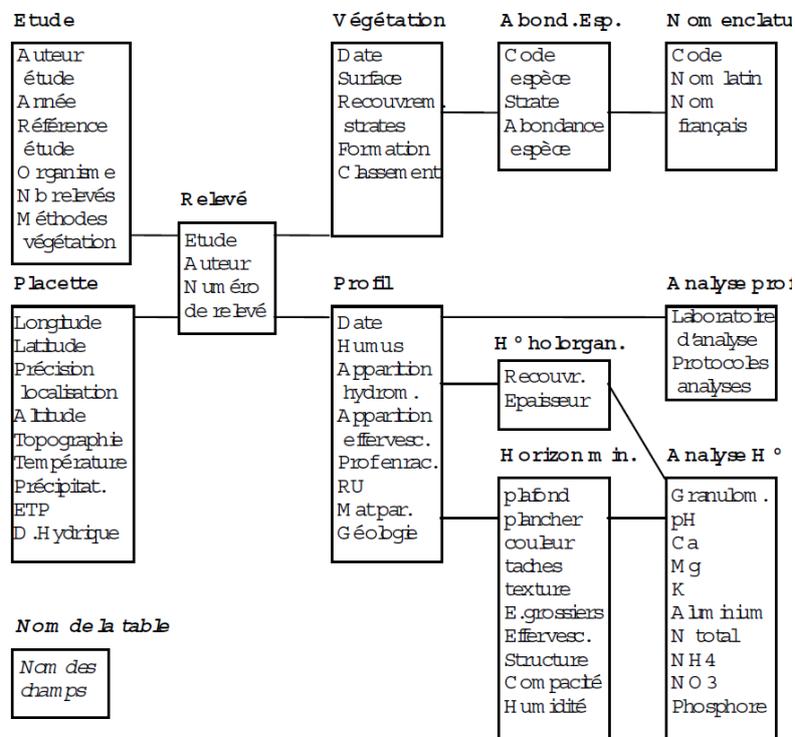


Figure 2-1 : Structure simplifiée de la base de données EcoPlant (d'après Gégout *et al.*, 2002).

⁴ <https://www2.nancy.inra.fr/unites/lerfob/ecologie-forestiere/bd/ecoplant.htm>

2.1.2. Sophy

Sophy⁵ est une base de données phytosociologiques créée en 1978 afin de décrire les groupes socio-écologiques chez les végétaux (Brisse *et al.*, 1995). Au total, 110122 relevés géoréférencés sur le territoire français, issus de la concaténation de 1657 études différentes réalisées entre 1913 et 2007, ont été extraits de cette base et étaient disponibles pour cette thèse. Sophy regroupe des relevés de tous types de milieux (principalement forestier et milieu ouvert) contenant : (i) un relevé floristique exhaustif codé en abondance ou présence/absence (avec différenciation des strates de végétation pour 22779 relevés) ; (ii) des coordonnées géographiques (avec estimation de la précision de localisation); (iii) des informations standardisées sur le protocole utilisé lors du relevé. La majorité des relevés floristiques présents dans Sophy ont été réalisés sur des placettes de 400 m².

2.1.3. Inventaire Forestier National

En France, l'Inventaire Forestier National⁶ (IFN) a été créé en 1958 afin de mieux connaître et caractériser la ressource forestière. Depuis le protocole d'inventaire a évolué et s'est étoffé de manière à fournir un suivi de l'écosystème forestier. De 1960 à 2004, 4 cycles d'inventaires se sont succédés (**figure 2-2** ; ancienne méthode). Chacun de ces cycles a consisté en un inventaire systématique, département par département, du territoire forestier (i.e. des formations boisées d'une surface et d'une largeur supérieures respectivement à 4 ha et à 25 m selon la définition de l'IFN) calqué sur une grille d'1 km² de résolution et réalisé sur des placettes temporaires (Robert *et al.*, 2010). Pour chaque cycle 1200 placettes par département ont été inventoriées en moyenne. Chaque cycle d'inventaire s'est étalé sur une douzaine d'années impliquant (i) que seulement une partie des forêts françaises était inventoriée annuellement et (ii) que des résultats nationaux n'étaient disponibles qu'à la fin du cycle. A partir de 2005, l'IFN a opté pour une nouvelle méthode d'échantillonnage afin de couvrir la totalité du territoire français chaque année (**figure 2-2** ; nouvelle méthode). L'inventaire est à présent basé sur un réseau de placettes temporaires calqué sur une grille systématique d'1 km² de résolution définie pour une période de 10 ans (Robert *et al.*, 2010). Cette grille est ensuite fractionnée dans le temps telle que chaque année les placettes inventoriées représentent un dixième du réseau de relevés, i.e. un sous-réseau annuel d'environ 9000 placettes déterminé à partir d'une grille de 10 km² de résolution. La couverture nationale permise annuellement par cette nouvelle méthode résout en partie le déséquilibre espace-temps de la méthode précédente. En partie, car le déséquilibre est toujours présent si l'on

⁵ <http://sophy.u-3mrs.fr/sophy.htm>

⁶ <http://www.ifn.fr/spip/>

souhaite mettre en évidence ou suivre au cours du temps des processus écologiques variant à une résolution inférieure à 10 km². Les relevés de l'IFN sont réalisés à partir de placettes circulaires emboîtées (**figure 2-3**). Ils fournissent : (i) une description du peuplement (placette de 25 m de rayon) ; (ii) un relevé floristique codé en abondance (placette de 15 m de rayon) ; (iii) un relevé dendrométrique (à partir de trois placettes de 6 à 15 m de rayon suivant la circonférence des arbres inventoriés) ; (iv) une description du sol réalisée au centre de la placette (aucune mesure chimique disponible).

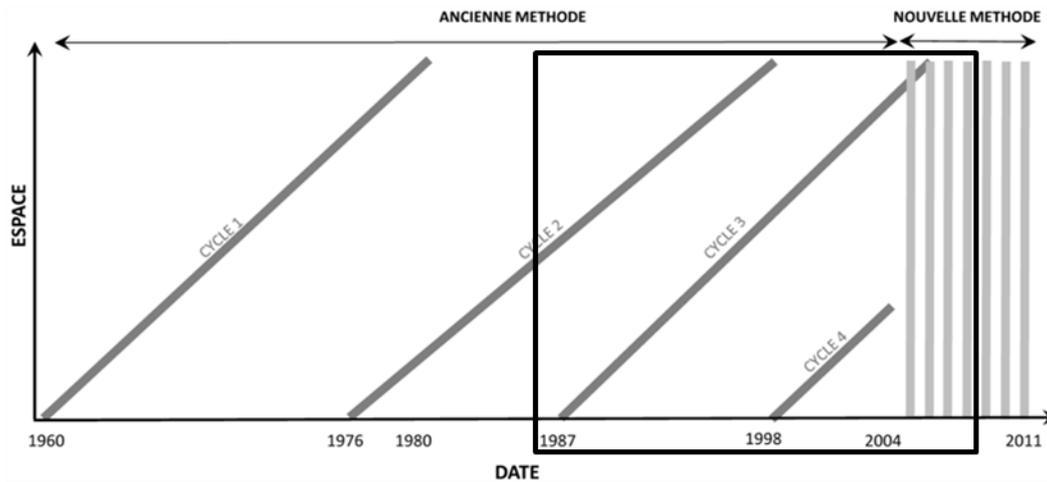


Figure 2-2 : Représentation spatio-temporelle des campagnes d'inventaires de l'IFN (modifié d'après Charru, 2012). L'axe « espace » détaille le niveau de couverture de la surface forestière française (zone métropolitaine exclusivement). Chaque trait définit une campagne d'inventaire. La zone encadrée délimite les données utilisées dans cette thèse.

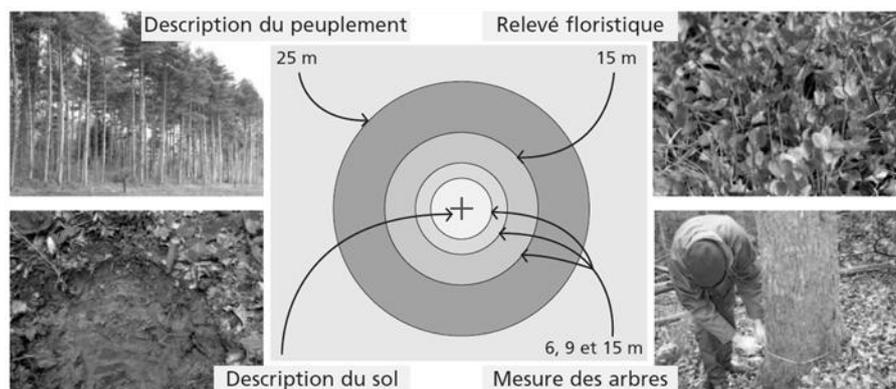


Figure 2-3 : Schéma d'une placette inventoriée par l'IFN (source IFN).

Au cours de cette thèse, nous avons utilisé l'ensemble des relevés floristiques géoréférencés produits par l'IFN entre 1987 (date où les relevés floristiques ont été instaurés) et 2008, soit un total de 130818 relevés.

2.1.4. Prétraitement et homogénéisation des données

L'ensemble de ces bases de données ne sont pas toutes exclusivement forestières (particulièrement Sophy qui contient des relevés réalisés en milieu ouvert). Dans un premier temps, il a donc fallu sélectionner les relevés forestiers. Pour se faire, nous avons :

- (1) défini une carte des forêts françaises à partir de chacune des campagnes de CORINE Land Cover (1990, 2000 et 2006). La distribution spatiale des forêts françaises a été majorée d'une zone tampon de 500 m afin de tenir compte de l'imprécision relative à la localisation des relevés. Les relevés ont été ensuite croisés à la carte des forêts françaises dont la date est la plus proche de celle des relevés. Les relevés répartis à l'intérieur du territoire forestier sont sélectionnés. Notons que la sélection des relevés avant 1990 est donc particulièrement incertaine du fait du manque d'information sur la distribution spatiale des forêts ;
- (2) sélectionné les relevés pour lesquels au moins une essence forestière était inventoriée. Bien qu'elle ne puisse exclure les relevés réalisés dans une parcelle en génération, cette étape permet de limiter la sélection de « faux relevés forestiers » due à l'imprécision de CORINE Land Cover et au manque d'information sur la distribution des forêts avant 1990.

Ce protocole de sélection a été appliqué aux bases de données EcoPlant et Sophy. Au total, nous avons extrait 6514 et 39872 relevés forestiers respectivement de ces sources de données (**figure 2-4a** et **b**). Au total, nous bénéficions donc d'un ensemble de 177204 relevés forestiers inventoriés de 1913 à 2008 et répartis sur l'ensemble du territoire métropolitain français (une fois la base de données IFN prise en compte ; **figure 2-4c**).

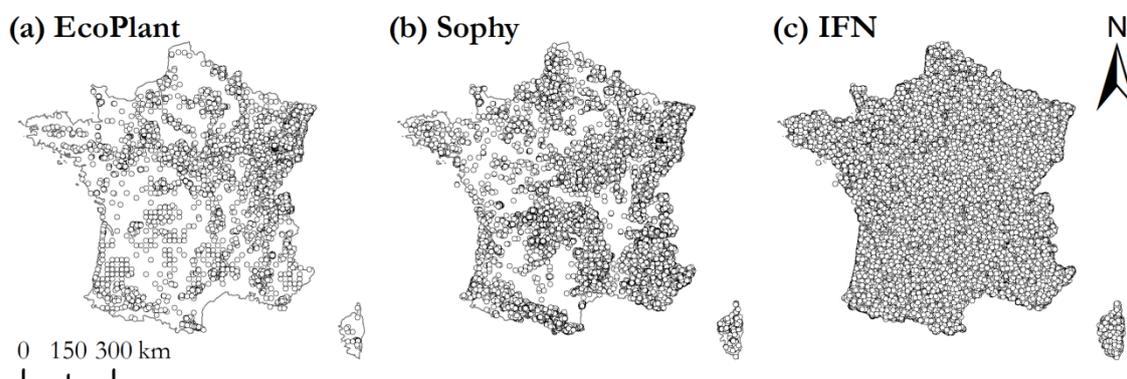


Figure 2-4 : Distribution spatiale des relevés forestiers extraits des bases de données : (a) EcoPlant (6514 relevés), (b) Sophy (39872 relevés) et (c) IFN (130878 relevés).

Les données utilisées sont issues de trois bases de données différentes tant sur le plan de leurs objectifs (EcoPlant : phytoécologique ; Sophy : phytosociologique ; IFN : ressource forestière) que de leurs méthodes d'échantillonnages (échantillonnage systématique réparti sur la France entière pour l'IFN contre une accumulation d'études locales pour EcoPlant et Sophy) et de la recherche de l'information (l'IFN produit lui-même ses données alors qu'EcoPlant et Sophy peuvent être considérés comme des bases opportunistes du fait qu'une majorité des relevés est tirée d'études publiées ; notons toutefois que des relevés réalisés annuellement par le LERFoB alimentent EcoPlant). Si la majorité de ces différences peut être prise en compte avec un échantillonnage approprié des données, il a été nécessaire d'homogénéiser en amont les noms d'espèces utilisés dans les trois bases en une nomenclature commune. La réalisation d'une telle nomenclature a nécessité une recherche approfondie des synonymes des noms de plantes à partir de l'utilisation d'une base de synonymes interne au LERFoB complétée d'après la Base de Données Nomenclurales de la Flore de France (BDNFF version 4 réalisée par Benoît Bock et Michel Kerguelen), la base Baseflor (Julve, 1998), et des 3 tomes de la Flore Forestière Française (Rameau *et al.*, 1989 ; Rameau *et al.*, 1993 ; Rameau *et al.*, 2008). Au total, 6491 noms de plantes différentes présentes dans les bases de données à l'origine ont été homogénéisés pour former au final un *pool* de 5104 noms d'espèces.

2.2. Description des variables environnementales

2.2.1. Indicateurs climatiques

2.2.1.1. Données historiques et spatialisées sur la période 1960–2008

L'un des objectifs de cette thèse est de suivre le remaniement des communautés végétales des forêts françaises induit par le changement climatique à haute résolution spatio-temporelle entre 1960 et 2008 (parties 3, 4.1 et 5.2.4). Pour réaliser une telle analyse, nous avons besoin de connaître les conditions climatiques à l'emplacement et la date de la réalisation des observations floristiques. Au LERFoB, nous avons à disposition des données climatiques spatialisées à la résolution spatiale d'1 km² pour chaque mois au cours de la période 1960–2000 (par la suite ces données seront nommées TyndAUR). Ces données sont issues du *downscaling*⁷ de la base de

⁷Le *downscaling* est une méthode couramment utilisée en météorologie et en écologie afin d'affiner la précision spatio-temporelle de données climatiques spatialisées (e.g. Tabor & Williams, 2010). Cette méthode combine la précision spatiale et temporelle de deux sources de données. Dans notre cas, les anomalies des conditions climatiques mensuelles de 1960 à 2000 calculées à partir de base de données Tyndall (apporte la précision temporelle) ont été reportées aux conditions climatiques mensuelles moyennes de la période 1961–1990 prédites par le modèle AURELHY (apporte la précision spatiale).

données climatiques Tyndall (ensemble de rasters climatiques mensuels entre 1900 et 2000 spatialisés à la résolution 15×15 km ; Mitchell *et al.*, 2004) et du modèle climatique spatialisé AURELHY (modèle des températures et précipitations mensuelles moyennes de la période 1961–1990 ; Bénichou & Le Breton, 1987). Ces données n’ont toutefois pas été utilisées car (i) l’évolution des conditions climatiques est constante à l’intérieur d’un pixel de 15×15 km, (ii) l’incertitude de la combinaison des données Tyndall et du modèle AURELHY n’est pas quantifiable, et (iii) aucune donnée n’est disponible après l’année 2000. Il a donc été décidé de réaliser une base de données climatiques spatio-temporelles à partir de la modélisation des températures et précipitations moyennes mensuelles de 1960 à 2008⁸.

Les modèles climatiques ont été ajustés à partir d’observations météorologiques et de covariables indicatrices du contexte topographique et géographique du territoire français (e.g. Ninyerola *et al.*, 2000). Les variables intégrées dans les modèles sont issues du travail de thèse de Christian Piedallu (Piedallu, 2012). Les variables ont été sélectionnées à partir de modèles mensuels des conditions de températures et de précipitations moyennes des périodes 1961–1990 et 1996–2007. Les variables significatives et communes sur ces deux périodes ont été conservées pour l’ajustement des modèles linéaires de température et de précipitation moyenne mensuelle de 1960 à 2008 (pour une explication détaillée des covariables sélectionnées se référer à Piedallu, 2012) :

- Modèle de température :

$$Temp_{(mois, année)} = b + a_1 \times Zrad_{(mois)} + a_2 \times NW + a_3 \times NW^2 + a_4 \times DISTmed + a_5 \times DISTmed^2 + a_6 \times DISTmed^3 + a_7 \times DISTatl + a_8 \times DISTatl^2 + a_9 \times DISTatl^3 + a_{10} \times DISTman + a_{11} \times DISTman^2 + a_{12} \times DISTman^3 + SOL$$

Où chaque paramètre a correspond au coefficient du modèle ajusté pour chaque mois et année ; $Zrad_{(mois)}$ est un indice d’altitude pondéré par les radiations mensuelles, calculé à partir d’un modèle numérique de terrain (MNT) et du modèle de radiation solaire Hélios (Piedallu & Gegout, 2007), i.e. $(altitude+1)/\log_{10}(radiation)$; NW est un indicateur de l’effet de Foehn généré par la topographie quantifiant l’élévation moyenne déterminée sur un transect de 100 km de long orienté nord-ouest ; $DISTmed$, $DISTatl$, et $DISTman$ correspondent respectivement à la distance séparant une position à la côte méditerranéenne, de l’océan atlantique, et de la manche, i.e. un indicateur des incidences océaniques et méditerranéennes ; et SOL représente l’occupation

⁸ La modélisation des données climatiques à haute résolution spatio-temporelle a été réalisée par moi-même avec la participation de Christian Piedallu (apport des variables explicatives), de Vincent Perez (appui technique lié à la spatialisation des modèles) et de François Lebourgeois (apport important de données climatiques).

principale du sol dans un rayon de 5 km déterminée à partir de CORINE Land Cover (distinction des zones urbaines, des cultures, des prairies, des forêts et des zones humides).

- Modèle de précipitation :

$$Prec_{(mois, année)} = b + a_1 \times expWmed + a_2 \times expWmed^2 + a_3 \times expWmed^3 + a_4 \times slop5000 + a_5 \times NWd + a_6 \times NWd^2 + a_7 \times NWd^3 + a_8 \times SE + a_9 \times SE^2 + a_{10} \times DISTmed + a_{11} \times DISTmed^2 + a_{12} \times DISTmed^3 + a_{13} \times DISTatl + a_{14} \times DISTatl^2 + a_{15} \times DISTatl^3 + a_{16} \times DISTman + a_{17} \times DISTman^2 + a_{18} \times DISTman^3 + a_{19} \times NWmed + a_{20} \times stdNWmed^2 + a_{21} \times stdNWmed^3$$

Où chaque paramètre a correspond au coefficient du modèle ajusté pour chaque mois et année ; $DISTmed$, $DISTatl$, et $DISTman$ correspondent respectivement à la distance séparant une position à la côte méditerranéenne, de l'océan atlantique, et de la manche, i.e. un indicateur des incidences océaniques et méditerranéennes ; $expWmed$ est un indice topographique représentant l'exposition ouest ($expO$) des pentes pondérées par la distance à la côte méditerranéenne ($expO \times \sqrt{(DISTmed + 25)}$) ; $slop5000$ correspond à la valeur moyenne des pentes dans un rayon de 5 km ; NWd est un indicateur de l'accumulation des précipitations sur le versant nord-ouest calculé comme le dénivelé moyen le long d'un transect orienté nord-ouest ; SE est un indicateur de l'accumulation des précipitations sur les versants exposés sud-est quantifiant l'élévation moyenne du territoire le long d'un transect orienté sud-est ; et $NWmed$ est un indice topographique calculé de la même manière que NW (cf. définition dans le modèle de température) pondéré par la distance à la côte méditerranéenne ($NW \times \sqrt{(DISTmed + 1)}$).

Pour chaque mois et année, un modèle linéaire différent a été ajusté à partir de 256 et 404 séries d'observations respectivement de températures et de précipitations ininterrompues de 1960 à 2008 (i.e. le jeu de données de calibration ; **figure 2-5**). Ces séries ont été reconstruites à partir d'un ensemble de 267 et 426 postes météorologiques Météo France respectivement pour les températures et les précipitations. La différence existant entre le nombre de séries climatiques et le nombre de postes utilisés correspond à l'interruption ponctuelle d'observations au cours du temps compensée dans les séries climatiques par l'utilisation d'observations réalisées sur d'autres postes météorologiques distant de moins de 5 km de la position de référence de la série climatique. L'ajustement des modèles linéaires est réalisé par une procédure *bootstrap* répétant l'ajustement des modèles 5000 fois à partir du ré-échantillonnage sans remplacement d'observations météorologiques et afin d'estimer la valeur des coefficients (moyenne) et leur variation (écart-type). Un ajustement par la méthode *Geographically Weighted Regression*⁹ (GWR ; Fotheringham *et al.*,

⁹ La régression GWR est une méthode locale d'ajustement multivarié pondéré par la dépendance spatiale des données utilisées (Fotheringham *et al.*, 2002)

2002) a aussi été réalisé mais ces résultats ne sont pas présentés ici. Les modèles linéaires ont ensuite été spatialisés sur l'ensemble du territoire français à la résolution d'1 km² à partir des rasters des variables explicatives (les modèles de température ont aussi été spatialisés à la résolution 50 × 50 m). Ces modèles sont ci-après nommés modèle LERFoB1. Les résidus des modèles ont été extraits à l'emplacement des données utilisées pour la calibration. Les résidus ont été interpolés sous ArcGis via l'extension *geostatistical analyst* (version 9.3; ESRI Inc., Redlands, CA, USA) à partir de la méthode *Inverse Distance Weighted*¹⁰ (IDW). Cette méthode a été utilisée car (i) elle est simple et robuste du fait qu'elle repose sur la seule hypothèse d'une variation spatiale de la variable à interpoler (vérifiée dans notre cas du fait de la variation spatiale du climat et des résidus du modèle), et (ii) elle est moins lourde à répéter (637 modèles ajustés et donc autant de procédures d'interpolation à réaliser) que des approches plus performantes comme le cockrigeage. Le résultat de l'interpolation des résidus est alors directement soustrait aux modèles LERFoB1 afin d'affiner les prédictions et surtout d'éviter tout biais dû à la dépendance spatiale de la qualité des prédictions (i.e. l'autocorrélation spatiale des résidus). Ces nouvelles données climatiques spatialisées sont ci-après nommées modèle LERFoB2.

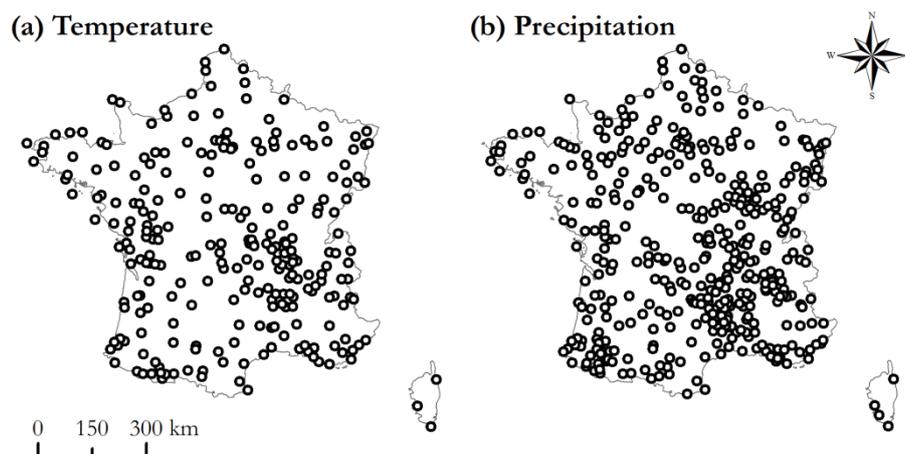


Figure 2-5 : Répartition spatiale des observations météorologiques utilisées pour l'ajustement des modèles climatiques entre 1960 et 2008 : (a) pour les températures (256 séries météorologiques continues entre 1960 et 2008 reconstruites à partir de 267 postes Météo France). (b) pour les précipitations (404 séries météorologiques continues entre 1960 et 2008 reconstruites à partir de 426 postes Météo France).

Les modèles LERFoB1 et 2 ont été validés à partir d'un échantillon indépendant d'observations météorologiques Météo France réalisées de 1960 à 2008. Au total, 179183 et

¹⁰ L'interpolation IDW considère que la valeur d'une variable en un point de l'espace est d'autant plus proche de la valeur d'un autre point de l'espace que la distance qui les sépare est courte.

219630 observations respectivement de températures et précipitations extraites de 604 et 775 postes ont été utilisées pour la validation (principalement des postes dont la série d'observations ne couvre pas la totalité de la période 1960–2008). Le processus de validation a consisté en la comparaison des valeurs prédites par les modèles aux valeurs observées (PO). Nous avons constaté que les modèles LERFoB2 sont de meilleurs prédicteurs quel que soit la variable utilisée :

- Température : R^2 (PO) = 0.986 quel que soit le modèle étudié. Les modèles LERFoB2 (s.d. (PO) = 0.72°C ; **figure 2-6a**) ont une erreur de prédiction toutefois inférieure aux modèles LERFoB1 (s.d. (PO) = 0.73°C).
- Précipitation : R^2 (PO) = 0.822 pour les modèles LERFoB2 (**figure 2-6b**) contre 0.732 pour les modèles LERFoB1.

Par conséquent, seules les prédictions issues des modèles LERFoB2 ont été utilisées dans les analyses (chapitres 3, 4.1 et 5.2.4). Elles sont considérées de bonne qualité et utilisées avec confiance par rapport à d'autres bases climatiques spatio-temporelles (surtout pour les précipitations ; R^2 (PO) = 0.985 et 0.659 respectivement pour les températures et précipitations issues de TyndAUR). Toutefois, notons au passage que l'apport de l'interpolation des résidus est beaucoup plus faible pour les températures que pour les précipitations, reflétant ainsi la difficulté à expliquer la totalité de la variation spatiale de ces dernières via un ajustement linéaire de variables géographiques et topographiques.

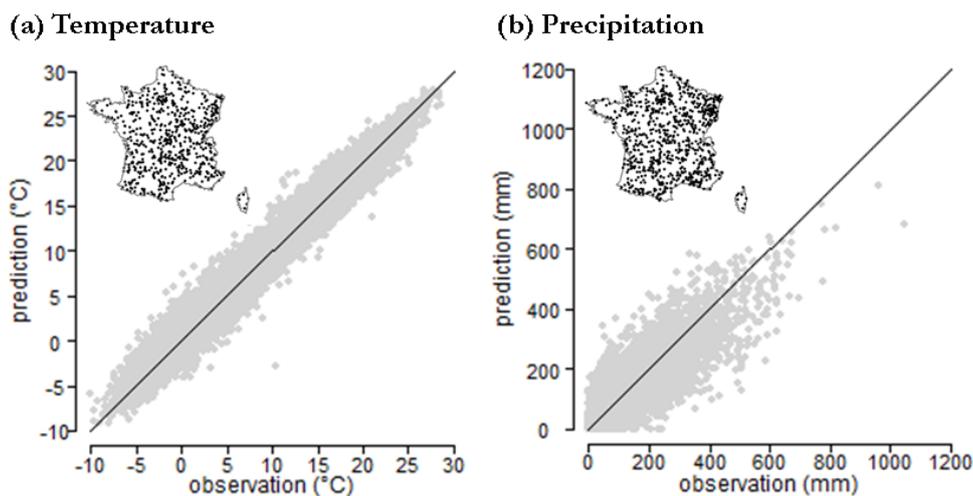


Figure 2-6 : Comparaison des prédictions des modèles climatiques mensuels aux observations réelles à partir d'un échantillon de validation (i.e. des données non utilisées pour calibrer les modèles). **(a)** Validation des prédictions mensuelles des températures ($n = 179183$ observations issues de 604 postes météorologiques différents ; $R^2 = 0.986$; différence moyenne [prédictions - observations] = -0.17°C ; s.d. = 0.72°C). **(b)** Validation des prédictions mensuelles des précipitations ($n = 219630$ observations issues de

775 postes météorologiques différents ; $R^2 = 0.822$; différence moyenne [prédictions - observations] = -0.44 mm ; s.d. = 22.54 mm). Les cartes représentent la distribution spatiale des postes météorologiques utilisés.

Afin de vérifier si l'ajustement mensuel des modèles permet non seulement une bonne estimation des conditions climatiques à un instant t mais aussi une bonne estimation de l'évolution de ces conditions entre 1960 et 2008, nous avons vérifié la pertinence des prédictions au cours du temps. Bien que la validation temporelle des modèles climatiques eut été de meilleure qualité à partir d'un échantillon indépendant (afin d'éviter la surestimation de la performance des modèles), nous avons utilisé, dans ce cas, l'échantillon de calibration car il permet de comparer l'ensemble des modèles à partir d'un échantillon stable sur le plan spatial (afin d'éviter une variation de performance imputable à la seule variation spatiale des données au cours du temps). Nous constatons que la qualité des prédictions issues des modèles LERFoB2 est excellente au cours du temps variant de 0.981 à 0.997 et de 0.823 à 0.972 (valeurs de R^2 (PO)) respectivement pour les températures et les précipitations (**figure 2-7** ; à titre indicatif l'évolution de la qualité des modèles LERFoB1 est aussi représentée sur la figure car elle est certainement moins surestimée). A titre de comparaison, les modèles LERFoB1 et 2 démontrent tous deux une meilleure qualité prédictive au cours du temps que les données TyndAUR (**figure 2-7**). La qualité prédictive des modèles LERFoB2 varie aussi au cours du cycle annuel : elle est la meilleure de l'hiver au début du printemps (R^2 (PO) = 0.89 et 0.73 en moyenne respectivement pour les températures et les précipitations) et la plus faible au cours de la période estivale (R^2 (PO) = 0.85 et 0.63 en moyenne respectivement pour les températures et les précipitations). Enfin, l'erreur de prédiction des modèles LERFoB2 au cours du temps est relativement stable et acceptable en vue de leur utilisation pour comparer l'évolution spatio-temporelle de la végétation aux variations climatiques (**figure 2-8** ; légèrement biaisée toutefois pour les modèles LERFoB2 de températures). Il faut noter que nous nous sommes rendus compte qu'une part de cette erreur est elle-même liée à des observations climatiques erronées présentes dans la base de données Météo France (les données disponibles en ligne peuvent être corrigées plusieurs années après téléchargement).

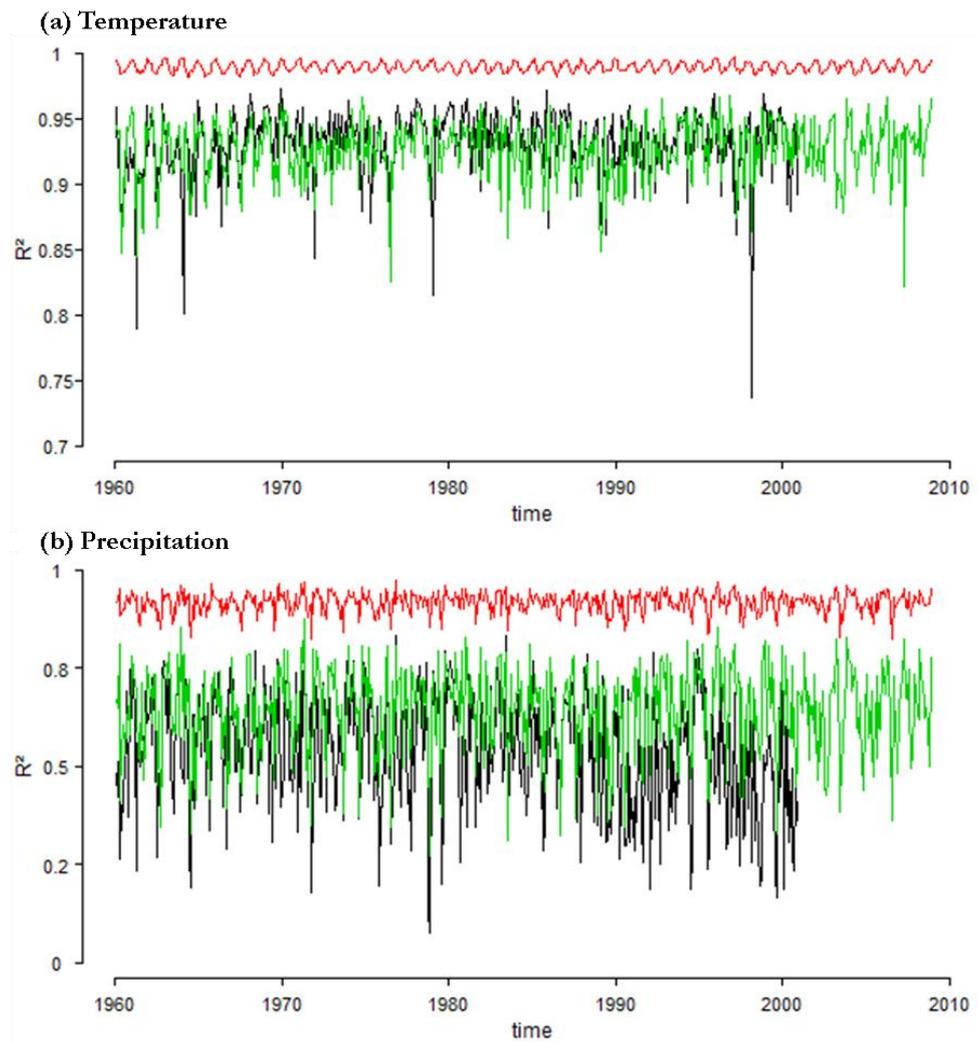


Figure 2-7 : Variation temporelle de la qualité de l'ajustement des modèles climatiques mensuels entre 1960 et 2008. Trois méthodes différentes d'ajustement sont comparées : (1) *downscaling* des données Tyndall à partir du modèle climatique AURELHY (en noir), (2) ajustement linéaire (modèle LERFoB1 réalisé au cours de cette thèse ; en vert), et (3) ajustement linéaire + interpolation des résidus (modèle LERFoB2 réalisé au cours de cette thèse ; en rouge). **(a)** évolution de l'ajustement des prédictions mensuelles des températures ($n = 235$ postes météorologiques). **(b)** évolution de l'ajustement des prédictions mensuelles des précipitations ($n = 404$ postes météorologiques). L'ajustement est évalué sur les données de calibration ce qui implique une surestimation de la performance prédictive des modèles LERFoB1 et LERFoB2. Toutefois, cette représentation a été préférée car la position des postes est stable dans le temps ce qui permet une évaluation temporelle non biaisée.

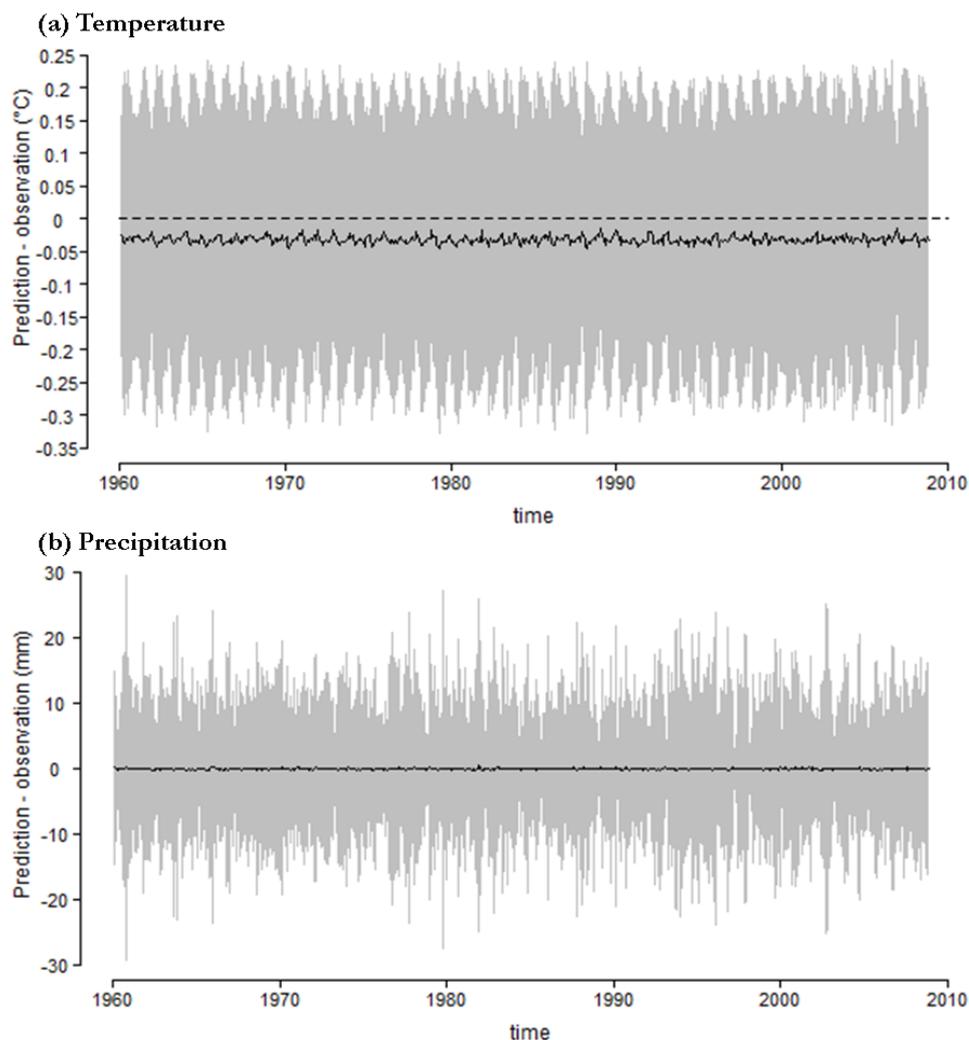


Figure 2-8 : Variation temporelle de l'erreur de prédiction des modèles climatiques mensuels entre 1960 et 2008 (modèle LERFoB2). **(a)** variation pour les températures (différence moyenne sur la période [prédictions – observations] = -0.03°C ; s.d. = 0.23°C). **(b)** variation pour les précipitations (différence moyenne sur la période [prédictions – observations] = -0.07 mm ; s.d. = 26.22 mm). L'erreur de prédiction est évaluée sur les données de calibration ce qui implique une sous-estimation de celle-ci. Toutefois, cette représentation a été préférée car la position des postes est stable dans le temps permettant une évaluation temporelle non biaisée. La courbe noire représente l'évolution moyenne mensuelle. La surface de réponse grise correspond à l'intervalle \pm s.d. de la différence entre prédictions et observations mensuelles. La droite noire interrompue représente l'absence de différence.

2.2.1.2. Données spatialisées des conditions climatiques moyennes 1961–1990

Des données spatialisées caractérisant les conditions climatiques moyennes pour la période de référence climatique mondiale (1961–1990 ; IPCC, 2007a) ont été utilisées pour ajuster des modèles de niche écologique (ou SDM) afin d'étudier et prédire le déterminisme environnemental

et la distribution des essences forestières (parties 4.2 et 4.3). Deux types de données climatiques caractérisant des ressources différentes pour les plantes ont été utilisés dans ce but¹¹ :

- Ressource énergétique : les radiations et les températures sont des indicateurs climatiques des ressources énergétiques disponibles pour la végétation. Des données de radiations moyennes mensuelles (*rad*) prédites à partir du modèle Hélios (Piedallu & Gegout, 2007) à une résolution d'1 km² ont été utilisées. De même, des données de températures moyennes (*Tm*), minimales (*Tmin*), et maximales (*Tmax*) mensuelles prédites à une résolution d'1km² à partir du modèle AURELHY développé par Météo France (Bénichou & Le Breton, 1987) ont été utilisées.
- Ressource hydrique : les précipitations mensuelles et le bilan hydrique ont été utilisés pour caractériser la disponibilité de cette ressource pour les essences forestières dans nos modèles. Les précipitations moyennes mensuelles (*rain*) sont issues de la spatialisation des prédictions du modèle AURELHY (Bénichou & Le Breton, 1987) à une résolution d'1km². La moyenne mensuelle des bilans hydriques climatiques (*CWB*) a été prédite et spatialisée à partir de la formule d'évapotranspiration potentielle de Turc (PET_{Turc} ; Turc, 1961) :

$$CWB = rain - PET_{Turc}$$

$$\text{avec : } PET_{Turc} \text{ (mm/n jours)} = n \times 0.013 \times (rad + 50) \times \left(\frac{T_{moy}}{T_{moy+15}} \right)$$

où *n* correspond au nombre de jours de la période étudiée, *T_{moy}* est la température moyenne de la période étudiée (exprimée en °C), et *rad* correspond aux radiations solaires de la période étudiée (exprimée en cal/cm²/day). Cette formule peut être utilisée sans ajustement sur les zones présentant une humidité relative n'excédant pas 50% (cas général de la zone tempérée). Elle est considérée comme l'une des formules présentant l'un des meilleurs compromis entre disponibilité des données et performance (Lebourgeois & Piedallu, 2005 ; Lu *et al.*, 2005).

2.2.1.3. Données climatiques futures

Au chapitre 4.2, les changements de distributions spatiales du chêne pubescent sont simulés à partir de scénarios climatiques couvrant la totalité du 21^os. L'ensemble des variables climatiques présentées dans la partie précédente (ressources énergétiques et hydriques) ont été prédites toutes les décennies entre 2000 et 2100 à partir des modèles généraux de circulation PCM (Washington

¹¹ Les données présentées dans la partie précédente (2.2.1.1) n'ont pas pu être utilisées car elles n'étaient pas encore disponibles.

et al., 2000) et HadCM3 (Johns *et al.*, 2003). Les variables sont prédites à partir des scénarios climatiques B2 et A2 qui présentent l'intérêt de décrire deux scénarios économiques différents caractérisant deux intensités opposées de changement climatique. Ces scénarios décrivent un monde dans lequel le développement économique, social et environnemental est local permettant le maintien de traditions et des valeurs familiales. Les deux scénarios se distinguent toutefois principalement par un niveau de développement économique et de croissance de la population mondiale plus fort pour le scénario A2. En 2100, il est attendu que le niveau de CO₂ atteigne 800 et 1250 ppm respectivement pour les scénarios B2 et A2 ([CO₂] = 380 ppm en 2000). Sur le plan du climat, les scénarios B2 et A2 prédisent la continuation voire l'accentuation du changement climatique au cours du 21^es. Par exemple, il est prédit que la température moyenne de janvier et le déficit hydrique climatique moyen de juillet augmentent respectivement de 2.3°C et de 16 mm sous le scénario B2 (prédictions du modèle PCM) et de 4.6°C et de 51.6 mm sous le scénario A2 (prédictions du modèle HadCM3) en 2100 par rapport à la période 1961–1990 à l'échelle du territoire français (**figure 2-9**). Les données de températures, précipitations et radiations futures proviennent du *Tyndall Centre for Climate Change Research*. Elles ont à l'origine une résolution spatiale 10' × 10' (i.e. soit une résolution d'environ 15 × 15 km à l'échelle de la France) et une résolution décennale entre 2001 et 2100 (Mitchell *et al.*, 2004). La résolution spatiale des données a été affinée à 1 km² par *downscaling* : l'anomalie climatique entre les prédictions futures et les moyennes des variables sur la période 1961–1990 a été ajoutée aux prédictions du modèle AURELHY (pour les températures et précipitations) et Hélios (pour les radiations) sur la période 1961–1990. Les bilans hydriques climatiques ont enfin été calculés à partir de ces données.

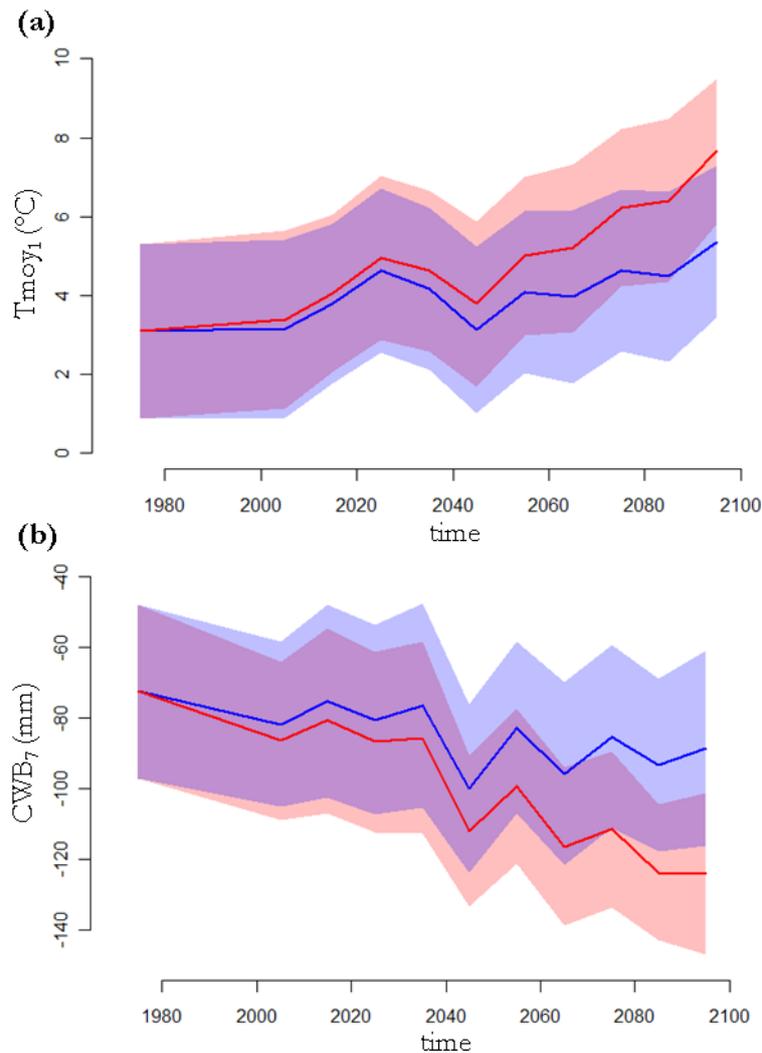


Figure 2-9 : Evolutions de la température de janvier (a) et du bilan hydrique climatique de juillet (b) prédites par les scénarios climatiques B2 (bleu) et A2 (rouge) au cours du 21^e s. à l'échelle du territoire français métropolitain. Les évolutions issues des scénarios B2 et A2 ont été prédites respectivement à partir des modèles généraux de circulation PCM et HadCM3. L'évolution moyenne est représentée par le trait continu alors que la variation spatiale des conditions climatiques l'est par la surface de réponse (\pm s.d.).

2.2.2. Indicateurs trophiques

Trois variables édaphiques caractérisant les conditions nutritionnelles ou de toxicité du sol ont été utilisées :

- **pH**: cette variable décrit l'acidité du sol. Elle définit notamment l'état du complexe absorbant, i.e. l'ensemble des colloïdes (composés humiques et argiles) dotés de charges négatives et susceptibles de retenir les cations sous leur forme échangeable (Duchaufour, 2001). Le pH est à la fois un indicateur du statut nutritionnel car ils contrôlent en partie la nutrition des plantes (Schoenholtz *et al.*, 2000) et de la toxicité des sols (toxicité aluminique

en lien avec la concentration en aluminium ; Cronan & Grigal, 1995). En France, le pH des sols forestiers varie entre 3 sur substrat acide et 8.5 sur substrat basique.

- S/T (ou BS en anglais) : cette variable décrit le taux de saturation en bases échangeables. Elle correspond à la part de cations alcalin et alcalino-terreux de la capacité d'échange cationique (CEC) totale d'un sol : $S/T = 100 \times ([Ca] + [Mg] + [K]) / ([Ca] + [Mg] + [K] + [Al] + [H])$. Le gradient de richesse chimique du sol définissant cette mesure varie de 0 (pour les sols à forte teneur en Al^{3+} et/ou à faible valeur nutritive) à 100% (pour les sols ayant une concentration en nutriment importante et un faible toxicité aluminique) (Cronan & Grigal, 1995).
- C/N (ou C:N en anglais) : cette variable décrit le rapport entre le carbone organique et l'azote totale du sol ou d'un horizon. Ce ratio est un indicateur de l'activité microbienne et de la disponibilité en azote du sol (Aber *et al.*, 1998). Lorsque le C/N est inférieur à 25 il est admis que la libération d'ammonium et de nitrate par les micro-organismes du sol excède leur consommation, fournissant une ressource azotée directement mobilisable par la végétation (Baize, 2000). En France, les valeurs de C/N varient de 10 à 40. Les plus faibles valeurs sont observées sur les sites les plus favorables à la nutrition des plantes, i.e. les sols possédant une importante activité microbienne et disponibilité en azote.

2.2.2.1. Les données mesurées

Les valeurs de pH, S/T et C/N sont mesurées à partir d'analyses de sol réalisées sur l'horizon A du sol de certains relevés floristiques EcoPlant. Les échantillons de sol ont été séchés puis tamisés afin d'en récupérer les éléments inférieurs à 2 mm. Les valeurs de pH sont déterminées en laboratoire dans une solution d'eau. Les éléments Ca, K, Mg, et Al sont extraits du complexe adsorbant à pH constant et leur quantité déterminée par spectrométrie. La quantité de protons H^+ est mesurée par titration. Les quantités de carbone et d'azote des échantillons de sol sont déterminées respectivement par les méthodes Anne (Anne, 1945) et Kjeldahl (Kjeldahl, 1883). Les mesures de pH, S/T, et C/N sont disponibles respectivement pour 3726, 2471, et 3442 relevés. Ces données ont été utilisées au chapitre 4.3 pour caractériser les changements de niche écologique des essences forestières au cours de leur ontogénie et au chapitre 5.2.4 pour estimer l'évolution des conditions d'acidité et de disponibilité en azote du sol.

2.2.2.2. Les données spatialisées

Les données spatialisées de pH, S/T et C/N ont été calculées à partir de (cf. <http://www.ifn.fr/spip/spip.php?rubrique182&rub=cat> pour un descriptif détaillé de la démarche pour la variable pH) :

- (1) l'ajustement de la niche écologique des plantes pour chacun de ces gradients à partir des relevés EcoPlant combinant des données de présence/absence des espèces et des mesures des variables édaphiques (Gégout *et al.*, 2003). L'optimum de pH, S/T et C/N de chaque espèce est déterminé à partir de ces ajustements.
- (2) les valeurs de pH, S/T et C/N ont été ensuite bio-indiquées sur 104375 relevés de l'IFN (la valeur bio-indiquée pour un relevé correspond à la moyenne des optimums d'au moins 5 des espèces présentes sur le relevé ; Gégout *et al.*, 2003).
- (3) les données spatialisées de pH, S/T et C/N sont obtenues par l'interpolation de leurs valeurs bio-indiquées respectives à la résolution d'1 km² (**figure 2-10**).

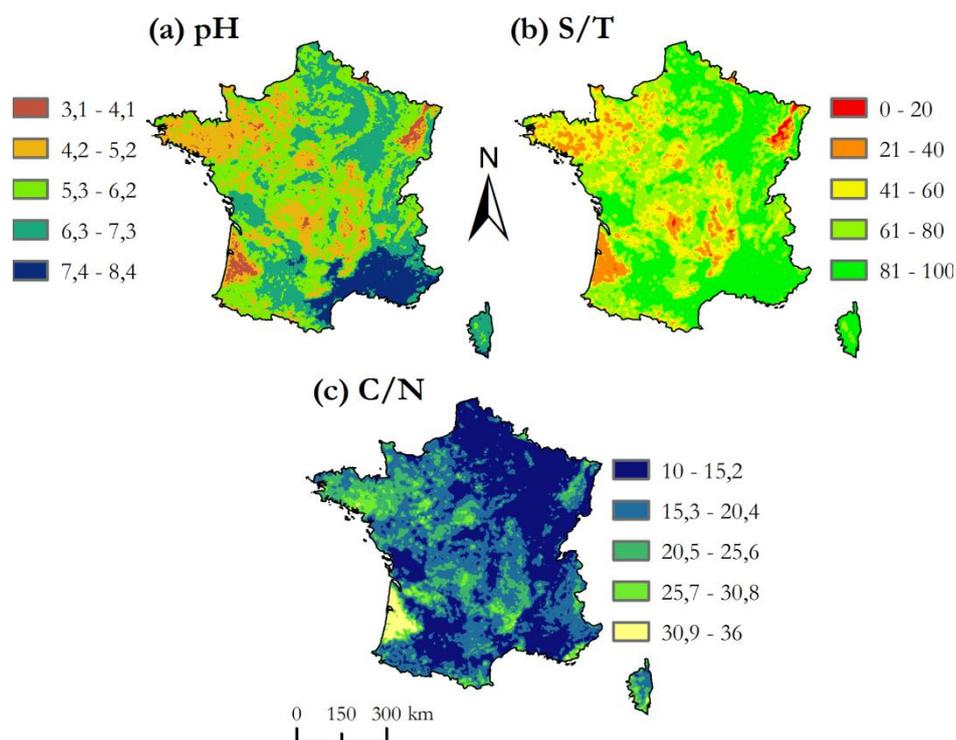


Figure 2-10 : Distribution spatiale des variables édaphiques : (a) pH, (b) S/T, (c) C/N (source LERFoB).

Ces données ont été utilisées au chapitre 4.2 pour ajuster le modèle de distribution (SDM) du chêne pubescent en vue de simuler ces changements de distribution sous l'effet de scénarios climatiques au cours du 21^e s.

2.3. Etude de la distribution des espèces et de son déterminisme environnemental

L'étude de la distribution des espèces végétales et de son déterminisme environnemental est centrale dans cette thèse (parties 4.2 et 4.3). Pour se faire la distribution des espèces a été modélisée à partir des données de présence/absence des espèces (variables à expliquer) et des données environnementales (variables explicatives), fournissant une estimation de la niche écologique des plantes (parmi d'autres ; par exemple le déterminisme environnemental de la croissance, cf. Charru, 2012). Cette partie détaille les méthodes employées pour ajuster les modèles de distribution des espèces (SDMs) afin d'analyser les changements de niche écologique et prédire la distribution des espèces au cours du temps.

2.3.1. Modélisation de la distribution des espèces

2.3.1.1. Echantillonnage

L'ensemble des 177204 observations floristiques disponibles pour cette thèse n'est pas utilisable pour ajuster les modèles de distribution des espèces. Il est en effet nécessaire d'échantillonner la base de données de manière à limiter le sur-échantillonnage des conditions environnementales et des zones géographiques qui peut biaiser l'ajustement des modèles. Le sur-échantillonnage des conditions environnementales peut notamment biaiser la forme de la courbe de réponse en donnant plus de poids à ces données dans l'ajustement, alors que le sur-échantillonnage des zones géographiques peut accroître l'autocorrélation spatiale¹² des données pouvant fausser la sélection des variables explicatives et le sens de leur effet (Kuhn, 2007). Nous avons donc sélectionné les observations floristiques distantes d'au moins 1 km présentant un niveau faible de redondance sur le plan de la combinaison des conditions environnementales.

2.3.1.2. Description du modèle

Parmi le nombre important de modèles statistiques pouvant être appliqués à notre problématique (e.g. Thuiller, 2003 ; Guisan *et al.*, 2007), nous avons utilisé les modèles additifs généralisés (GAMs ; Hastie & Tibshirani, 1990). Les GAMs sont une famille de modèles de régression non-paramétriques adaptée à la modélisation d'une large gamme de variables (continue, dénombrement, binomiale, ...). La formulation mathématique des GAMs est la suivante :

$$g(Y) = s_1(X_1) + s_2(X_2) + \dots + s_n(X_n)$$

¹² L'autocorrélation spatiale correspond à la dépendance spatiale des observations. En modélisation, l'autocorrélation spatiale devient réellement problématique lorsqu'on l'observe dans les résidus du modèle (e.g. Dormann *et al.*, 2007).

où Y est la variable à expliquer, g une fonction de lien déterminée à partir du type de variable Y , X_n sont les variables explicatives, et s_n est la fonction de lissage appliquée aux variables explicatives et estimée de manière non-paramétrique par des méthodes d'ajustement local. Dans notre cas la variable Y correspond à la présence/absence d'une espèce, soit une variable binomiale nécessitant l'utilisation d'un lien logistique. Les fonctions de lissage ont été estimées par la méthode des *local cubic splines* dont le degré de lissage (caractérisant le niveau de complexité de la courbe de réponse) est fixé à 4. Cette méthode non-paramétrique a notamment été sélectionnée car (i) elle permet l'analyse de la relation espèce/environnement dans l'espace environnemental et géographique (e.g. Yee & Mitchell, 1991) et (ii) elle ne requiert aucune hypothèse sur la forme de la courbe de réponse permettant ainsi de modéliser et tester l'asymétrie de la niche écologique (e.g. Oksanen & Minchin, 2002).

2.3.1.3. Construction des modèles de distribution des espèces

L'ensemble des modèles de distribution utilisés dans cette thèse a été ajusté à partir de variables environnementales spatialisées et/ou mesurées couvrant les trois principales ressources nécessaires au développement des plantes et limitant leur distribution géographique : énergétique, hydrique et nutritionnelle (e.g. Coudun, 2005 ; Austin & Van Niel, 2011b ; Charru, 2012). Lorsqu'un nombre important de variables explicatives était utilisé pour modéliser le déterminisme environnemental de la distribution des espèces (parties 4.2 et 5.2.4), une procédure de sélection pas à pas des variables a été employée :

- (1) L'effet de chaque variable est testé de manière indépendante dans un modèle GAM univarié. La première variable sélectionnée correspond à celle (i) dont l'effet est significativement différent du modèle *null* (comparaison réalisée par analyse de déviance, $P < 0.001$; Hastie & Tibshirani, 1990) et (ii) qui a la meilleure performance prédictive. La performance prédictive d'une variable est estimée à partir de la valeur de l'*AUC* correspondant à l'aire sous la courbe *Receiver Operating Characteristic* (ROC) et quantifiant la qualité de la séparation des présences et absences de l'espèce par le modèle (varie de 0.5 pour une différenciation aléatoire, à 1 pour une différenciation parfaite) (Manel *et al.*, 2001).
- (2) Chacune des variables environnementales restantes est tour à tour associée à la variable déjà sélectionnée dans un nouveau SDM. Une nouvelle variable est sélectionnée si (i) elle contribue à expliquer une part supplémentaire et significative de la déviance du modèle (le SDM intégrant la nouvelle variable est comparée au SDM sans cette variable par analyse

de déviance, $P < 0.001$; Hastie & Tibshirani, 1990), (ii) elle améliore la performance prédictive du SDM (différence d' AUC avec le modèle sans la nouvelle variable > 0.005), et (iii) elle n'est pas fortement corrélée à une variable déjà sélectionnée ($R^2 < 0.25$ et 0.5 respectivement pour des variables appartenant et n'appartenant pas à la même ressource). Dans le cas où plusieurs variables répondent à ces critères, nous conservons la variable améliorant le plus la performance du SDM.

- (3) L'étape 2 est répétée jusqu'à que plus aucune variable environnementale ne réponde positivement à la totalité des critères de sélections.

2.3.1.4. Qualité et validation des ajustements

Pour chaque SDM calibré, nous avons évalué la performance des modèles en estimant à la fois (Liu *et al.*, 2011) :

- la qualité de l'ajustement : elle est déterminée par le pourcentage de déviance du modèle expliquée par les variables environnementales (nommé D^2 , équivalent au coefficient de détermination pour un modèle linéaire ; Hastie & Tibshirani, 1990) :

$$D^2 = 100 \times (\text{déviance du modèle null} - \text{déviance du modèle testé}) / \text{déviance du modèle null}$$

avec $\text{déviance} = -2 \times \ln(L)$

$$\text{et } L = \prod_{i=1}^n (p_i^{y_i} \times (1 - p_i)^{1-y_i})$$

où L représente la vraisemblance du modèle, i.e. la probabilité d'observer les présences et les absences d'une espèce sur un échantillon à partir du modèle (plus cette valeur est importante plus l'ajustement du modèle est de bonne qualité) ; n correspond au nombre total d'observations ; y_i correspond à l'état de l'espèce à la i^{me} observation (codé 1 et 0 lorsqu'elle est respectivement présente et absente) ; et p_i est la probabilité de présence définie par le modèle conditionnelle aux valeurs environnementales rencontrées à la i^{me} observation.

- et la capacité des modèles à discriminer les présences et absences de l'espèce : elle est estimée à partir de la valeur d' AUC , le succès global des prédictions (S défini comme le pourcentage de présence et absence d'une espèce dans un échantillon bien prédite par le SDM), la sensibilité (S_n défini comme le pourcentage de présence d'une espèce bien prédite par le SDM), et la spécificité (S_p défini comme le pourcentage d'absence d'une espèce bien prédite par le SDM) (Manel *et al.*, 2001 ; Liu *et al.*, 2011). Ces valeurs statistiques ont pu être confrontées entre SDMs car les modèles ont été ajustés à partir de données couvrant la même emprise géographique (Lobo *et al.*, 2008).

Lorsque les modèles étaient utilisés dans un but prédictif (partie 4.2), ils ont été validés à partir d'un échantillon indépendant (i.e. échantillon d'observations différentes du jeu de données de calibration). Pour ne pas se priver de données utiles à la calibration, une procédure de ré-échantillonnage basée sur 3000 répétitions a été utilisée. Pour chacune de ces répétitions, le SDM est d'abord ajusté à partir d'un échantillon comptant 10% des observations, puis validé à partir d'un échantillon comptant 10% des observations restantes. La qualité de l'ajustement ainsi que la capacité du modèle à discriminer correctement les présences et les absences de l'espèce sont estimées à partir de cet échantillon de validation. Les valeurs de D^2 , AUC , S , Sn et Sp ainsi que leurs variations sont estimées respectivement par leur moyenne et écart-type calculés sur les 3000 répétitions.

2.3.2. Evaluation des changements de niche écologique dans l'espace environnemental

Les changements de niche écologique des espèces ont été étudiés à partir du déplacement ou du changement de valeur de deux indicateurs synthétiques de la niche des espèces le long des gradients environnementaux entre deux stades de développement, deux espèces ou encore deux SDMs ajustés différemment (ter Braak & Looman, 1986 ; Tingley & Beissinger, 2009) :

- l'optimum : il correspond à un point particulier de la niche écologique des espèces caractérisé par la combinaison des conditions environnementales optimales pour la présence de l'espèce, i.e. les conditions environnementales qui prédisent la probabilité de présence maximale des espèces.
- l'amplitude : elle correspond à l'ensemble des conditions environnementales favorables à la présence des espèces. Nous avons calculé cette valeur comme l'intervalle des conditions environnementales qui contient 80% de la distribution des probabilités de présence (Gégout & Pierrat, 1998). Ce mode de calcul est particulièrement adapté ici car il est l'un des seuls à pouvoir être employé aussi bien dans le cas de courbe symétrique que de courbe asymétrique.

Bien que les changements de niche écologique aient été étudiés le long de gradients environnementaux spécifiques (par exemple seuls les changements le long du gradient édaphique ont été étudiés à la partie 4.3), les SDMs ont tous été ajustés à partir de variables indicatrices des ressources énergétiques, hydriques et nutritionnelles prises en compte simultanément. En effet, l'oubli de l'une de ces dimensions environnementales peut biaiser l'estimation de l'optimum et de l'amplitude de la niche des espèces (lorsque celle-ci est importante pour définir la niche

écologique). L'utilisation de SDMs multivariés implique que les valeurs d'optimum et d'amplitude ont été estimées à partir des courbes de réponse partielles (qui tiennent compte de l'effet moyen des autres dimensions de la niche écologique). Afin de fournir une estimation précise de ces valeurs et de leur variation, elles ont été calculées à partir d'une procédure *bootstrap* ($n = 5000$ répétitions) consistant (i) à ajuster le SDM à partir de la sélection aléatoire d'observations floristiques (avec remplacement) et (ii) à calculer l'optimum et l'amplitude à partir de la courbe de réponse partielle. La valeur moyenne et l'écart-type sont alors calculés afin de déterminer la meilleure estimation de l'optimum et de l'amplitude de la niche des espèces et de leur variabilité associée.

Nous avons également considéré un indice des changements asymétriques de niche écologique. En effet, le changement d'amplitude de niche ne renseigne seulement sur le fait que la niche écologique s'est étendue ou s'est contractée ou est restée stable. Or, dans chacun de ces cas, le changement d'amplitude peut ne pas être homogène sur l'ensemble du gradient environnemental étudié. Par exemple, la niche écologique a pu se contracter sur seulement une partie du gradient environnemental conduisant à une interprétation différente que si la niche s'était contractée de manière symétrique. Dans le premier cas, la pression de l'environnement s'exerce de manière asymétrique sur l'espèce conduisant à une mortalité plus importante de l'espèce sur une partie du gradient environnemental, alors que dans le second la pression de l'environnement est la même aux deux extrêmes du gradient environnemental conduisant à une mortalité de l'espèce aussi forte sur ces deux parties opposées du gradient. Pour se faire nous avons étudié les changements d'amplitude de part et d'autre de la position de l'optimum de présence de l'espèce lorsque celle-ci était stable. De la même manière que pour l'estimation de l'amplitude, nous avons calculé l'intervalle des conditions environnementales qui contient 80% de la distribution des probabilités de présence de part et d'autre de la position de l'optimum.

2.3.3. Développement d'un *process-based model* dynamique et stochastique pour la prédiction des changements de distribution des espèces

Conscient que les changements de distribution des espèces sont limités par l'accessibilité des plantes à leur habitat potentiel (e.g. Svenning & Skov, 2004 ; Normand *et al.*, 2011) ainsi que par le cycle de vie des espèces et la dynamique de leurs populations (e.g. Bugmann *et al.*, 2001 ; Lenoir, 2009 ; Dullinger *et al.*, 2012b), nous avons implémenté un *process-based model* (nommé *simRshift*) développé sous le logiciel R (R Development Core Team, 2010) intégrant l'ensemble de ces contraintes aux prédictions des SDMs dans un automate cellulaire. L'algorithme du modèle *simRshift* prend en compte plusieurs processus écologiques important se succédant au cours d'un

cycle de végétation et se répétant chaque année pour caractériser la dynamique et le changement de distribution d'une espèce (**figure 2-11**) :

- Survie/mortalité : en l'absence de modèle caractérisant la mortalité ou la survie d'une espèce par rapport à son environnement abiotique, nous avons considéré que l'environnement favorable à la présence de l'espèce (déterminé par les prédictions du SDM) l'était aussi pour sa survie.
- Reproduction : l'accès à la reproduction est déterminé par l'âge à partir duquel l'espèce est considérée comme mature. En l'absence d'un modèle caractérisant la production de graines en fonction de l'environnement, nous avons défini un paramètre déterminant la fréquence temporelle à laquelle les graines étaient produites (cette valeur étant estimée à partir de la connaissance de l'écologie de l'espèce étudiée). Lorsqu'un événement de reproduction est simulé, les individus matures ayant accès à la reproduction sont tout d'abord déterminés à partir de la qualité de l'environnement pour l'espèce. Nous avons à nouveau considéré que l'environnement favorable à la présence de l'espèce défini par les prédictions du SDM l'était aussi pour la production des graines.
- Dispersion des graines : la dissémination des graines est déterminée par une fonction de dispersion caractérisant la probabilité de dispersion d'une graine à une distance donnée. Afin de tenir compte de la fragmentation spatiale du milieu forestier, la probabilité de dispersion d'une espèce en un emplacement libre et potentiellement colonisable est pondérée par la part d'occupation du sol de l'habitat non forestier croisant la trajectoire empruntée par la graine (seule la trajectoire la plus directe est considérée). Lorsque l'habitat non forestier occupe plus de 60% de la surface alors nous avons considéré que la dispersion des graines était impossible (**figure 2-12**).

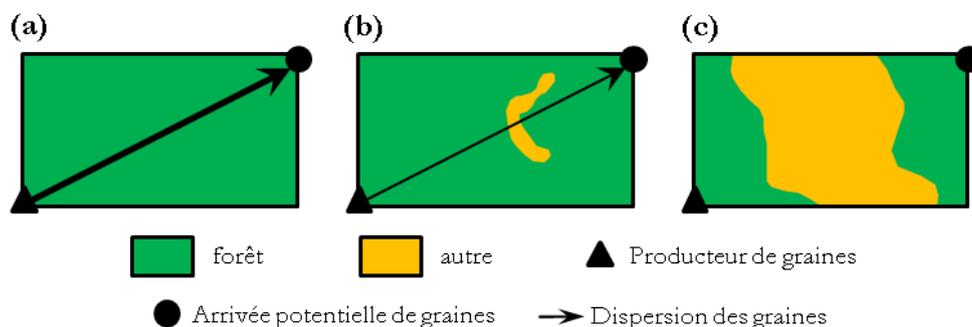
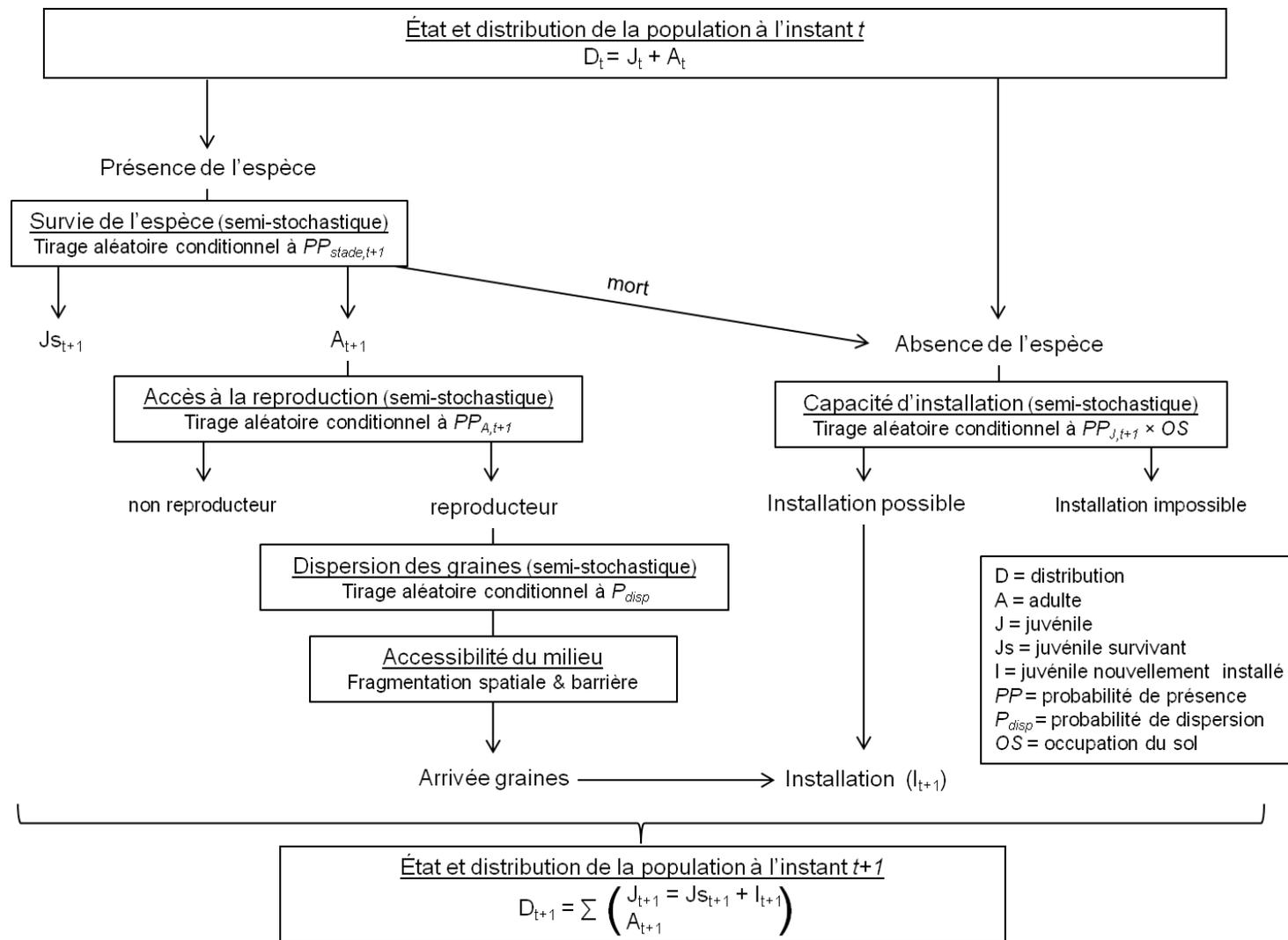


Figure 2-12 : Prise en compte de la fragmentation spatiale dans le modèle *simRshift*. (a) cas sans fragmentation spatiale du milieu. (b) cas où l'habitat non forestier occupe moins de 60% de la surface (dispersion pondérée mais possible). (c) cas où l'habitat non forestier couvre plus de 60% de la surface (dispersion impossible).

- Colonisation/installation de l'espèce : elle est déterminée par les prédictions du SDM caractérisant les conditions environnementales favorables à la présence de l'espèce.

L'ensemble de ces processus écologiques est déterminé pour chaque pixel occupé à l'instant $t-1$ et potentiellement occupable à l'instant t . Les résultats issus d'une simulation conduite à partir de *simRshift* sont une estimation de la répartition potentielle de l'espèce à des pas de temps réguliers (exprimée en présence/absence ; avec différenciation possible de la distribution des juvéniles et des adultes). Les changements de distribution de l'espèce prédits au cours du temps sont donc issus du résultat combiné (i) du déplacement de l'habitat potentiel de l'espèce prédit par le SDM en réponse aux changements environnementaux (déterminant la mortalité/survie et la colonisation potentielle de l'espèce) et (ii) de la reproduction et dispersion de l'espèce déterminant sa vitesse de propagation dans son habitat potentiel.

Figure 2-11 : Structure du modèle *simRshift*.

L'une des originalités de ce modèle par rapport à d'autres approches similaires (e.g. Engler & Guisan, 2009 ; Early & Sax, 2011 ; Engler *et al.*, 2011 ; Meier *et al.*, 2012) est la manière dont les prédictions du SDM sont intégrées à *simRshift*. Mortalité/survie, reproduction, et colonisation toutes définies à partir de ces prédictions, sont déterminées par tirages aléatoires de ces événements (survie/mort, reproduction/absence de reproduction, colonisation/absence de colonisation) conditionnels à la probabilité de présence de l'espèce prédite par le SDM. Cette méthode diffère de l'approche communément admise utilisant une valeur seuil pour passer d'une probabilité (i.e. une variable continue) à une variable binaire. Par exemple, les principales études ayant développé un modèle dynamique similaire tiennent compte des prédictions du SDM sous sa forme binaire, i.e. répartition des présences et absences de l'espèce définissant son habitat potentiel (e.g. Engler & Guisan, 2009 ; Early & Sax, 2011 ; Engler *et al.*, 2011 ; Meier *et al.*, 2012). Il est reconnu que séparer les présences et absences d'une espèce à partir d'un seuil de probabilité de présence peut ne pas être optimal et notamment conduire à prédire l'absence d'une espèce à tort (Liu *et al.*, 2005). La méthode que nous employons dans le modèle *simRshift* permet d'éviter ce biais qui peut prendre une proportion importante aux marges des aires de distributions (i.e. là où présences et absences des espèces sont les plus difficiles à distinguer) (**figure 2-13**). Cette procédure fait donc de *simRshift* un process-based model stochastique dont les simulations nécessitent d'être répétées pour interpréter les résultats. Conduite sur un nombre suffisant de simulations, les prédictions de chacune d'entre elles peuvent être cumulées afin de définir une carte des probabilités d'occurrence de l'espèce.

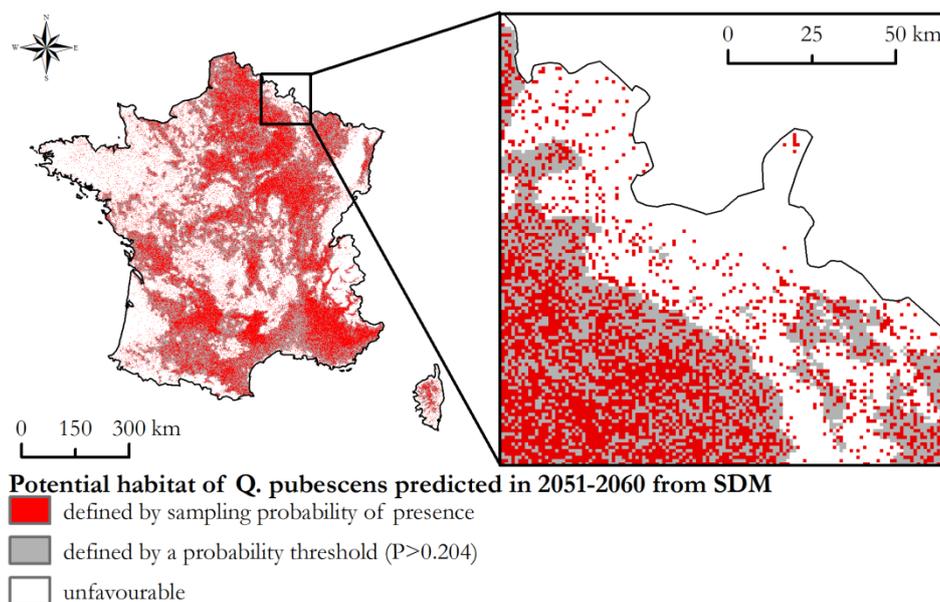


Figure 2-13 : Comparaison de l'habitat potentiel du chêne pubescent prédit par tirage aléatoire de la présence/absence de l'espèce conditionnel à sa probabilité de présence calculée par le SDM (tirageP) et par séparation des présences et absences potentielles de l'espèce à partir d'un seuil de

probabilité (seuilP). Au total 20253 km² d'habitat potentiel sont prédits par la méthode tirageP en dehors des marges définies par seuilP. L'exemple est illustré à partir de la projection du SDM sous les conditions climatiques définies par le scénario HadCM3 A2 sur la période 2051–2060.

2.4. Suivi du remaniement des communautés végétales forestières à partir d'observations floristiques temporaires

2.4.1. Echantillonnage spatio-temporel

L'un des principaux objectifs de ce travail de thèse est d'évaluer les changements de composition floristique induits par le réchauffement climatique contemporain (i.e. à partir de 1987). Toutefois, les données floristiques dont nous disposons dans cette thèse sont issues de relevés temporaires, ce qui signifie qu'elles sont *a priori* inadaptées pour atteindre un tel objectif du fait de la variabilité spatiale interannuelle des données (e.g. Tingley & Beissinger, 2009). Afin de contrôler cette variabilité spatiale et d'équilibrer la répartition des observations au cours du temps, nous avons utilisé une méthode d'échantillonnage spatio-temporel des bases de données. Pour chaque année de la période étudiée (1965–2008) (**figure 2-14**) :

- (1) nous avons extrait la valeur de température annuelle à l'emplacement des observations floristiques de l'année considérée à partir du modèle climatique LERFOB2 et déterminé la distribution de leur fréquence dans l'échantillon ($dTFlo$) ;
- (2) nous avons extrait une valeur de température moyenne annuelle (modèle climatique LERFOB2) pour chaque km² du territoire forestier français (déterminé à partir de CORINE Land Cover). Nous avons sélectionné de manière aléatoire n de ces valeurs de températures (n correspondant au nombre de relevés floristiques disponibles) et déterminé la distribution de leur fréquence ($dTFr$) ;
- (3) nous avons échantillonné via une procédure *bootstrap* les observations floristiques de manière à ce que leur distribution des fréquences des températures (i.e. $dTFlo$) reflète celle représentative du territoire forestier français (i.e. $dTFr$). Afin d'accélérer la convergence de l'échantillonnage, la procédure de sélection n'a pas été menée de manière aléatoire. En effet, la sélection des observations floristiques a été pondérée (W) par un rapport des fréquences de température observées dans l'échantillon représentatif des conditions climatiques françaises et dans celui des observations floristiques :

$$W_i = \text{FreqTFr}_i / \text{FreqTFlo}_i$$

où W_i correspond au poids associée à la i^{me} observation floristique ; FreqTFr_i correspond à la fréquence de la température du i^{me} relevé floristique dans l'échantillon représentatif du

climat français ; $FreqTFlo_i$ correspond à la fréquence de la température du i^{me} relevé floristique dans l'échantillon des relevés floristiques. La probabilité que le i^{me} relevé soit sélectionné augmente lorsque W_i est grand.

L'échantillon ainsi réalisé est conservé si $dTFr$ et $dTFlo$ ne peuvent être différenciées statistiquement par le test de comparaison de distributions de Kolmogorov-Smirnov ($P > 0.05$).

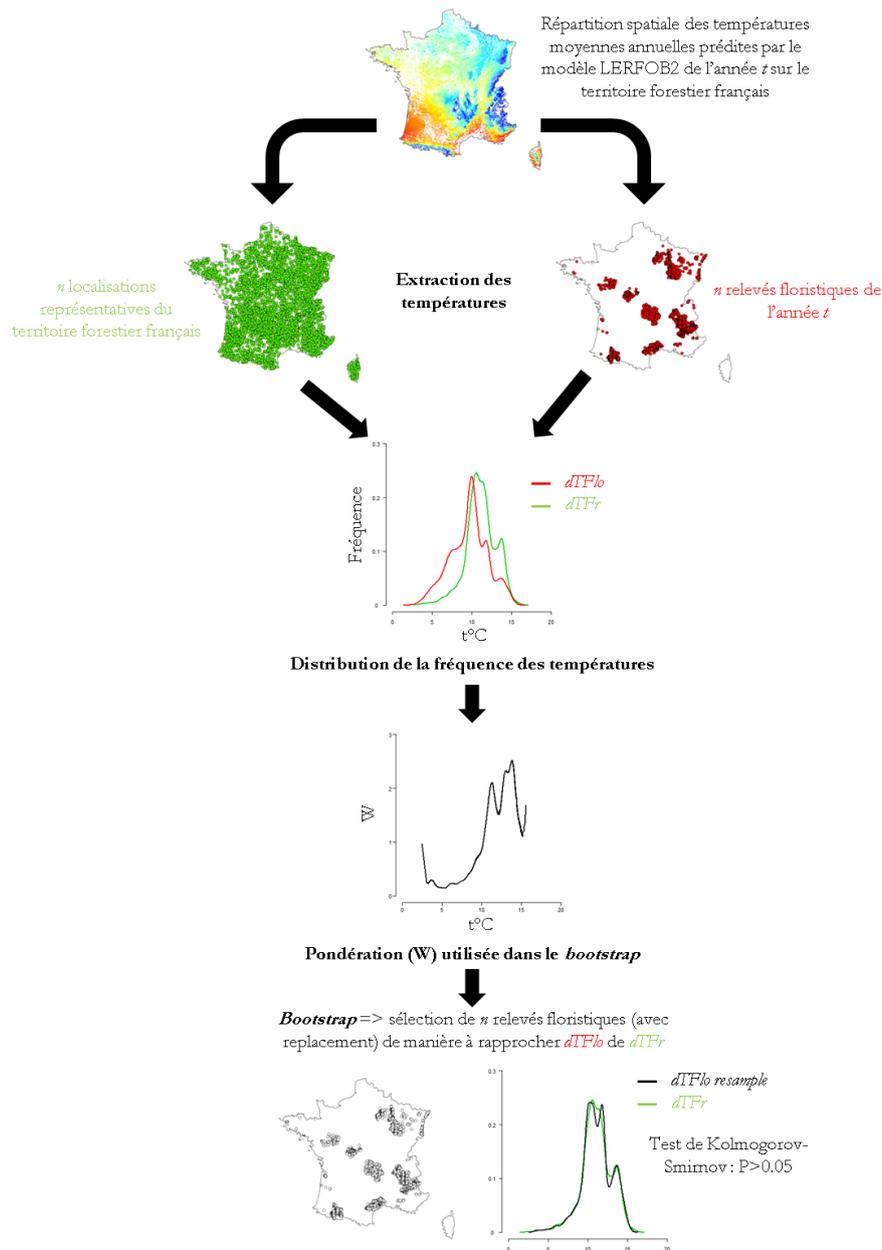


Figure 2-14 : Schéma descriptif de l'échantillonnage spatio-temporel des relevés floristiques pour une année t . $dTFr$ = distribution de la fréquence des températures du territoire forestier français ; $dTFlo$ = distribution de la fréquence des températures de l'échantillon de relevés floristiques.

Cette procédure est répétée un grand nombre de fois afin d'obtenir 1000 échantillons différents de relevés floristiques par an équilibrés spatialement et par rapport aux conditions climatiques observées sur le territoire forestier français (pour une vérification de l'efficacité du contrôle spatial de l'échantillonnage se référer au chapitre 3 ; **figure 3-9**). Les années où moins de 1000 échantillons ont convergé ont été exclues de l'analyse. La température moyenne observée et bio-indiquée par la flore a été calculée pour chacun des échantillons afin de reconstruire leur évolution respective entre 1965 et 2008. Au chapitre 3, l'échantillonnage a été mené séparément sur les forêts de plaine (altitude < 500 m) et de montagne (altitude comprise entre 500 et 2600 m).

2.4.2. Utilisation de la bio-indication comme un indicateur du remaniement des communautés végétales

La bio-indication consiste à estimer les conditions environnementales d'une localisation à partir de la valeur indicatrice connue des espèces composant la communauté résidente (e.g. Diekmann, 2003). La valeur indicatrice des espèces correspond à l'optimum de présence ou du développement le long d'un gradient environnemental (consulter Landolt, 1977 ; Ellenberg *et al.*, 1992 pour une estimation à dire d'expert, et Gégout *et al.*, 2003 pour une estimation à partir de la modélisation de la niche écologique des espèces). Cette méthode est très utilisée en écologie végétale pour avoir une indication des conditions environnementales en l'absence de données mesurées (e.g. Charru, 2012 ; Riofrío-Dillon *et al.*, 2012).

Dans notre cas, nous avons considéré, qu'appliquer à un ensemble équilibré d'observations floristiques sur le plan spatio-temporel (cf. partie 2.4.1), la bio-indication des températures est un indicateur des changements de composition floristique des communautés végétales induit par le réchauffement climatique. La valeur bio-indiquée étant déterminée à partir de la composition des communautés, la variation de cet indicateur au cours du temps est nécessairement induite par un remaniement des communautés (i.e. l'extinction ou la colonisation des espèces puisque nous travaillons à partir de leur présence/absence). Ainsi, l'augmentation de la valeur bio-indiquée des conditions thermiques entre deux périodes révèle un changement d'espèces caractérisant l'extinction d'espèces adaptées à des conditions froides et/ou la colonisation d'espèces adaptées à des conditions chaudes.

Nous avons opté pour une approche statistique de bio-indication des conditions thermiques dont les avantages sont (i) de pouvoir quantifier l'incertitude de l'estimation, (ii) de prédire des estimations moins subjectives que celles calculées à partir de valeurs indicatrices d'espèces déterminées au dire d'expert, et (iii) de prédire une valeur bio-indiquée à partir de

valeurs indicatrices non catégorielles directement comparables à celles de température. L'approche utilisée est basée sur l'ajustement d'une fonction de transfert reliant directement la composition spécifique des communautés au gradient de température. Ce type d'approche a été largement utilisé au cours des dernières années pour reconstruire les conditions climatiques sur plusieurs millions d'années à partir des données de pollen (e.g. Birks, 1998 ; Heikkilä & Seppä, 2003 ; Herzschuh *et al.*, 2010). L'ajustement de la fonction de transfert a été réalisé à partir de la combinaison de deux modèles statistiques : *Weighted Averaging Partial Least Squares* (WA-PLS; ter Braak & van Dam, 1989) et les forêts aléatoires d'arbres de régression de Breiman (BRF; Breiman, 2001). La combinaison de ces deux modèles permet de cumuler leurs propriétés statistiques, et notamment de tenir compte (i) des relations linéaires via le modèle WA-PLS et (ii) des relations non-linéaires ainsi que des interactions entre plantes (de 1^{er} ordre) via le modèle BRF.

En premier lieu, la fonction de transfert est ajustée à partir du modèle WA-PLS. Ce modèle est classé dans la catégorie *inverse approach*, i.e. prédictions directes des conditions environnementales à partir de l'ajustement d'une fonction des assemblages d'espèces observés *in situ* avec une erreur associée (ter Braak, 1995). Il décrit une puissante procédure de calibration particulièrement appropriée lorsque les relations entre les espèces et l'environnement sont unimodales (forme de réponse classique de la niche écologique des espèces) et lorsque les variables explicatives sont des données binaires (i.e. présence/absence des espèces) (ter Braak & Juggins, 1993 ; ter Braak, 1995). Le modèle WA-PLS correspond à la combinaison d'une méthode de bio-indication classique nommée *Weighted Averaging* (WA ; ter Braak & Barendregt, 1986) au modèle de régression PLS (Partial Least Square ; Wold, 1975 ; ter Braak, 1995). La procédure d'ajustement du modèle est la suivante (pour plus de détails consulter ter Braak & Juggins, 1993 ; ter Braak, 1995) :

- (1) Le jeu de données de calibration est transformé afin de linéariser les relations entre les espèces et l'environnement. Les assemblages d'espèces sont tout d'abord pondérés par le nombre d'espèces présentes dans chaque relevé et la fréquence des espèces sur l'ensemble des relevés (la matrice transformée est nommée x^*). La variable environnementale à prédire est aussi pondérée par le nombre d'espèces (y^*).
- (2) Une régression PLS est conduite à partir du jeu de données de calibration transformé. Elle consiste à rechercher les combinaisons linéaires (ou composantes principales ; $f()$) des prédicteurs (x^*) qui maximisent la prédiction de la variable environnementale : $y^* = f(x^*) + error$. Les prédictions calculées sur la première composante principale correspondent à la moyenne pondérée des optimums des espèces composant les

communautés (i.e. correspond au même résultat obtenu par la méthode WA). Les composantes principales suivantes sont ajustées de manière à optimiser les prédictions de la variable environnementale (y^*) en utilisant les résidus de la composante précédente pour affiner l'estimation de l'optimum des espèces (ter Braak, 1995 ; Brady *et al.*, 2010). Cela signifie que chaque nouvelle composante est orthogonale aux précédentes.

- (3) Les données ayant été transformées au départ, les prédictions du modèle WA-PLS sont transformées pour revenir à la variable environnementale originale.

Le nombre de composantes principales qui maximise l'ajustement de la WA-PLS est sélectionné à partir d'une évaluation de la performance prédictive du modèle conduite sur un échantillon indépendant. La sélection est réalisée à partir de la comparaison du biais moyen et de l'erreur de prédiction, et de la qualité de la relation entre les prédictions et les observations (R^2) des modèles PLS ajustés à partir d'un nombre différent de composantes principales.

Un modèle BRF visant à expliquer la variation des résidus du modèle WA-PLS à partir des assemblages de plantes est ensuite ajusté. BRF est un modèle non-paramétrique qui ne nécessite aucune hypothèse concernant la forme de la fonction à ajuster entre la variable à prédire et ses prédicteurs, et donc permet de prendre en compte de probables relations non-linéaires entre les assemblages d'espèces et les conditions thermiques (Breiman, 2001). Cette méthode est aussi particulièrement intéressante du fait qu'elle intègre la possibilité d'interactions multiples (d'ordre 1) entre plantes. L'algorithme d'apprentissage du modèle BRF est basé sur une procédure *bootstrap*, i.e. l'ajustement d'une collection d'arbres de régression à partir de la sélection aléatoire d'un nombre fixe de variables explicatives et de l'échantillonnage aléatoire avec remplacement de n individus lignes (n correspondant au nombre de relevés présent dans le jeu de données de calibration). L'ajustement de chaque arbre de régression consiste en l'explication de la variation (ou déviance) de la variable à prédire par scission répétée des données dont la position du nœud est déterminée par les variables explicatives selon une règle simple. A chaque nœud, les données sont partagées en deux groupes aussi homogènes que possible sur le plan d'une ou des variables explicatives (Breiman *et al.*, 1984 ; Vayssières *et al.*, 2000). La longueur des arbres est contrôlée par des fonctions d'élagages qui suppriment de manière récursive les nœuds qui expliquent le moins de déviance dans le modèle. L'ajustement d'un arbre est particulièrement sensible aux modifications du jeu de données de calibration. La collection d'arbres obtenue par le modèle BRF permet de stabiliser cet ajustement. La qualité prédictive du modèle est testée sur un échantillon indépendant en calculant l'erreur de prédiction et la qualité de la relation entre les prédictions et les observations (R^2). Les deux méthodes sont combinées en soustrayant les résidus

prédits par le modèle BRF aux valeurs de températures bio-indiquées issues de la fonction de transfert ajustée par le modèle WA-PLS.

Afin de montrer l'intérêt de cette approche, nous avons comparé différentes méthodes de bio-indication entre elles centrées sur les espèces (méthode SP ; basée sur l'estimation de la valeur indicatrice des espèces principalement) ou sur les communautés (méthode CO ; basé sur une approche inversée ajustant une fonction de transfert) :

- Moyenne des optimum (mOPT ; méthode SP) : cette méthode est basée sur la modélisation de la niche thermique des espèces (SDM ajusté sur le gradient de température par GAM) à partir de laquelle l'optimum de température de la présence des espèces est déterminé. La valeur de température bio-indiquée est estimée à partir de la moyenne des optimums des plantes observées sur un relevé. Nous avons aussi testé une variante de cette méthode (mWOPT) où la moyenne des optimums des espèces a été pondérée par un indicateur de la qualité de l'ajustement des SDMs (la valeur d'*AUC*).
- Maximum de vraisemblance (méthode SP) : cette méthode est également basée sur la modélisation de la niche écologique. Cependant dans ce cas, la totalité de la courbe de réponse est considérée pour estimer la valeur bio-indiquée. Celle-ci est définie comme la valeur du gradient environnemental (i.e. le gradient de température dans notre cas) maximisant la probabilité de prédire la présence des espèces dans les relevés floristiques (maxLP) ou la probabilité de prédire la présence et l'absence des espèces dans les relevés floristiques (maxLPA) à partir des SDMs. Ce point particulier du gradient de température est déterminé par maximum de vraisemblance (la formule de la fonction de vraisemblance est détaillée à la partie 2.3.1.4).
- Réseau de neurones (ANN ; méthode CO) : ce modèle est basé sur une méthode d'apprentissage itérative, i.e. que le réseau de neurones est optimisé par ajustement successif du modèle à partir de tout ou partie des variables explicatives jusqu'à stabilisation du modèle (Ripley, 1996). Les ANNs utilisent des combinaisons pondérées de manière optimale et non-linéaire des variables originales pour prédire la variable de réponse. Ce modèle est essentiellement prédictif (la visualisation de la relation entre la variable de réponse et les variables explicatives est impossible).
- PLS (méthode CO) : pour une description de cette méthode voir ci-dessus.
- WA-PLS (méthode CO) : idem.

L'ensemble de ces méthodes ou modèles a été rigoureusement ajusté sur un échantillon de calibration puis comparé sur un échantillon de validation ($n = 3085$ relevés floristiques ; **table 2-1**). Nous constatons que la méthode que nous avons sélectionné (WA-PLS + BRF) bio-indique les valeurs de températures avec la meilleure précision. Nous montrons notamment que l'ajustement du modèle BRF sur les résidus du modèle WA-PLS permet d'affiner la bio-indication démontrant ainsi l'occurrence de relations non-linéaires et/ou d'interactions entre les espèces. Ces résultats confirment la pertinence de l'approche utilisée. Nous observons également que les meilleures méthodes de bio-indication sont celles qui sont centrées sur les communautés, i.e. celles qui utilisent une approche inversée basée sur l'ajustement d'une fonction de transfert à partir de la relation directe existant entre la variable environnementale et les assemblages d'espèces. Enfin, nous montrons que la méthode basée sur la moyenne des optimums des espèces (ou de leur valeur indicatrice), qui fait partie de l'une des plus utilisées en écologie pour estimer les conditions environnementales (e.g. Diekmann, 2003 ; Wamelink *et al.*, 2005), est de loin la plus mauvaise pour bio-indiquer les conditions thermiques (cela avait déjà pu être démontré pour la bio-indication de la valeur nutritionnelle ou toxique des sols dans Gégout *et al.*, 2003)¹³.

Table 2-1 : Comparaison de la qualité prédictive de différentes méthodes de bio-indication des conditions thermiques. La comparaison est réalisée sur un échantillon de validation ($n = 3085$ relevés floristiques) constitué de données indépendantes de celles utilisées pour la calibration. La qualité prédictive de chaque méthode est estimée à partir de la confrontation des valeurs bio-indiquées aux valeurs de températures observées et synthétisée par deux valeurs statistiques : le coefficient de détermination (R^2) et la valeur de RMSE (Root-Mean-Square Error ; qui quantifie l'erreur moyenne des prédictions).

| | méthode | R^2 | RMSE |
|----|-----------------|-------|------|
| SP | mOPT | 0.614 | 2.16 |
| | mWOPT | 0.631 | 1.55 |
| | maxLP | 0.629 | 2.45 |
| | maxLPA | 0.694 | 1.39 |
| CO | PLS c5 | 0.719 | 0.96 |
| | WA-PLS c3 | 0.777 | 0.99 |
| | ANN c5 | 0.758 | 0.92 |
| | WA-PLS c3 + BRF | 0.823 | 0.87 |

SP = méthode centrée sur les espèces ; CO = méthode centrée sur les communautés ; mOPT = moyenne des optimums de température des espèces ; mWOPT = moyenne des optimums de température des

¹³ Un article de méthodologie est en cours de réalisation sur le sujet. Son objectif est de comparer un grand nombre de méthodes de bio-indication sur plusieurs gradients environnementaux afin d'informer les personnes utilisant la bio-indication des méthodes les plus performantes et adaptées à leur problématique.

espèces pondérée par la qualité de l'ajustement des modèles de niche thermique ; maxLP = bio-indication par maximum de vraisemblance de la probabilité de présence des espèces ; maxLPA = bio-indication par maximum de vraisemblance de la probabilité de présence et d'absence des espèces ; PLS c5 = bio-indication estimée par un modèle PLS ajusté sur 5 composantes principales ; WA-PLS c3 = bio-indication estimée par un modèle WA-PLS ajusté sur 3 composantes principales ; ANN = bio-indication estimée par un modèle de type réseau de neurones ; WA-PLS c3 + BRF = bio-indication estimée par combinaison d'un modèle WA-PLS ajusté sur 3 composantes principales et d'un modèle BRF.

**3. EVALUATION DE L'IMPACT DU RECHAUFFEMENT CLIMATIQUE
RECENT : LE REMANIEMENT DES COMMUNAUTES VEGETALES
EST RETARDE DANS LES FORETS DE PLAINE**

Article [1] - **Changes in plant community composition lag behind climate warming in lowland forests**

Romain Bertrand^{14,15}, Jonathan Lenoir¹⁶, Christian Piedallu¹⁴, Gabriela Riofrío-Dillon^{14,15}, Patrice de Ruffray¹⁷, Claude Vidal¹⁸, Jean-Claude Pierrat¹⁴ & Jean-Claude Gégout¹⁴.

Nature **479** (2011), pp. 517-520 (DOI: 10.1038/nature10548)

3.1. Abstract

Climate change is driving latitudinal and altitudinal shifts in species distribution worldwide (Parmesan & Yohe, 2003 ; Rosenzweig *et al.*, 2007), leading to novel species assemblages (Wing *et al.*, 2005 ; Williams & Jackson, 2007). Lags between these biotic responses and contemporary climate changes have been reported for plants and animals (Davis, 1986). Theoretically, the magnitude of these lags should be greatest in lowland areas, where the velocity of climate change is expected to be much greater than that in highland areas (Loarie *et al.*, 2009). We compared temperature trends to temperatures reconstructed from plant assemblages (observed in 76634 surveys) over a 44-year period in France (1965–2008). Here we report that forest plant communities had responded to 0.54°C of the effective increase of 1.07°C in highland areas (500–2600 m above sea level), while they had responded to only 0.02°C of the 1.11°C warming trend in lowland areas. There was a larger temperature lag (by 3.1 times) between the climate and plant community composition in lowland forests than in highland forests. The explanation of such disparity lies in the following properties of lowland, as compared to highland, forests: the higher proportion of species with greater ability for local persistence as the climate warms (Thuiller *et al.*, 2005), the reduced opportunity for short-distance escapes (Jump *et al.*, 2009 ; Scherrer & Körner, 2011), and the greater habitat fragmentation. Although mountains are currently considered to be among the ecosystems most threatened by climate change (owing to mountaintop extinction), the current inertia of plant communities in lowland forests should also be noted, as it could lead to lowland biotic attrition (Colwell *et al.*, 2008).

¹⁴ UMR1092 LERFoB, AgroParisTech-INRA

¹⁵ ADEME

¹⁶ Ecoinformatics & Biodiversity Group, Aarhus University (DK)

¹⁷ IBMP, CNRS-Université de Strasbourg

¹⁸ IFN

3.2. Introduction

Despite the general pattern of poleward and upward range shifts (Parmesan & Yohe, 2003 ; Rosenzweig *et al.*, 2007), the timing, magnitude and direction of these biotic responses vary greatly among species and geographic conditions (Doak & Morris, 2010 ; Lenoir *et al.*, 2010b ; Crimmins *et al.*, 2011). This variation can prevent biotic communities from migrating as intact units in response to climate change (Williams & Jackson, 2007). Since the last interglacial, biotic communities have been reshuffled, leading to the formation of novel species assemblages linked to new climatic conditions (Wing *et al.*, 2005 ; Williams & Jackson, 2007). Recent changes supporting this pattern have occurred within plant and animal communities in response to contemporary climate warming (Cannone *et al.*, 2007 ; le Roux & McGeoch, 2008 ; Moritz *et al.*, 2008 ; Hillebrand *et al.*, 2010 ; Lenoir *et al.*, 2010a). Even though these biotic signals are coherent with climate change (Rosenzweig *et al.*, 2007), many studies suggest a lag between the magnitude of climate warming and the reshuffling observed in biotic communities (Davis, 1986 ; Lenoir *et al.*, 2008 ; Moritz *et al.*, 2008 ; Doak & Morris, 2010 ; Lenoir *et al.*, 2010a). However, comparisons between the extent of the observed biotic signals and that expected based on the intensity of climate warming are still scarce, especially for lowland areas, which offer no short-distance escapes for species facing climate change (Jump *et al.*, 2009 ; Scherrer & Korner, 2011). If biotic communities respond synchronously without lagging behind climate warming, current species compositions would reflect contemporary climatic conditions within both lowland and highland areas. However, the greater velocity of climate change in lowland areas compared to highland areas (Loarie *et al.*, 2009) suggests that reshuffling in biotic communities is more likely to lag behind climate warming in lowland areas compared to highland areas. However, this theory remains unverified.

Climate change in France has been characterized by increases in mean annual temperatures of far greater magnitude than the worldwide average, reaching up to about 11.05°C on average during 1987–2008 (**figure 3-1**), compared to about 10.35°C for the worldwide average (Brohan *et al.*, 2006). Assuming that species assemblages can be used to infer climatic conditions at a given location and time (an approach commonly used by paleoclimatologists [Heikkilä & Seppä, 2003], who refer to the relationship as a transfer function), we report a study monitoring plant communities across French forests over 44 years, 1965–2008 (totalling 76634 surveys; **figures 3-2, 3-3 and 3-4**). Here we compare temperature trends reconstructed from observed reshuffling of plant assemblages ('floristically reconstructed' temperatures based on 760 species; **Annexe 1**) with temperature trends reconstructed from instrumental records and climate models ('climatically reconstructed' temperatures based on 237 stations) in lowland (<500m a.s.l.) and

highland forests (500–2600 m a.s.l.) (see part ‘Supplementary Methods’). Changes in floristically reconstructed temperatures involve reshuffling of plant community composition towards more heat- or cold-demanding species assemblages. Following the current climate warming, small differences between floristically and climatically reconstructed temperatures may indicate important reshuffling of plant community composition, close to the magnitude of climate change (that is, high recovery of the climate–flora equilibrium; **figure 3-5**). In contrast, large differences between floristically and climatically reconstructed temperatures may indicate that reshuffling in plant communities lags behind climate warming (that is, low recovery of the climate–flora equilibrium; **figure 3-5**).

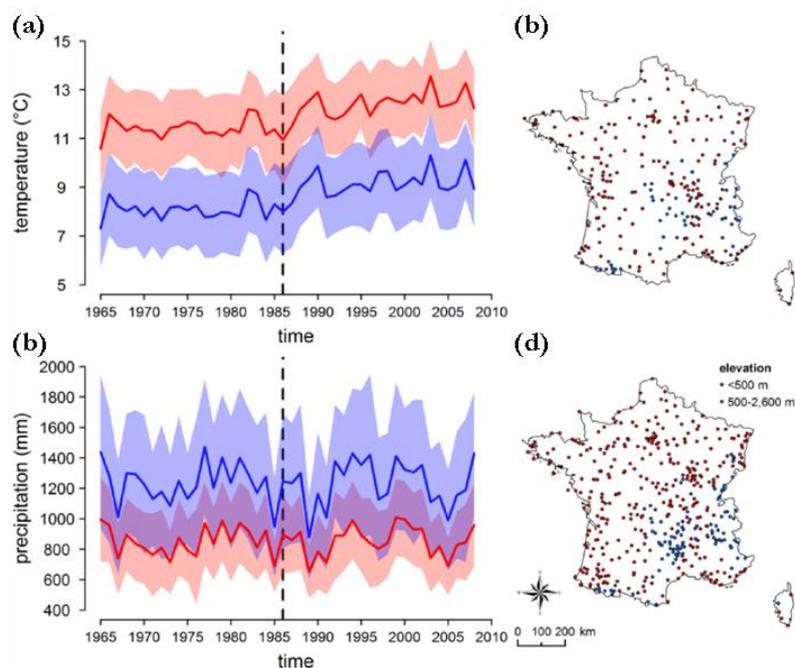


Figure 3-1: Climatic trends across lowland (red) and highland (blue) areas of the metropolitan French territory during 1965–2008. (a) Mean annual temperature trends: +1.04 and +1.1°C on average were reported between 1965–86 and 1987–2008 across lowland and highland areas, respectively. **(b)** Location of the 237 meteorological stations used to compute mean annual temperature trends ($n_{[<500\text{ m}]} = 190$ stations; $n_{[500-2,600\text{ m}]} = 47$ stations). **(c)** Mean annual cumulated precipitation trends: +1.04 and -0.93 mm on average were reported between 1965–86 and 1987–2008 across lowland and highland areas, respectively. **(d)** Location of the 429 meteorological stations used to compute mean annual cumulated precipitation trends ($n_{[<500\text{ m}]} = 330$ stations; $n_{[500-2,600\text{ m}]} = 99$ stations). Lines represent the mean trends, surfaces represent the standard deviation, and dotted lines show the start of the contemporary climate warming period (1987–2008).

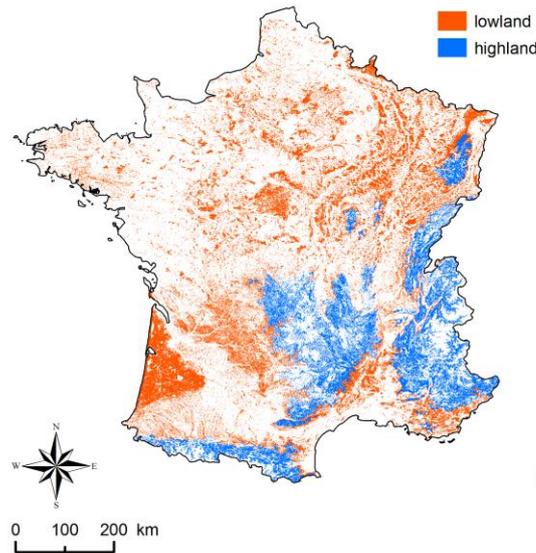


Figure 3-2: Spatial distribution of lowland (<500 m a.s.l. in red) and highland (500–2600 m a.s.l. in blue) forests across the metropolitan French territory. Forest cover is based on CORINE Land Cover 1990.

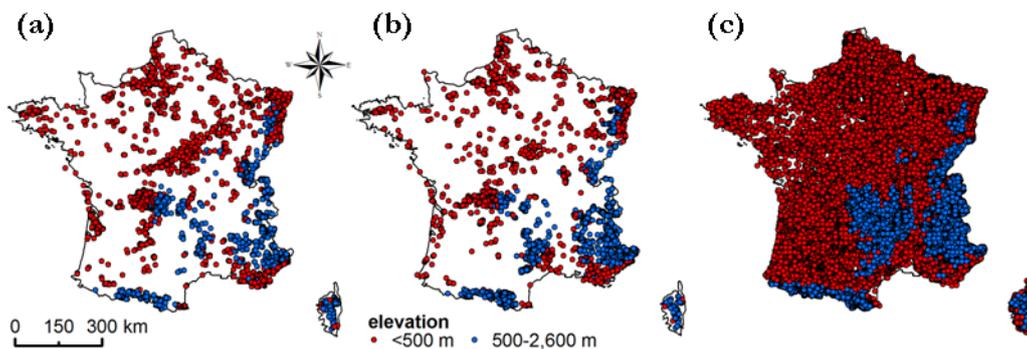


Figure 3-3: Location of floristic surveys across the metropolitan French territory. (a) Training data set used for the calibration of the model from which temperatures were inferred from the floristic assemblages (period: 1975–85; $n_{<500\text{ m}}$ = 1806 plots; $n_{500-2,600\text{ m}}$ = 1181 plots). (b) Prediction data set used to predict temperatures from the floristic assemblages during 1965–86 ($n_{<500\text{ m}}$ = 4828 plots; $n_{500-2,600\text{ m}}$ = 4504 plots). (c) Prediction data set used to predict temperatures from the floristic assemblages during 1986–2008 ($n_{<500\text{ m}}$ = 37875 plots; $n_{500-2,600\text{ m}}$ = 29427 plots).

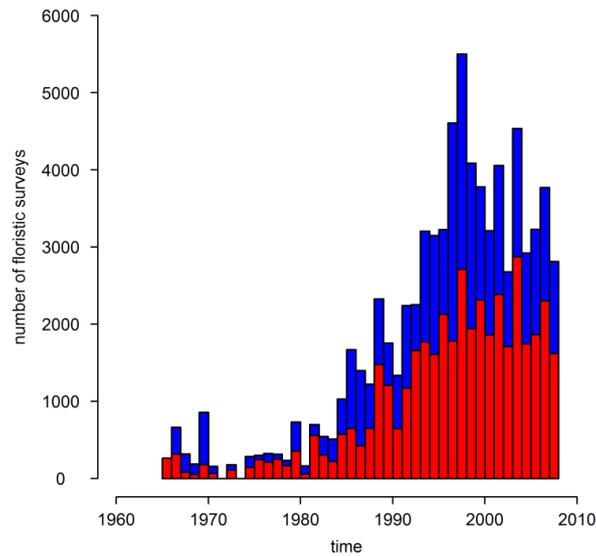


Figure 3-4: Temporal distribution of floristic surveys in the prediction data set over the 1965–2008 period (scaled on a yearly basis; $n = 76634$). Floristic surveys in lowland and highland forests are displayed in red and blue, respectively.

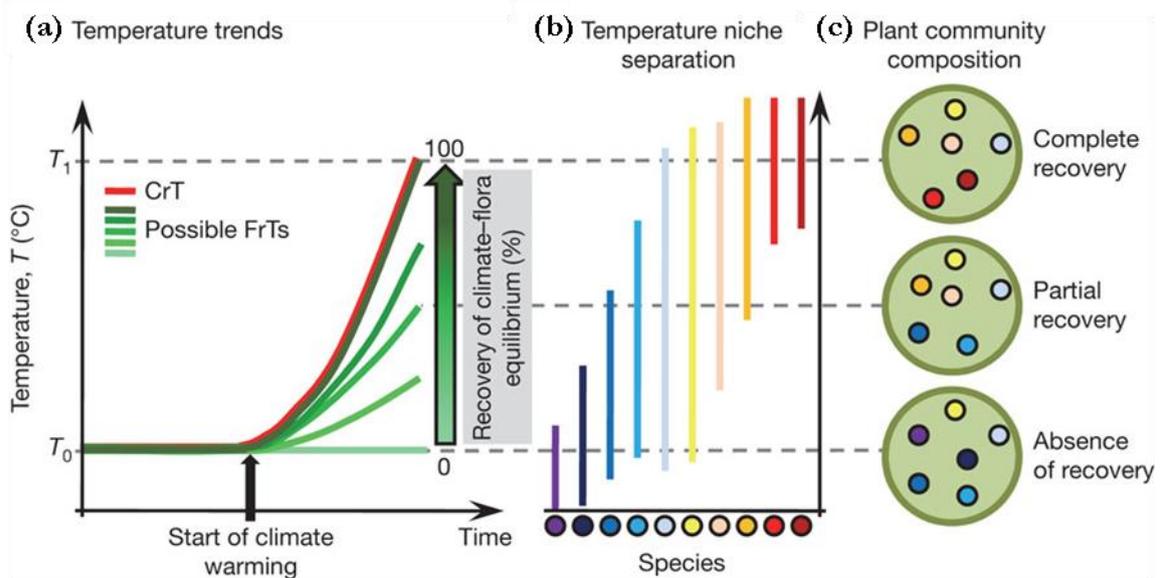


Figure 3-5: Theoretical response of plant communities to climate warming. (a) Floristically (green scale; FrT) and climatically (red; CrT) reconstructed temperature trends over time. The green scale (0–100%) describes different hypothetical floristically reconstructed temperature trends corresponding to increasing intensity of the plant community responses and leading to increasing recovery of the climate–flora equilibrium (measured as the actual change in FrT over time relative to the effective change in CrT over the same time period; see Supplementary Methods for complete formula). (b) Temperature niche separation among 10 virtual species. The range of temperature requirements for each species is represented by a vertical line. (c) Three illustrative cases of increasing recovery of the climate–flora equilibrium in plant community composition (based on the 10 virtual species in b). Bottom, absence of

climate–flora equilibrium recovery, corresponding to plant communities composed mainly of cold-demanding species, reflecting temperature conditions before climate warming (T_0), and leading to an important temperature lag between FrT and CrT. Middle, partial recovery of the climate–flora equilibrium, corresponding to reshuffled plant communities, leading to a mixed assemblage of cold- and heat-demanding species and to reduced temperature lag between FrT and CrT. Top, complete recovery of the climate–flora equilibrium, corresponding to important reshuffling of the plant community, leading to an assemblage of heat-demanding species reflecting the effective temperature increase ($T_1 - T_0$) and to the absence of temperature lag between FrT and CrT. The small circles represent virtual plant species; the three large green disks each depict a community of plants.

3.3. Methods summary

To achieve our aim, we compiled a complete species list including the year and location of 79621 floristic surveys (44509 and 35112 in lowland and highland areas, respectively) that were recorded across the French forest territory between 1965 and 2008. We computed a 1-km² grid of the mean annual temperature across the French territory for each year between 1965 and 2008 using a modeling approach based on 237 non-interrupted meteorological stations ($R^2 = 0.93$ for 13620 independent temperature observations; **figures 3-6 and 3-7**) (Ninyerola *et al.*, 2000). These climatically reconstructed temperatures were extracted at the location and year of each of the 79621 floristic surveys. We then subsampled a training data set of 2987 floristic surveys before the recent climate warming event (1975–85) to calibrate a transfer function using a combination of weighted averaging partial least squares (ter Braak & van Dam, 1989) and Breiman’s random forest (Breiman, 2001) to infer temperatures from the plant assemblages ($R^2 = 0.83$ in a validation data set; **figure 3-8**). These floristically reconstructed temperatures were then predicted across the French territory between 1965 and 2008 using the 76634 floristic surveys. This predictive data set was bootstrapped separately in lowland and highland areas for each year to control for artificial temperature variations associated with inter-annual variations in floristic survey locations (**figure 3-9**). We reconstructed 1000 pairs of floristically and climatically reconstructed mean annual temperature trends separately for lowland and highland areas. We tested temperature differences in each pair of trends between 1965–86 and 1987–2008, as well as annually. To discuss our results, we assessed changes in plant community composition in four biogeographic groups of species. We then computed the mean distance separating equal isotherms between periods, in addition to performing independent spatial analysis of the degree of habitat fragmentation in lowland and highland forest areas (see Supplementary Methods for more details).

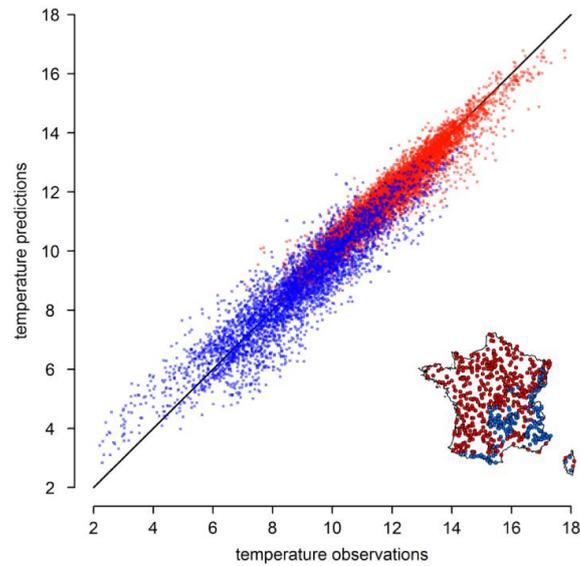


Figure 3-6: Mean annual temperature predictions from the climate model (i.e. climatically reconstructed temperatures) vs. temperature observations (°C) ($R^2 = 0.93$; mean difference [predictions – observations] = -0.06°C ; s.d. = 0.55). The comparison was performed using 602 meteorological stations and 13620 temperature observations (not used to calibrate the model). Mean annual temperatures were centred on the growing season, i.e. the mean temperature from October of year $t-1$ to September of year t . Both lowland and highland temperature observations were represented by red and blue points, respectively. The straight line represents the perfect correspondence between temperature observations and temperature predictions ($y = x$).

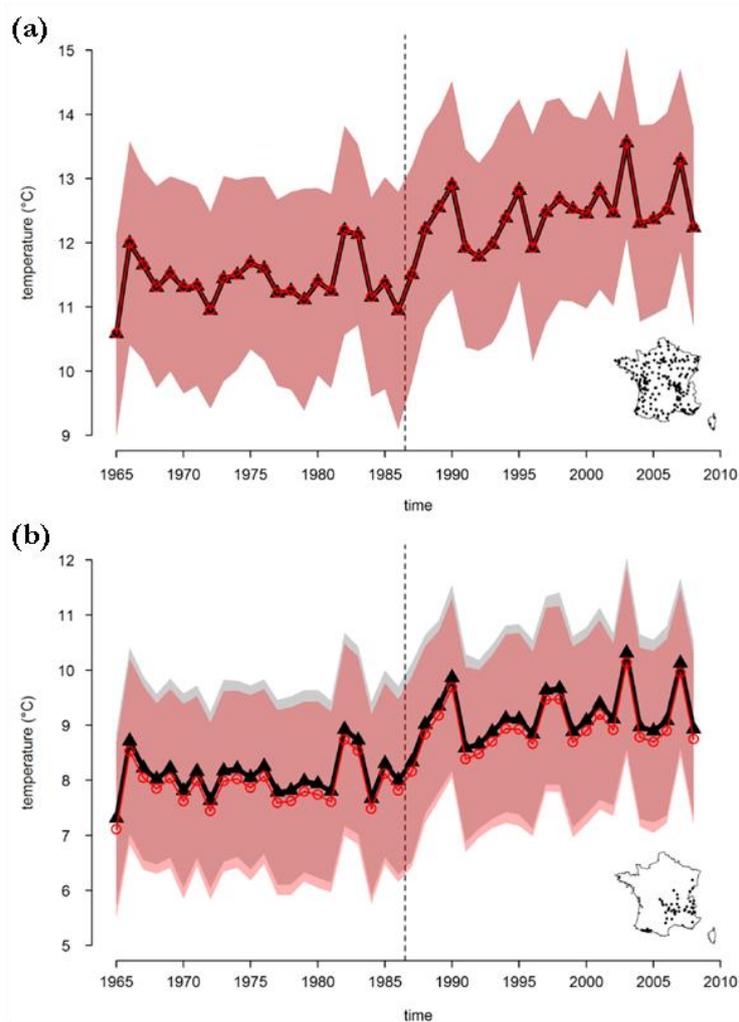


Figure 3-7: Comparisons of mean annual temperature trends over the 1965–2008 period computed from the meteorological observations (black lines and gray surfaces) and the climate model (i.e. climatically reconstructed temperatures; red lines and surfaces). (a) Comparison performed within lowland areas ($n = 190$ meteorological stations; $R^2 = 1$; mean differences [predictions – observations] = 0°C ; s.d. = 0.1); **(b)** Comparison performed within highland areas ($n = 47$ meteorological stations; $R^2 = 0.95$; mean differences = 0.18°C ; s.d. = 0.41). The lines represent the mean trends, the surface responses represent the standard deviation, and the dotted lines show the start of the contemporary climate warming period (1987–2008).

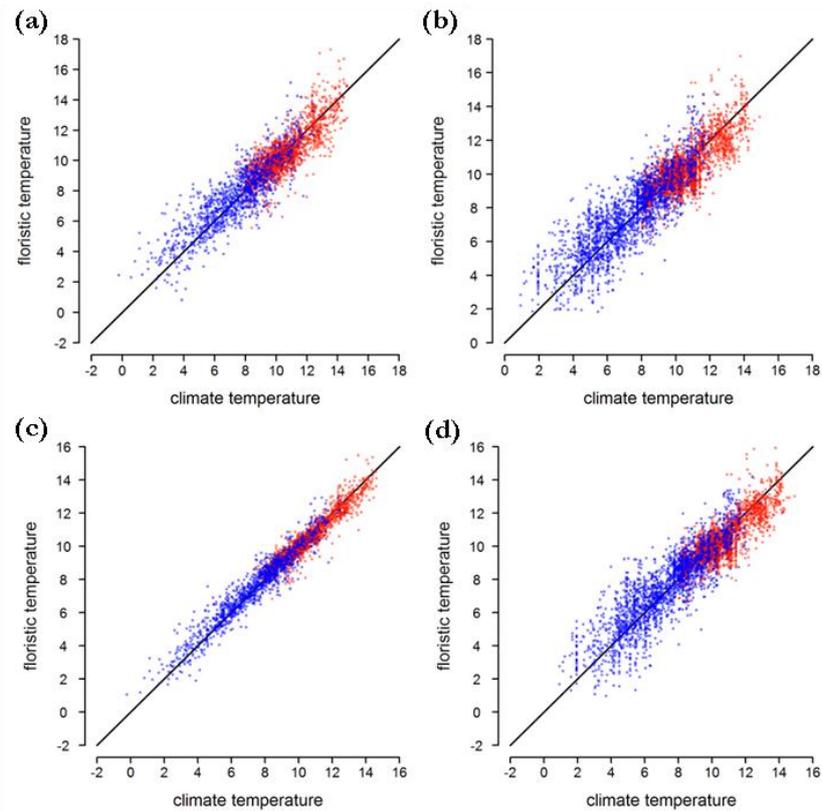


Figure 3-8: Mean annual temperatures (°C) predicted from 2 different floristic models (i.e. floristically reconstructed temperatures) vs. mean annual climatically reconstructed temperatures across both the training and validation data sets during 1975–85 (training period). (a) Comparison for floristically reconstructed temperatures that were predicted when running the three-component WA-PLS model on the training data set ($R^2 = 0.82$; mean differences [floristic – climate temperatures] = 0.02°C ; s.d. = 1.02 ; $n = 2987$ surveys). (b) Comparison for floristically reconstructed temperatures that were predicted when running the three-component WA-PLS model on the validation data set ($R^2 = 0.79$; mean differences = -0.06°C ; s.d. = 1.09 ; $n = 5136$ surveys). (c) Comparison for floristically reconstructed temperatures that were predicted when running the complete floristic model (i.e. BRF predictions - WA-PLS predictions) on the training data set ($R^2 = 0.95$; mean differences = 0°C ; s.d. = 0.53 ; $n = 2987$ surveys). (d) Comparison for floristically reconstructed temperatures that were predicted when running the complete floristic model on the validation data set ($R^2 = 0.83$; mean difference = -0.06°C ; s.d. = 0.97 ; $n = 5136$ surveys). Red and blue points represent lowland and highland surveys, respectively. BRF = Breiman’s Random Forest; WA-PLS = Weighted Averaging Partial Least Squares.

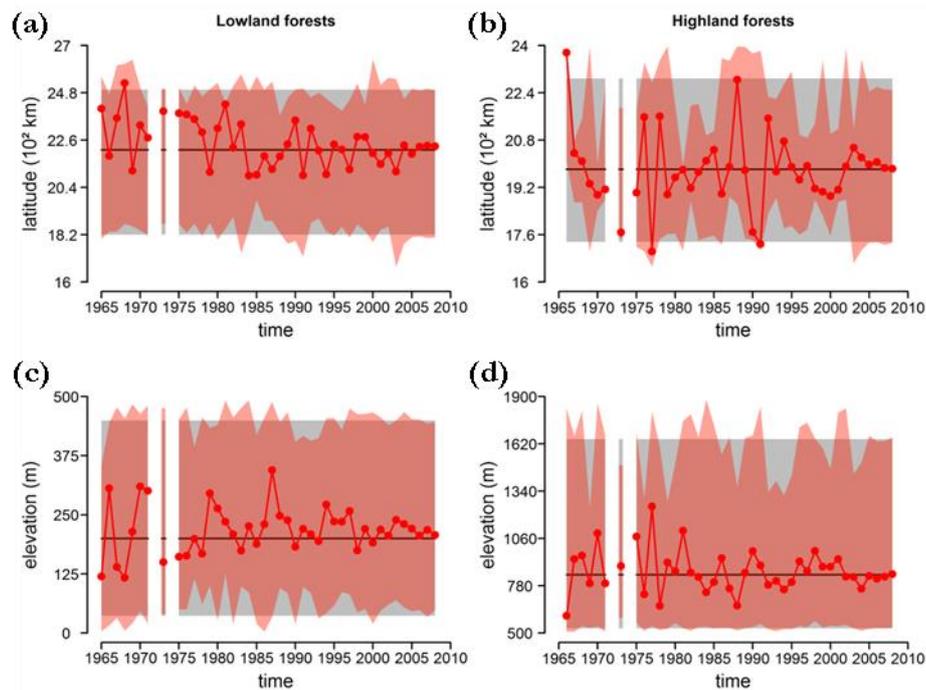


Figure 3-9: Median latitude and elevation trends between 1965 and 2008 according to the sampled floristic surveys (red lines and surfaces) and French forest areas as a whole (black lines and gray surfaces) in lowland and highland forests. (a) Comparison performed in lowland forests along the latitude gradient. **(b)** Comparison performed in highland forests along the latitude gradient. **(c)** Comparison performed in lowland forests along the elevation gradient. **(d)** Comparison performed in highland forests along the elevation gradient. Lines represent the median trends, and surfaces represent the 5th to 95th percentile range. Latitudes were extracted from the *Lambert II étendu* coordinate system. The area of the French forest territory was delimited from the national grid of CORINE Land Cover 1990 (1-km² resolution).

3.4. Results

Before the contemporary climate warming event (1965–86; **figure 3-1**), we found no significant differences between floristically and climatically reconstructed temperatures in lowland and highland forests (**table 3-1**), suggesting close equilibrium between species composition in biotic assemblages and temperature conditions. In contrast, during the current climate warming period (1987–2008), we found significant differences between floristically and climatically reconstructed temperatures in lowland and highland forests (**table 3-1**), indicating a lag in the response of herbaceous forest species to climate change. In lowland forests, we found no significant increase in floristically reconstructed temperatures between 1965–86 and 1987–2008 (+0.02°C on average), whereas climatically reconstructed temperatures increased by +1.11°C on average (**table 3-1a**). In contrast, the floristically reconstructed temperatures of highland forests increased by

+0.54°C, with climate warming reaching +1.07°C over the same period (**table 3-1b**). This discrepancy indicates an important lag in the response of herbaceous forest species to climate change, being 3.1 times larger in lowland forests (temperature lag = 1.29°C on average) than in highland forests (temperature lag = 0.42°C on average; **table 3-1**). In 2008, the most recently investigated year, this lag decreased to an average of 0.28°C in highland forests but was still 1.26°C in lowland forests (**figure 3-10**).

Table 3-1: Comparison of floristically and climatically reconstructed temperatures.

| (a) Lowland | | | | (b) Highland | | | |
|--------------------|---------------------|---------------------|---------------|---------------------|---------------------|---------------------|---------------|
| Reconstruction | Period | | $P_2 - P_1$ | Reconstruction | Period | | $P_2 - P_1$ |
| | 1965–1986 (P_1) | 1987–2008 (P_2) | | | 1965–1986 (P_1) | 1987–2008 (P_2) | |
| CrT | 10.54 (1.2) | 11.66 (1.23) | 1.11 (0.02)** | CrT | 7.98 (1.8) | 9.05 (1.8) | 1.07 (0.03)** |
| FrT | 10.35 (1.23) | 10.37 (1.22) | 0.02 (0.02) | FrT | 8.09 (1.77) | 8.63 (1.61) | 0.54 (0.03)** |
| CrT - FrT | 0.19 (0.87) | 1.29 (0.99)** | | FrT - CrT | -0.11 (1.12) | 0.42 (1.23)* | |

Shown are mean temperatures with standard deviations (in brackets) computed from the 1000 floristically (FrT) and climatically (CrT) reconstructed temperature trends. P_1 , Value for 1965–86; P_2 , value for 1987–2008. **(a)** Comparison for French lowland forests (<500 m a.s.l.). **(b)** Comparison for French highland forests (500–2600 m a.s.l.). Significance of temperature differences between periods (Student's t test) and between modelling approaches (Student's paired t test) are indicated: * $P < 0.01$, ** $P < 0.001$ for more than 95% of the 1,000 reconstructed temperatures.

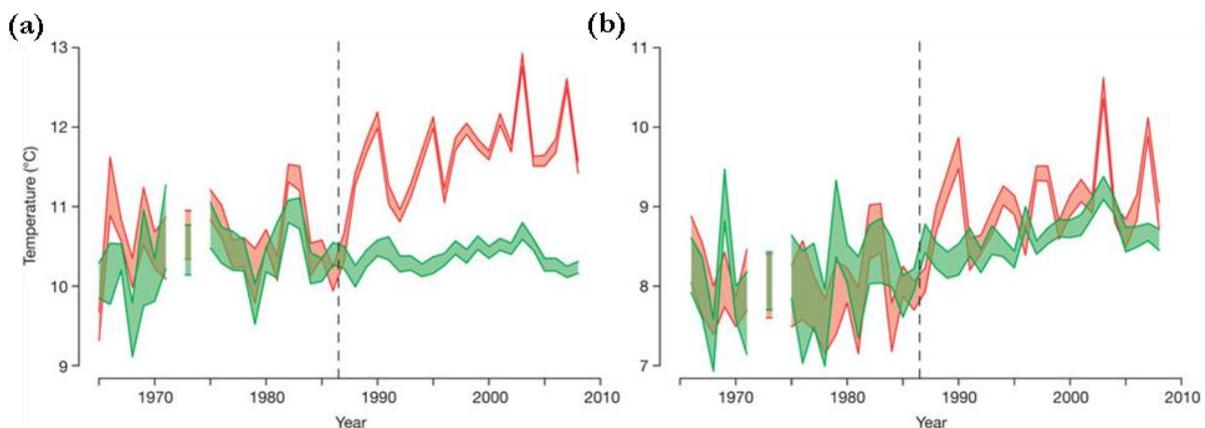


Figure 3-10: Comparison of floristically (green) and climatically (red) reconstructed temperature trends between 1965 and 2008. **a**, Trends in lowland forest plant communities (<500 m a.s.l.). **b**, Trends in highland forest plant communities (500–2600 m a.s.l.). The thickness of lines shows the range of reconstructed temperature trends ($n = 1000$ trends). Dashed lines indicate the start of the contemporary climate warming period (1987–2008). Breaks in trends are due to no sample convergence for the years 1965 (in highland areas), 1972 and 1974 (in both lowland and highland areas).

3.5. Discussion

Our results suggest that the recovery of forest plant communities facing climate warming is weak in lowland forests but strong and fast in highland forests, reaching $+0.26^{\circ}\text{C}$ per decade (**figure 3-10**). This rate of increase in floristically reconstructed temperatures confirms the results of a previous study, which reported a similar trend of $+0.25^{\circ}\text{C}$ per decade for herbaceous forest plants in the French mountains, despite the use of a completely different approach based on the comparison of species' optimum elevation between 1905–85 and 1986–2005 (Lenoir *et al.*, 2008). In a Mediterranean forest, the flora turnover observed over the last decade was half that expected from temperature changes (Venetier & Ripert, 2009), whereas we found that reshuffling of forest plant communities recovered 0% and 60.7% (up to 68.2% in 2008) of the effective temperature increase between 1965–86 and 1987–2008 in lowland and highland areas, respectively. In highland forests, plant communities even completely recovered the effective change in temperature (that is, no significant differences between floristically and climatically reconstructed temperatures) for the years 1991, 1999, 2002, 2004 and 2005 (**figure 3-10**). Thus, lowland areas seem to be one of the least reactive terrestrial ecosystems to climate warming with respect to forest plant communities.

Several possible factors may explain the lower recovery of forest plant communities in response to climate warming in lowland versus highland areas. First, the larger proportion of cosmopolitan and thermophilous species (see part 'Supplementary Methods') in lowland communities (75.2% and 15.3% on average) compared to highland communities (67.2% and 8.8% on average) may result in a greater tolerance of lowland communities to climate warming throughout local persistence (Thuiller *et al.*, 2005). We did not find any significant changes in the composition of lowland plant communities between 1965–86 and 1987–2008 (**figure 3-11**), whereas the proportion of mountainous and alpine species in highland plant communities decreased significantly (-4.6% on average), to the benefit of cosmopolitan species (+5.1% on average). In addition, we suggest that compensatory changes in demographic rates may buffer population dynamics against the negative effects of climate warming, causing a temporary delay in species turnover, especially in lowland plant communities (for example, a higher growth of individuals can compensate for the lower survival and recruitment rates, allowing persistence of threatened populations [Doak & Morris, 2010]). Second, highland forests offer shorter-distance escapes for species facing climate warming compared to lowland forests (Jump *et al.*, 2009 ; Scherrer & Korner, 2011), especially for forest plants that have strongly limited dispersal abilities (Primack & Miao, 1992). Thus, species distributions are expected to migrate $+1.1$ km (median value; 5th to 95th percentile range ($\text{PR}_{5,95}$) = [0.4; 15]) upward in French highland forests, but

+35.6 km (median value; $PR_{5;95} = [2.1; 137.6]$) northward in French lowland forests to track their climatic niches according to the contemporary climate warming event (1987–2008; **figure 3-12**). Third, the migration rate of plant species may be delayed by the level of habitat fragmentation (Primack & Miao, 1992 ; Jump *et al.*, 2009). Forest patches exceeding 5 km² cover a larger proportion of highland areas (67.3%) than lowland areas (29.1%; **figure 3-13a**). Moreover, forest patches are closer in highland areas (median proximity index (PI) = 3813.7; $PR_{5;95} = [15.3; 122034.3]$; see part ‘Supplementary Methods’ for details) than in lowland areas (median PI = 31.6; $PR_{5;95} = [1.3; 14644.2]$; **figure 3-13b**). All of these factors are not mutually exclusive and may, independently or combined, explain our results showing that reshuffling of plant communities in lowland forests strongly lag behind climate warming.

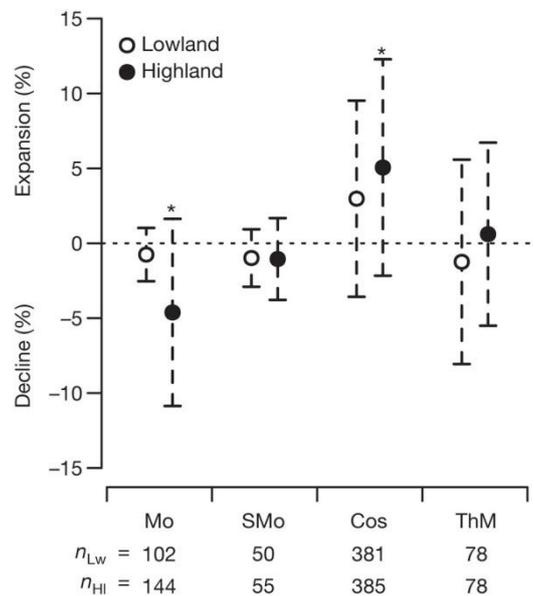


Figure 3-11: Compositional changes in the plant communities of lowland and highland forests according to four different biogeographic groups. Mean shifts in the proportions of plant communities are shown (data points) with standard deviations (error bars) estimated from 1000 floristic samples used to reconstruct temperatures. The significance of changes from the null hypothesis of zero shift is displayed (* $P < 0.05$ for more than 95% of the floristic samples; Wilcoxon paired signed-rank test). The number of species analysed in lowland (n_{Lw}) and highland (n_{Hl}) plant communities are displayed below the figure. Mo, mountainous to alpine species; SMo, sub-mountainous to lowland species; Cos, cosmopolitan species; ThM, thermophilous to Mediterranean species. See **Annexe 1** for more details about the different biogeographic groups.

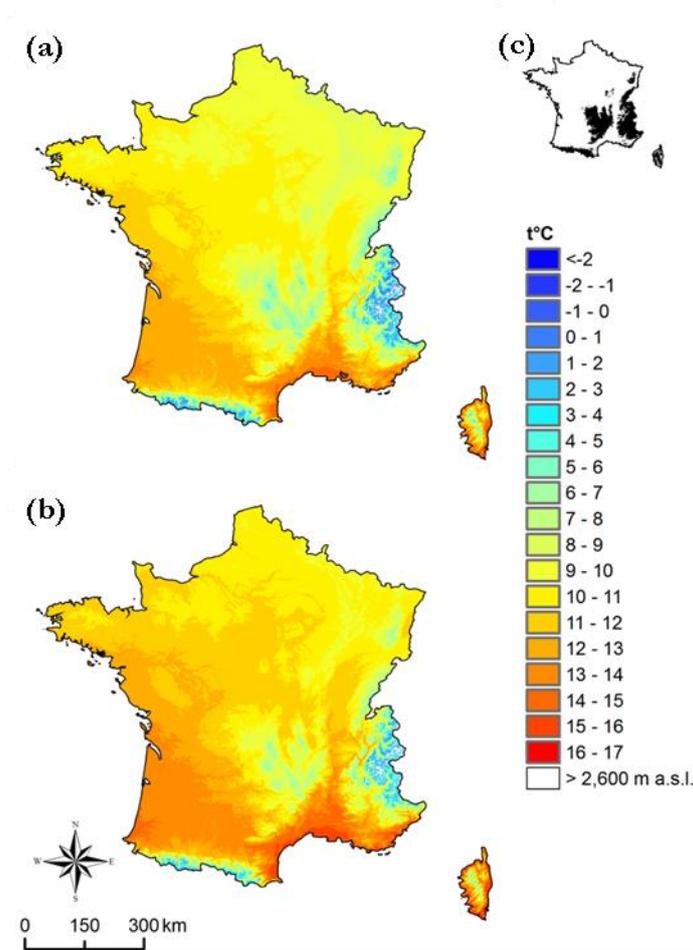


Figure 3-12: Changing temperature between the 1965–86 and 1987–2008 periods across the metropolitan French territory. (a) Map of mean annual temperatures during 1965–86. **(b)** Map of mean annual temperatures during 1987–2008. **(c)** Map of lowland (white) and highland (black) areas. Changes in mean annual temperature conditions between 1965–1986 and 1987–2008 periods ($+1.12^{\circ}\text{C}$ and $+1.07^{\circ}\text{C}$ on average in lowland and highland areas) have led to a 35.6 km shift of isotherms (median value; 5th to 95th percentile range = 2.1 to 137.6 km) in lowland areas versus a 1.1 km shift of isotherms (5th to 95th percentile range = 0.4 to 15 km) in highland areas. Distances between equal isotherms and periods take topography into account, and were computed from the climate models.

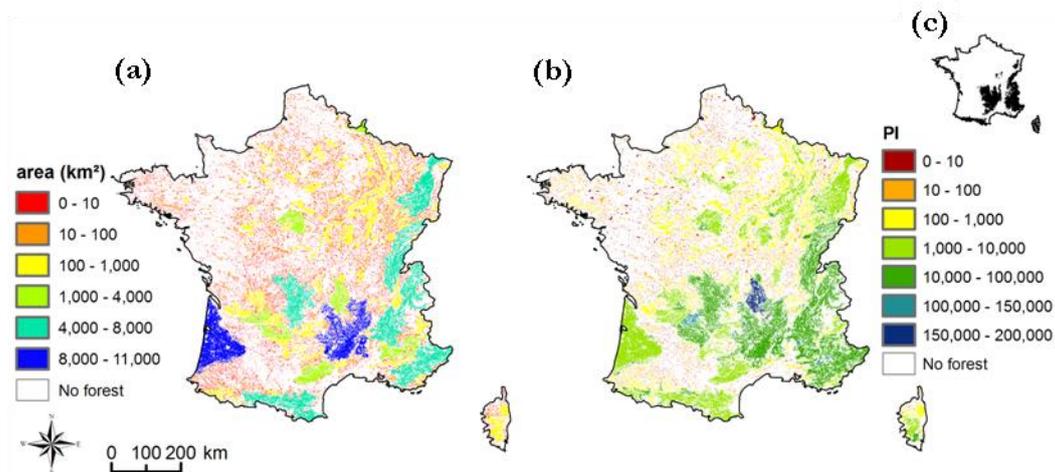


Figure 3-13: Spatial analysis of forest territory across the metropolitan French territory. (a) Area of forest patches (km²). (b) Proximity index (PI) between forest patches within a search radius of 5 km² (high values of PI mean low forest fragmentation and conversely, see Supplementary Methods for details). (c) Map of lowland (white) and highland (black) territories. Area and PI have been computed at a spatial resolution of 125 m. The French forest territory was determined from the national grid of CORINE Land Cover 1990.

In this study, we linked reshuffling observed in plant assemblages in French forests to temperature changes between 1965 and 2008. However, water stress may also drive species range shifts (Vennetier & Ripert, 2009 ; Crimmins *et al.*, 2011). In California, the core of the altitudinal range of 46 out of 64 forest plant species shifted downward in response to regional changes in climatic water balance between 1935 and 2005 (Crimmins *et al.*, 2011). In contrast, no significant changes in the level of annual precipitation was observed throughout the French territory between 1965–86 and 1987–2008 (mean value of precipitation changes [s.d.] = +1.04 mm [48.56] in lowland areas, $P = 0.35$, Student's t test for paired samples; -0.93 mm [60.09] in highland areas, $P = 0.44$, Student's t test for paired samples; **figure 3-1**). Thus, the absence of changes in precipitation patterns over the 44-year study period is unlikely to explain the differences of reshuffling between lowland and highland forest plant communities. Similarly, acclimation or adaptation processes may also explain the differences we observed between floristically and climatically reconstructed temperatures. The large difference in temperature recovery between highland and lowland forest plant communities may indicate distinct interchanges between migration and adaptation, with migration being more prevalent in highland forests and adaptation more prevalent in lowland forests. Nevertheless, such processes are probably insufficient to mitigate completely the effects of the high temperature increase in just 22 years, especially at the scale of a large pool of perennial species in a fragmented landscape (Jump & Penuelas, 2005 ; Huntley, 2007).

3.6. Conclusion

Although a potential lag between the magnitude of climate warming and the extent of changes within biotic communities has already been suggested (Davis, 1986 ; Lenoir *et al.*, 2008 ; Moritz *et al.*, 2008 ; Doak & Morris, 2010 ; Lenoir *et al.*, 2010a), we provide the first (to our knowledge) assessment of such a lag and show that it is more important in lowland areas. This finding has important implications in terms of conservation issues. To date, a strong focus has been placed on mountaintop extinctions for species facing climate warming (Colwell *et al.*, 2008). However, mountaintop extinctions are just one example, although important, of the likely consequences of contemporary species range shifts in highland areas. Highland areas offer short-distance escapes for species facing climate change (Jump *et al.*, 2009 ; Scherrer & Korner, 2011) and provide ideal refuges for plant species to track their climatic requirements (Colwell *et al.*, 2008), which could lead to the formation of novel species assemblages. In lowland areas, the current inertia of forest plant communities suggests delayed extinction and immigration in the face of climate warming (Jackson & Sax, 2010) due to species tolerance and low migration rate. Considering the velocity of predicted future climate change (Loarie *et al.*, 2009), the low dispersal abilities of forest plants (Primack & Miao, 1992) and the low opportunity for short-distance escape to track climate changes in lowland areas (Jump *et al.*, 2009 ; Scherrer & Korner, 2011), the current inertia of forest plant communities will not be indefinite. Consequently, abrupt reshuffling of these plant communities may occur in the future, possibly leading to lowland biotic attrition (Colwell *et al.*, 2008) with important changes expected in ecosystem functioning (Walther, 2010). Therefore, we recommend that research efforts be focused on understanding the implications of climate change in lowland areas.

3.7. Supplementary Methods

3.7.1. Study area

We compared the impact of contemporary climate change on plant communities between lowland and highland areas across the metropolitan French forest territory (forest area = 157800 km²; 28.6% of metropolitan France [N.F.I., 2008]; **figure 3-2**). Mountain areas cover up to 100,000 km² of metropolitan France, encompassing 6 main mountain ranges: the Western Alps, Northern Pyrenees, Massif Central, Western Jura, Vosges, and Corsican range. Hereafter, lowland and highland conditions are differentiated as areas below and above 500 m elevation above sea level (a.s.l.), respectively. Highland forests reach 2600 m at the upper elevation limit, and cover approximately 33% of the total forest area across metropolitan France (**figure 3-2**). Moreover,

contemporary climate change across metropolitan France has been characterized by average temperature increases of far greater magnitude ($\sim +1.05^{\circ}\text{C}$ on average between 1965–86 and 1987–2008 periods; **figures 3-1a and b**) than that across the world ($\sim +0.35^{\circ}\text{C}$ on average between 1965–86 and 1987–2008 periods [Brohan *et al.*, 2006]). In contrast, average annual precipitation did not change between 1965–86 and 1987–2008 periods across metropolitan France (**figures 3-1c and d**). Hereafter, we refer to 1987–2008 as the recent climate warming period (**figures 3-1a and b**).

3.7.2. Floristic data collection

Complete species lists (presence/absence data), including the year and location of floristic surveys, were compiled from 3 French databases (EcoPlant [Gégout *et al.*, 2005], Sophy [Brisse *et al.*, 1995], and NFI [Robert *et al.*, 2010]), providing a total of 173654 forest surveys between 1965 and 2008. EcoPlant (Gégout *et al.*, 2005) is a phytoecological database integrating approximately 145 different survey sources between 1905 and 2007. Sophy (Brisse *et al.*, 1995) is a phytosociological database that includes more than 4600 different survey sources (in forests and open landscapes) from the last century. For these 2 databases, most floristic surveys within forest habitats were performed across a surface area of about 400 m². NFI is the database of the French National Forest Inventory. From 1987 to 2004, the NFI sampling method was based on a systematic grid (1 km²) of surveys in each administrative unit, and repeated every 12 years (Robert *et al.*, 2010). In 2004, the sampling design was changed to cover entire forested areas on a yearly basis. The system is now based on a systematic national grid of 10 km², which is moved 2 km each year, thereby ensuring a 1-km² coverage of each forest section every 10 years (Robert *et al.*, 2010). For the NFI database, all floristic surveys were performed across a surface area of about 700 m². Because these 3 databases were built for different purposes, we focused on the taxonomic and nomenclatural issues between databases by using homogenization procedures.

In the present study, we focused on herbaceous forest species that are characterized by short life spans and high population turnover rates, and are likely to be the most reactive in response to contemporary climate change (Lenoir *et al.*, 2008). We selected floristic surveys that were spatially georeferenced with a degree of precision of less than 1 km, to comply with grid temperature resolutions (see section ‘Meteorological data collection’). Because of the modelling approach used to reconstruct temperature trends from the floristic assemblage (hereafter, floristically reconstructed temperature; see section ‘Modelling method to infer temperature from the floristic assemblage’), we divided our selection of floristic surveys into 2 data sets: the training (2987 surveys; **figure 3-3a**) and prediction data sets (76634 surveys, **figures 3-3b, c and 3-4**).

The training data set was used to calibrate the model for inferring floristically reconstructed temperatures. Floristic surveys included in the training data set had to be sampled during 1975–85 (i.e. before the warm period of 1987–2008, and during the most stable climatic period to avoid bias during model calibration; **figure 3-1a**), and had to be at least 500 m distant from each other (i.e. to minimize spatial autocorrelation issues during model calibration). To ensure a good model fit, and to avoid misidentification issues of rare species, we focused on the most common species (i.e. frequency ≥ 5 occurrences) and floristic surveys that were composed of at least 5 of these species. To further avoid misidentification issues, we mostly focused on the species level, thus excluding sub-species levels (except for 25 common and non-problematic sub-species; **Annexe 1**). A total of 760 herb species from 61 phylogenetic families were selected for model calibration (**Annexe 1**). The prediction data set was used to reconstruct temperature trends during 1965–2008. To avoid overprediction from our model, the prediction data set followed the same sampling criterion as the training data set. Lowland and highland floristic surveys were well balanced, both in the training and the prediction data sets (**figures 3-3 and 3-4**). A validation data set was also extracted from the prediction data set during 1975–85 (5136 floristic surveys). This independent subsample was used to assess the performance of the model for inferring temperature from the floristic assemblage.

3.7.3. Meteorological data collection

To compare floristically reconstructed temperatures with climatic conditions at the date and location of the floristic survey, we used a large scale (the metropolitan French territory) and high-resolution (both spatially: 1-km² grid; and temporally: yearly basis) climatic data set. To acquire such a spatio-temporal climatic data set, we carried out a bootstrapping linear modelling approach (5000 bootstraps) that was able to reconstruct monthly mean temperatures at a 1-km² resolution across metropolitan France for each year between 1965 and 2008. To calibrate our models, we fitted the monthly mean temperatures observations obtained from 237 non-interrupted meteorological stations across metropolitan France against topography (Ninyerola *et al.*, 2000 ; Claps *et al.*, 2008), solar radiation (Ninyerola *et al.*, 2000 ; Huang *et al.*, 2009), distance to the sea (Ninyerola *et al.*, 2000 ; Claps *et al.*, 2008), and land-cover (Buyantuyev & Wu, 2010). For a given month within a given year, we fitted a new model using the following equation:

$$Temp_{(month, year)} = f_1(Zrad_{(month)}) + f_2(NW) + f_3(DISTmed) + f_4(DISTatl) + f_5(DISTchan) + f_6(SOL)$$

where f is a linear function; $Temp_{(month, year)}$ is the monthly mean temperature (°C) of the year being considered; $Zrad_{(month)}$ is an index of elevation weighted by monthly solar radiation, which was calculated from a digital elevation model (DEM) and a solar radiation model (Piedallu & Gegout,

2007; $(DEM+1)/\log_{10}(\text{radiation})$); NW is computed as the mean elevation within the first 100 km of a transect oriented in a North West direction, and represents the Foehn effect generated by topography; $DIST_{med}$, $DIST_{atl}$, and $DIST_{chan}$ are the shortest distances (m) between the meteorological stations and the Mediterranean sea, Atlantic ocean, and English Channel, respectively; and SOL is the main land-cover within a 5-km radius extracted from CORINE Land Cover 2006 (i.e. urban, culture, meadow, forest, and wetland areas).

We computed 1-km² grids of mean annual temperature centred to the growing vegetation (i.e. the mean temperature from October of year $t-1$ to September of year t) for each year between 1965 and 2008. Temperatures that were predicted with these climate models (hereafter, climatically reconstructed temperatures) provided a very good estimation of the observed temperature conditions across metropolitan France ($R^2 = 0.93$ between predicted and independent temperature observations [$n = 13620$]; **figure 3-6**) (Ninyerola *et al.*, 2000 ; Claps *et al.*, 2008). Besides, climatically reconstructed temperature trends during the 1965–2008 period were very close to the observed temperature trends in both lowland and highland areas (**figure 3-7**).

3.7.4. Modelling method to infer temperature from the floristic assemblage

Our modelling approach is based on a transfer function relating species composition within floristic assemblages to temperatures. This approach is similar to transfer functions commonly used in paleoecological studies and relating pollen (for instance) assemblages to temperatures in order to reconstruct past climatic conditions (Birks, 1998 ; Heikkilä & Seppä, 2003 ; Herzschuh *et al.*, 2010). Our transfer function combined Weighted Averaging Partial Least Squares (WA-PLS; ter Braak & van Dam, 1989) and Breiman's Random Forest (BRF; Breiman, 2001) regressions to predict temperatures from the species assemblage of each floristic survey at a given location and year (hereafter, floristically reconstructed temperatures). Using BRF regression techniques in combination with WA-PLS allows the non-linearity in species temperature relationships and species dependences to be accounted for. Using the training data set (2987 surveys encompassing 760 species), we first calibrated a WA-PLS model that linked the floristic assemblage ($flo.Ass$) of each of the 2987 floristic surveys plots with the corresponding temperatures (T) predicted for each year, and on the plot location of the floristic inventory by the climate model: $T = f_{(flo.Ass)}(model)$. WA-PLS is a powerful training procedure that has already been successfully used in pollen analyses to reconstruct past climatic conditions (Heikkilä & Seppä, 2003 ; Herzschuh *et al.*, 2010). It is an improvement of the Weighted Averaging method that used the residual correlations in the species data sets, and is based on a multi-component analysis termed Partial Least Squares

regression (ter Braak & Juggins, 1993). We used the WA-PLS method as a linearity filter of the plant species-temperature relationship. A three-component WA-PLS model was selected on the basis of its low standard deviation of prediction error (s.d. = 1.02 and 1.09 for the training and validation data sets, respectively), low bias (mean of prediction error [floristic – climate temperatures] = 0.02°C and -0.06°C for the training and validation data sets, respectively), high coefficient of determination between observed and predicted values ($R^2 = 0.82$ and 0.79 for the training and validation data sets, respectively), and the smallest number of ‘useful’ components (**figures 3-8a and b**; Birks, 1998). We subsequently used the residuals $resM_l$ of this WA-PLS model to calibrate a new floristic model based on $flor.As$: $resM_l = g_{(flor.As)}$ (*model 2*). We fitted this correlation with BRF regression techniques that incorporate interactions between plant species and the non-linear relationship between species and temperature. BRF is a non-parametric model that does not require the specification of a functional form, and provides good predictive accuracy without overfitting the data (Breiman, 2001). The BRF algorithm fits an average model from a collection of regression trees (5000 in the present study). Each tree integrates a defined number of explanatory variables, which are randomly selected (fixed to 40 species, here). The BRF model explained 90% and 23% of the residual variation in the training and validation data sets, respectively. Finally, we combined the predictions of the WA-PLS and BRF models to infer the annual mean temperature provided from the floristic assemblage (T_f): $T_f = model\ 1 - model\ 2$. This original modelling approach significantly improved the relationship between mean annual temperatures and floristic assemblages (R^2 reached 0.95 and 0.83 in the training and validation data sets, respectively) and reduced the error of predictions (in the training data set: median value = -0.31°C, 5th to 95th percentile range [PR_{5,95}] = [-1.06; 0.1], Wilcoxon paired signed-rank test: $P < 0.0001$; in the validation data set: median value = -0.1°C, PR_{5,95} = [-0.66; 0.32], Wilcoxon paired signed-rank test: $P < 0.0001$) compared to the initial WA-PLS model (**figure 3-8**).

3.7.5. Reconstruction of temperature trends

For each floristic survey that was included in the prediction data set ($n = 76634$ surveys), the annual temperatures were inferred from the species assemblages and extracted from the climate model. To control the artificial temperature variation linked to inter-annual variation in floristic surveys locations (**figures 3-3 and 3-4**) we took the following steps in the lowland and highland floristic surveys datasets separately: (i) divided all floristic surveys into 44 yearly intervals between 1965 and 2008; (ii) extracted climatically reconstructed mean year temperatures across all the French forest of the territory considered (lowland or highland; 1 value per 10 km²), thus providing the temperature distribution experienced by the lowland and highland French forests

for the studied year; and (iii) bootstrapped annually two sets of floristic surveys such that in one the temperature distribution of the lowland sample was no significantly different to the temperature distribution of the lowland French forests as a whole, and such that in the other the temperature distribution of the highland sample mirrored the temperature distributions of the highland French forests as a whole (using a two-sample Kolmogorov-Smirnov test). The bootstrapping approach was repeated 1000 times per year, enabling us to build 1000 temporal series covering the 1965–2008 period. This procedure ensured no systematic geographical bias over time (**figure 3-9**). For each of the 1000 temporal series, we computed both floristically and climatically reconstructed mean annual temperature trends. The sampling method did not converge for the years 1965 (only for highland forests), 1972, and 1974.

3.7.6. Data analysis

Based on the 1000 temporal series (1965–2008), we periodically (1965–86 and 1987–2008) or annually analysed differences between floristically and climatically reconstructed temperatures to assess whether plant assemblages in forest habitats have recovered from contemporary climate change. We conducted separate analyses for both lowland and highland areas, before carrying out a highland-lowland comparison. We first ran our comparative analyses periodically by computing the mean difference between floristically and climatically reconstructed temperatures during the 1965–86 and 1987–2008 periods. We then tested for annual differences between floristically and climatically reconstructed temperatures. For both analyses (i.e. periodically or annually), temperature differences were tested using the Student's *t* test in each coupled temperature trend. We compiled the results of the tests, and concluded that there was a significant difference when at least 95% of the 1000 coupled temperature trends displayed a significant temperature difference ($P < 0.05$). We also computed the recovery rate (Rf) of the change in floristically reconstructed temperatures in comparison to the change in climatically reconstructed temperatures as:

$$Rf = 1 - (|dif_T - dif_F| / dif_T)$$

where dif_F and dif_T are the mean differences of the floristically and climatically reconstructed temperatures, respectively, between periods or, in the case of the annual analysis, between one specific year from the warmest period (1987–2008) and the mean of the previous period (1965–86).

We performed additional analyses to interpret floristically and climatically reconstructed temperature trends, and the pattern of differences between lowland and highland areas. First, we

tested the hypothesis that the different patterns found in our study are driven by some specific groups of species that share similar ecological characteristics. We compiled information about species geographic ranges according to the temperature gradient from the CATMINAT database (Julve, 1998). We distinguished the ‘Mo’ group representing mountainous to alpine species ($n = 144$), the ‘SMo’ group representing sub-mountainous to lowland species ($n = 52$), the ‘Cos’ group representing cosmopolitan plants occurring in both highland and lowland conditions ($n = 385$), and the ‘ThM’ group representing thermophilous to Mediterranean species ($n = 78$) (**Annexe 1**). For each sample of floristic surveys that was used to infer floristically reconstructed temperature trends, the annual proportion of each of these 4 groups in plant communities was computed, and the compositional difference between periods was tested using a Wilcoxon paired signed-rank test. The test was considered significant when at least 95% of the 1,000 sampled plant communities displayed significant changes ($P < 0.05$).

We then performed a distance analysis of isotherms across metropolitan France between the 1965–86 and 1987–2008 periods to assess how far species must shift from one location to the other in order to catch up a similar isotherm, in the context of contemporary climate change. For each period, we averaged the yearly grids of mean annual temperature resulting from our climate models (**figure 3-12**). We created isotherms of 1°C accuracy, and computed the nearest distance with respect to topography (using a 1-km² European DEM from version 4 of the Shuttle Radar Topography Mission data, NASA/NGA) between equal isotherms and periods. Finally, we performed a spatial analysis of the degree of habitat fragmentation in both lowland and highland forested areas. A 125-m forest grid was extracted from the CORINE Land Cover coverage 1990. We computed the areas and proximity indexes (Gustafson & Parker, 1992 ; Gustafson & Parker, 1994) of each forested patch. The proximity index (PI) of a patch i is defined by the following equation:

$$P.I._i = \sum_{j=1}^n \frac{a_{ij}}{h_{ij}}$$

where a_{ij} is the area (m²) of patch ij within a 5000-m search radius of patch i , and h_{ij} is the distance (m) between patch ij and patch i , based on patch edge-to-edge distance, which was computed from cell centre to cell centre (McGarigal *et al.*, 2002). The PI is dimensionless, and has a value of 0 when a patch has no neighbours of the same patch type (in this case ‘forest’) within the specified search radius. The PI increases as the neighbourhood (which is defined by the specified search radius) is increasingly occupied by forest patches, and as these patches become closer and more contiguous (or less fragmented) in distribution. The spatial distribution of the area and PI of forest patches was compared between lowland and highland areas (**figure 3-13**).

All models and statistical analysis were performed in the R environment (R Development Core Team, 2010). We used the ‘pls’ (Mevik & Wehrens, 2007) and ‘randomForest’ (Liaw & Wiener, 2002) packages and personal codes to calibrate and predict floristically and climatically reconstructed temperatures. We used ArcGIS (version 9.3; ESRI Inc., Redlands, CA, USA) to map and extract the mean annual temperatures predicted from meteorological models, and to perform a distance analysis of isotherms. We used FRAGSTAT (McGarigal *et al.*, 2002) to compute the spatial analysis of the forested areas.

3.8. Acknowledgements

We thank J.-D. Bontemps and P. Mérian for comments; V. Perez, F. Lebourgeois and E. K. Cavalheri for help in the compilation of the meteorological database; V. Perez for technical support in GIS; I. Seynave for management of the EcoPlant database; H. Brisse, J. Drapier and F. Morneau for contributions to the Sophy and NFI databases; and all who have participated in the conception of the EcoPlant, Sophy and NFI databases. The phytoecological database (EcoPlant) was funded by the French Institute of Agricultural, Forest and Environmental Engineering (ENGREF, AgroParisTech), the National Forest Department (ONF), and the French Agency for Environment and Energy Management (ADEME). J.L. acknowledges a grant from the Danish Council for Independent Research – Natural Sciences (272-07-0242 to J.-C. Svenning). This study was funded through a PhD grant to R.B. by ADEME and the Regional Council of Lorraine.

3.9. Author contributions

R.B. led the work, conceived the issue, formalized the ideas, designed the study, methodology and modelling approach, performed all the statistical analysis and wrote the paper; P.d.R. provided the Sophy database; C.V. provided the NFI database; J.-C.G. provided the EcoPlant database, helped to design the methodology and supervised the work; R.B. and G.R.-D. contributed equally to format the floristic database; J.-C.P. advised the use of the Breiman’s random forest regression; R.B. and C.P. contributed equally to compute the climate model of historic temperature prediction; J.L. contributed actively to improve the clarity of the paper. All authors discussed and commented on the results.



4. FACTEURS MODULANT LA REPONSE DE LA VEGETATION FORESTIERE AU RECHAUFFEMENT CLIMATIQUE

4.1. Effet confondant d'autres changements environnementaux : cas du changement des conditions lumineuses en forêts de plaine

4.1.1. Contexte du travail

A la suite de l'étude publiée dans *Nature* (Bertrand *et al.*, 2011b), des confrères ont déposé un commentaire sur les résultats et conclusions de ces travaux¹⁹. Les auteurs ont principalement mis en avant (i) que les communautés végétales forestières ont été remaniées en plaine au cours des 50 dernières années (e.g. Verheyen *et al.*, 2012) et (ii) que l'important décalage entre la flore et le changement climatique en plaine rapporté dans Bertrand *et al.* (2011b) est dû à l'évolution d'autres facteurs environnementaux contribuant aux changements globaux. Ils appuient leur réflexion (i) sur une diminution de la moyenne des températures bio-indiquées (basées sur les valeurs indicatrices d'Ellenberg ; Ellenberg *et al.*, 1992) au cours du temps (excepté en France), et (ii) une corrélation très faible mais significative entre cette diminution et celle de la lumière disponible pour la flore herbacée dans les peuplements (estimées par les valeurs indicatrices d'Ellenberg ; Ellenberg *et al.*, 1992). Une corrélation qui selon les auteurs démontre que les changements de conditions lumineuses dans les forêts, plus que le changement climatique, expliquent le fort déséquilibre entre la composition floristique des forêts de plaine et le climat (ou du moins partiellement).

Conscient que le réchauffement climatique n'est qu'un des changements globaux affectant actuellement les écosystèmes, il est évident que la flore ne suit pas seulement sa niche thermique comme le font remarquer très justement nos confrères. Une réponse à ce commentaire a été formulée au cours de ma thèse (fourni à la suite). Il était principalement question de rappeler que l'étude décrite dans Bertrand *et al.* (2011b) n'avait pas pour objectif d'évaluer le remaniement des communautés en général, et qu'à aucun moment il a été reporté une absence de remaniement en plaine mais plutôt que les remaniements de la flore ne sont pas en accord avec le réchauffement climatique actuel. Aussi, des analyses complémentaires ont été apportées afin de quantifier les effets du changement des conditions lumineuses dans les peuplements et du réchauffement climatique sur l'évolution des températures prédites par la flore. Une telle approche permet de déterminer dans quelle mesure les changements de lumières interfèrent avec le réchauffement climatique dans les résultats reportés dans Bertrand *et al.* (2011b).

¹⁹ En accord avec les règles de propriété intellectuelle du commentaire non publié de nos confrères en vigueur dans la revue *Nature*, l'anonymat des scientifiques est conservé, et le commentaire n'est pas divulgué dans la thèse. Seule l'idée et le résultat principal du commentaire sont présentés.

Le commentaire et sa réponse ont été soumis à *Nature*, ainsi qu'évalués par 3 arbitres. Bien que les travaux ont été considérés d'excellente qualité, l'éditeur n'a pas souhaité les publier sous cette forme considérant que (i) les résultats initiaux présentés dans Bertrand *et al.* (2011b) ne concluaient pas sur l'absence totale de remaniement des communautés forestières en plaine mais bien sur le fait que les remaniements en plaine n'étaient pas en accord avec le réchauffement climatique actuel, et (ii) que la réponse apportée réfutait l'idée que l'évolution des conditions lumineuses pouvait expliquer une part importante du décalage entre les conditions thermiques et la composition des communautés végétales en forêt de plaine observées dans Bertrand *et al.* (2011b).

4.1.2. Réponse au commentaire

Romain Bertrand^{20,21}, Jonathan Lenoir^{22,23}, Gabriela Riofrío-Dillon^{20,21}, Patrice de Ruffray²⁴,
Claude Vidal²⁵ & Jean-Claude Gégout²⁰.

Reply to a Brief Communication Arising from Bertrand et al., 2011b

(Submitted, reviewed, but not published by *Nature*)

In their comment on our recent findings (Bertrand *et al.*, 2011b), the authors argue that the temperature lag we observed between climate warming and plant community composition in lowland forests is due to other concurrent environmental drivers. However, based on a correlation between changes in light and temperature that were reconstructed from plant communities, the authors state that land-use legacies, through forest canopy closure, are likely to mask the real response of forest plant communities facing climate change. Here, we show that the offsetting effect of forest canopy closure on temperature changes reconstructed from plant assemblages is weak compared to the effect of climate warming, and does not challenge our initial conclusion (Bertrand *et al.*, 2011b).

Based on our dataset of lowland forests (Bertrand *et al.*, 2011b), we used a linear model to assess both the effect of climate warming (ΔCrT) and the effect of change in mean Ellenberg indicator values for light (Ellenberg *et al.*, 1992) computed across plant communities (ΔFrL ; a proxy of change in light availability) on temperature changes reconstructed from plant

²⁰ UMR1092 LERFoB, AgroParisTech-INRA

²¹ ADEME

²² Ecoinformatics & Biodiversity Group, Aarhus University (DK)

²³ Dynamiques des Systèmes Anthropisés (JE2532), Université de Picardie Jules Verne.

²⁴ IBMP, CNRS-Université de Strasbourg

²⁵ IFN

assemblages (ΔFrT) between 1965–1986 and 1987–2008. All variables were normalised for comparative purposes. Although we found that both ΔCrT (slope = 0.591 ± 0.026 [s.e.m.], $P < 2.10^{-16}$, $n = 1000$ bootstrap iterations) and ΔFrL (slope = 0.169 ± 0.026 [s.e.m.], $P = 3.8.10^{-11}$, $n = 1000$ bootstrap iterations) explained ΔFrT in lowland forests, the effect of ΔCrT on the slope coefficient was 3.5 times larger than the effect of ΔFrL . We also found that ΔCrT explained a far larger component of ΔFrT (partial $R^2 = 0.354$) than ΔFrL (partial $R^2 = 0.029$). Of additional note, this positive link between ΔFrT and ΔCrT is not inconsistent with the fact that there is a large temperature lag between FrT and CrT (i.e. mean temperature lag = 1.29°C ; Bertrand *et al.*, 2011b). Therefore, the contribution of forest canopy closure marginally counteracted the response of plant communities facing climate change (-0.086°C , i.e. 6.3% of the temperature lag reported for lowland forests), and does not challenge our conclusions that (i) local persistence, (ii) distance between isotherms, and (iii) habitat fragmentation are far more important drivers towards explaining the disequilibrium between flora and climate in lowland forests.

To conclude, we agree with this obvious idea that plants track more than climate warming. However, our study was not aimed towards assessing the reshuffling of plant communities over time, nor did we report that there are no changes in plant community composition over time, in lowland forests. Instead, our study was focused on assessing the lag between these biotic changes and climate warming; consequently, we reported that the observed biotic changes in lowland forests are not consistent with the magnitude of climate warming (Bertrand *et al.*, 2011b). Moreover, we showed that the possible impact of land-use legacies, through forest canopy closure, on the response of plant communities facing climate warming is weak and cannot be considered as a global change driver that explains the disequilibrium between flora and climate in lowland forests (Bertrand *et al.*, 2011b).

4.1.3. Author contributions

R.B. led the reply, designed the study, methodology, and modelling approach, performed all the statistical analysis, interpreted the results and wrote the paper; J.L. and G.R.-D. contributed to improve the clarity of the reply; P.d.R. provided the Sophy database; C.V. provided the NFI database; J.-C.G. provided the EcoPlant database. R.B., J.L., G.R.-D. and J.-C.G. discussed and commented on the results.

4.2. Multidimensionnalité de la niche : importance de la dimension édaphique

*Article [2] - Disregarding the edaphic dimension in species distribution models leads to the omission of crucial spatial information under climate change: the case of *Quercus pubescens* in France*

Romain Bertrand^{26,27}, Vincent Perez²⁶ & Jean-Claude Gégout²⁶

Global Change Biology **18** (2012), pp. 2648-2660 (DOI: 10.1111/j.1365-2486.2012.02679.x)

4.2.1. Abstract

Species distribution modelling is an easy, persuasive and useful tool for anticipating species distribution shifts under global change. Numerous studies have used only climate variables to predict future potential species range shifts and have omitted environmental factors important for determining species distribution. Here, we assessed the importance of the edaphic dimension in the niche-space definition of *Quercus pubescens* and in future spatial projections under global change over the metropolitan French forest territory. We fitted two species distribution models (SDM) based on presence/absence data (111013 plots), one calibrated from climate variables only (mean temperature of January and climatic water balance of July) and the other one from both climate and edaphic (soil pH inferred from plants) variables. Future predictions were conducted under two climate scenarios (PCM B2 and HadCM3 A2) and based on 100 simulations using a cellular automaton that accounted for seed dispersal distance, landscape barriers preventing migration and unsuitable land cover. Adding the edaphic dimension to the climate-only SDM substantially improved the niche-space definition of *Q. pubescens*, highlighting an increase in species tolerance in confronting climate constraints as the soil pH increased. Future predictions over the 21st century showed that disregarding the edaphic dimension in SDM led to an overestimation of the potential distribution area, an underestimation of the spatial fragmentation of this area, and prevented the identification of local refugia, leading to an underestimation of the northward shift capacity of *Q. pubescens* and its persistence in its current distribution area. Spatial discrepancies between climate-only and climate-plus-edaphic models are strengthened when seed dispersal and forest fragmentation are accounted for in predicting a future species distribution area. These discrepancies highlight some imprecision in spatial

²⁶ UMR1092 LERFoB, AgroParisTech-INRA

²⁷ ADEME

predictions of potential distribution area of species under climate change scenarios and possibly wrong conclusions for conservation and management perspectives when climate-only models are used.

Keywords: bio-indication, cellular automaton, downy oak, generalized additive model (GAM), migration, *simRShift*, soil pH, spatial fragmentation, species refugia.

4.2.2. Introduction

The impact of climate warming on species distribution is now well established worldwide, depicting primarily poleward and upward range shifts (e.g. Parmesan, 2006 ; Lenoir *et al.*, 2008 ; Bertrand *et al.*, 2011b). In this context, conservation and management concerns about natural ecosystems have arisen (e.g. Lindenmayer *et al.*, 2008 ; Richardson & Whittaker, 2010), and the modeling approach based on species distribution models (SDMs) has been widely used since the 1990s to predict the future potential species distribution area from climate scenarios (e.g. Guisan & Thuiller, 2005 ; Araujo *et al.*, 2011 ; Engler *et al.*, 2011 ; Thuiller *et al.*, 2011). However, as Austin and Van Niel (2011a,b) have recently underscored, the use of SDMs needs to be revisited with respect to the ecological framework, particularly in relation to climate change scenarios. In particular, they recommended ensuring that predictors selected in SDM describe an ecophysiological process in the species' development and include both climatic and non-climatic variables at a spatial resolution compatible with the ecological process.

The spatial distributions of species are often studied with regard to climatic variables alone (climate-only or bioclimatic model; e.g. Huntley *et al.*, 1995 ; Sykes *et al.*, 1996 ; Araujo *et al.*, 2011 ; Engler *et al.*, 2011 ; Thuiller *et al.*, 2011). This practice assumes that climate conditions alone are sufficient for predicting the primary changes in species distribution under climate scenarios at a large extent (national or continental extent) and often at coarse spatial resolution (10 × 10 - 50 × 50 km; Pearson & Dawson, 2003). The validity of climate-only models has been questioned on the grounds that many factors other than climate can significantly influence species distributions and distribution changes (e.g. Coudun *et al.*, 2006 ; Marage *et al.*, 2008 ; Meier *et al.*, 2010 ; Keenan *et al.*, 2011) and must be applied only with a thorough understanding of their limitations (e.g. Hampe, 2004 ; Heikkinen *et al.*, 2006). Austin and Van Niel (2011a,b) denounced this current practice by demonstrating that omitting non-climatic variables (light and topography in their example; edaphic dimension based on expert opinions was insignificant) in SDM to predict the future potential distribution of *Eucalyptus fastigata* across the 21st century underestimates the area of its optimal habitat and prevents the definition of crucial refugia for its persistence and colonization. Edaphic variables, which depict nutrient availability and soil toxicity

for plants and depend on the local heterogeneity of the soil, are expected to increase the accuracy of future predictions and to confound outputs derived from climate-only models (Lafleur *et al.*, 2010 ; Austin & Van Niel, 2011b). Edaphic factors have been shown to determine a significant part of plant growth (e.g. Bontemps *et al.*, 2011) and distribution (e.g. Coudun *et al.*, 2006 ; Bertrand *et al.*, 2011a). However, the nutritional dimension is scarcely included in SDMs because of the lack of available and accurate grids over large extents (Dengler *et al.*, 201).

In this study, we investigated the contribution of edaphic factors in bioclimatic SDMs to predict robust and accurate potential species distributions under climate change scenarios on a broad extent (~546000 km²). We compared the niche spaces of *Quercus pubescens* derived from climate-only and climate-plus-edaphic models, as well as spatial predictions computed from them across metropolitan France and over the 21st century using two climate change models and scenarios (PCM B2 and HadCM3 A2). Our future predictions performed here are based on dynamic and stochastic simulations combining SDM and a cellular automaton accounting for seed dispersal distance, forest fragmentation and life history traits for *Q. pubescens* (Franklin, 2010). Following the results of Austin and Van Niel (2011b) and Lafleur *et al.* (2010), we hypothesized that edaphic variables are essential predictors for predicting the potential distribution changes under climate change at a large scale. We addressed two specific questions through the example of *Quercus pubescens*:

- (1) How different are the niche spaces derived from climate-only and climate-plus-edaphic models?
- (2) What are the spatial consequences of accounting for the edaphic dimension to the future distributions predicted under climate change scenarios?

4.2.3. Material and Methods

4.2.3.1. Ecology of *Quercus pubescens*

Q. pubescens is a long-lived submediterranean tree species that occurs mainly in the South of Europe and that is distributed in France over the Southern half of the country (Rameau *et al.*, 2008; **figure 4-1**). It is a heliophilic, thermophilic species requiring a low-to-medium soil water capacity. *Q. pubescens* primarily occurs on calcareous soils, but tolerates acidophilous conditions. The resistance of this species to cold events on calcareous soils explains its presence in the Northern half of France and its occurrence at elevations up to 1400 m (Rameau *et al.*, 2008).

Specific information about the life cycle of this species is scarce. The age of first reproduction for various *Quercus* species ranges from 3 growing seasons old for the short-lived

Quercus species to 30-45 years for the long-lived *Q. petraea* (reaching up to 1000 years old; Ducouso *et al.*, 1993). Acorn production varies highly between years (Ducouso *et al.*, 1993). In Europe, acorns of *Quercus* species are mainly dispersed by rodents and the European jay (*Garrulus glandarius*; den Ouden *et al.*, 2005). Jays cache acorns over a greater distance than rodents, leading to 2 peaks in distance distribution: one close to the parent trees and another several hundred metres away from them (Schuster, 1950 ; den Ouden *et al.*, 2005). Dispersal distance can reach 7 km (Schuster, 1950). Even if these long-distance dispersal events are rare, they are crucial to explaining the spread of *Quercus* species since the last glacial period (Le Corre *et al.*, 1997).

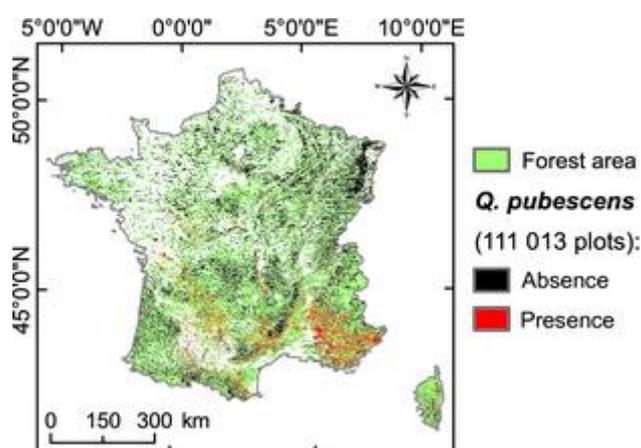


Figure 4-1: Location of the 111013 forest plots used to fit species distribution models and to define the initial distribution of *Quercus pubescens* in future simulations. Presence (19624 plots) and absence (91389 plots) are displayed on the forest-cover map (from CORINE Land Cover 2006).

4.2.3.2. Species dataset

Presence/absence data for *Q. pubescens*, including the year and location of the plots, were compiled from 3 French databases (EcoPlant, Sophy, and NFI). EcoPlant (Gégout *et al.*, 2005) is a phytocological database integrating approximately 145 different study sources between 1905 and 2007; 5367 forest plots were used from this database. Sophy (Brisse *et al.*, 1995) is a phytosociological database that includes more than 4600 different study sources (in forests and open landscapes) from the last century; 31307 forest plots were used from this database. For the EcoPlant and Sophy databases, the floristic plots within forest habitats were performed across a surface area of about 400 m². NFI is the database of the French National Forest Inventory (Robert *et al.*, 2010). From 1987 to 2004, the NFI sampling method was based on a systematic grid (1 km²) of plots in each administrative unit and was repeated every 12 years (Robert *et al.*, 2010). In 2004, the sampling design was changed to cover the entire French forest areas on a yearly basis. The system is now based on a systematic national grid of 10 km², which is moved 2

km each year, thereby ensuring a 1-km² coverage of forest habitats every 10 years (Robert *et al.*, 2010). For the NFI database, all floristic plots were performed across a surface area of about 700 m²; 130819 forest plots were used from the NFI database.

To minimize both the over sampling of some geographical regions and environmental conditions and the effect of spatial autocorrelation that can bias SDMs, we conserved only the sites separated by more than 1 km. Thus, we fitted both the climate-only and climate-plus-edaphic SDMs of *Q. pubescens* from 111013 forest plots encompassing 19624 species occurrences between 1961 and 2008 (**figure 4-1**).

4.2.3.3. Environmental variables included in the SDMs

The environmental variables were selected to cover the primary factors for plant species distribution (energy, water, light and nutritional resources; Austin & Van Niel, 2011b). Environmental variables described below focus on the factors the most relevant to explain the distribution of *Q. pubescens* (see section ‘Supplementary Methods’ for more details about the pool of environmental variables tested). We used the mean temperature of January (T_{m_1}) as a proxy of energy limits. The available water was represented by the climatic water balance of July (CWB_7 ; precipitations-potential evapotranspiration, based on the work of Turc [1961]). Mean temperature and precipitations grids for 1961–1990 were provided by the meteorological model AURELHY spatialized at a 1-km² resolution (Bénichou & Le Breton, 1987). Light and topography variables were not directly included in the SDMs because both variables are already accounted for by climatic water balance (partially determined by solar radiation), precipitations and temperature variables (based on elevation and embankment topography; see section ‘Supplementary Methods’ for more details). The collinearity between T_{m_1} and CWB_7 was low over the calibration dataset ($R^2 = 0.42$).

The edaphic dimension included in the climate-plus-edaphic SDM was characterized by soil pH, which represents a complex gradient that has a direct physiological effect on plant growth. In particular, soil pH describes a decreasing gradient of Al toxicity for plants (Cronan & Grigal, 1995). Soil pH was also used to account for soil nutritional status as it controls the uptake of minerals by plants and is correlated with many edaphic factors (Schoenholtz *et al.*, 2000). Soil pH was provided by the 1-km² French soil pH grid (<http://www.ifn.fr/spip/spip.php?rubrique182&rub=cat>). The soil pH grid was achieved by (i) inferring optimum pH requirements for 511 plant species (Gégout *et al.*, 2003) derived from 3835 Eco-Plant plots coupling species occurrences and the pH values of the upper organo-mineral A

horizon of soils (pH H₂O laboratory measured) and (ii) the interpolation of bio-indicated pH values computed as the mean of the optimum pH requirements of at least five plants occurring on each plot of 104375 NFI plots (inventoried between 1989 and 2004; Gégout *et al.*, 2003). This grid provides a good estimation of pH values throughout the French forest territory (R^2 between measured and bio-indicated pH values = 0.58; SD of predictions = 0.81; n = 261 independent plots regularly distributed over France) and does not affect SDM outputs compared with measured pH values (see section ‘Supplementary Methods’). The collinearity between soil pH and climatic variables were very low over the data set used to fit the SDMs (R^2 with Tm1 = 0.005; R^2 with CWB7 = 0.199). In the absence of future projections of soil pH under global change, pH was considered constant to predict the future potential distribution area of *Q. pubescens*.

4.2.3.4. Future climatic projections

Future projections of the mean temperature of January and the climatic water balance of July were used to derive the potential distribution of *Q. pubescens* over the 21st century from the climate-only and climate-plus-edaphic models. Two extreme climate projections were used to browse the range of climate conditions expected over the 21st century. First, we used the B2 scenario of the PCM model (Washington *et al.*, 2000), in which atmospheric CO₂ rises from 380 ppm in 2000 to 800 ppm in 2100. The mean temperature of January and the climatic water balance of July, which were equal to 3.1°C and -72.5 mm for 1961–1990, are predicted to reach 5.4°C and -88.5 mm, respectively, for 2091–2100 throughout the French territory. Second, we used the A2 scenario of the HadCM3 model (Johns *et al.*, 2003), in which atmospheric CO₂ reaches 1250 ppm in 2100. The mean temperature of January and the climatic water balance of July are predicted to reach 7.7°C and -124.1 mm, respectively, for 2091–2100 throughout the French territory. Monthly mean temperature, precipitation and nebulosity grids were provided by the Tyndall Centre for Climate Change Research at a spatial resolution of 10' × 10' (i.e. ~15-km² at the French scale) and at a decadal time scale between 2001 and 2100 (Mitchell *et al.*, 2004). We downscaled the climatic projections to a 1-km² resolution by adding the anomaly between future predictions and mean climate conditions over 1961–1990 to the referential climatic grids used to fit SDMs.

4.2.3.5. Fitting SDMs

Generalized additive models (GAM; Hastie & Tibshirani, 1990) with binomial likelihoods were used to model the environmental dependence of the presence/absence of *Q. pubescens*. GAM is a simple statistical method commonly used by species distribution modellers to avoid arbitrary

mathematical formulations of the response curves (Yee & Mitchell, 1991). We fitted the climate-only and climate-plus-edaphic SDMs through the equations $f(P_{Qpub}) = s_1(Tm1) + s_2(CWB7)$ and $g(P_{Qpub}) = s_3(Tm1) + s_4(CWB7) + s_5(pH)$, respectively, where f and g are the logistic link function, P_{Qpub} is the probability of presence of *Q. pubescens* conditional to the environmental state, and s_x are smoothing functions for environmental indicators, estimated non-parametrically with local cubic splines. We limited the degrees of freedom of the smoothness to four. See section ‘Supplementary Methods’ and **table 4-1** for more details about the process and results of the environmental variable selection.

Table 4-1: Results of the environmental variables’ selection in the SDM of *Q. pubescens*.

| Variable | D^2 | AUC | P | Rank | Selection |
|---------------------|-------|-------|------------|------|-----------|
| CWB ₇ | 33.47 | 0.878 | $<10^{-6}$ | 1 | × |
| pH | 32.96 | 0.869 | $<10^{-6}$ | 1 | |
| Tmax ₇ | 26.29 | 0.843 | $<10^{-6}$ | 1 | |
| BS | 25.14 | 0.834 | $<10^{-6}$ | 1 | |
| rain ₇ | 22.09 | 0.819 | $<10^{-6}$ | 1 | |
| rad ₁₃ | 20.32 | 0.811 | $<10^{-6}$ | 1 | |
| rad _{4,9} | 19.09 | 0.803 | $<10^{-6}$ | 1 | |
| Tm ₇ | 19.71 | 0.800 | $<10^{-6}$ | 1 | |
| CWB _{4,9} | 14.26 | 0.757 | $<10^{-6}$ | 1 | |
| Tm _{4,9} | 14.57 | 0.753 | $<10^{-6}$ | 1 | |
| Tm ₁₃ | 12.18 | 0.724 | $<10^{-6}$ | 1 | |
| Tm ₁ | 7.49 | 0.694 | $<10^{-6}$ | 1 | |
| CWB ₁₃ | 7.63 | 0.691 | $<10^{-6}$ | 1 | |
| C:N | 5.47 | 0.667 | $<10^{-6}$ | 1 | |
| rain _{4,9} | 4.59 | 0.636 | $<10^{-6}$ | 1 | |
| rain ₁₃ | 2.81 | 0.617 | $<10^{-6}$ | 1 | |
| Tmin ₁ | 1.47 | 0.590 | $<10^{-6}$ | 1 | |
| ----- | | | | | |
| pH | 45.59 | 0.923 | $<10^{-6}$ | 2 | × |
| BS | 43.75 | 0.916 | $<10^{-6}$ | 2 | |
| C:N | 40.28 | 0.903 | $<10^{-6}$ | 2 | |
| Tmin ₁ | 36.61 | 0.892 | $<10^{-6}$ | 2 | |
| Tm ₁ | 35.55 | 0.887 | $<10^{-6}$ | 2 | |
| rain ₇ | 34.81 | 0.885 | $<10^{-6}$ | 2 | |
| Tmax ₇ | 35.28 | 0.885 | $<10^{-6}$ | 2 | |
| rad ₁₃ | 35.01 | 0.885 | $<10^{-6}$ | 2 | |
| rad _{4,9} | 35.08 | 0.885 | $<10^{-6}$ | 2 | |
| Tm ₁₃ | 34.73 | 0.883 | $<10^{-6}$ | 2 | |

4. FACTEUR MODULANT LA REPONSE AU RECHAUFFEMENT CLIMATIQUE
IMPORTANCE DE LA DIMENSION EDAPHIQUE

| | | | | | |
|---------------------|-------|-------|-------------------|---|---|
| rain ₄₋₉ | 34.94 | 0.883 | <10 ⁻⁶ | 2 | |
| rain ₁₃ | 34.47 | 0.881 | <10 ⁻⁶ | 2 | |
| Tm ₄₋₉ | 34.07 | 0.880 | <10 ⁻⁶ | 2 | |
| Tm ₇ | 33.96 | 0.880 | <10 ⁻⁶ | 2 | |
| CWB ₄₋₉ | 33.75 | 0.879 | <10 ⁻⁶ | 2 | |
| CWB ₁₃ | 33.85 | 0.879 | <10 ⁻⁶ | 2 | |
| ----- | | | | | |
| Tm ₁ | 48.09 | 0.929 | <10 ⁻⁶ | 3 | x |
| Tm ₁₃ | 47.84 | 0.928 | <10 ⁻⁶ | 3 | |
| Tm ₇ | 47.57 | 0.928 | <10 ⁻⁶ | 3 | |
| rad ₁₃ | 47.02 | 0.927 | <10 ⁻⁶ | 3 | |
| Tmin ₁ | 47.40 | 0.927 | <10 ⁻⁶ | 3 | |
| Tmax ₇ | 47.20 | 0.927 | <10 ⁻⁶ | 3 | |
| rad ₄₋₉ | 46.63 | 0.926 | <10 ⁻⁶ | 3 | |
| Tm ₄₋₉ | 47.09 | 0.926 | <10 ⁻⁶ | 3 | |
| rain ₇ | 46.32 | 0.926 | <10 ⁻⁶ | 3 | |
| rain ₄₋₉ | 46.47 | 0.925 | <10 ⁻⁶ | 3 | |
| C:N | 46.20 | 0.925 | <10 ⁻⁶ | 3 | |
| CWB ₄₋₉ | 46.17 | 0.925 | <10 ⁻⁶ | 3 | |
| BS | 45.97 | 0.924 | <10 ⁻⁶ | 3 | |
| rain ₁₃ | 46.03 | 0.924 | <10 ⁻⁶ | 3 | |
| CWB ₁₃ | 45.87 | 0.923 | <10 ⁻⁶ | 3 | |

The best model is composed of climatic water balance of July (CWB₇), soil pH inferred from plant assemblage (pH) and mean temperature of January (Tm₁) ($D^2=48.09$ and $AUC=0.929$; value computed from the calibration dataset, $n=111013$ plots). D^2 is the percentage of deviance explained by the model. AUC is the Area Under the Curve of the receiver operating characteristics curve. P is the p-value of the model comparison performed by analysis of deviance (test the significance of variable in SDM). The model is compared to the null model and to the model composed of previous selected variable(s) when the first variable is tested (Rank = 1) and when subsequent variables are tested (Rank ≥ 2), respectively. Rank specifies the rank of the variable tested in the SDM. Selection specifies the environmental variable selected at each step. Variables tested are: minimal temperature of January (Tmin₁), maximal temperature of July (Tmax₇), mean temperature of January (Tm₁), July (Tm₇), growing vegetation period (Tm₄₋₉), annual meant temperature (Tm₁₃); precipitation of July (rain₇) and growing period vegetation (rain₄₋₉), annual precipitation (rain₁₃), climatic water balance of July (CWB₇) and growing vegetation period (CWB₄₋₉), annual climatic water balance (CWB₁₃); solar radiation of July (rad₇) and growing vegetation period (rad₄₋₉); soil pH, base saturation rate and C:N ratio inferred from plant assemblage.

We assessed the effect of edaphic and climatic variables in the SDMs by an analysis of deviance (Hastie & Tibshirani, 1990). As recommended by Liu *et al.* (2011), we evaluated the performance of the models from both the goodness-of-fit of the models and the discriminatory

power of the models. We computed the D^2 value as a proxy of goodness-of-fit of each model: $D^2 = 100 \times (\text{null deviance} - \text{model deviance}) / \text{null deviance}$. The deviance is a generalization of the residual sum of squares in ordinary regression and is derived from the likelihood functions (L) ($\text{model deviance} = -2 \times \ln(L)$; Hastie & Tibshirani, 1990). D^2 represents the percentage of deviance explained by environmental variables included in the model (analogous to R^2 in linear regression; Yee & Mitchell, 1991). We also computed the area under the curve (AUC) of the receiver operating characteristics curve, the global success (S , correct classification rate of both presence and absence), sensitivity (Sn , correct classification rate of presence) and specificity (Sp , correct classification rate of absence) as proxies of the discriminatory power of each model (Liu *et al.*, 2011). As the SDMs were fitted from the same geographical extent and data set, these proxies could be used to compare the predictive performance between them (Lobo *et al.*, 2008). All these statistics were computed by random replications ($n = 3000$ replications). In each replication, SDMs were fitted using a random 10% of the 111013 forest plots, and D^2 , AUC , S , Sp , Sn were computed from 10% of the remaining forest plots in order to minimize the potential spatial dependence between calibration and validation datasets. Moran's I was also computed from residuals of each SDM to assess the effect of spatial autocorrelation in the calibration of models (I varies between -1 and 1; absence of autocorrelation is closed to 0) (Fortin & Dale, 2005 ; Dormann *et al.*, 2007). The effect of spatial resolution on the significance of the variables included in SDM was tested by adjustment of models from 1×1 , 10×10 , 25×25 and 50×50 km grids of both environmental factors and presence/absence of *Q. pubescens* (see section 'Supplementary Methods'). SDMs and statistics were computed in the R environment (R Development Core Team, 2010).

4.2.3.6. Dynamic future predictions using a cellular automaton

We implemented a cellular automaton in the R environment (R Development Core Team, 2010), named *simRShift*, to account for the seed dispersal distance of *Q. pubescens* over the French forest areas in future predictions of its distribution under global change. Current and future spatial projections of climate-only and climate-plus-edaphic SDMs were performed each decade between 2010 and 2100 for both climate change scenarios at a 1-km² resolution. These grids represent the habitat suitability of *Q. pubescens* under global change. Assuming no substantial change in land-use over the 21st century, we restricted projections to open and closed forest areas derived from CORINE Land Cover 2006, the only ecosystems where this species occurred naturally. The initial distribution of this oak species was defined from observed data exhibiting a metapopulation covering 19624 km² (**figure 4-1**). As *Q. pubescens* is a long-lived species, we

distinguished two life stages: juvenile (non-reproductive life stage) and mature (reproductive life stage). We fixed the age of first reproduction to 20 years old. We assumed that the initial meta-population was composed only of mature individuals, because of the lack of age information in the observed data. The initial juvenile meta-population was achieved by simulating establishment events over 19 years under the referential environmental conditions used to fit the SDMs. Future simulations of the potential distribution of *Q. pubescens* start in 2011 from this state.

Two main demographic processes driven by environmental changes were included in *simRShift*: survivorship/mortality and colonization (Engler & Guisan, 2009 ; Franklin, 2010). Without an explicit survivorship/mortality model for *Q. pubescens*, we assumed that environmental conditions favouring its presence were also favourable to its survivorship. Thus, in the first year of each decade (representing changes in environmental conditions due to climate change), the survivorship/mortality of *Q. pubescens* in each pixel this species occupied at the end of the previous decade was computed as a sampling extraction of this binary event conditional to the probability of presence extracted from the habitat suitability grid at the time experienced. This approach is an alternative method to the commonly used ‘probability threshold’ to pass from the probabilities of presence (i.e. a continuous variable) to a binary variable (e.g. presence/absence, survivorship/mortality, dispersion/ no-dispersion; e.g. Engler & Guisan, 2009 ; Early & Sax, 2011 ; Engler *et al.*, 2011 ; Meier *et al.*, 2012). In particular, the selection of a ‘probability threshold’ can be non-optimal and for instance, may lead to predicting the absence of a species when the species is in actuality present (Liu *et al.*, 2005). The sampling extraction used allows this bias to be avoided, which can be important as false predictions of absence can readily occur at the margins of a species distribution area.

As the seed production of *Quercus* sp. varies yearly, we fixed the frequency of acorn production at 3 events per decade (Ducouso *et al.*, 1993). At each colonization event, we first defined pixels occupied by mature individuals that could produce acorns. In the absence of an explicit environmental model of seed production for *Q. pubescens*, we assumed that environmental conditions favourable to the presence of this species were also favourable to acorn production. Therefore, we selected pixels representing mature trees producing acorns by a sampling extraction of this event conditional to the probability of presence extracted from the habitat suitability grid at the time experienced. Next, we looked for pixels that were unoccupied by juveniles but that could still be colonized by *Q. pubescens*. We selected pixels potentially colonizable by *Q. pubescens* by a sampling extraction of this event conditional to the probability of presence provided by the habitat suitability grid at the time experienced. Afterwards, we computed the distance between each ‘seed producer’ (*SPr*) and ‘seed destination’ (*SDe*) pixel. The

1-km² spatial resolution that we used is not accurate enough to account for the two peaks of seed dispersal normally depicted by *Quercus* species (den Ouden *et al.*, 2005). Distances were therefore included in a negative exponential seed dispersal kernel, a common shape (Willson, 1993), to compute the probability of seed dispersal in the *SDe* pixels (PSdisp; Ward *et al.*, 2004):

$$P_{Sdisp}(d) = e^{(d-PSize) \times \ln\left(\frac{1-k}{EffDist}\right)} - e^{(d \times \ln\left(\frac{1-k}{EffDist}\right))}$$

where d is the distance between the *SPr* and *SDe* pixels with $d \geq Psize$, $Psize$ is the grid pixel size (1 km in this instance), $EffDist$ is the effective dispersal distance reached by the proportion k of seeds. Here, we set $k = 0.95$ and $EffDist = 4$ km, i.e. 95% of the acorns produced were dispersed within a 4-km radius around the *SPr* pixel (**figure 4-2**). Thus, we considered the 5% of the acorns that dispersed over 4 km as the only long-distance dispersal events occurring for *Q. pubescens*. We also searched for the presence of barriers impeding acorn dispersion between *SPr* and *SDe* pixels, i.e. urban and industrial areas, airports, work sites and glaciers, as provided by CORINE Land Cover 2006. When such a barrier was found, we computed the proportion of the area covered by the barrier between the *SPr* and *SDe* pixels. If the proportion exceeded 60% of the area, we considered that jays (the main vector of acorn dispersion) would not be able to reach the *SDe* pixels to hide the acorns. In contrast, when the proportion of the barrier was less than 40% of the area, we weighted P_{Sdisp} by the proportion of areas not covered by the barrier. Afterwards, we performed a sampling extraction of the establishment event of *Q. pubescens* in the *SDe* pixels conditional to this weighted P_{Sdisp} .

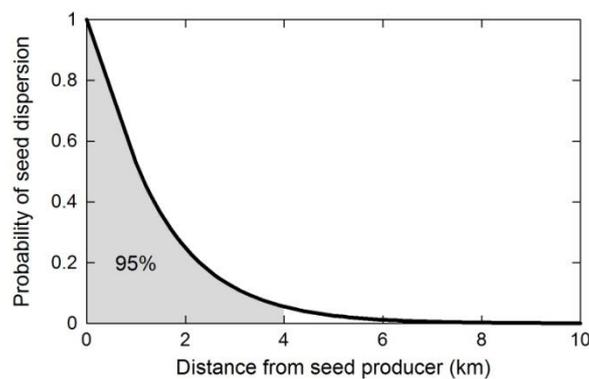


Figure 4-2: Seed dispersal function used in the study. The curve depicts a negative exponential seed dispersal kernel. The probability of seed dispersal decreases along the distance. Ninety-five per cent of the acorns produced by a parent oak were dispersed in a 4-km radius around it (grey surface; i.e. $EffDist$ in the seed dispersal function). It is a simplification of the shape of the seed dispersal curve normally experienced by *Quercus* species due to the larger spatial resolution we used (1-km²) compared with that required to highlight the two peaks of seed dispersal (<1-km²).

Finally, because predictions in *simRShift* included some randomness, we performed 100 simulations. Simulations were conducted yearly using both the climate-only and climate-plus-edaphic SDMs under the PCM B2 and HadCM3 A2 climate scenarios. Spatial predictions of the potential distributions were summed at the end of each decade (i.e. 2010, 2020... 2100) to report the occurrence of *Q. pubescens*. Changes in parameters, such as seed dispersal distance and age of first reproduction, had low impact on the results (figures 4-3 and 4-4). Thereafter, results concerned only the evolution of the mature meta-population under global change.

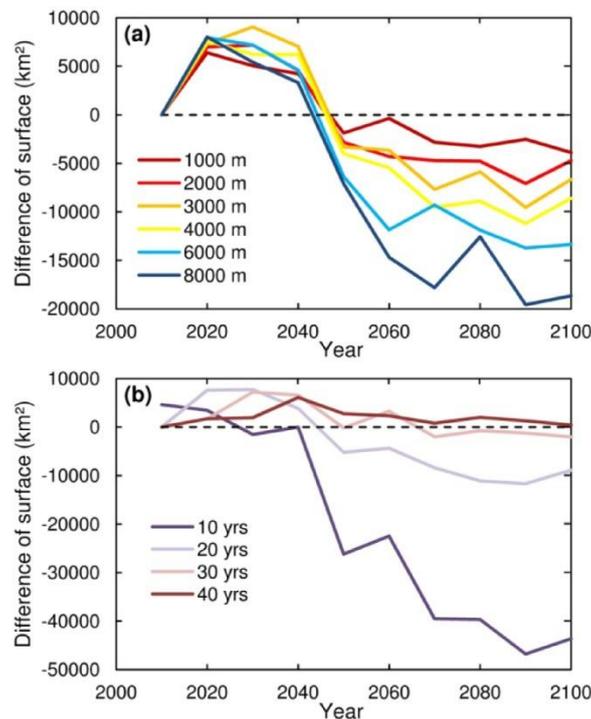


Figure 4-3: Trends in the difference of mean potential surface area occupied by *Quercus pubescens* between the climate-only and climate-plus-edaphic simulations over the French forest territory and the 21st century. (a) Comparative trends for different seed dispersal distances. (b) Comparative trends for different ages of first reproduction. A decrease and an increase in seed dispersal distance and age of first reproduction respectively lead to reduced differences in the predicted surface areas between climate-only and climate-plus-edaphic simulations. The highest difference compared with the simulations outputs based on the parameters used in the study is reported for the lowest age of first reproduction tested (10 years). However, such an age of first reproduction is likely out of the range of age of reproduction observed in situ for a long-lived species, and therefore its interpretation is limited. Hence, changes in parameters do not challenge the surface comparison of the *Quercus pubescens* potential distributions predicted from the climate-only and climate-plus-edaphic SDMs and performed in the study. Seed dispersal distance corresponds to the distance reaches by 95% of the acorns produced (i.e. $E_{ff}Dist$ in the seed dispersal function). We computed differences as area based on climate-plus-edaphic simulations

4. FACTEUR MODULANT LA REPONSE AU RECHAUFFEMENT CLIMATIQUE
 IMPORTANCE DE LA DIMENSION EDAPHIQUE

minus area based on climate-only simulations. Results are based on the HadCM3 A2 climate change scenario and 10 simulations. Dotted lines specified no difference in area between the two simulations.

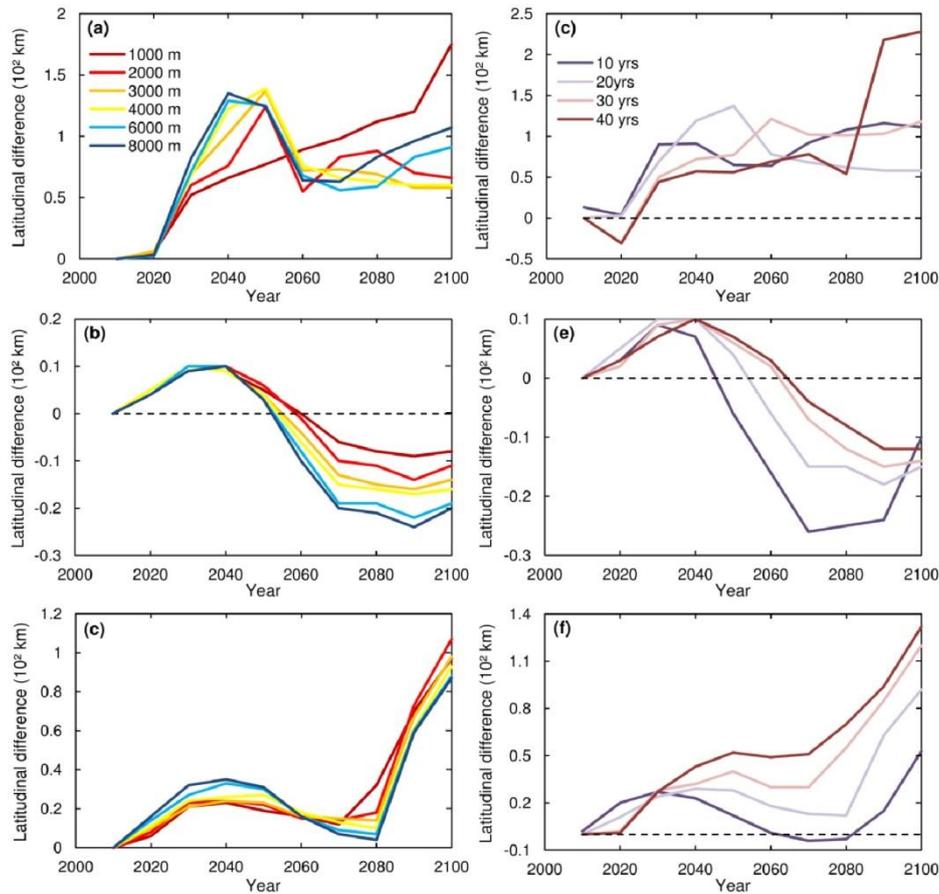


Figure 4-4: Trends in the differences of latitude shifts of the potential distribution areas of *Quercus pubescens* between climate-only and climate-plus-edaphic simulations in function of the seed dispersal distance (panels a, b and c) and the age of first reproduction (panels d, e and f) predicted over the 21st century. (a) and (d) Trends in the 95th quantile of latitude of the distribution area (i.e. the Northern boundary). (b) and (e) Trends in the median latitude of the distribution area. (c) and (f) Trends in the 5th quantile of the latitude of the distribution area (i.e. the Southern boundary). Changes in parameters do not challenge predictions of *Q. pubescens* range shifts based on the seed dispersal distance (4000 m) and the age of first reproduction (20 years) used in the study. Seed dispersal distance corresponds to the distance reaches by 95% of the acorns produced (i.e. *EffDist* in the seed dispersal function). We computed differences as latitudinal shift based on climate-plus-edaphic simulations minus latitudinal shift based on climate-only simulations. Results are based on the HadCM3 A2 climate change scenario and 10 simulations. Dotted lines specified no difference in latitudinal shift between the two simulations.

4.2.4. Results

4.2.4.1. Current projections of SDM

Climate-only (SDMc) and climate-plus-edaphic (SDMce) models were highly significant (comparison with null model by analysis of deviance: $P < 2.2 \cdot 10^{-16}$). Adding soil pH to the climate variables substantially improved the goodness of fit of the SDM (mean D^2 of SDMc and SDMce [SD] = 35.48% [0.87] and 48% [0.92] respectively; comparison of models by analysis of deviance: $P < 2.2 \cdot 10^{-16}$). We also found that the discriminatory power of the SDMce (mean AUC [SD] = 0.929 [0.004]) was better than that of the SDMc for *Q. pubescens* (mean AUC [SD] = 0.887 [0.005]). We observed that accounting for the nutritional dimension increased the global success of prediction of the SDM (mean S [SD] = 82.16% [1.1] in SDMc and 86.72% [0.89] in SDMce), both for the presence (mean S_n [SD] = 82.51% [1.72] in SDMc and 85.91% [1.36] in SDMce) and the absence (mean S_p [SD] = 82.08% [1.62] in SDMc and 86.89% [1.27] in SDMce) of *Q. pubescens*. We observed lower spatial autocorrelation in SDMce than in SDMc (Moran's I = 0.088 and 0.246 in residuals of adjacent pixels [< 1.5 km] respectively; **figure 4-5**). CWB7, Tm1 and pH were significant whatever the spatial resolution used (1×1 to 50×50 km), and the weight of soil pH in SDM increased at coarser resolutions (**table 4-2**).

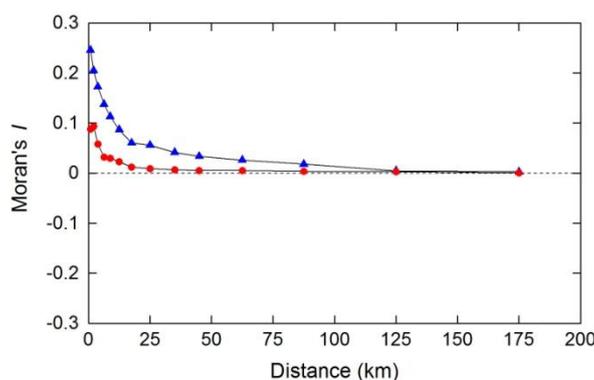


Figure 4-5: Moran's I spatial correlograms computed from residuals of climate-only (trends with blue triangles) and climate-plus-edaphic (trends with red circles) SDMs. Moran's I values reach 0.246 and 0.088 for adjacent pixels (distance less than 1.5 km) in residuals of climate-only and climate-plus-edaphic SDMs respectively. Considering all distance classes, Moran's I values are 0.187 and 0.068 in residuals of climate-only and climate-plus-edaphic SDMs respectively.

Table 4-2: Environmental variable performance in SDM of *Q. pubescens* according to the spatial resolution.

| Resolution | Variable | D^2 | AUC | P | Rank |
|------------|------------------|-------|-------|-------------------|------|
| 1×1 km | CWB ₇ | 33.47 | 0.878 | <10 ⁻⁶ | 1 |
| | pH | 45.59 | 0.923 | <10 ⁻⁶ | 2 |
| | Tm ₁ | 48.09 | 0.929 | <10 ⁻⁶ | 3 |
| 10×10 km | CWB ₇ | 21.60 | 0.790 | <10 ⁻⁶ | 1 |
| | pH | 30.27 | 0.842 | <10 ⁻⁶ | 2 |
| | Tm ₁ | 33.12 | 0.857 | <10 ⁻⁶ | 3 |
| 25×25 km | pH | 14.44 | 0.744 | <10 ⁻⁶ | 1 |
| | CWB ₇ | 20.54 | 0.789 | <10 ⁻⁶ | 2 |
| | Tm ₁ | 24.70 | 0.818 | <10 ⁻⁶ | 3 |
| 50×50 km | pH | 16.41 | 0.749 | <10 ⁻⁶ | 1 |
| | CWB ₇ | 21.56 | 0.810 | <10 ⁻² | 2 |
| | Tm ₁ | 30.36 | 0.853 | <10 ⁻⁶ | 3 |

The combination of climatic water balance of July (CWB₇), soil pH (pH) and mean temperature of January (Tm₁) explained significantly the distribution of *Q. pubescens* whatever the spatial resolution (1 × 1 km to 50 × 50 km). D^2 is the percentage of deviance explained by the model. AUC is the Area under the Curve of the receiver operating characteristics curve. P is the p-value of the model comparison performed by analysis of deviance (test the significance of adding variable in SDM). The model is compared to null model and to the model composed of previous selected variable(s) when the first variable is tested (Rank = 1) and when subsequent variables are tested (Rank ≥ 2). Rank specifies the rank of the variable tested in the SDM.

We found strong differences in the ecological niches derived from the SDM_c and SDM_{ce} (**figure 4-6**). In particular, we showed an important shift in the optimal climate conditions towards lowest water deficit of July (+17 mm in CWB₇) and hottest temperature of January (+3.6°C in Tm₁) when soil pH was considered in the SDMs (**figure 4-6**). We also found an increase in the climate tolerance of *Q. pubescens* in the SDM_{ce} when the pH increased (pH > 6; **figure 4-6**). The SDM_{ce} predicted a higher probability of presence of *Q. pubescens* primarily (i) when low water deficit of July occurred, and (ii) when both hot climate of January and dry climate of July occurred (**figure 4-6**). When the soil pH was less favourable to *Q. pubescens* (i.e. on acid soils), it occurred only for specific climate conditions close to the optima ones.

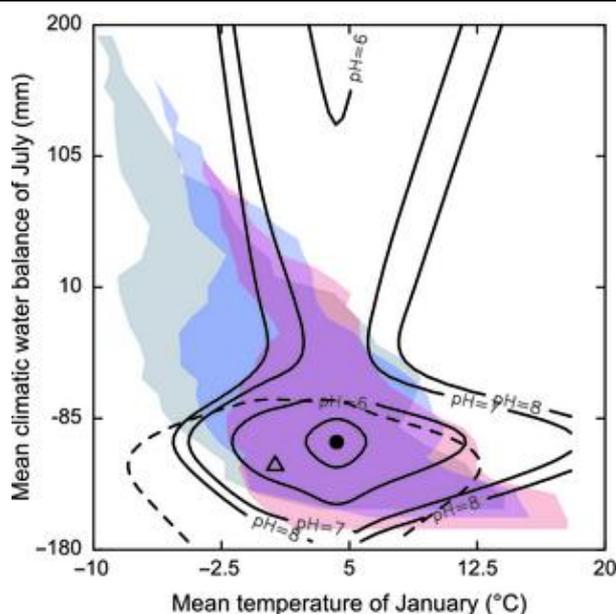


Figure 4-6: Comparison of the ecological niches of *Quercus pubescens* derived from climate-only and climate-plus-edaphic SDMs with regard to the climatic water balance of July and the mean temperature of January. The hollow triangle and the black dot show the optima of climate conditions predicted by the climate-only and climate-plus-edaphic SDMs respectively. Isolines display the contour of the 0.1 probability of presence derived from both SDMs (dotted line: climate-only SDM; uninterrupted lines: climate-plus-edaphic SDM). Isolines displayed for the climate-plus-edaphic model correspond to a gradient of soil acidity. The grey, blue and red surface show the mean climate conditions experienced over the French territory in 1961–1990, predicted by the PCM B2 and the HadCM3 A2 climate change scenarios in 2091–2100 respectively. SDM, species distribution models.

These discrepancies in the niche-space definition of *Q. pubescens* highly structured the current spatial projection of its potential distribution area (**figures 4-6 and 4-7**). We observed that the potential habitat for *Q. pubescens* (delimited by a probability of presence >0.1) derived from the SDMce covered a smaller forest area and showed a higher level of probability of presence in average compared to the SDMc (-26266 km^2 , which corresponds to 16.2% of the climatic envelope and $+0.09$ in probability; **figure 4-7**). The spatial projection of the SDMce exhibited 19532 km^2 of potential habitat that was not predicted by the SDMc. We observed the emergence of patches potentially suitable for *Q. pubescens* on basic soils, especially in the North of France where the lowest water deficit of July occurs (14090 km^2 ; **figure 4-7**). In the South of France where the hottest temperature of January and the driest climate of July occur, we found higher probabilities of presence predicted from the SDMce than from the SDMc ($+0.11$ in probability [SD = 0.16]; **figure 4-7**). We also reported that the current potential distribution area of *Q. pubescens* predicted from the SDMce was more fragmented than the one predicted from the SDMc (**figure 4-7**).

4. FACTEUR MODULANT LA REPONSE AU RECHAUFFEMENT CLIMATIQUE
 IMPORTANCE DE LA DIMENSION EDAPHIQUE

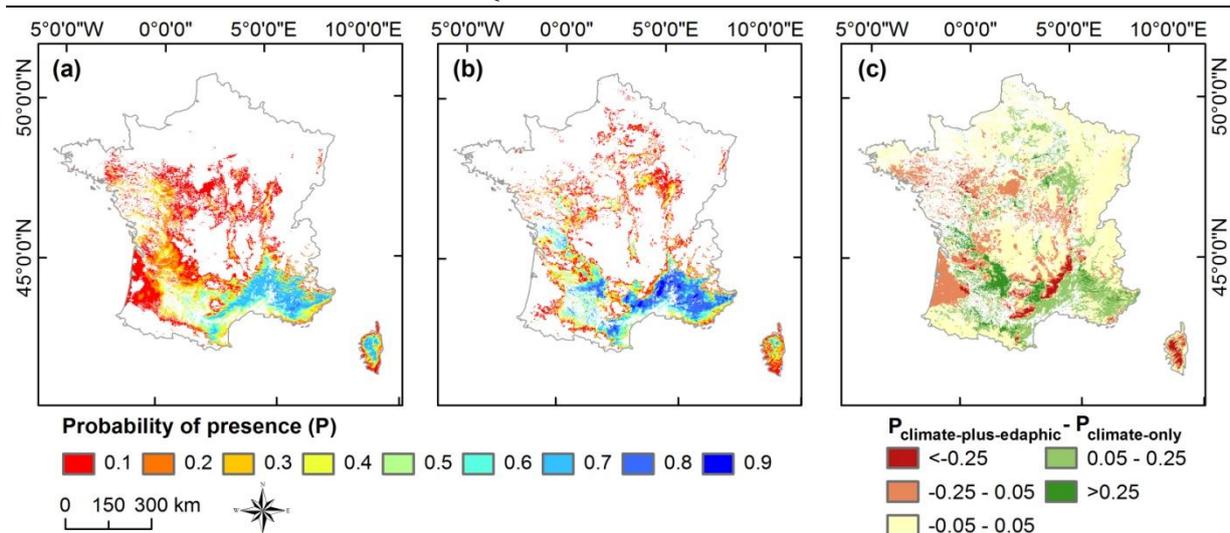


Figure 4-7: Current spatial projection of *Quercus pubescens* over the French forest territory for both SDMs. (a) Spatial projection of the climate-only model. (b) Spatial projection of the climate-plus-edaphic model. (c) Difference in probability of presence between the climate-only and climate-plus-edaphic models. In panels (a) and (b), the same gradient of probability of presence was used. The white surface displays either a probability of presence of less than 0.1 or an area outside of the forest cover. In panel (c), red levels show areas with the highest probability of presence derived from the climate-only SDM, the beige surface displays no difference between the predictions of the models, the white surface is the area outside of the forest cover and the green levels show areas with the highest probability of presence derived from the climate-plus-edaphic model. SDM, species distribution models.

4.2.4.2. Simulations of future projections

The simulations of the future potential distribution area of *Q. pubescens* based on the SDMc and SDMce differed substantially over the French forest territory in 2100, regardless of the climate scenario used (figure 4-8). For 2100, we showed that 55.1% and 38.2% of the potential habitat areas occupied by *Q. pubescens* (delimited by a species occurrence >10 out of the 100 simulations) were shared in common between simulations based on both SDMs under the PCM B2 and HadCM3 A2 climate scenarios respectively. In comparison, 66.7% and 47.8% of the potential habitat areas (delimited by a probability of presence >0.1), as directly projected from both SDMs (i.e. without accounting for dynamic processes such as seed dispersal and the spatial fragmentation of the forests), were shared between these SDMs under the PCM B2 and HadCM3 A2 climate scenarios respectively.

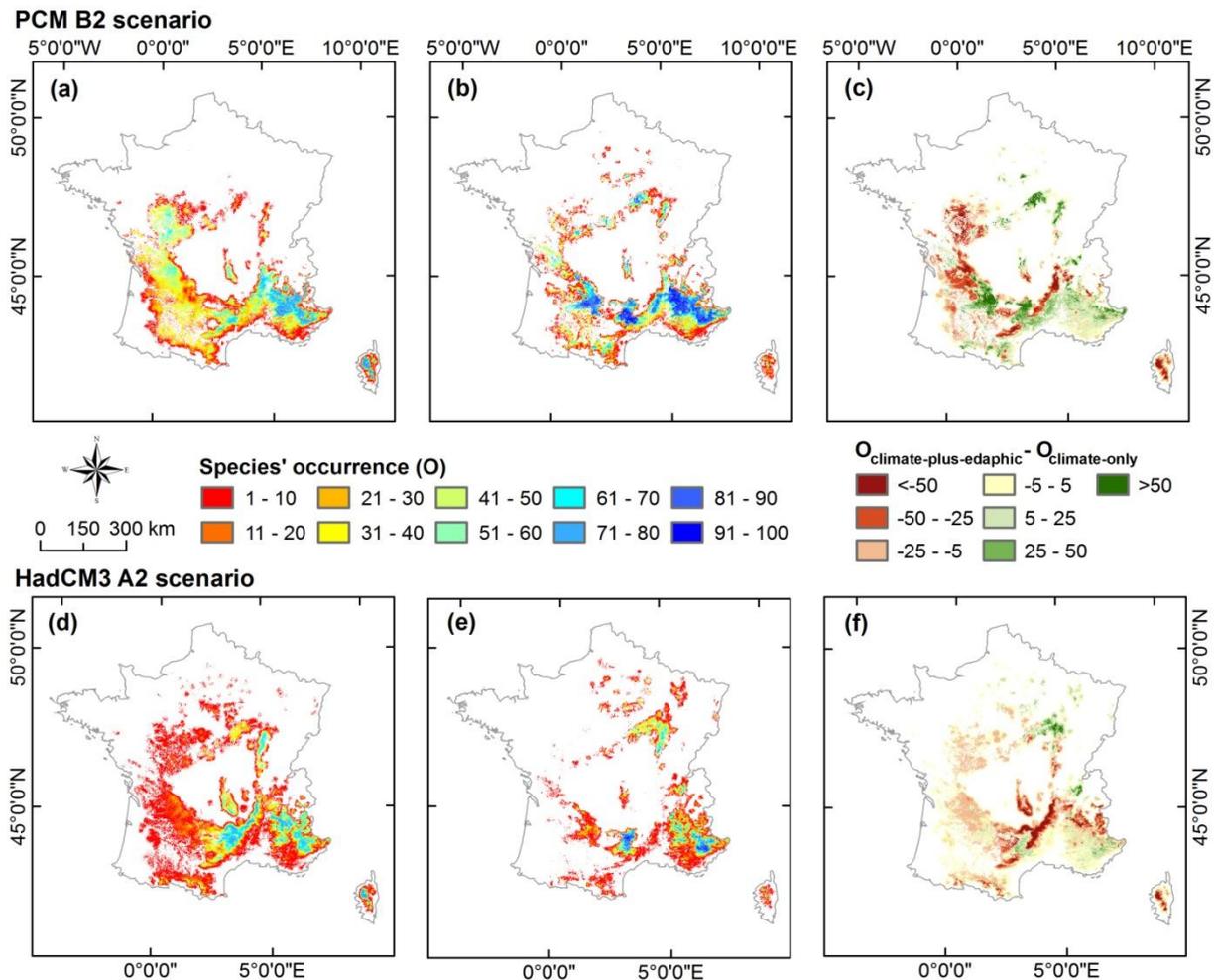


Figure 4-8: State of the potential distribution areas of *Quercus pubescens* in 2100 simulated from climate-only and climate-plus-edaphic SDMs under two opposite climate scenarios ($n = 100$ simulations). (a) and (d) Number of species' occurrences derived from simulations based on the climate-only SDM under the PCM B2 and HadCM3 A2 climate scenarios respectively. (b) and (e) Number of species' occurrences derived from simulations based on the climate-plus-edaphic SDM under the PCM B2 and HadCM3 A2 climate scenarios respectively. (c) and (f) Difference in species' occurrence between simulations based on the climate-only and climate-plus-edaphic SDMs under the PCM B2 and HadCM3 A2 climate scenarios respectively. In panels (a), (b), (d) and (e), the same gradient of increasing occurrences was used. In panels (c) and (f), red levels show areas with the highest occurrence of *Q. pubescens* derived from simulations based on climate-only SDM, the beige surface displays no difference in species' occurrence between SDMs, the green levels show areas with the highest occurrence of *Q. pubescens* derived from simulation based on the climate-plus-edaphic model, and the white surface displays either the species' absence or represents areas outside of the forest cover. All simulations were conducted in a cellular automaton (see section 'Materials and methods' for more details). SDM, species distribution models.

From the 100 dynamic simulations, we observed that the mean level of species' occurrence predicted from the SDMce was lower at the French scale than that predicted from the SDMc when the greatest climate warming occurred (-6 occurrences out of 100 simulations on average under HadCM3 A2). However, we report that the highest species' occurrences were predicted by the SDMce in both the Northern boundary of the distribution area and the Mediterranean region (except in Corsica). Both of these areas depicted numerous refugia and favourable areas for the development of *Q. pubescens* in confronting climate change where optimal soil conditions occurred.

We predicted that the mean potential area occupied by *Q. pubescens* greatly increased for the first decade in the simulations based on the SDMce relative to those based on the SDMc (**figure 4-9**). While we observed a continuous increase leading to the convergence of the mean surface area simulated from both SDMs under the PCM B2 scenario from 2050 (mean difference [SD] = 485 km² [5084] in 2100, Paired Student *t* test: $P = 0.34$; **figure 4-9a**), the HadCM3 A2 climate scenario leads to a largest mean surface simulated from the SDMc (mean difference [SD] = 9796 km² [3181] in 2100, Paired Student *t* test: $P < 2.2 \cdot 10^{-16}$; **figure 4-9b**). Under this hottest climate scenario, the mean potential areas decreased after 2040 and 2070 in simulations based on the SDMce and SDMc respectively. Predictions of the mean surface potentially occupied by *Q. pubescens* were the greatest under the PCM B2 climate scenario, regardless of the SDM used in the simulations (**figures 4-8 and 4-9**).

We also predicted a northward shift in the potential distribution area of *Q. pubescens* over the 21st century, irrespective of the SDMs and climate scenarios considered in the simulations (compared **figures 4-1, 4-8, and 4-10**). We observed that accounting for the nutritional dimension in the future simulations led to the greatest northward shift of the Southern (+21 and +91 km in 2100 under the PCM B2 and HadCM3 A2 climate scenarios respectively) and Northern (+44 and +57 km) boundaries of the distribution area (**figures 4-10a and c**). These shifts were especially marked for the HadCM3 A2 scenario. In contrast, the northward shift of the median latitude was higher when we simulated the future distribution considering climate variables alone (+15 and +16 km in 2100 under the PCM B2 and HadCM3 A2 climate scenarios respectively; **figure 4-10b**). We also found an upward shift in the median altitude and in the top and bottom boundaries of the distribution area under the HadCM3 A2 climate scenario (**figure 4-11**). Accounting for the nutritional dimension in the simulations led only to a greater upward shift of the bottom boundary (+22 and +58 m under the PCM B2 and HadCM3 A2 climate scenarios respectively); otherwise, the shifts were comparable between the SDMs (**figure 4-10**).

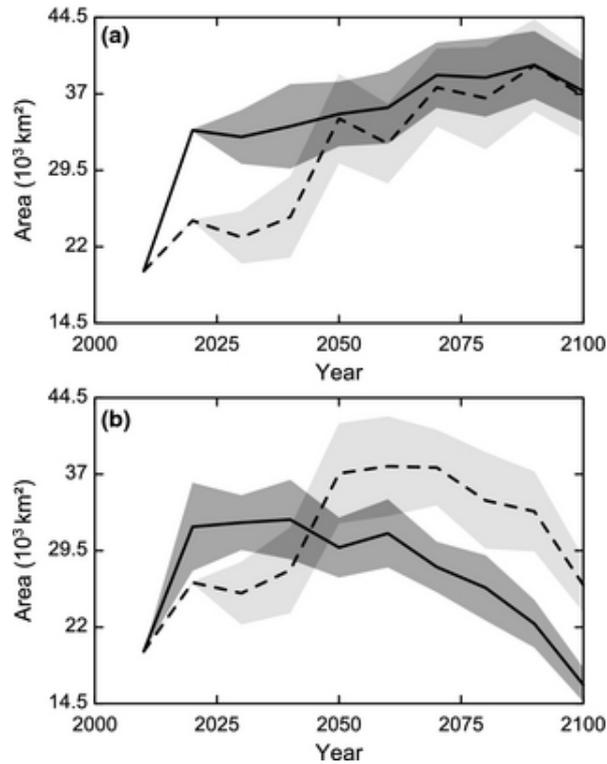


Figure 4-9: Trends in the mean potential surface area occupied by *Quercus pubescens*, as simulated from the climate-only (dotted line and light grey surface) and climate-plus-edaphic (uninterrupted line and dark grey surface) species distribution models over the French forest territory between 2010 and 2100. (a) Trends under the PCM B2 climate scenario. (b) Trends under the HadCM3 A2 climate scenario. Lines and surfaces showed the mean trends and the standard deviation computed from the 100 simulations.

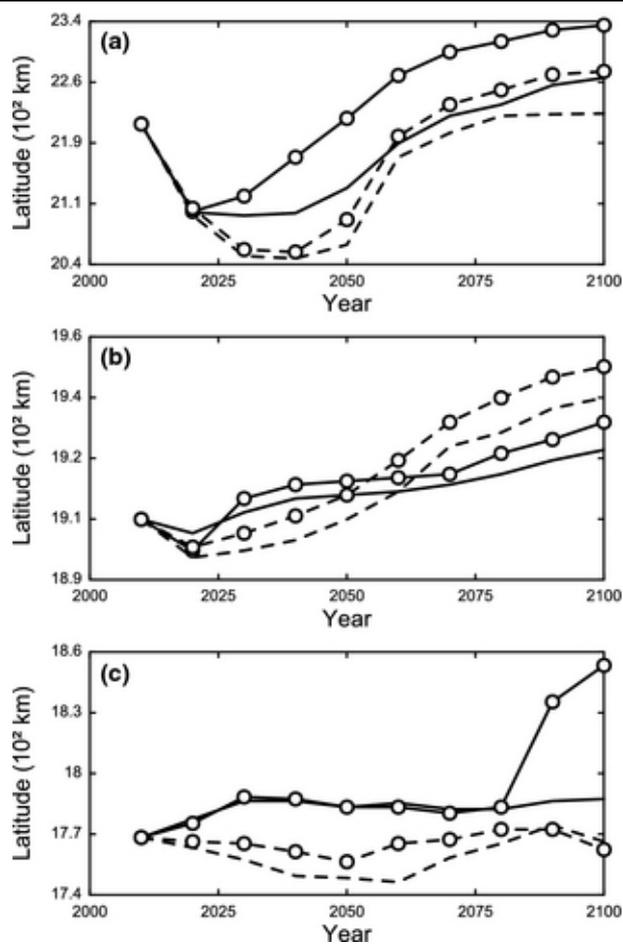


Figure 4-10: Trends in the latitude shift of the potential distribution areas of *Quercus pubescens* simulated from climate-only (dotted lines) and climate-plus-edaphic (uninterrupted lines) species distribution models between 2010 and 2100 over the French forest territory. (a) Trends in the 95th quantile of latitude of the distribution area (i.e. the Northern boundary). (b) Trends in the median latitude of the distribution area. (c) Trends in the 5th quantile of the latitude of the distribution area (i.e. the Southern boundary). Lines with and without hollow circles display trends computed under the HadCM3 A2 and PCM B2 climate scenarios respectively.

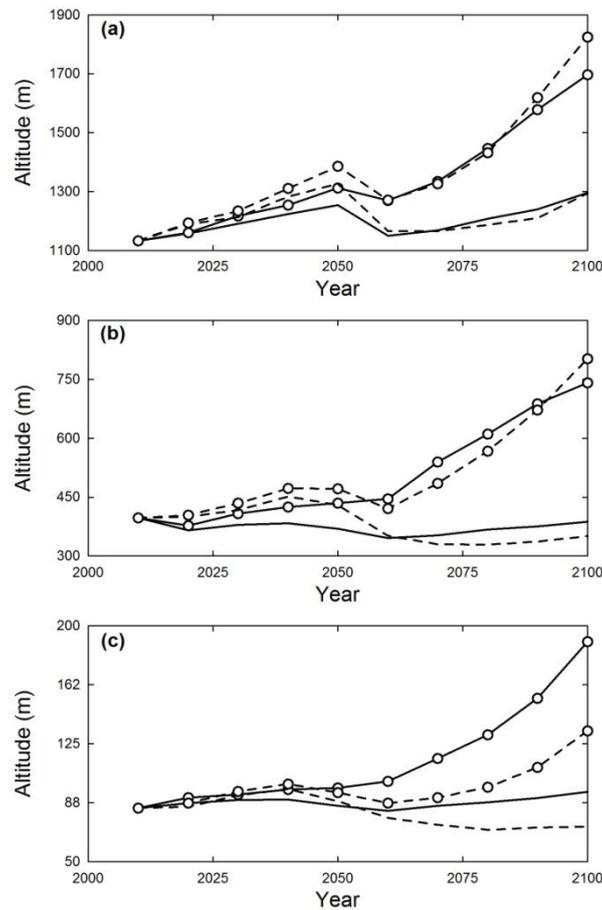


Figure 4-11: Trends in the altitude shift of the potential distribution areas of *Quercus pubescens* simulated from climate-only (dotted lines) and climate-plus-edaphic (uninterrupted lines) SDMs between 2010 and 2100 over the French forest territory. (a) and (d) Trends in the 95th quantile of altitude in the distribution area (i.e. the top boundary). (b) and (e) Trends in the median altitude in the distribution area. (c) and (f) Trends in the 5th quantile of altitude in the distribution area (i.e. the bottom boundary). Lines with and without hollow circles displayed trends computed under the HadCM3 A2 and PCM B2 climate scenarios respectively.

We predicted that the distribution area of *Q. pubescens* accounting for the nutritional dimension was composed of a greater number of patches (+2036 and +268 patches in 2100 under PCM B2 and HadCM3 A2 respectively; **figure 4-12**) with a lower mean surface area (-869 and -823 m²) and a greater distance between patches (+223 and +201 m in average) than simulations based on climate variables alone (**figure 4-13**). This apparent spatial fragmentation of the distribution area is higher under the HadCM3 A2 climate scenario (**figures 4-8 and 4-12**).

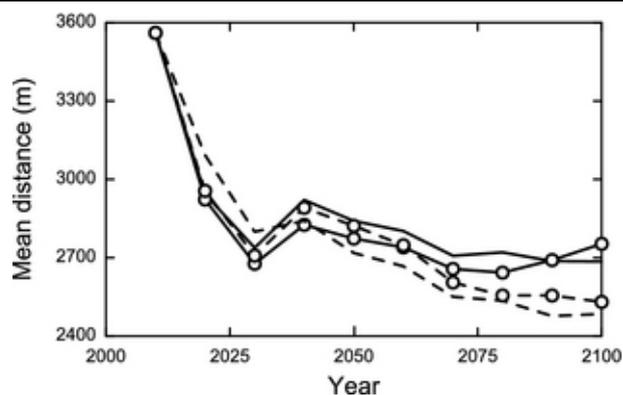


Figure 4-12: Trends in the mean distance between patches where *Quercus pubescens* is predicted to occur from climate-only (dotted lines) and climate-plus-edaphic (uninterrupted lines) species distribution models between 2010 and 2100 over the French forest territory. Lines with and without hollow circles displayed trends computed under the HadCM3 A2 and PCM B2 climate scenarios respectively.

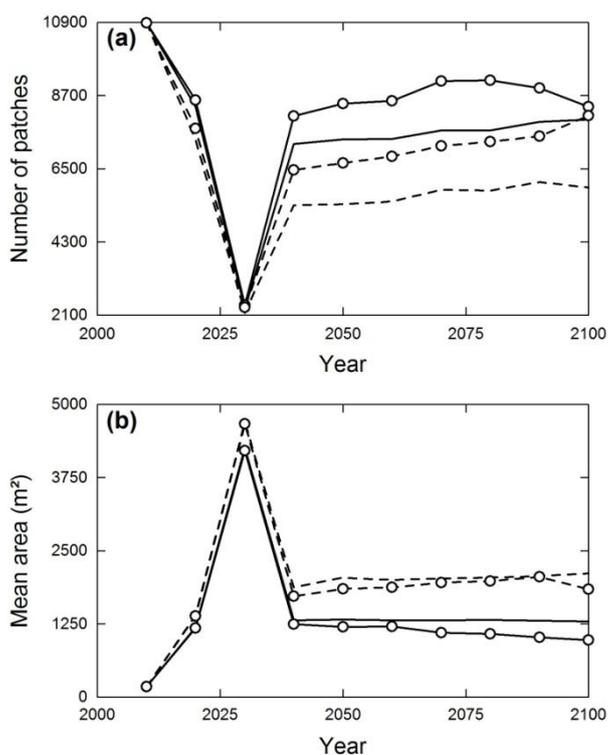


Figure 4-13: Trends in the spatial indexes of the potential distribution area of *Quercus pubescens* simulated from climate-only (dotted lines) and climate-plus-edaphic (uninterrupted lines) SDMs between 2010 and 2100 over the French forest territory. (a) Number of patches. (b) Mean area of patches. Lines with and without hollow circles displayed trends computed under the HadCM3 A2 and PCM B2 climate scenarios respectively.

4.2.5. Discussion

Adding new relevant variables to a bioclimatic envelope and the use of a dynamic approach to simulate species migrations have been recently highlighted as important ways to improve the accuracy of predicting the future species distribution under global change (Franklin, 2010 ; Lafleur *et al.*, 2010 ; Austin & Van Niel, 2011b, a). Here, we demonstrated the divergent outputs achieved when climate variables were considered alone or in conjunction with a nutritional variable for *Quercus pubescens* across metropolitan France (~546000 km²). Future predictions were computed from a more dynamic approach than that derived directly from SDMs. They were based on the combination of a SDM and a cellular automaton (*simRShift*), a more mechanistic approach accounting for the spatial fragmentation of forest habitat, seed dispersal limitations and life history traits, as determined from the autecology and life cycle of *Quercus* species (e.g. Ducouso *et al.*, 1993 ; den Ouden *et al.*, 2005 ; Rameau *et al.*, 2008). All these factors are important for assessing accurately the potential range shifts in a species distribution (Franklin, 2010). In contrast to similar studies using such a dynamic approach (e.g. Engler & Guisan, 2009 ; Early & Sax, 2011 ; Engler *et al.*, 2011 ; Meier *et al.*, 2012), *simRShift* used an original method to compute survivorship, reproduction and colonization within a pixel. The use of a 'probability threshold' can be non-optimal for passing from a continuous variable (e.g. the probability of presence) to a binary variable (e.g. presence/absence) and often leads to inaccurate predictions (Liu *et al.*, 2005). Here, all the ecological events were computed as a sampling extraction of a binary event (e.g. the survivorship or death of a species) conditional on the probability of presence extracted from the habitat suitability grid (i.e. spatial projection of SDM). As a consequence, our future predictions can be improved by including explicit survivorship and reproduction models for *Q. pubescens* in our approach, as well as by differentiating the SDMs of juvenile and mature stages (Bertrand *et al.*, 2011a ; Urbietta *et al.*, 2011). However, these potential improvements should not change our present conclusions because only the consideration of the edaphic dimension changes in our future predictions. The initial distribution of *Q. pubescens* that we used is based on field observations rather than on spatial projections of SDMs in order to not bias spatial comparisons over the 21st century with different and overestimated initial distributions predicted from climate-only and climate-plus-edaphic SDMs. As a consequence, this choice leads to a sharp increase in the surface area occupied by *Q. pubescens* the first years in the simulations (i.e. transition from field observations to predictions), but it does not challenge our results because the initial distribution is the same in each simulations.

Despite the numerous studies highlighting some of the limitations in using bioclimatic models to predict the potential distribution area of a species (e.g. Hampe, 2004 ; Heikkinen *et al.*,

2006), these models are still used (e.g. Araujo *et al.*, 2011 ; Engler *et al.*, 2011 ; Thuiller *et al.*, 2011). Studies that consider that climate conditions alone are the main large-scale drivers of species range shifts during climate change (Pearson & Dawson, 2003), view other factors, such as nutrient (Coudun *et al.*, 2006 ; Bertrand *et al.*, 2011a) or light (Austin & Van Niel, 2011b, a) availability, as important for the niche-space definition, but as acting at a more local scale, and as providing only a small contribution in predicting future species distributions. Contrary to these assumptions, we highlighted that soil pH contributed significantly to the niche-space definition of *Q. pubescens* until at least 50×50 km spatial resolution, and its weight increased at coarser resolutions. As Coudun *et al.* (2006) had already shown for *Acer campestre*, we also reported that climate-plus-edaphic model better characterized niche space of *Q. pubescens*, which is more consistent with its autecology (Rameau *et al.*, 2008). Disregarding the edaphic dimension leads to omitting the combination effect of climate and edaphic variables, which affect the definition of the optimal condition for *Q. pubescens* and its tolerance in facing climate change. As a consequence, these differences lead to important discrepancies when the current habitat suitability of *Q. pubescens* and the predictions of its potential distribution range shifts under climate scenarios are mapped. Considering the nutritional dimension improved the spatial accuracy of the predictions excluding unsustainable soil conditions for *Q. pubescens* in the bioclimatic envelope (i.e. acidic soil). The spatial projections based on climate variables alone may overestimate both the surface and the contiguity of the potential habitat of *Q. pubescens*, leading to low spatial concordance between the climate-only and climate-plus-edaphic simulations. The extrapolation of the climate-plus-edaphic SDM under novel climate conditions may lead to overestimate the probability of presence, especially where high value of climatic water balance of July is predicted (**figure 4-6**). However, this specific case is limited in area to only 1144 and 140 km² under PCM B2 and hadCM3 A2 climate change scenario in 2091-2100, respectively, and therefore it does not bias our future predictions. The greatest tolerance for climatic constraints, as defined by climate-plus-edaphic SDM, increased the level of probability of presence (or species' occurrence in the case of future predictions) under favourable soil conditions (i.e. basic soils). This resulted in the emergence of sustainable patches for *Q. pubescens* in the Northern part of its distribution, consistent with current field observations and also in the Southern part of its distribution area (mainly over the Mediterranean region). These patches were crucial local refugia that contributed greatly to the northward range shift and the expansion of the potential distribution area, and to the local persistence of *Q. pubescens* under climate change over the French forest territory.

Refugia have played a great role in the past for the persistence, migration and evolution of species (e.g. Petit *et al.*, 2003 ; Linares, 2011). Refugia are expected to fill the same functions

under the current and future global change, and identifying their location has become a crucial issue for conservation (Ashcroft, 2010). SDM is a useful tool to define refugia under global change, but the spatial accuracy of the outputs (which differentiate microrefugia to macrorefugia) is often linked to the spatial resolution of the environmental grids used (Ashcroft, 2010). So far, topography or landscape physiography, geographical position, lithology and climate conditions have been identified as the main factors defining refugia under global change (Ashcroft *et al.*, 2009 ; Dobrowski *et al.*, 2009 ; Austin & Van Niel, 2011b ; Dobrowski, 2011 ; Keppel *et al.*, 2012 ; Ohlemuller *et al.*, 2012). Here, we showed that the nutritional resource is also an important factor to define local refugia considering its spatial heterogeneity and its importance for plant development (Coudun *et al.*, 2006 ; Bertrand *et al.*, 2011a ; Bontemps *et al.*, 2011). Added to climate variables, it predicted accurate boundaries of the distribution area of *Q. pubescens* and it also predicted accurate estimations of its probability of presence within this area, highlighting novel refugia and corridors. These ‘climate-plus-edaphic’ refugia and corridors were especially important when seed dispersal and spatial fragmentation are considered, by increasing spatial discrepancies between future distributions areas predicted with and without edaphic dimension. The spatial discrepancies between predictions based on climate-only and climate-plus-edaphic models are especially strong compared with those from the effect of light and topography on the bioclimatic envelope (Luoto & Heikkinen, 2008 ; Austin & Van Niel, 2011a). These differences are probably explained by a lower correlation between edaphic and climate variables than between light (or topography) and climate variables over the landscape. Soil pH has allowed decreasing drastically the spatial autocorrelation in SDM proving that climate variables are not sufficient to predict an accurate and unbiased spatial distribution of *Q. pubescens*. All these observations strengthened the importance of having available grids of edaphic variables for predicting the potential range shifts in species distributions. However, such variables are scarce, which often explains why they are not considered (Dengler *et al.*, 2011). Although often decried, indicator values are a useful substitute for inferring environmental variables from plant assemblages in the absence of available measurements (see Diekmann, 2003 for a review, Wamelink *et al.*, 2005), especially when a powerful method is applied to a large georeferenced floristic database (see Bertrand *et al.*, 2011b for an application on the temperature gradient).

In a context where current species range shifts in response to climate warming have been highlighted (Parmesan, 2006 ; Lenoir *et al.*, 2008 ; Bertrand *et al.*, 2011b), species distribution modelling is an easy, persuasive and useful tool for anticipating species distribution shifts (Guisan & Thuiller, 2005 ; Araujo *et al.*, 2011). In the present study, considering the edaphic dimension in the SDMs led to highly divergent outputs for the species’ conservation and management plan.

Thus, when we considered only the bioclimatic envelope, the potential habitat of *Q. pubescens* over the 21st century covered a large and contiguous area. In this case, *Q. pubescens* is considered a species with a high potential persistence in facing climate change and with only small potential range shifts compared with its current distribution. This overall pattern was maintained even under a warmer climate change scenario and in consideration of seed dispersal limitation, forest fragmentation and a later age of reproduction. In contrast, simulations based on climate-plus-edaphic model predicted more reduced and fragmented potential habitats as the climate warmed, so that some corridors and potential area for the species were filtered out. However, the simulations also highlighted some crucial refugia for improving the persistence of the species in its current range and in facilitating its migration in novel favourable environmental conditions in response to climate change. The precision reached by the edaphic dimension provides important decision support for managers. It allows accurate inferences in terms of potential range shifts, the identification of potential corridors of migration for the species and areas where management acts could be engaged (or not) to help species, in particular by not expending resources in areas unsustainable for the species. Although our analyses focused on a unique species, such conclusions may be extended to numerous plants by considering the importance of the edaphic dimension in the niche-space definition of plant species and for species migration (Coudun *et al.*, 2006 ; Lafleur *et al.*, 2010 ; Bertrand *et al.*, 2011a), and the importance of seed dispersal and spatial fragmentation in dealing with climate change through migration (Franklin, 2010 ; Bertrand *et al.*, 2011b). A similar study should be conducted on numerous species to confirm the global importance of edaphic dimension to monitor and to predict plant range shifts under climate warming.

4.2.6. Supplementary methods

4.2.6.1. Pool of environmental variables

A pool of 17 environmental variables (depicting energy, water, light and nutritional resources) has been tested in SDM to characterize the distribution of *Q. pubescens*. Only environmental variables which are not described in the part ‘Environmental variables included in the SDMs’ of the Material and Methods section are presented below (i.e. the variables which are not relevant to explain the distribution of *Q. pubescens*). Annual mean temperature ($T_{m_{13}}$), mean temperature of July (T_{m_7}) and growing vegetation period (start from October to September; $T_{m_{4,9}}$), and minimal temperature of January (T_{min_1}) and maximal temperature of July (T_{max_7}) have been tested in SDM as proxies of energy resource and constraint. Annual precipitation ($rain_{13}$) and climatic water balance (CWB_{13}), precipitation and climatic water balance of July ($rain_7$ and CWB_7) and

growing vegetation period ($rain_{4,9}$ and $CWB_{4,9}$) have been also tested in SDMs as proxies of water resource and constraint. Solar radiations of July (rad_7) and growing vegetation period ($rad_{4,9}$) have been used as proxies of light availability for species development. All these climatic variables are computed for the 1961–1990 period and extracted from spatial grid (1-km² resolution). Temperature and precipitations were provided by the meteorological model AURELHY which mainly depends to elevation and embankment topography (see Bénichou & Le Breton, 1987 for more details), and solar radiations were provided by the Hélios model (Piedallu & Gegout, 2007). Climatic water balance (precipitations - evapotranspiration) is computed from the formula of Turc (1961) which predicts the potential evapotranspiration (PET) as a function combining temperature and solar radiations:

$$PET_{(mm/n\ days)} = n \times 0.013 \times (rad + 50) \times \left(\frac{t}{t + 15}\right)$$

where n is the number of days for the period studied, t is the mean temperature over the period studied (°C), and rad is the solar radiation over the period studied (cal/cm²/day). This formula is valuable for a relative humidity not exceeding 50% (conditions in general verified in temperate area). This formula is recognized as one of the best compromises between data availability and performance (Lu *et al.*, 2005).

In addition to soil pH (described in the main text), the C:N ratio and base saturation rate (BS) were used to characterise the nutritional resources available to tree species. The C:N ratio is an index of microbial activity and nitrogen availability (Aber *et al.*, 1998): $C:N = [C]/[N]$. Here, C:N values vary from 10 to 40. Low C:N values are found on favourable sites with high microbial activity and nitrogen supply (Andrianarisoa *et al.*, 2009). The BS is the relative abundance of base nutrients in the exchange complex: $BS = 100 \times ([Ca] + [Mg] + [K]) / ([Ca] + [Mg] + [K] + [Al] + [H])$. The BS has a gradient from close to 0 for sites with high Al content and/or low base nutrient supply to 100% for favourable sites with high availability of base nutrient cations and without Al toxicity (Cronan & Grigal, 1995). The C:N ratio and BS are inferred from floristic assemblage (see section ‘Material and methods’ in the main text for more details about the methods used to bio-indicate edaphic factors).

4.2.6.2. Variable selection in SDM

Generalized additive models (GAM; Hastie & Tibshirani, 1990) with binomial likelihoods were used to model the environmental dependence of the presence/absence of *Q. pubescens*. Each environmental variable is tested using an ascendant step-by-step selection process. First, each variable is tested independently in a simple logistic regression linking presence/absence of *Q.*

pubescens ($n = 111013$ plots for the calibration dataset) to environmental factors. The first variable selected is the one that records a significant difference compared to the null model (analysis of deviance, $P < 0.001$) and depicts the maximum of predictive performance (based on the *AUC* value). Second, each remaining environmental variable (not already selected) is combined to the previous selected variable(s) in a new model. The environmental variable selected at this step is the one that is significant (analysis of deviance, $P < 0.001$) and that shows the maximum increase of the predictive performance (*AUC* difference > 0.005) compared to the model based on the previous selected variable. Variable is not conserved when collinearity between the selected variable and the variable newly added to the model exceeds an coefficient of determination of 0.25 and 0.5 for variables belonging to a same group of resource and different group of resource (energy, water, light and nutritional resource), respectively. The step 2 is repeated until no environmental variables are significant and show an increase of *AUC* more than 0.005. Results of the variable selection are presented in **table 4-1**.

4.2.6.3. Potential bias of using a bio-indicated variable in SDM

The use of environmental variables inferred from floristic assemblage, such as soil pH in the present case, may introduce circular statistical analysis when they are used to fit SDM. In fact, plants' occurrence is used both to infer environmental factors and to fit SDM which may be considered as redundant information and therefore, may lead to overestimate the predictive performance of the bio-indicated environmental variable in SDM. To test this potential bias, we compared the performance and predictions derived from SDMs accounting for the bio-indicated pH ($SDM_{pH_{bio}}$) and the field pH observations ($SDM_{pH_{obs}}$) associated to Tm_1 and CWB_7 ($n = 2777$ plots). We showed that both models explained a similar part of the environmental determinism of the *Q. pubescens* distribution ($D^2 = 34.6\%$ and 34.5% for $SDM_{pH_{obs}}$ and $SDM_{pH_{bio}}$, respectively) and had close predictive performances (*AUC* = 0.90 and 0.89 for $SDM_{pH_{obs}}$ and $SDM_{pH_{bio}}$, respectively). Moreover, we found no significant differences between predictions based on $SDM_{pH_{obs}}$ and $SDM_{pH_{bio}}$ (Student's *t* test, $P > 0.05$). In conclusion, the bio-indicated pH variable can be considered as a pertinent and unbiased proxy of soil pH to fit SDM and predict potential distribution of *Q. pubescens*.

4.2.6.4. Test of the impact of spatial resolution in SDM

One important reason that numerous studies consider that climate conditions alone are the main large-scale drivers of species range shifts during climate change (Pearson & Dawson, 2003), is that other factors, such as nutrient, are more important at local scale. To test this assumption we

aggregated the selected environmental variables (i.e. Tm_1 , CWB_7 and pH) by computing the mean values at the 10×10 , 25×25 and 50×50 km spatial resolutions (frequently used in large-scale studies) from the initial grids (1-km^2). The occurrence of *Q. pubescens* was also aggregated at the 10×10 , 25×25 and 50×50 km spatial resolutions by summing the species presence in each pixel. The species is considered to occur in the pixel when the sum of presence exceeds one. We calibrated SDMs for each spatial resolution, and the weight of each environmental variable (i.e. Tm_1 , CWB_7 and pH) was computed from the same algorithm depicted below (see part ‘Variable selection in SDM’). Results are presented in **table 4-2**.

4.2.7. Acknowledgements

We thank G. Riofrío-Dillon, P. Mérian, J.-D. Bontemps and J. Lenoir for their helpful comments. We also thank I. Seynave for the management of the EcoPlant database; H. Brisse, P. de Ruffray, C. Vidal, J. Drapier and F. Morneau for their contributions to the Sophy and NFI databases; all who have participated in the conception of the EcoPlant, Sophy and NFI databases. EcoPlant database was funded AgroParisTech, the National Forest Department (ONF) and the French Agency for Environment and Energy Management (ADEME). This study was funded through a PhD grant to R.B. by ADEME and the Regional Council of Lorraine.

4.2.8. Author contributions

R.B. and J.-C.G. conceived the issue; R.B. led the work, formalized the ideas, designed the study and methodology, conceived and programmed the model *simRShift*, performed all the statistical analysis and wrote the paper; V.P. provided important technical support in GIS; J.-C.G. provided the EcoPlant database. All authors discussed and commented on the results.

4.3. Changements ontogéniques de niche : la niche écologique des arbres convergent vers des conditions nutritionnelles plus riches au cours de l'ontogénie

Article [3] - **Niches of temperate tree species converge towards nutrient-richer conditions over ontogeny**

Romain Bertrand^{28,29}, Jean-Claude Gégout²⁸ & Jean-Daniel Bontemps²⁸

Oikos **120** (2011), pp. 1479-1488 (DOI: 10.1111/j.1600-0706.2011.19582.x)

4.3.1. Abstract

Niche changes during a species' lifespan are known as ontogenetic niche shifts. These shifts reflect changes in resource availability, requirements, organisms' foraging ability, and/or size-dependent biotic interactions. In the plant kingdom, however, this issue remains poorly covered. We investigated nutritional niche shifts over the ontogeny of 23 temperate tree species (among nine phylogenetic families) by a synchronic approach. We used 1963 temporary phytoecological surveys conducted throughout metropolitan French forests. The realised niches of three life-history stages (seedling: < 0.5 m; sapling: > 0.5 m and < 8 m; tree: > 8 m) in each tree species were modelled on the basis of presence/absence data and the main factors of species distribution (energy, water, and nutritional resources). We computed the nutritional optima and amplitudes by bootstrapping partial response curves for the C:N ratio and base saturation rate. We assessed changes in these niche parameters over ontogeny and also evaluated the relative importance of ontogenetic shifts in the differentiation of nutritional niche among the selected tree species. The tree stage was found to occur mainly at higher nutrient availability than the seedling (+16.3% on the nutritional gradient) or sapling (+11.1%) stages. In addition, nutritional niches of tree species exhibited, successively, a niche enlargement in eutrophic conditions and a niche restriction in oligotrophic conditions during growth. These global nutritional niche shifts observed over the species' lifespan contributed moderately but significantly to the niche separation in temperate tree communities (up to 4.5%). We interpreted niche shifts as a response to an increase in nutritional requirements over ontogeny, leading to an intra-specific selection where individuals established in eutrophic soils have the maximal fitness. Biotic interactions and temporal changes in the environment may secondarily enhance or counteract the process. The importance of ontogenetic

²⁸ UMR1092 LERFoB, AgroParisTech-INRA

²⁹ ADEME

niche shifts requires consideration in the study of species autecology and plant community organisation.

4.3.2. Introduction

The ecological niche is a fundamental concept, defined as an n -dimensional hypervolume characterising the set of ecological conditions required for a species to develop (Hutchinson, 1957). In plant ecology, following the assumptions that (i) all life stages respond similarly to environmental gradients, or (ii) the adult response is stronger than the juvenile, studies have focused mostly on either the adult stage or all life stages simultaneously (Clark *et al.*, 1998a ; Collins & Carson, 2004). Although this simplification allows us to deliver a global picture of species response, its application in population dynamics is less justified. Indeed, organisms' requirements and sensitivity to environmental factors change during their lifecycle (Grubb, 1977). Grubb (1977) and Young *et al.* (2005) suggested analysing ecological niches according to critical life-history stages of species (e.g. reproduction, dispersal, growth). Ontogenetic niche shifts are therefore a crucial issue (Werner & Gilliam, 1984 ; Miriti, 2006).

In animal ecology, ontogenetic niche shifts are amply documented. Changes in resource availability and requirements (Hou *et al.*, 2008), organisms' foraging ability (Hjelm *et al.*, 2001), and/or a size-dependent change in risk of predation and other biotic interactions (Claessen & Dieckmann, 2002 ; Jones *et al.*, 2003) result in niche shifts. This process can have real impacts on community structure and dynamics (Schreiber & Rudolf, 2008). In particular, ontogenetic niche shifts affect energy transfer between ecosystems (Regeer *et al.*, 2006) and functional connectivity in landscapes, and lead to a high level of ecosystem complexity (Schreiber & Rudolf, 2008).

In vegetation ecology, ontogenetic niche shifts remain a largely unexplored concept (Young *et al.*, 2005). Habitat is imposed on plants by seed dispersal and the environmental conditions in which germination occurs (Schupp, 1995). Niche changes over a lifecycle, therefore, are the result of mortality/survivorship due to changes in resource requirements, tolerance/resistance to biotic and abiotic environments, and/or environmental conditions (Eriksson, 2002 ; Boege *et al.*, 2007 ; Lenoir *et al.*, 2009). Some studies have reported ecological niche shifts in relation to ontogeny among herbaceous (e.g. Parrish & Bazzaz, 1985), shrub (e.g. Miriti, 2006), and tree species (e.g. Stohlgren *et al.*, 1998). Ontogenetic niche convergence towards better nutrient, water, and/or light availability, driven mainly by an increase in species requirements during growth, has also been described (Parrish & Bazzaz, 1985 ; Quero *et al.*, 2008). High dependence on parental reproduction and propagule dispersion (Moore & Elmendorf, 2006), great susceptibility to environmental stress (e.g. Anderson *et al.*, 2009), and the

importance of functional trait definition (Poorter, 2007) make the regeneration niche a crucial life-history stage in determining a species' niche and distribution (Grubb, 1977 ; Young *et al.*, 2005). However, few species and life-history stages have been analysed in previous studies. In addition, most existing studies have been conducted experimentally or at small geographical scales. A general assessment of ontogenetic niche shifts in plant populations developing in the natural environment remains to be conducted (Miriti, 2006 ; Poorter, 2007).

Except for the experimental work of Parrish and Bazzaz (1985) on six annual plant species, all studies to date have focused on light and water gradients, but not on soil nutritional availability. Nevertheless, forest ecosystems in which tree species develop are mainly nutrient-constrained (Tamm, 1990), and nutrient resources are an important dimension in the ecological niches of tree species (Bigelow & Canham, 2002). For these reasons, we focused on niche shifts along soil nutrient resources (i.e. nutritional niche shifts). Following the exploration of Parrish and Bazzaz (1985), we hypothesised that niche shifts along a nutrient gradient also occur during the development of perennial tree species, and that later life-history stages actually tend to be more nutrient-demanding than early stages. In the present study, we investigated ontogenetic shifts in the realised nutritional niche within temperate tree species, by monitoring changes in optimum and amplitude (**figure 4-14**) computed from a comparison of complete ecological niche models (integrating energy, water, and nutritional dimensions). To track a general pattern of ontogenetic shifts in nutritional niche, we analysed the niches of 23 species belonging to nine phylogenetic families over a large study area (French territory) along two nutritional gradients (C:N ratio and base saturation rate). We analysed ontogeny according to three life-history stages (seedling, sapling, and tree). We addressed the following questions:

- (1) Do ontogenetic shifts in the realised nutritional niche occur among temperate tree species?
- (2) What is the nature of these shifts: expansion, contraction, or change in niche position (**figure 4-14**)?
- (3) Do the nutritional niche shifts highlight a general pattern?
- (4) Are these shifts important in the niche differentiation of tree species?

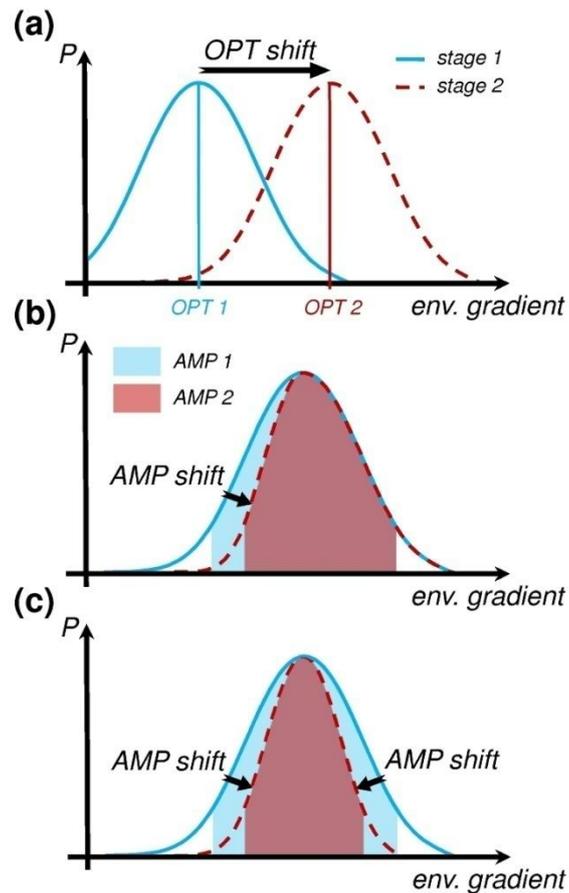


Figure 4-14: Three theoretical examples of niche shifts measured in the present study. (a) Optimum (OPT) shift: observed when high constraints (e.g. competition and requirements) tend to separate niches along the environmental gradient. **(b)** Asymmetric shift in amplitude (AMP): affects a niche when constraints act on one part (or several parts) of the gradient, leading to asymmetric niche contraction (shown here) or expansion. **(c)** Symmetric shift in amplitude: affects a niche when two opposite and globally equal pressures act along the environmental gradient, leading to symmetric niche contraction (shown here) or expansion. Niche shifts can be mixed. P = probability of presence. *env. gradient* = environmental gradient.

4.3.3. Materials and methods

4.3.3.1. Data description

To study nutritional niche shifts over ontogeny, we modelled the probability of presence of each species for each life stage as a function of environmental indicators (realised niche model) and compared the resulting response curves along the nutrient gradient. We used the EcoPlant database (Gégout *et al.*, 2005), which contains more than 6400 georeferenced floristic surveys coupled with soil analyses, distributed throughout metropolitan French forests. Most of the plots had an area of 400 m². The plots were prospected during the growing period of vegetation, and a

complete species list (coded by presence/absence), coupled with vegetation layer information, was compiled. To exclude the early stages of forest succession, which depend highly on land use or pasture abandonment, and to limit the local environmental change due to stand maturation, we selected sites having a tree layer (size > 8 m). The surveys sampled did not undergo sudden disturbance (e.g. fire, storm) which could cause apparent ontogenetic niche shifts. We analysed a total of 1963 plots sampled between 1970 and 2003 (**figure 4-15**).

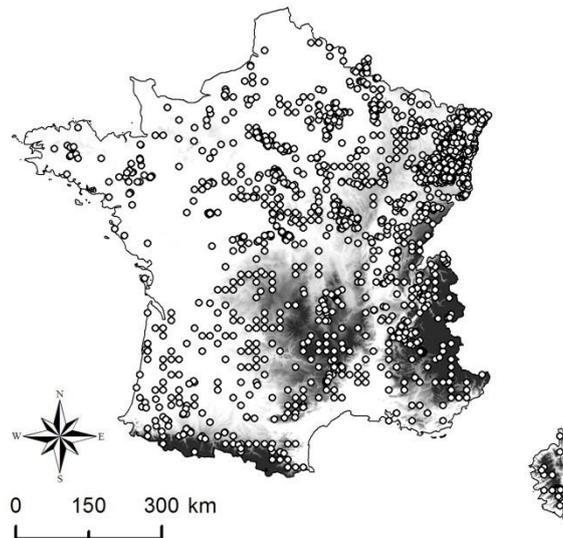


Figure 4-15: Spatial distribution of the 1963 sites investigated on a gray-scale topographic map of France.

Because the plots are temporary, we could not monitor species populations over the total lifespan. Rather, we performed a synchronic analysis of ontogenetic niche shifts, based on the niche comparison at different life-history stages. In agreement with Grubb (1977) and Quero et al. (2008), we chose to analyse niche evolution in a broad range of successive life stages. Three life stages based on size thresholds documented in the database were distinguished: the seedling stage (< 0.5 m; coded H), the sapling stage (from 0.5 m to 8 m; coded S) and the tree stage (> 8 m; coded T). This thus made it possible to distinguish between two phases in ontogeny: growth (i.e. the transition from H to S and from S to T) and recruitment (i.e. the transition from T to H, characterised by reproduction, dispersion, and seedling establishment).

To derive acceptable ecological niche models, we examined species that met a presence criterion of more than 30 occurrences in at least two life stages (mean species occurrence [standard deviation] = 194 [182]). We focused on 23 temperate tree species belonging to nine phylogenetic families, including angiosperms and gymnosperms: *Aceraceae* (*Acer campestre*, *Acer platanoides*, and *Acer pseudoplatanus*), *Betulaceae* (*Betula pendula*, *Betula pubescens*, and *Carpinus betulus*),

Fagaceae (*Fagus sylvatica*, *Castanea sativa*, *Quercus humilis*, *Quercus petraea*, and *Quercus robur*), *Oleaceae* (*Fraxinus excelsior*), *Pinaceae* (*Abies alba*, *Picea abies*, and *Pinus sylvestris*), *Rosaceae* (*Prunus avium*, *Sorbus aria*, *Sorbus aucuparia*, and *Sorbus torminalis*), *Salicaceae* (*Populus tremula*), *Tiliaceae* (*Tilia cordata* and *Tilia platyphyllos*), and *Ulmaceae* (*Ulmus minor*).

4.3.3.2. Environmental variables included in niche models

To avoid the potential confounding effects of niche dimensions other than the nutritional one, the environmental variables were selected to cover the main factors of plant species distribution (energy, water, and nutritional resources; Coudun *et al.*, 2006). The available energy was represented by the mean temperature of the growing season, taken as April–September (T_{m49}). The available water was represented by the summer climatic water balance (CWBs; precipitation - potential evapotranspiration, based on the work of Turc [1961], summed from July to August). Mean monthly temperature and water balance data for 1961–90 period were extracted from the meteorological model AURELHY spatialised at a 1-km² resolution (Bénichou & Le Breton, 1987).

The C:N ratio and base saturation rate (BS) were used to characterise the nutritional resources available to tree species. The C:N ratio is an index of microbial activity and nitrogen availability (Aber *et al.*, 1998): $C:N = [C]/[N]$. Here, C:N values vary from 10 to 40. Low C:N values are found on favourable sites with high microbial activity and nitrogen supply (Andrianarisoa *et al.*, 2009). The BS is the relative abundance of base nutrients in the exchange complex: $BS = 100 \times ([Ca] + [Mg] + [K])/([Ca] + [Mg] + [K] + [Al] + [H])$. The BS has a gradient from close to 0 for sites with high Al content and/or low base nutrient supply to 100% for favourable sites with high availability of base nutrient cations and without Al toxicity (Cronan & Grigal, 1995). Each variable was measured in the laboratory from the upper organo-mineral A layer of sample soils. Soil samples were air-dried and sieved at 2 mm. Exchangeable Ca, K, Mg, and Al were extracted at the soil pH and identified by spectrometry. Protons were identified by titration. The total carbon and nitrogen contents were determined by the Anne (chromic acid digestion) and Kjeldahl methods, respectively (Kjeldahl, 1883 ; Anne, 1945). The correlation between C:N ratio and BS was very low over the sample ($R^2 = 0.175$).

4.3.3.3. Modelling method

Generalised additive models (GAM; Hastie & Tibshirani, 1990) with binomial likelihoods were used to model the environmental dependence of the presence/absence of each species at the three different life-history stages considered. GAMs do not require any assumption regarding

the shape of the response curves to environmental factors (e.g. Oksanen & Minchin, 2002). We fitted all niche models through the equation $g(P_{species, stage}) = s_1(Tm49) + s_2(CWBS) + s_3(C:N) + s_4(BS)$, where g is the logistic link function, $P_{species, stage}$ is the probability of presence, conditional to the environmental state, estimated for one species and life-history stage, and s_x are smoothing functions for environmental indicators, estimated non-parametrically with local cubic splines. We limited the degrees of freedom of the smoothness to four. We assessed the effect of the explanatory variables in the niche model by an analysis of deviance (Hastie & Tibshirani, 1990). We also computed D^2 values for each model: $D^2 = 100 \times (null\ deviance - deviance\ model) / null\ deviance$. D^2 represents the percentage of deviance explained by the model and was used to assess the performance of the fitted models (Yee & Mitchell, 1991).

4.3.3.4. Estimation of niche parameters with bootstrap simulations

We estimated the niche parameter values from the partial response curves for the C:N ratio and BS, extracted from the niche models. Using partial response curves allowed us to demonstrate the effect of the nutrient variables on the species occurrence, once the other environmental variables were taken into account. For accurate estimation of niche parameters, we used a bootstrap approach. For each species, life-history stage, and nutrient gradient, we estimated the empirical bootstrap distribution of the niche parameters from n bootstrapped niche models and computed the mean value as the best estimator of the niche parameters.

Two parameters were used to summarise the niche characteristics (ter Braak & Looman, 1986): the ecological optimum (OPT) and the ecological amplitude (AMP). OPT is the ecological gradient value for which the probability of presence is maximal. AMP is the ecological gradient range in which the presence conditions are optimal. It was computed as the range containing 80% of the distribution of probability of presence (Gégout & Pierrat, 1998). This way of measuring the amplitude allows a clear numerical comparison between regions and is applicable to any response shape (symmetric and asymmetric). We computed the OPT and AMP values from 5000 bootstrapped niche models (**figure 4-16**).

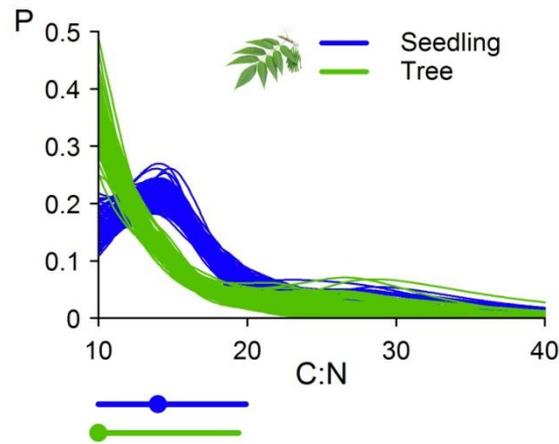


Figure 4-16: C:N ecological response curves ($n = 100$ bootstraps) of *Fraxinus excelsior* in the seedling (H) and tree (T) stages. Optima positions and niche amplitudes computed from the 100 fitted curves are shown by points and lines, respectively, below the figure. P = probability of presence.

We postulated that ontogenetic niche shifts, in addition to OPT (figure 4-14a) and symmetric AMP shifts (figure 4-14c), may affect the shape of the ecological response curves. Asymmetric shifts may also affect AMP, through expansion or restriction in one part of the niche (figure 4-14b). For this reason, we defined and compared the partial amplitudes of successive life-history stages in both the oligotrophic (AMP_o) and eutrophic (AMP_e) parts of the nutritional gradient. Oligotrophic and eutrophic conditions were separated by the OPT position. We assessed AMP_o and AMP_e as described above, i.e. as the range containing 80% of the distribution of probability of presence on each part of the gradient. To avoid any bias in the comparison of partial amplitudes between life-history stages, we compared them along an equal nutrient gradient range (defined as the minimum gradient range where the probabilities of presence of both life stages were higher than 0) and between life stages undergoing an OPT shift of less than 10% of the ecological gradient.

To standardise the range and sense of variation in nutritional variables, we expressed them as percentages. The C:N ratio values were reversed, so that the standardised gradient exhibits an increasing nutrient supply. First, we compared the OPT, AMP, AMP_o, and AMP_e values over the three life stages. Ecological niche shifts (S) were identified by niche parameter differences between successive life-history stages: $S_{(species, stage 2, stage 1)} = np_{(species, stage 2)} - np_{(species, stage 1)}$, where np are the niche parameter values of both life-history stages (stages 2 and 1 are the last and early stages in the ontogeny phase, respectively). To determine the general pattern among temperate species, we analysed the niche shifts by considering the 23 species simultaneously (species were not analysed individually). The nutritional niche shifts were tested by non-parametric tests (the Kruskal-Wallis rank sum test [KWt] and Wilcoxon signed-rank test [Wt]). In order to assess the

relative importance of ontogenetic shifts in the nutritional niche separation of the 23 temperate tree species, we evaluated the respective weights of both ontogenetic stage and interspecific differences in the variation of niche parameters (only OPT and AMP were tested), using an analysis of variance (ANOVA). The importance of ontogenetic niche shifts was measured using the decomposition of variation: $100 \times (SS_{onto}/SS_{tot})$, where SS represents the ontogenetic portion (*onto*) and the total (*tot*) of the sum of the squares. All computations were performed in the R environment (R Development Core Team, 2010). We used the GAM package (Hastie, 2010) to derive the ecological niche models.

4.3.4. Results

All ecological niche models computed from the 5000 bootstraps were significant (comparison to null model by analysis of deviance: $P < 0.05$). The environmental factors used to model the ecological niches were better predictors in the older than early life stages (see the increase in D^2 values over ontogeny in Table 1). The nutritional dimensions were significant in more than 85% of the bootstrapped niche models (**table 4-3**). This percentage did not differ significantly over ontogeny (KWt: $df = 2, P = 0.38$).

Table 4-3: Comparison of ecological niche models derived for each tree species and life-history stage.

| Species | D^2 (%) | | | BS (%) | | | C:N (%) | | |
|----------------------------|------------|------------|------------|--------|------|------|---------|------|------|
| | H | S | T | H | S | T | H | S | T |
| <i>Abies alba</i> | 27.8 (1.9) | 34 (1.9) | 45.4 (2.1) | 81.5 | 82.4 | 76.4 | 100 | 99.9 | 100 |
| <i>Acer campestre</i> | 24.9 (2.2) | 29.6 (1.9) | 34.8 (2.2) | 100 | 100 | 100 | 99.9 | 98.3 | 82.1 |
| <i>Acer platanoides</i> | | 18.8 (2.8) | 24.4 (3.9) | | 99.9 | 92.4 | | 84.6 | 77.8 |
| <i>Acer pseudoplatanus</i> | 14.5 (1.6) | 19 (1.8) | 26.4 (2) | 98 | 100 | 100 | 96.2 | 100 | 100 |
| <i>Betula pendula</i> | 27.5 (4.7) | 19.9 (2.8) | 18.9 (1.9) | 99.7 | 99.5 | 100 | 17 | 99.4 | 39.3 |
| <i>Betula pubescens</i> | | 35.5 (5.2) | 29.1 (4.1) | | 73 | 89.7 | | 86.8 | 75.2 |
| <i>Carpinus betulus</i> | 20.4 (2) | 24.8 (1.6) | 29.1 (1.6) | 96.9 | 99.9 | 100 | 100 | 100 | 100 |
| <i>Castanea sativa</i> | 21.2 (2.6) | 22.9 (2.3) | 23.4 (2.2) | 99.1 | 100 | 100 | 55.1 | 96.3 | 98.6 |
| <i>Fagus sylvatica</i> | 11.4 (1.2) | 14.9 (1.3) | 18.9 (1.4) | 17.8 | 99.6 | 97.2 | 100 | 100 | 100 |
| <i>Fraxinus excelsior</i> | 19.3 (1.6) | 19 (1.7) | 31.2 (2) | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 |
| <i>Picea abies</i> | 32 (2.9) | 30.8 (2.2) | 31.7 (2.1) | 99.8 | 56 | 34.8 | 85.1 | 99.7 | 89 |
| <i>Pinus sylvestris</i> | 27.6 (5) | 29.2 (3.5) | 16.3 (2) | 96.8 | 52.1 | 81.6 | 97.3 | 100 | 100 |
| <i>Populus tremula</i> | 22 (3.1) | 20.6 (2.7) | 17.9 (2.2) | 99.9 | 99.6 | 97.4 | 31.2 | 48.8 | 55.6 |
| <i>Prunus avium</i> | 15.9 (2) | 16.1 (1.7) | 17.4 (1.7) | 79.3 | 99.9 | 99.8 | 100 | 100 | 100 |

4. FACTEUR MODULANT LA REPOSE AU RECHAUFFEMENT CLIMATIQUE
CONTRIBUTION DES NICHES ONTOGENIQUES

| | | | | | | | | | |
|---------------------------|------------|------------|------------|------|------|------|------|------|------|
| <i>Quercus humilis</i> | 41.1 (5.2) | 38.6 (3.9) | 36.9 (2.9) | 99.9 | 100 | 100 | 89.2 | 87.7 | 97.6 |
| <i>Quercus petraea</i> | 12.9 (1.8) | 16.9 (1.9) | 25.5 (1.6) | 82.5 | 99.5 | 96.7 | 99.9 | 100 | 100 |
| <i>Quercus robur</i> | 14 (2) | 21 (2.5) | 23.7 (1.5) | 75.4 | 93.6 | 38.8 | 69.2 | 32.9 | 100 |
| <i>Sorbus aria</i> | 23.8 (4) | 20 (2.1) | 24.9 (2.5) | 99.9 | 100 | 100 | 97.2 | 100 | 93.1 |
| <i>Sorbus aucuparia</i> | 27.7 (2.6) | 22.1 (1.9) | 30.2 (3.7) | 90 | 67.9 | 10.5 | 94.5 | 83.9 | 19.3 |
| <i>Sorbus torminalis</i> | 21.1 (2.3) | 22.5 (2) | 20.7 (2) | 93.3 | 98.5 | 100 | 99.2 | 100 | 99.6 |
| <i>Tilia cordata</i> | | 22.3 (2.9) | 25.7 (3) | | 69.1 | 68.8 | | 100 | 87.7 |
| <i>Tilia platyphyllos</i> | | 28.4 (4) | 41.4 (4.5) | | 100 | 100 | | 76 | 51.1 |
| <i>Ulmus minor</i> | | 34.3 (3.7) | 40.9 (3.3) | | 100 | 100 | | 91.4 | 97.6 |
| All species | 22.5 (7.9) | 24 (7) | 27 (8.2) | 89.4 | 91.2 | 85.8 | 85 | 91 | 86.3 |

Results were computed from 5000 bootstrapped niche models. D^2 is the mean value of the percentage of deviance explained by the model (standard deviations are in parentheses). BS (for base saturation rate) and C:N (for C:N ratio) represent the percentage of bootstraps within the nutrient variables that are significant (analysis of deviance: $P < 0.05$). H = seedling stage; S = sapling stage; T = tree stage.

4.3.4.1. Niche optimum shifts

The positions of optima (OPT's) changed over ontogeny (KWt: $df = 2$, $P = 0.011$) (**figure 4-17**). We reported that tree stage mainly occurred in higher nutritional conditions than early life stages: +15.3% [SD = 22.6] and 5.2 units [SD = 5.3] along the BS and the C:N ratio gradient on average, respectively (**figures 4-16 and 4-17**). We observed this pattern in 88.9% of cases. During growth, the OPT shifts were significant and were sharper from sapling to tree stage (mean shift [SD] = +11.1% [16.8] of nutritional supply, paired Wt: $P < 0.001$) than from seedling to sapling stage (mean shift [SD] = +4.8% [23.1], paired Wt: $P = 0.031$). The recruitment phase (transition from T to H) displayed high and significant OPT shifts towards nutritional supplies lower than those in the adult stage (mean shift [SD] = -16.3% [20] of nutritional supply, paired Wt: $P < 0.001$, **figure 4-17**).

We found that both ontogeny (ANOVA: $df = 2$, $P < 0.05$) and interspecific differences (ANOVA: $df = 22$, $P < 0.001$) contributed significantly to the separation of nutritional optima among the 23 temperate tree species. Ontogeny-related and interspecific differences explained 4.5% and 60.6% of the variation of nutritional optima positions, respectively.

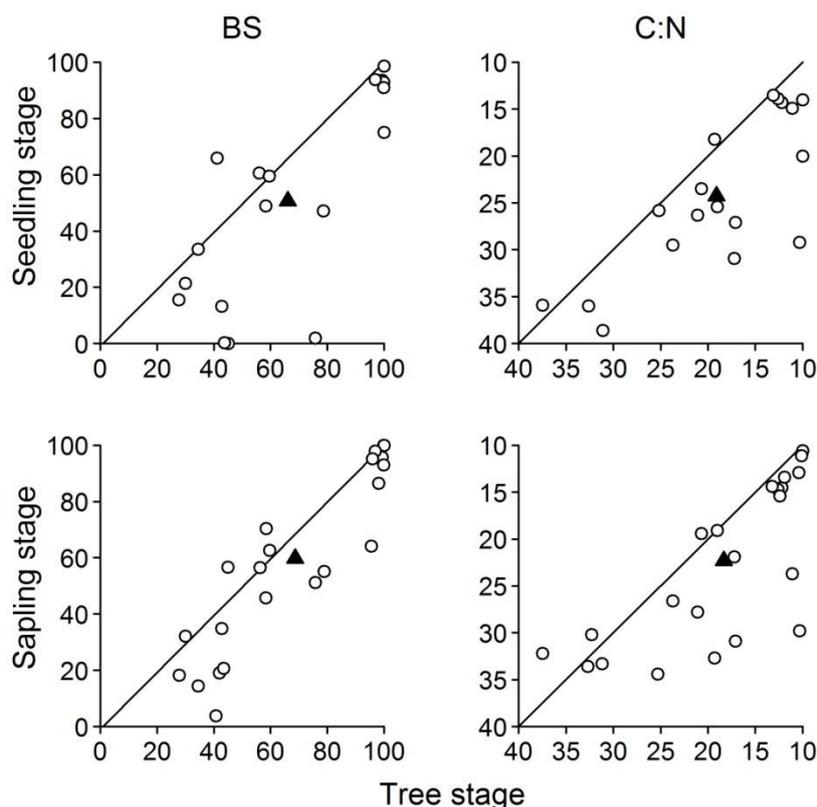


Figure 4-17: Optima positions of the tree species on the BS (expressed in percent) and C:N gradients for the three life-history stages. Tree species plotted are those for which an ecological response curve was derived. Points indicate species optima positions. Black triangles represent the scatter plot barycentre. Optima positions below the straight line ($y = x$) indicate a better nutritional resource supply in the tree stage than in earlier stages. To maintain the same optimum shift signification between nutrient gradients, the C:N values appear in decreasing order on the axes (because low C:N values indicate the best N-availability). BS and C:N values are not standardised.

4.3.4.2. Niche amplitude shifts

We observed no significant change in niche amplitude (AMP) over the entire lifespan of the species (KWt: $df = 2$, $P = 0.68$). However, significant opposite shifts were reported over the growth phase (paired Wt: $P = 0.039$): niche enlargement from seedling to sapling stage (mean shift [SD] = +4.5% [11.6]), followed by niche restriction from sapling to tree stage (mean shift [SD] = -3.5% [14.05]).

The niche amplitude over ontogeny evolved differently in oligotrophic and eutrophic conditions (**figure 4-18**). During tree growth, the nutritional niche enlarged significantly in nutrient-rich conditions from seedling to tree stage (mean shift [SD] = +3.6% [6.1]) (**figure 4-18**). In contrast, significant niche restriction occurred in nutrient-poor conditions from sapling to tree stage (mean shift [SD] = -2.6% [11.5]) (**figure 4-18**). Conversely, recruitment led to a

significant niche restriction under high resource availability (mean shift [SD] = -8.5% [7.3]) and to significant niche expansion under low resource availability (mean shift [SD] = +2.8% [12.9]) (figure 4-18).

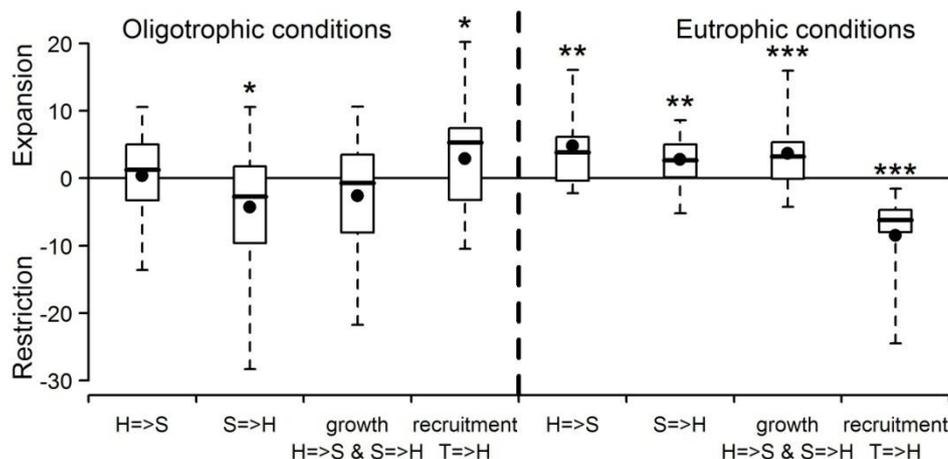


Figure 4-18: Niche amplitude shifts over ontogeny in both oligotrophic and eutrophic conditions in quasi optimum stability conditions (OPT shift < 10% of gradient). Developmental transitions are indicated by arrows ("=>" = towards; H = seedling; S = sapling; T = tree). Boxes represent the inter-quartile range (25th to 75th percentile; median as horizontal segments; mean as points), and whiskers indicate the 5th and 95th percentiles. Significant shifts are highlighted by non-parametric paired-sample Wilcoxon signed rank tests (one-sided difference; significance: * = $P < 0.05$; ** = $P < 0.01$; *** = $P < 0.001$).

We found no significant contribution of ontogenetic niche shifts to the differences in nutritional amplitude among the 23 temperate tree species (ANOVA: $df = 2$, $P = 0.71$). Only the effect of species explained the differences in the nutritional amplitude (ANOVA: $df = 22$, $P < 0.001$).

4.3.5. Discussion

The effects of ontogeny on the ecological niche of plant species long-lived tree species in particular remain largely unknown. Because the forest ecosystems in which tree species develop are mainly nutrient-constrained (Tamm, 1990), we postulated that shifts in nutritional niche occur over the species' lifespan, and that later life-history stages tend to be more nutrient-demanding. Using an appropriate methodology to carefully control the effects of other water and energy factors on the probability of presence of species, we investigated shifts in the realised niche over ontogeny along the nutritional gradients for 23 temperate tree species. A working assumption was that true ontogenetic shifts in the fundamental niche of species, if they exist, result in a selection

process of species individuals, and can be attested in the realised niche, assessed from presence/absence data.

We tried to avoid confounding factors (water and energy resources, for which we used the summer water balance and mean temperature of the growing season) in the assessment of ecological niches. We also tried to avoid arbitrary mathematical formulations of the response curves, since asymmetric shifts should be allowed. Therefore, we used non-parametric generalized additive models (GAM). GAMs are sensitive to border effects and multi-modal response curves (Oksanen & Minchin, 2002). For these reasons, we derived niche models with strong smoothing and computed the niche parameters by bootstrapping (Heikkinen & Makipaa, 2010). Our life-history stage classification was based on three classes of tree size (see Methods). Using size rather than age as a proxy for developmental stage is consistent with the size-dependence of tree growth and most functional processes (West *et al.*, 2001 ; Peñuelas, 2005).

In the 23 species studied, we have shown significant shifts in the nutritional dimension of the niche over life stages. We first highlighted a general pattern (representative of 88.9% out of cases studied), which is especially marked from sapling to tree stage, in which the nutritional niche converged towards conditions of nutrient-richer supply (**figure 4-19**). Second, successive asymmetric shifts affected nutritional niche amplitude over ontogeny, leading to niche restriction (from sapling to tree stage) and niche expansion (from seedling to sapling stage and from sapling to tree stage) in oligotrophic and eutrophic conditions, respectively, during tree growth (**figure 4-19**). Conversely, niche contraction in nutrient-rich conditions and both niche expansion and an optimum shift towards nutrient-poorer conditions led to seedling development in oligotrophic conditions during recruitment (**figure 4-19**). The coherence between optimum shifts and asymmetric amplitude shifts over the species' lifespan (observed when optimum shifts were small) suggested a sequential response of nutritional niches to increased nutritional constraints: when such constraints are minor, only niche amplitude is affected (**figures 4-14b and c**). Shifts in the optimum are observed with increasingly severe constraints (**figure 4-14a**).

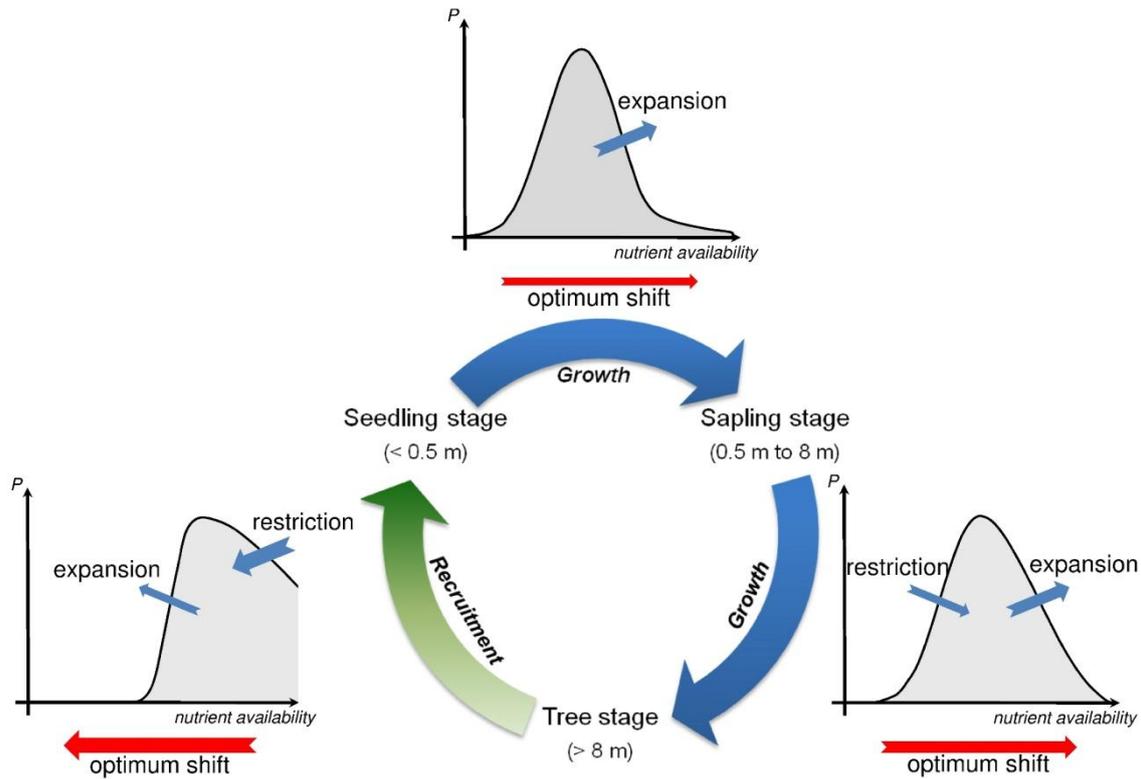


Figure 4-19: Main nutritional niche shifts over the ontogeny of temperate tree species. Arrows represent shifts leading to the nutritional niche in the next life-history stage. Arrow thickness varies with the intensity of the niche shift. P = probability of presence.

4.3.5.1. Increase in nutritional requirements over tree species' lifespan

The observed shifts were identified by comparing the average response of species populations documented in the EcoPlant database and partitioned according to life-history stages. The ecological niche of the seedling stage is an instantaneous picture of conditions required for tree species establishment. In contrast, the realised niche of the adult stage integrates all the variations in environmental conditions experienced over the lifespan. Hence, in addition to true ontogenetic effects, global or local temporal changes in the environment may cause these apparent shifts (Lenoir *et al.*, 2009).

Over the last century, temperate forest ecosystems have undergone global nitrogen enrichment due to atmospheric deposition, which has caused both eutrophication and base cation depletion through soil acidification (Vitousek *et al.*, 1997 ; Erisman & de Vries, 2000 ; Lövblad *et al.*, 2004). In France, nitrogen enrichment has remained moderate over the last decade at levels of deposition not exceeding 0.0015 kg/m²/yr (Croisé *et al.*, 2005). Were the long-term anthropogenic soil changes to account for the apparent niche shifts reported, older stages would be expected to occur mainly under conditions of both richer N and poorer base cation

availability, as observed by Thimonier *et al.* (1994) in northeastern France. Here, the temporal niche changes observed over species' lifespan are consistent with eutrophication but not with acidification and base cation depletion hypothesis. According to this and because increasing nitrogen concentration contributes greatly to soil acidification (Vitousek *et al.*, 1997 ; Erisman & de Vries, 2000), the atmospheric deposition seems unconvincing as the single cause of apparent niche shifts towards higher N-availability.

Local changes in soil conditions related to ecosystem maturation or changes in species composition (plant-soil interactions) may also play a role in these apparent niche shifts. While such interactions are acknowledged in tree species, they however appear in contradiction with our finding. In general (except e.g. nitrogen-fixing species), tree species tend to depress the nutritional status of forest soils, and participate to soil acidification (Binkley & Richter, 1987 ; Van Breemen & Finzi, 1998 ; Ehrenfeld *et al.*, 2005). This relies on several mechanisms including: (i) an increase in the nutrient demand as trees grow, implying increased nutrient uptake and sequestration in the living biomass (Binkley & Richter, 1987), (ii) a net flux of protons in soils, resulting from root uptake exchanges (Binkley & Richter, 1987 ; Ehrenfeld *et al.*, 2005), and (iii) the fall of low-quality litters, of high lignin content, favouring carbon accumulation and the release of organic acids in forest soils (Binkley & Richter, 1987 ; Binkley & Giardina, 1998 ; Ehrenfeld *et al.*, 2005).

Soil acidification has been evidenced specifically in several genus, e.g. *Picea* (Binkley & Giardina, 1998), *Pinus* (Ehrenfeld *et al.*, 2005), *Fagus* (Finzi *et al.*, 1998 ; Godefroid *et al.*, 2005) and *Quercus* (Finzi *et al.*, 1998). Conversely, we found that the tree stage of these genus occurred in better nutritional conditions than early stages (*Picea abies*: +45%; *Pinus sylvestris*: +12%; *Fagus sylvatica*: +8.6%; *Quercus humilis*: +8.5% on average along the BS gradient). Moreover, nutritional niches were derived from vegetation plots sampled in mature forest stands (mean tree canopy cover = 69% [computed from 858 plots for which information was available]) and not along forest succession stages involving soil changes during stand maturation (Godefroid *et al.*, 2005). The reported apparent shift towards higher soil nutritional status over ontogeny is thus in conflict with the plant-soil interaction hypothesis with respect to soil nutritional status.

Ontogenetic shifts in realised niche encompass changes in both abiotic requirements, but also biotic interactions during the species' lifespan (Young *et al.*, 2005). Nutrient allocation studies performed over the complete tree lifespan have found that nutrient and biomass accumulation are very similar (e.g. Peri *et al.*, 2006), suggesting that later life-history stages tend to be more nutrient-demanding. In the present study, both the higher mortality rate in nutrient-poor conditions and ontogenetic niche convergence towards nutrient-richer conditions are consistent with this hypothesis. This effect on niche shifts may also be strengthened by the high Al

concentration in acidic soils (with low BS), leading to toxicity effects and higher mortality (Cronan & Grigal, 1995). Under the competition hypothesis, we would expect that higher competitive ability of the tree stage may inhibit seedling and sapling growth and/or suppress individuals in oligotrophic conditions (Schwinning & Weiner, 1998). Both niche restriction in the oligotrophic conditions and niche shift towards better nutrient supply during growth (**figure 4-19**) were found to be consistent with this hypothesis. However, belowground competition subsides with improved nutrient availability (Wilson & Tilman, 1991 ; Coomes & Grubb, 2000). Because the niche shifts were also observed between life-history stages in eutrophic conditions (**figure 4-17**), competition alone cannot drive the observed niche shifts.

Among the different drivers likely to change the nutritional realised niche in temperate tree species development, true ontogenetic niche shifts, including increases in growth requirements, appear to be the most plausible explanation. Biotic interactions and environmental changes may counteract (e.g. acidification, plant-soil interaction) or enhance (e.g. eutrophication, competition) ontogenetic niche shifts.

4.3.5.2. *Importance of ontogenetic niche shifts*

In contrast to mobile species, plants cannot actively seek environmental conditions that maximise survivorship and growth in each life-history stage. Considering this major constraint, ontogenetic niche shifts during growth can only result in species population mortality. Thus, the ontogenetic niche convergence towards nutrient-richer conditions (**figure 4-19**) implies that mortality occurs in oligotrophic conditions, following increased nutritional requirements during growth. Because these shifts were inferred from presence/absence data (which is less sensitive than abundance data), ontogenetic niche shifts appear strong enough to induce local extinction in the less favourable sites for species. Nevertheless, the successive asymmetric shifts in niche width highlighted the importance of species' tolerance faces biotic and abiotic constraints over ontogeny (Pearman *et al.*, 2008a). The observed ontogenetic niche shifts are therefore interpreted as a consequence of an intra-specific selection process where individuals established in eutrophic conditions have the maximal fitness. Consistent with this interpretation, several studies have shown that tree species undergo selection towards higher nutrient, light, water availability, and/or water-use efficiency (Parrish & Bazzaz, 1985 ; Donovan & Ehleringer, 1991 ; Stohlgren *et al.*, 1998 ; Cavender-Bares & Bazzaz, 2000 ; Quero *et al.*, 2008). That numerous species exhibit temporal niche shifts towards high nutrient, light and water availability may thus be interpreted as the first evidence of a general niche shift process towards better resource supplies during plant development.

A number of authors have suggested that the ecological niche of early life stages is the main factor defining the species' niche space and distribution (e.g. Grubb, 1977). It has been demonstrated that the juvenile niche becomes important in stress/disturbance conditions (Anderson *et al.*, 2009) and can have long-lasting effects on the form and shape of plant species (Poorter, 2007). Both the highest environmental dependence of tree stage occurrence (**table 4-3**) and the intra-specific selection towards higher nutritional conditions over ontogeny found in this study indicate that the mature life-history stage is crucial. Because seedling establishment is constrained by adult-stage location and reflects the original niche position (Anderson *et al.*, 2009), both the juvenile and adult stages are important in determining the species' niche. In the actual context of environmental changes, the integration of ontogenetic variations into the niche concept (especially as they relate to the juvenile and adult life stages) should improve the accuracy of species distribution models. It should also make it easier to distinguish between environment- and ontogeny-driven distribution shifts with time.

In tree communities, niche separation and life-history trade-off are known to play a significant role in species' coexistence and community organisation (Bigelow & Canham, 2002 ; Silvertown, 2004). The high inter-specific niche differentiation that we report underlines the importance of niche separation. However, species' development can interfere greatly with the main drivers of community organisation (Comita *et al.*, 2007 ; Anderson *et al.*, 2009): ontogenetic niche convergence towards high resource availability was shown to also contribute to niche differences in the temperate tree species (by up to 4.5%). It would be even higher if one-to-one comparisons of neighbouring species on the nutrient gradients were considered. The theories of both co-existence and community organisation should be expanded to consider ontogenetic niche shifts.

4.3.6. Acknowledgements

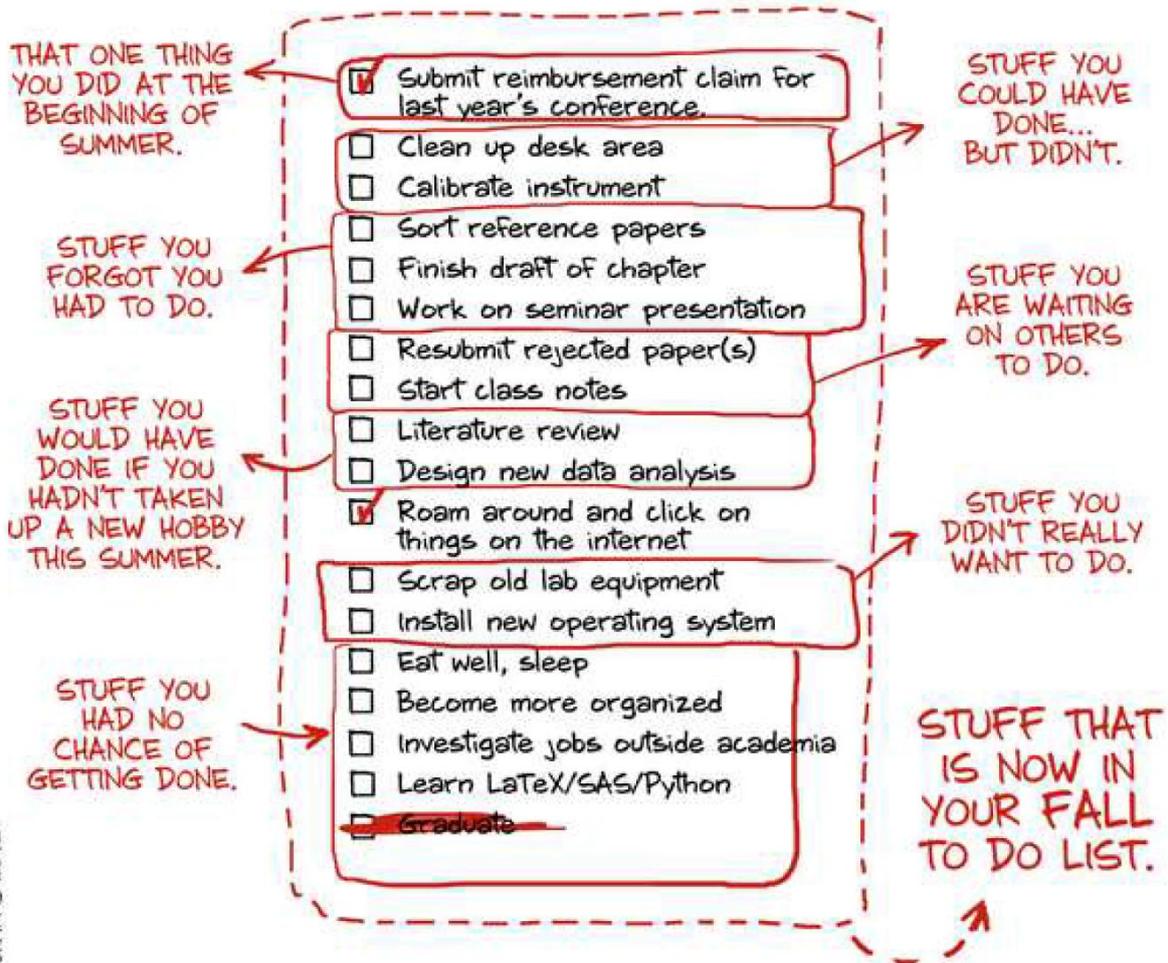
We thank Jean-Claude Pierrat for his statistical advice. We also thank Gabriela Riofrío-Dillon, Marie Charru, Pierre Mérian, François Lebourgeois and Damien Marage for their helpful comments, and all those who have taken part in the conception of the EcoPlant database. This study was funded through a PhD grant to R.B. by the French Agency for Environment and Energy Management (ADEME) and the Regional Council of Lorraine. The phytoecological database (EcoPlant) was funded by the French Institute of Agricultural, Forest and Environmental Engineering (ENGREF, AgroParisTech) and ADEME.

4.3.7. Author contributions

R.B. and J.-C.G. conceived the issue and designed the study; R.B. led the work, formalized the ideas, designed the methodology and the modelling approach, performed all the statistical analysis, interpreted the results and wrote the paper; J.-C.G. provided the EcoPlant database and supervised the work; J.-D.B. contributed actively to improve the clarity of the paper. All authors discussed and commented on the results.

Summer's almost over!
Time to check...

YOUR SUMMER TO DO LIST



JORGE CHAM © 2012

WWW.PHDCOMICS.COM

5. DISCUSSION GÉNÉRALE

5.1. Réponse de la végétation forestière au réchauffement climatique

Jusqu'à l'impact récent du réchauffement climatique sur la végétation a surtout été étudié en montagne, de l'échelle régionale à globale, au travers du déplacement des plantes (e.g. Parmesan & Yohe, 2003 ; Root *et al.*, 2003 ; Lenoir *et al.*, 2008 ; Jump *et al.*, 2012) et, de l'échelle locale à régionale, pour ce qui est des changements de compositions d'espèces dans les communautés (e.g. Pauli *et al.*, 1996 ; Pauli *et al.*, 2007 ; le Roux & McGeoch, 2008 ; Vennetier & Ripert, 2009 ; Lenoir *et al.*, 2010a). En plaine, les études sont beaucoup plus rares, principalement en raison de difficultés méthodologiques (Jump *et al.*, 2009 ; à ma connaissance seuls Woodall *et al.*, 2009 ont réussi à quantifier les déplacements de 30 espèces tempérées d'arbres des Etats-Unis avant 2011). Pourtant, la végétation présente en plaine semble particulièrement menacée par la hausse des températures du fait de l'importante distance de migration présumée pour que les espèces conservent leur niche climatique (e.g. Jump *et al.*, 2009 ; Loarie *et al.*, 2009 ; Ackerly *et al.*, 2010). Que ce soit en plaine ou en montagne, les déplacements et les changements de composition des communautés végétales actuels ont souvent été interprétés comme une réponse au réchauffement climatique sans pour autant fournir une preuve directe de cette relation (e.g. Lenoir *et al.*, 2008). Il manquait donc, une étude conduite à large échelle spatiale à la fois en plaine et en montagne pour quantifier la réponse des communautés végétales vis-à-vis du réchauffement climatique récent (Jump *et al.*, 2009 ; Tingley & Beissinger, 2009). Une telle étude a été réalisée pour la première fois dans cette thèse (chapitre 3), afin de suivre le remaniement des communautés végétales herbacées des forêts françaises de plaine et de montagne induit par le réchauffement climatique entre 1965 et 2008.

5.1.1. Un remaniement des communautés plus ou moins retardé

Au chapitre 3, il a été montré que depuis 1987 le réchauffement climatique a induit des changements plus ou moins importants de composition d'espèces au sein des communautés végétales des forêts françaises (**figures 3-10 et 3-11**). En montagne, la température estimée à partir de la composition floristique des communautés au cours de la période 1987–2008 est plus chaude de 0.54°C que celle observée avant 1987, révélant un remaniement des communautés vers des assemblages de plantes herbacées dont les conditions optimales de présence sont adaptées à un environnement plus chaud. La flore forestière de montagne s'est trouvée remaniée dès les premières années compensant 60.7% du réchauffement climatique actuel sur la période 1987–2008 à une vitesse de +0.26°C par décennie. Une vitesse de compensation du réchauffement climatique par les communautés végétales très proche de celle estimée par Lenoir *et al.* (2008),

dont l'étude, basée sur une méthode différente, montrait que le déplacement actuel des plantes herbacées vers les sommets des principaux massifs montagneux français compensait une hausse des températures de $+0.25^{\circ}\text{C}$ par décennie. Une récente étude conduite sur 17 régions montagneuses à travers l'Europe est arrivée à des conclusions très proches de celles présentées dans cette thèse (Gottfried *et al.*, 2012). Elle montre en effet que la composition de la végétation alpine observée au-dessus de la limite forestière s'était « réchauffée » entre 2001 et 2008 (un processus nommé *thermophilization* de la flore par les auteurs ; Gottfried *et al.*, 2012). Bien que la flore forestière de montagne n'ait pu compenser que partiellement le réchauffement du climat entre 1965 et 2008 (la compensation atteint 68.2% en 2008), la hausse des températures bio-indiquées par les assemblages floristiques récents est telle qu'elle conforte à l'échelle des communautés le caractère général du déplacement des aires de distribution des plantes vers les sommets ou du moins la très nette supériorité de ce type de déplacement déjà reporté dans de nombreuses études (e.g. Parmesan & Yohe, 2003 ; Root *et al.*, 2003 ; Lenoir *et al.*, 2008 ; Lenoir *et al.*, 2009).

En plaine, nous avons montré que la température bio-indiquée par les assemblages floristiques au cours de la période 1987–2008 a augmenté de 0.02°C (non significatif ; **table 3-1**) par rapport à ceux composant les communautés avant 1987. Ce résultat, à l'inverse de celui reporté pour les forêts de montagne, révèle une quasi-absence de changement de composition floristique en faveur d'espèces plus adaptées à la hausse des températures. Cette observation vient confirmer que la réponse de la flore peut être retardée par rapport au réchauffement climatique (Davis, 1986 ; Davis, 1989) en raison d'un déficit d'immigration ou d'extinction (Jackson & Sax, 2010). La possibilité d'un déficit d'immigration semble pourtant infondée d'après Chen *et al.* (2011) qui montrent que les vitesses de migration des espèces animales et végétales seraient sous-estimées dans la plupart des cas. Les auteurs estiment que les organismes vivants se sont déplacés à une vitesse 16.9 km par décennie vers les pôles. Une vitesse qu'ils considèrent suffisante pour suivre les changements de températures actuels. Il semble que la divergence de nos résultats provienne (i) d'un déplacement plus important des isoclines de températures en France (pouvant atteindre 137.6 km entre 1965–1986 et 1987–2008) et surtout (ii) du fait que seuls les déplacements d'animaux le long du gradient latitudinal ont été considérés par Chen *et al.* (2011). Malgré tout, le décalage entre la flore et le climat reporté ici semble particulièrement grand au vu des 10 km de migration par décennie vers le nord estimés pour certains arbres de l'est des Etats-Unis (Woodall *et al.*, 2009). Récemment, cette migration latitudinale a été cependant jugée insuffisante pour éviter une réduction de leur aire de distribution (58.7% des 92 espèces étudiées subissent actuellement une réduction de leur aire) et pour compenser le changement climatique

actuel (Zhu *et al.*, 2012). Ce dernier résultat, obtenu sur un autre continent caractérisé par une végétation et un contexte géographique différents, est concordant avec nos conclusions, laissant penser qu'au cours des dernières décennies les plantes forestières de la zone tempérée n'ont pas pu suivre le déplacement latitudinal des conditions climatiques induit par la hausse des températures.

Les résultats présentés au chapitre 3 ont donc mis en évidence que le réchauffement climatique récent a rompu le pseudo-équilibre qui existait entre la composition floristique des forêts et le climat avant 1987. Depuis cette date, le remaniement des communautés végétales forestières françaises en réponse à la hausse brutale des températures n'a pas été aussi important que celui attendu dans le cas où les plantes conserveraient les conditions thermiques optimales à leur développement. Ce retard de la flore vis-à-vis du réchauffement climatique correspond à une dette climatique (e.g. *climatic debt* utilisé par Devictor *et al.*, 2012) et démontre que seule une partie des espèces affectées par la hausse des températures a eu des capacités de dispersion suffisantes pour retrouver leurs conditions optimales de développement entre 1987 et 2008. Cette dette climatique a aussi été reportée au sein d'une forêt méditerranéenne où le remaniement des communautés végétales correspond à la moitié de ce qui était attendu au cours de la dernière décennie (Vennetier & Ripert, 2009). L'une des causes probables aux dettes climatiques observées à l'échelle des communautés végétales dans différents types d'écosystèmes est que la réponse des plantes au changement climatique est individuelle, i.e. que la tolérance et l'habileté à disperser les graines sont propres à chaque espèce (e.g. Wing *et al.*, 2005 ; Vittoz & Engler, 2007 ; le Roux & McGeoch, 2008 ; Crimmins *et al.*, 2011 ; Urban *et al.*, 2012). De même, les communautés d'oiseaux, de papillons et de rongeurs présentent aussi une dette climatique en dépit d'une mobilité plus importante que les plantes (e.g. Menendez *et al.*, 2006 ; Devictor *et al.*, 2008 ; Chen *et al.*, 2009a ; Godet *et al.*, 2011 ; Devictor *et al.*, 2012). En Grande-Bretagne, il a été montré que l'augmentation de la diversité spécifique des communautés de papillons est nettement moins importante que celle attendue sous l'effet du changement climatique (Menendez *et al.*, 2006). Tout comme les papillons, les oiseaux ne semblent pas pouvoir remanier leurs communautés aussi rapidement que le réchauffement du climat entraînant un retard moyen de, respectivement, 135 et 212 km par rapport aux déplacements latitudinaux des conditions thermiques en Europe entre 1990 et 2008 (Devictor *et al.*, 2012 ; déficit de 183 km pour les communautés d'oiseaux en France d'après Devictor *et al.*, 2008). Pour comparaison les dettes climatiques des communautés végétales forestières de plaine et de montagne correspondent à des retards moyens de,

respectivement, 193 km et 57 m par rapport aux déplacements latitudinaux et altitudinaux des conditions thermiques entre les périodes 1965–1986 et 1987–2008 en France³⁰.

5.1.2. Des conséquences inégales sur le territoire

Bien que nous ayons montré que le remaniement des communautés végétales n'a pu compenser la totalité du réchauffement climatique impactant les forêts françaises depuis 1987, ce remaniement était 3.1 fois plus élevé en montagne qu'en plaine (quasi-absent dans ce dernier cas ; chapitre 3). Cette importante différence de réponse de la végétation entre ces milieux face à une hausse comparable des températures confirme le désavantage des plantes présentes plaine pressenti par Jump et ses collègues en 2009, et qui en matière de conservation laisse penser que des menaces différentes pèsent sur ces milieux forestiers. Selon nous, les caractéristiques thermiques et géographiques (distance à un refuge climatique, fragmentation spatiale) ainsi que les propriétés biologiques et écologiques de la végétation résidente (dispersion, tolérance aux changements environnementaux) de ces milieux expliquent principalement la différence de réponse entre les forêts de montagne et de plaine.

En montagne, l'important et rapide remaniement des communautés végétales forestières des 20 dernières années démontre une réponse très dynamique de la végétation qui arrive en partie à compenser les bouleversements écologiques induits par le réchauffement climatique. L'intensité de cette réponse est principalement supportée par le fait que les plantes forestières ont besoin de migrer sur de plus courtes distances pour trouver un refuge climatique (i) de par l'importante hétérogénéité spatiale du climat en lien avec la physiographie des montagnes (**figure 3-12**) et (ii) de par un habitat forestier relativement moins fragmenté qu'en plaine (**figure 3-13**). En effet, la distance minimale d'une espèce pour retrouver des conditions climatiques analogues à celles d'avant réchauffement au sein du territoire forestier français est nettement inférieure en montagne (valeur médiane [intervalle 5°-95° percentile] = 5.7 km [1.4 ; 30.5]) qu'en plaine (34.4 km [3.2 ; 123.8]) (**figure 5-1a**). Cette analyse est partagée par d'autres études qui ont conclu que la proximité des plantes à leurs refuges climatiques en montagne expliquée la différence de migration actuelle des plantes en montagne et en plaine (Dobrowski, 2011 ; Scherrer & Korner, 2011). Pour toutes ces raisons, il est vraisemblable que les menaces pesant sur la végétation

³⁰ Estimation basée sur la même méthode que celle utilisée par Devictor et ses collègues (2008 et 2012). Le déficit climatique préalablement estimé en équivalent température a été transposé en matière de distance par comparaison des relations existantes entre les températures observées et reconstruites à partir de la flore et les gradients latitudinal, longitudinal et altitudinal sur la période 1987-2008. Ici, sont seulement présentés les déficits climatiques estimés pour les gradients expliquant le plus la variation climatique en plaine (i.e. latitude; $R^2_{partiel} = 0.5$, $P < 0.0001$) et montagne (i.e. altitude ; $R^2_{partiel} = 0.59$, $P < 0.0001$).

forestière de montagne ne soient pas principalement liées à un déficit de migration des plantes. Toutefois, la biodiversité de ces écosystèmes semble menacée d'un point de vue qualitatif du fait que le remaniement des communautés se fasse au profit d'espèces généralistes ou cosmopolites remplaçant des espèces alpines (**figure 3-11**). Le déclin des plantes inféodées ou spécialistes des climats froids n'est pas nouveau en montagne, et est connu sous le nom de *mountaintop extinction*. Il a été observé en contextes méditerranéen, tempéré et tropical (Colwell *et al.*, 2008 ; Svenning & Condit, 2008 ; Lenoir, 2009 ; Gottfried *et al.*, 2012 ; Pauli *et al.*, 2012). En effet, les plantes forestières présentes à proximité de la limite des forêts ou de la limite supérieure des montagnes ne peuvent se déplacer que de manière très limitée car elles ont déjà atteint les limites altitudinales de la végétation ou de la montagne (e.g. Svenning & Condit, 2008 ; voir Gifford & Kozak, 2012 pour une étude sur des espèces animales). Le seul moyen pour ces espèces de persister est alors de disperser leurs graines ou pollens sur de longues distances de manière à ce qu'une nouvelle génération puisse s'installer dans des conditions climatiques favorables (**figure 5-2**). La réalisation de ce scénario apparaît toutefois peu probable, pouvant condamner une partie de ces espèces, car la migration pour trouver ces conditions nécessite *a priori* un transfert latitudinal, longitudinal et même la migration vers un autre massif montagneux (au-dessus de 2300 m d'altitude cette migration pourrait atteindre jusqu'à 424 km) (**figure 5-2**). Ce type de changement semble particulièrement important car il implique la perte plus ou moins massive d'une biodiversité historique, parfois endémique qui représentait jusque-là la particularité de certains écosystèmes forestiers de montagne (Gottfried *et al.*, 2012 ; Pauli *et al.*, 2012). Cette menace semble d'autant plus forte que l'accroissement de la fréquence des plantes généralistes dans ces communautés devrait contribuer lui aussi à diminuer le caractère spécifique de la biodiversité floristique de ces zones. Les changements qualitatifs observés au sein des communautés (chapitre 3) viennent confirmer ceux déjà mis en évidence par certaines études (e.g. Lenoir *et al.*, 2008 ; Lenoir *et al.*, 2010a ; Moradi *et al.*, 2012) et tendent à montrer que le changement climatique actuel homogénéise peu à peu les communautés d'espèces de montagne au dépend des espèces spécialistes (e.g. Olden *et al.*, 2004 ; Jurasinski & Kreyling, 2007 ; Clavel *et al.*, 2011). L'ampleur de ces changements dont l'issue pour l'assemblage des espèces est déterminée par les capacités écologiques et biologiques de chacune d'entre elles (principalement la tolérance climatique, la capacité de dispersion, l'habileté compétitive des espèces selon Urban *et al.*, 2012) à répondre au changement climatique peut aussi aboutir à la formation de nouvelles communautés forestières (Hobbs *et al.*, 2009 ; Keith *et al.*, 2009a). Cette possibilité semble vérifier autant par les changements historiques de composition des communautés végétales depuis la dernière période glaciaire (Jackson & Overpeck, 2000 ; Jackson & Williams, 2004 ; Wing *et al.*, 2005 ; Williams &

Jackson, 2007 ; Stewart, 2009) que par les remaniements récents des assemblages floristiques (Kullman, 2004 ; le Roux & McGeoch, 2008). L'homogénéisation des communautés végétales et la formation de nouveaux assemblages d'espèces impliquent une réorganisation des communautés ainsi que des changements au sein de la diversité fonctionnelle des communautés altérant vraisemblablement du même coup le fonctionnement de ces écosystèmes (Tilman *et al.*, 1997 ; McCann, 2000 ; Loreau *et al.*, 2001 ; Olden *et al.*, 2004 ; Keith *et al.*, 2009a ; Walther, 2010 ; Clavel *et al.*, 2011).

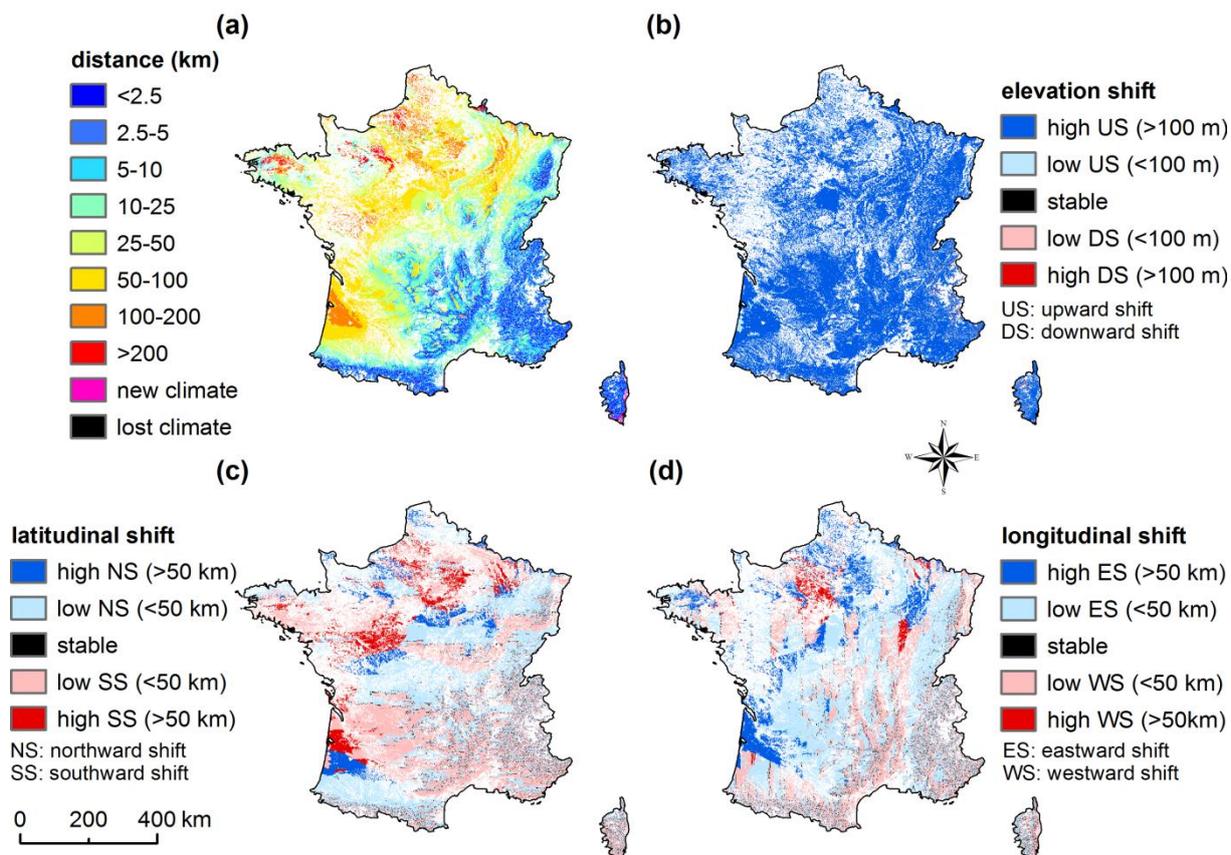


Figure 5-1 : Distance minimale et sens de déplacement entre analogues thermiques des périodes 1965–1986 et 1987–2008 pour la forêt française (résolution = 1 km²). (a) Distance minimale nécessaire à une zone forestière pour conserver sur la période 1987–2008 les mêmes températures que sur la période 1965–1986. Valeurs médianes [intervalle 5°-95° percentile] = 34.4 km [3.2 ; 123.8] et 5.7 km [1.4 ; 30.5], respectivement, pour les forêts de plaine ($P<0.0001$) et de montagne ($P<0.0001$). La distance minimale représentée ici tient compte de la topographie. (b) Changement d'altitude entre les analogues thermiques. 99.1% et 0.8% de la surface forestière française nécessitent, respectivement, une montée et une descente le long du gradient altitudinal pour conserver la même température entre les périodes. (c) Changement de latitude entre les analogues thermiques. 50.1% et 45.5% de la surface forestière française nécessitent, respectivement, un déplacement vers le nord et le sud pour conserver la même température entre les périodes. (d) Changement de longitude entre les analogues thermiques. 63% et 32.6% de la surface

forestière française nécessitent, respectivement, un déplacement vers l'est et l'ouest pour conserver la même température entre les périodes. Le territoire forestier est défini d'après CORINE Land Cover 2006 (le territoire non forestier est représenté en blanc).

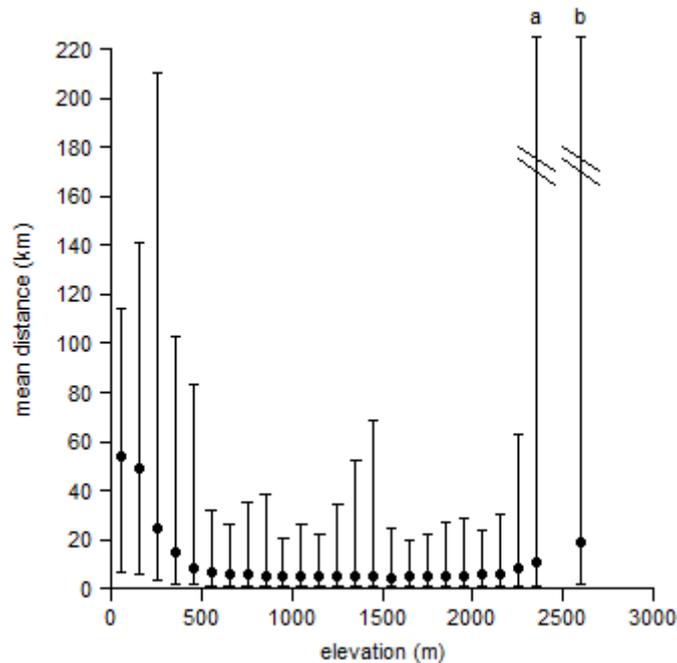


Figure 5-2 : Evolution de la distance minimale entre analogues thermiques des périodes 1965-1986 et 1987-2008 le long du gradient d'altitude pour la forêt française (établie à partir de la figure 5-1a). Le point et l'intervalle représentent, respectivement, la valeur médiane et l'intervalle 5°–95° percentiles de la distance minimale nécessaire à une zone forestière (pixel de 1 km²) pour conserver les mêmes conditions thermiques par tranche d'altitude de 100 m (sauf pour la dernière tranche où le nombre d'observations était plus faible). a et b = les limites supérieures de l'intervalle sont respectivement égales à 414 et 425 km.

En plaine, la dette climatique des communautés végétales forestières est très importante (**table 3-1**) suggérant un déficit d'extinction et de migration empêchant les plantes de suivre leur niche climatique et donc le remaniement des communautés vers des assemblages de plantes dont les conditions optimales de croissance sont plus adaptées à la hausse des températures. Les communautés végétales des forêts de plaine sont principalement composées d'espèces généralistes et thermophiles (constituant en moyenne 90.5% de l'assemblage local des plantes contre 76% en montagne) dont la tolérance au réchauffement climatique, plus importante que celle des espèces spécialistes des conditions froides, devrait accroître la stabilité des assemblages floristiques en place et donc retarder la disparition locale d'espèces (Thuiller *et al.*, 2005 ; Bertrand *et al.*, 2011b ; Urban *et al.*, 2012). Considérant (i) que le changement climatique va se renforcer dans le futur (e.g. Loarie *et al.*, 2009), et (ii) la capacité limitée de migration des plantes

pluriannuelles (Primack & Miao, 1992) comparée à la distance nécessaire pour qu'elles puissent suivre leur niche climatique (**figure 5-1a** ; Jump *et al.*, 2009), la tolérance thermique des communautés végétales forestières de plaine ne peut pas garantir leur persistance en l'état à long terme. Si les résultats présentés au chapitre 3 ne sont pas suffisants pour affirmer d'un bouleversement actuel de la composition des communautés végétales de plaine (**figure 3-11**), il est probable que dans les années à venir la hausse des températures ne puisse plus être tolérée par les espèces (si ce n'est déjà pas le cas). De par le retard accumulé par la flore de plaine au cours de la période 1987–2008 (1.29°C soit une dette climatique quasi-totale correspondant à une distance minimale de 34.4 km à combler ; **figure 5-1a**), une nouvelle hausse des températures entraînerait dans tous les cas un fort remaniement des communautés végétales. On observerait alors vraisemblablement une importante extinction locale d'espèces (arrêt du déficit d'extinction), et où l'isolement des communautés végétales de par la fragmentation spatiale des forêts de plaine et l'importante distance de migration nécessaire pour retrouver un analogue climatique dans ces conditions, ainsi que la faible capacité de dispersion de ces espèces devraient empêcher l'immigration longue distance d'espèces plus adaptées aux nouvelles conditions environnementales. La persistance des communautés en place devrait alors dépendre de la diversité du *pool* local d'espèces (i.e. l'ensemble des espèces disponibles dans la banque de graines ou assez proches pour pouvoir potentiellement coloniser les communautés ; Primack & Miao, 1992 ; Lindborg & Eriksson, 2004 ; Collinge & Ray, 2009 ; Walck *et al.*, 2011), qui au fur et à mesure que le réchauffement climatique s'accroît devrait être moins adaptée et aboutir à un appauvrissement en espèces. Bien que démontrée jusqu'ici principalement en écosystème tropical (Colwell *et al.*, 2008 ; Anderson *et al.*, 2012), l'attrition biotique des plaines semble une menace toute aussi sérieuse en forêt tempérée. En effet, les **figures 5-1a** et **5-2** montrent que plus une zone forestière de plaine est proche d'un massif montagneux plus la distance la séparant d'un analogue thermique est courte, démontrant ainsi la qualité de refuge potentiel des montagnes pour la flore de plaine. Si de tels déplacements devraient principalement réduire la biodiversité des forêts de plaine à proximité des zones montagneuses, ils devraient aussi amplifier le remaniement des communautés végétales de montagne en augmentant le *pool* d'espèces pouvant coloniser ces zones refuges. Dans ces conditions, l'habileté compétitive des plantes devrait particulièrement déterminer l'issue de cette colonisation et donc l'assemblage des espèces (e.g. Urban *et al.*, 2012). Pour les zones méditerranéennes les plus isolées géographiquement, il est possible que l'accentuation de l'aridité ainsi que des incendies par le réchauffement climatique aille jusqu'à la semi-désertification (ou désertification) des forêts les plus perturbées (Sala *et al.*,

2000 ; Mouillot *et al.*, 2002 ; Mazzoleni *et al.*, 2005 ; Bertrand, 2007 ; Kefi *et al.*, 2007 ; Resco de Dios *et al.*, 2007 ; Curt *et al.*, 2008 ; Klausmeyer & Shaw, 2009).

5.2. Quels facteurs participent aux changements de distribution et au remaniement de la végétation forestière induits par le réchauffement climatique ?

5.2.1. L'accessibilité du milieu limite la capacité des espèces à suivre le réchauffement climatique

Comme cela a été abordé dans la partie précédente, et mis en évidence par les résultats des chapitres 3 et 4, l'accessibilité des espèces herbacées et arborées à leur habitat potentiel est particulièrement importante dans un environnement changeant pour que celles-ci puissent suivre/conservent leur niche écologique. Le changement climatique induit notamment un déplacement des conditions thermiques (**figure 3-12**), que les végétaux suivent plus ou moins facilement par migration en fonction (i) de la distance de dispersion des graines (e.g. Vittoz & Engler, 2007 ; Nathan *et al.*, 2008), (ii) de la physiographie du milieu dont la relation avec le climat va déterminer la distance à parcourir (e.g. Jump *et al.*, 2009 ; Dobrowski, 2011), et (iii) de l'accessibilité à leurs habitats potentiels déterminée par le niveau de fragmentation spatiale des forêts et la présence de barrières géographiques (e.g. Pitelka, 1997 ; Meier *et al.*, 2012). Les travaux développés aux chapitres 3, 4.2 et 4.3 confirment que l'accessibilité du milieu limite le remaniement actuel des communautés végétales forestières herbacées et les changements de distributions attendus au 21^e siècle pour le chêne pubescent en réponse au réchauffement climatique, ainsi que participe à la différenciation de la niche écologique des arbres entre les stades juvéniles et adultes.

Du fait que sans dispersion des graines les plantes ne peuvent pas se déplacer, la dispersion est depuis longtemps considérée comme essentielle aux végétaux pour échapper aux changements climatiques passés, actuels et futurs (Reid, 1899 ; Pitelka, 1997 ; Cain *et al.*, 1998 ; Clark *et al.*, 1998b ; Lenoir *et al.*, 2008 ; Engler & Guisan, 2009 ; Engler *et al.*, 2009 ; Chen *et al.*, 2011 ; Dullinger & Hulber, 2011 ; Engler *et al.*, 2011 ; Nathan *et al.*, 2011a ; Meier *et al.*, 2012). L'importance de ce processus a été vérifiée dans cette thèse à l'échelle d'une espèce (le chêne pubescent ; chapitre 4.2) et des communautés (chapitre 3). L'analyse de sensibilité du modèle *simRShift* a permis de tester l'effet de la variation de la distance de dispersion sur l'évolution prédite des changements de distribution du chêne pubescent (chapitre 4.2). Nous avons montré qu'une augmentation de la distance de dispersion de 1 à 8 km entraînerait une expansion de la marge nord de l'aire du chêne pubescent sur 109 km (**figure 5-3**) aboutissant à un accroissement

de 74.3% de la surface de son aire en 2100. Au vu de ces résultats, une variation sensible des capacités de dispersion d'une espèce peut donc considérablement changer l'effet du réchauffement climatique sur celle-ci et notamment sur son état de conservation. Ce résultat est comparable à l'étude de Meier et ses co-auteurs (2012) qui ont montré que la variation de dispersion au sein d'une dizaine d'arbres européens a pour conséquence des vitesses de propagation prédites très différentes au cours du 21^e s. allant de l'absence de migration à une migration illimitée. Les simulations réalisées à partir du chêne pubescent ont aussi montré que la marge sud de son aire de distribution varie peu quelle que soit la distance de dispersion appliquée (**figure 5-3**). Ce comportement est caractéristique de cette espèce subméditerranéenne qui possède une tolérance thermique élevée au réchauffement climatique (Rameau *et al.*, 2008). Ce résultat confirme que dispersion et tolérance des espèces interagissent pour déterminer les changements de distribution. La propagation vers le sud est aussi empêchée par des conditions climatiques qui deviennent de plus en plus contraignantes au cours du 21^e s. et par la mer méditerranée qui est une limite physique à l'aire de répartition de l'espèce. Bien que cela semble démontrer que la dispersion participe surtout à l'expansion de l'aire de *Q. pubescens* vers le nord, celle-ci représente aussi un intérêt particulier au cœur et au sud de son aire où l'immigration très active de l'espèce dépasse les prédictions de probabilité de présence attendue en 2100 sous le seul effet de la tolérance au réchauffement climatique (8618 km² sont concernés). Cette observation confirme que la dynamique méta-populationnelle via une dispersion très intense peut supplanter à elle seule l'extinction locale de l'espèce ou du moins accroître son niveau de probabilité de présence (Pulliam, 2000 ; Jackson & Sax, 2010 ; Dullinger *et al.*, 2012b). A l'échelle des communautés végétales, l'absence de compensation totale du réchauffement climatique par le remaniement des communautés révèle un déficit de dispersion de certaines plantes forestières (chapitre 3). L'avantage des espèces pouvant se disperser sur de longues distances est donc certain face à un environnement changeant et se traduit souvent par un accroissement de leur fréquence dans les communautés végétales (e.g. Ozinga *et al.*, 2009 ; Vittoz *et al.*, 2009).

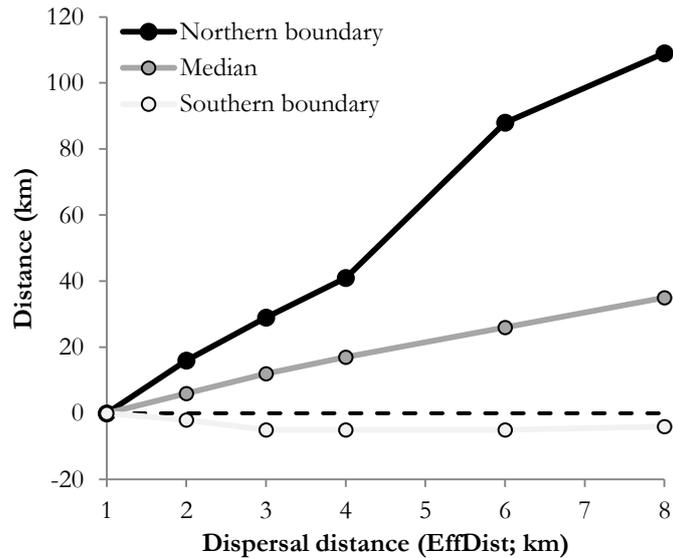


Figure 5-3 : Variation des limites de l'aire potentielle de distribution de *Q. pubescens* prédite en 2100 en fonction d'un gradient croissant de dispersion des graines (d'après Bertrand *et al.*, 2012). *Effdist* est un paramètre du modèle de dispersion déterminant la distance maximale atteinte pour 95% des graines produites. *Northern boundary*, *southern boundary*, et *median* correspondent respectivement aux limites nord et sud (i.e. 95° et 5° percentiles du gradient latitudinal occupés par l'espèce), et au cœur de l'aire de distribution prédite. Les valeurs positives et négatives représentent respectivement des déplacements vers le nord et le sud des limites de l'aire par rapport à celles prédites par le scénario de dispersion le plus faible testé (où seulement 5% des graines se propagent au-delà d'1 km). Les prédictions sont réalisées à partir du même scénario climatique (HadCM3 A2) et sont basées sur le même modèle de distribution (intégrant les dimensions climatique et édaphique) et le même âge de reproduction (20 ans).

Toutefois, une excellente capacité de dispersion ne garantit pas pour autant la migration et la survie d'une espèce face au réchauffement climatique. Pour déterminer l'efficacité de la dispersion des espèces, il est impératif de considérer la vélocité du changement climatique (Colwell *et al.*, 2008 ; Loarie *et al.*, 2009 ; Ackerly *et al.*, 2010) ainsi que le niveau de fragmentation spatiale de l'habitat (Collingham & Huntley, 2000 ; Dullinger *et al.*, 2011 ; Meier *et al.*, 2012). L'importance de ces deux facteurs a clairement été misz en avant dans le chapitre 3 pour expliquer la différence de remaniement des communautés végétales herbacées entre les forêts de plaine et de montagne. En effet, ces deux zones se distinguent en premier lieu par une distance de déplacement des conditions thermiques 6 fois plus importante en plaine qu'en montagne (**figure 5-1a**). Pour comparaison, certaines études menées à l'échelle mondiale en zone tempérée reportent une différence proche d'un facteur 1000 (Colwell *et al.*, 2008 ; Jump *et al.*, 2009). La différence entre ces estimations vient probablement de la particularité du territoire français et de son climat où la proximité des montagnes et des plaines ainsi que l'importante variabilité spatiale

des conditions climatiques limite le changement spatial des conditions thermiques (**figure 5-1**). De plus, le changement climatique n'est pas uniforme sur le plan spatial impliquant que l'estimation de Colwell et ses co-auteurs (2008), basée sur la seule variation des températures le long du gradient altitudinal et latitudinal, est assez grossière. Entre 1965 et 2008, une espèce aurait donc été capable de conserver ses conditions climatiques en migrant sur une distance minimale de 34.4 km (valeur médiane) en plaine contre 5.7 km en montagne à l'intérieur du territoire forestier français (**figure 5-1a**). Si nous avons constaté que ces déplacements potentiels des espèces sont dirigés vers des altitudes plus importantes (concerne 99.1% de la surface forestière des plaines et montagnes confondues ; **figure 5-1b**), le déplacement latitudinal, qui intuitivement est dirigé vers le nord (e.g. Parmesan & Yohe, 2003 ; Root *et al.*, 2003 ; Chen *et al.*, 2011), n'est pas aussi clair à l'échelle du territoire français (**figure 5-1c**). En effet, 45.5% de la surface forestière française trouve un analogue thermique au cours de la période 1987–2008 situé au sud de leur localisation. Ce surprenant résultat confirme l'importance de la diversité topographique pour les refuges climatiques (même en plaine ; **figure 5-1b**), et souligne l'effet non-négligeable du gradient de continentalité pour la migration des plantes forestières (63% de la surface forestière trouve un analogue thermique à l'est de leur position d'origine ; **figure 5-1d**). Il faut toutefois garder à l'esprit que ce type d'analyse théorique fait référence à une migration la plus efficace possible, ce qui ne représente vraisemblablement pas précisément la migration potentielle des plantes puisque celle-ci ne peut être exclusivement dirigée vers les zones refuges les plus favorables. Notons toutefois qu'une dispersion par zoochorie d'espèces animales sensibles au réchauffement climatique peut diriger préférentiellement la propagation des plantes vers ces zones. L'autre différence importante distinguant les forêts de montagne et de plaine est leur connectivité. Les forêts des montagnes françaises sont en effet nettement moins distantes les unes des autres (de l'ordre d'un facteur 120 d'après un indice de proximité ; McGarigal *et al.*, 2002) et occupent de plus grandes surfaces (les forêts de plus de 5 km² occupent 2.3 fois plus de surface en montagne) qu'en plaine (**figure 3-13**). Ces différences limitent vraisemblablement les échanges d'espèces au sein des communautés végétales de plaine.

Pour se rendre compte de l'importance de l'accessibilité du milieu (qui intègre les 3 processus détaillés ci-dessus) pour le déplacement des espèces végétales, les aires potentielles de distribution du chêne pubescent ont été simulées en 2100 (d'après le scénario climatique HadCM3 A2) à partir d'un scénario de dispersion illimitée et d'un autre reflétant plus les capacités de dispersion de l'espèce (où 95% des graines se dispersent dans un rayon de 4 km ; chapitre 4.2) (**figure 5-4**). La comparaison des aires montre clairement que la dispersion mais aussi la fragmentation spatiale de l'habitat forestier devraient contraindre le chêne pubescent à n'occuper

que 25.8% des 316512 km² de l'habitat potentiel de l'espèce en 2100 (défini ici par un seuil de probabilité de présence de l'espèce supérieur à 0.01) (**figure 5-4**). Il semble donc que même le chêne pubescent, dont la tolérance thermique devrait pourtant lui permettre de profiter du changement climatique pour étendre son aire de distribution, est dans l'impossibilité de se déplacer aussi vite que le réchauffement climatique du fait d'une accessibilité limitée à son habitat potentiel. Cette observation est d'autant plus surprenante ici que (i) le chêne pubescent, dont les graines sont dispersées par zoochorie, fait partie des végétaux qui se propagent sur les plus longues distances (Vittoz & Engler, 2007) et (ii) la distance de dispersion prédite par le modèle semble généreuse comparée au comportement du geai relaté dans certaines études (les événements de dispersion longue distance excédant 4 km se produisent dans 5% des cas ; chapitre 4.2) (Gomez, 2003 ; Pons & Pausas, 2007). Cet exemple confirme un peu plus la pertinence d'une dette climatique de la flore induite (en partie) par l'accessibilité limitée des plantes à leur habitat qui ne leur permet pas de compenser toute la vitesse du réchauffement (Jump *et al.*, 2009 ; Loarie *et al.*, 2009 ; Bertrand *et al.*, 2011b ; Zhu *et al.*, 2012). A long terme, sans une accalmie climatique ou une adaptation évolutive, il est donc tout à fait vraisemblable que le retard accumulé par la flore ne puisse que s'accroître jusqu'à ce que l'aire des espèces les plus sensibles soit tellement réduite que leur disparition ne soit inévitable (Thomas *et al.*, 2004 ; Thomas *et al.*, 2006 ; Engler *et al.*, 2011). L'exemple du chêne pubescent détaillé dans cette thèse vient aussi appuyer bon nombre d'études qui ont montré que l'accession passée et actuelle des plantes à leur habitat ne doit pas être négligée car elle explique la distribution et la biodiversité passées, présentes et futures des espèces et des écosystèmes (Svenning & Skov, 2004 ; Svenning & Skov, 2005 ; Svenning *et al.*, 2010 ; Barve *et al.*, 2011 ; Normand *et al.*, 2011 ; Dullinger *et al.*, 2012a ; Meier *et al.*, 2012 ; Ohlemuller *et al.*, 2012).

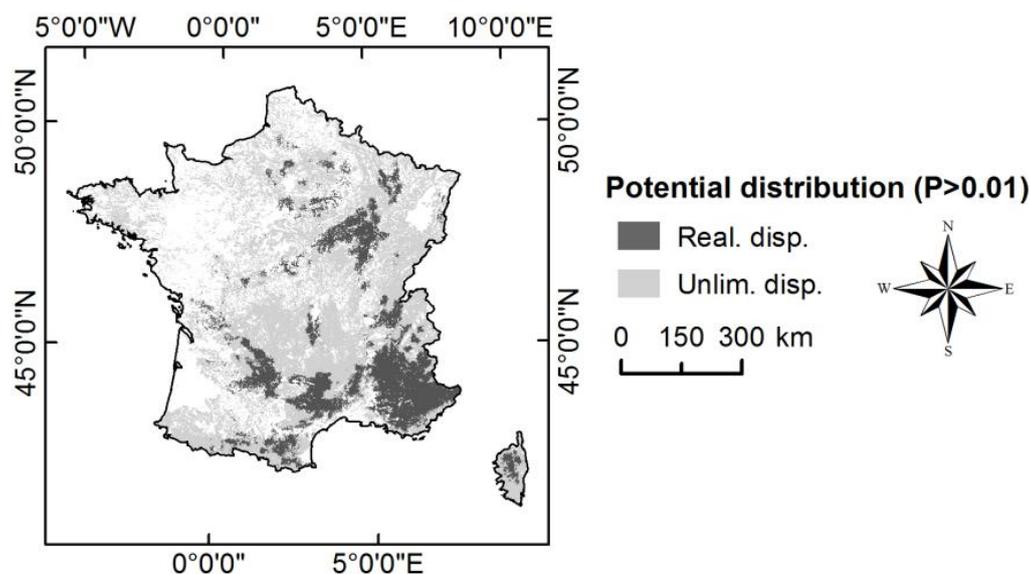


Figure 5-4 : Comparaison de la distribution potentielle de *Q. pubescens* prédite avec et sans prise en compte de l'accessibilité du milieu (i.e. limite de dispersion des graines et fragmentation spatiale) en 2100 (d'après Bertrand *et al.*, 2012). *Unlim. disp.* fait référence à la projection spatiale du SDM en 2100, et donc correspond aux prédictions sans contraintes de dispersion. *Real. disp.* fait référence aux prédictions de l'aire calculées à partir du modèle *simRShift* et d'un modèle de dispersion calquée sur l'écologie de l'espèce (le même que celui utilisé au chapitre 4.2). Afin que les aires potentielles de distribution soient comparable entre ces 2 approches : (i) les prédictions sont réalisées à partir du même scénario climatique (HadCM3 A2) et sont basées sur le même modèle de distribution (intégrant les dimensions climatique et édaphique), et (ii) la limite des aires est déterminée par le même seuil de probabilité de présence ($P > 0.01$).

5.2.2. Cycle de vie : temps de génération et niche ontogénique

Au même titre que l'accessibilité du milieu, le cycle de vie des végétaux contribue à déterminer leur vitesse de propagation (Davis, 1986 ; Aitken *et al.*, 2008 ; Engler & Guisan, 2009 ; Engler *et al.*, 2009 ; Jackson *et al.*, 2009). La durée de vie d'une espèce, agissant notamment sur son temps de maturation (i.e. l'âge d'accès à la reproduction), module sa capacité d'acclimatation, d'adaptation et de migration face aux changements environnementaux (Jump & Penuelas, 2005 ; Perry *et al.*, 2005 ; Bradshaw & Holzapfel, 2006 ; Franks & Weis, 2008 ; Engler *et al.*, 2009 ; Smith & Beaulieu, 2009 ; Devictor *et al.*, 2012). Par exemple, Lenoir et ses co-auteurs (2008) ont constaté qu'au sein des forêts des montagnes françaises, les espèces herbacées s'étaient déplacées vers les sommets sur de plus longues distances que les espèces ligneuses, principalement grâce à leur temps de génération plus court (différence moyenne de +28 m par décennie entre 1986 et 2005). Ce résultat démontre d'autant plus l'importance de la durée du cycle de vie pour la migration des espèces, que les espèces longévives telles que les arbres présentent souvent des

capacités de dispersions longues distances plus importantes que les autres espèces végétales (Vittoz & Engler, 2007). Dans cette thèse, l'étude menée sur le chêne pubescent confirme l'importance du temps de maturation d'une espèce végétale face au changement climatique (chapitre 4.2). L'analyse de sensibilité conduite sur ce paramètre révèle une très forte contraction des limites sud et nord de l'aire potentielle de distribution de l'espèce en 2100, lorsque le temps de maturation passe de 10 à 40 ans, résultant en une réduction de 84.5% de la surface occupable (**figure 5-5**). Malgré le constat qu'une longue durée de vie peut considérablement ralentir la migration d'une espèce et donc sa capacité à échapper au réchauffement climatique (Davis, 1986 ; Davis, 1989 ; Aitken *et al.*, 2008 ; Lenoir *et al.*, 2008 ; Jackson *et al.*, 2009 ; Normand *et al.*, 2011 ; Gottfried *et al.*, 2012), il faut noter que les espèces longévives sont exposées au cours de leur vie à de nombreux changements et stress environnementaux sans pour autant disparaître. Cette observation laisse penser que ces espèces ont une tolérance aux stress environnementaux et une capacité d'acclimatation importante (e.g. Press *et al.*, 2001 ; Niinemets, 2010). La longévité des plantes semble donc avoir deux effets opposés sur leur survie face aux changements environnementaux (extirpation *vs.* tolérance). Ce phénomène devrait se traduire par une inertie des espèces longévives face au changement climatique actuel (probablement éphémère si le changement climatique suit les prévisions de l'IPCC au cours du 21^e s. ; IPCC, 2007a), que semble actuellement confirmer l'impact encore peu visible de ce changement sur les essences forestières (Davis, 1986 ; Davis, 1989 ; Lenoir *et al.*, 2008 ; Lenoir, 2009 ; Allen *et al.*, 2010 ; Lenoir *et al.*, 2010a ; Zhu *et al.*, 2012).

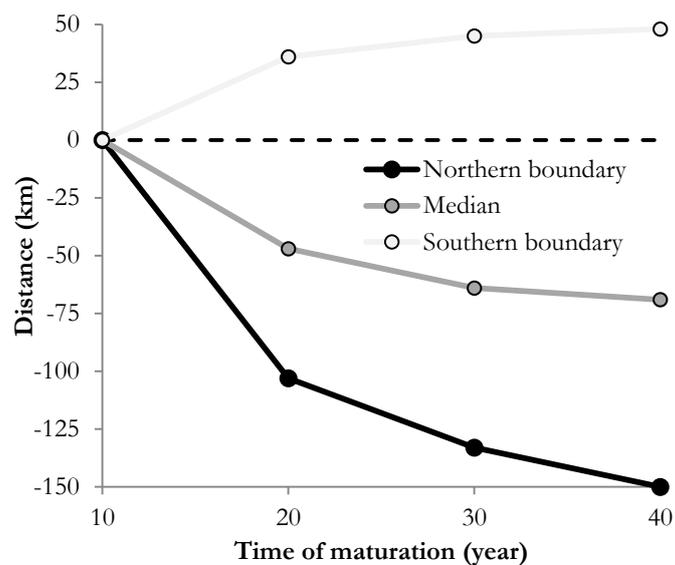


Figure 5-5 : Variation des limites de l'aire potentielle de distribution de *Q. pubescens* prédite en 2100 en fonction d'un gradient croissant du temps de maturation (i.e. âge de première de reproduction) (d'après Bertrand *et al.*, 2012). *Northern boundary*, *southern boundary*, et *median* correspondent

respectivement aux limites nord et sud (i.e. 95^e et 5^e percentiles du gradient latitudinal occupé par l'espèce), et au cœur de l'aire de distribution prédite. Les valeurs positives et négatives représentent respectivement des déplacements vers le nord et le sud des limites de l'aire par rapport à celles prédites lorsque le temps de maturation est le plus rapide (10 ans). Les prédictions sont réalisées à partir du même scénario climatique (HadCM3 A2) et sont basées sur le même modèle de distribution (intégrant les dimensions climatique et édaphique) et de dispersion ($EffDist = 4$ km).

Bien que chez les plantes ce phénomène ait été et soit encore peu étudié, les besoins écologiques des espèces ainsi que leur sensibilité face aux changements environnementaux varient au cours du cycle de vie (e.g. Grubb, 1977 ; Werner & Gilliam, 1984 ; Chase & Leibold, 2003 ; Young *et al.*, 2005 ; Miriti, 2006). Ce processus écologique mieux connu sous le nom de changement de niche ontogénique a été étudié dans cette thèse à partir de 23 essences forestières tempérées (chapitre 4.3). Nous avons notamment pu mettre en évidence que les changements de niche ontogénique observés le long de la dimension édaphique étaient assez forts et cohérents entre les différentes espèces pour en extraire des généralités (**figure 4-19**). Ainsi, nous avons démontré que la niche écologique des principales essences forestières tempérées convergeait vers des conditions eutrophes au cours de leur ontogénie (principalement du stade d'arbuste à arbre ; **figure 4-17**). Nous avons également observé une succession de changements affectant de manière asymétrique l'amplitude de la niche nutritionnelle des arbres : celle-ci se contracte sur les sols les plus pauvres entre les stades arbuste et arbre, et s'étend progressivement sur les sols les plus riches du stade juvénile à adulte (**figure 4-18**). Ces deux types de changements affectant respectivement l'optimum de présence et l'amplitude de la niche sont cohérents, démontrant un changement séquentiel de niche écologique en réponse à l'accroissement des contraintes nutritionnelles au cours du cycle de vie des arbres. Nous avons interprété en premier lieu ces résultats comme la conséquence de l'augmentation de la demande nutritive en lien avec la croissance des arbres (e.g. Peri *et al.*, 2006), impliquant un processus de sélection intraspécifique où les individus s'installant sur les sols les plus riches et les moins toxiques (i.e. toxicité aluminique) ont une plus grande chance de survie et d'atteindre des tailles importantes (e.g. Cronan & Grigal, 1995 ; Schoenholtz *et al.*, 2000). Quelques rares études réalisées sur le sujet ont aussi montré que les végétaux subissent une sélection vers des disponibilités plus importantes en éléments nutritifs, lumière, et eau, ainsi que vers une meilleure efficacité de l'utilisation des ressources au cours de leur cycle de vie (Parrish & Bazzaz, 1985 ; Donovan & Ehleringer, 1991 ; Stohlgren *et al.*, 1998 ; Cavender-Bares & Bazzaz, 2000 ; Pinto & Gégout, 2005 ; Quero *et al.*, 2008). Les interactions biotiques et les changements environnementaux (naturels ou d'origines anthropiques) n'ont pas pu expliquer la totalité des changements de niche ontogénique mis en

évidence au chapitre 4.3, et sont donc considérés comme des facteurs secondaires pouvant accélérer (e.g. eutrophisation, compétition) ou freiner (e.g. acidification, interaction sol-plante) ces changements.

Historiquement, la niche des juvéniles, caractérisant les conditions environnementales nécessaires à l'installation des plantes (souvent plus contraignantes que les autres stades ; e.g. Anderson *et al.*, 2009), est considérée comme celle définissant le plus la niche écologique, la distribution et la composition des communautés (e.g. Grubb, 1977 ; Young *et al.*, 2005). Les résultats présentés au chapitre 4.3 ne confirment pas totalement cette vision. Ils montrent que la niche des adultes ne doit pas être négligée car (i) le déterminisme environnemental se renforce au cours du cycle de vie des essences forestières, et (ii) le processus de sélection intraspécifique opérant au cours de l'ontogénie a tendance à séparer les niches écologiques des juvéniles et des adultes. De plus, nous avons montré que les changements de niche ontogénique interfèrent significativement dans l'organisation des communautés arborées en contribuant à expliquer une partie de la séparation des niches entre arbres. Pour toutes ces raisons, nous pensons que les niches écologiques des juvéniles et des adultes sont toutes aussi importantes à prendre en compte pour déterminer la distribution et l'assemblage des communautés végétales. La dépendance existante entre les deux stades (en matière de dynamique des populations) est particulièrement importante pour déterminer l'issue des changements environnementaux sur la survie et la migration des plantes, et la persistance et le remaniement des communautés végétales (Jackson *et al.*, 2009). Les espèces seront d'autant plus menacées que les niches écologiques entre stades sont séparées, et que les changements environnementaux ou l'accessibilité du milieu accentuent cette séparation (Donohue *et al.*, 2010). La différenciation des niches ontogéniques pour prédire les changements de distribution des espèces a été utilisée de façon assez marginale jusque-là (McLaughlin & Zavaleta, 2012 ; Urbietta *et al.*, 2011). Bien que les résultats de cette thèse montrent l'importance de ce processus écologique et la possibilité de l'intégrer dans le modèle dynamique *simRShift*, il a été impossible d'ajuster des SDMs suffisamment précis et robustes pour différencier les conditions environnementales déterminant la présence des juvéniles et des adultes. En effet, pour mener ce type d'étude il est nécessaire d'utiliser des données représentatives des relations espèces-environnements (comme les données de l'IFN) et des données floristiques permettant de différencier précisément les stades (comme certaines données d'EcoPlant). L'utilisation des données de l'IFN est donc malheureusement impossible dans ce cas car les plantules ne peuvent être identifiées avec précision que lorsque l'espèce n'est présente qu'à ce stade dans les relevés (i.e. quand l'espèce est présente dans le relevé floristique et absente du

relevé dendrométrique ne mesurant que les individus dont le diamètre à 1.3 m est supérieur 7.5 cm).

5.2.3. La végétation forestière ne répond pas qu'au réchauffement climatique

Conceptuellement, la niche écologique représente un hypervolume à n dimensions regroupant l'ensemble des conditions écologiques ou ressources (définies par chaque dimension) nécessaires au développement pérenne de l'espèce (Hutchinson, 1957 formalisant l'idée initiale de Grinnell, 1917). Depuis cette formalisation théorique et mathématique, la multidimensionnalité de la niche écologique a été largement vérifiée *in situ* chez les végétaux (e.g. Piedallu *et al.*, 2009 ; Ashcroft *et al.*, 2011 ; Mellert *et al.*, 2011 ; Bertrand & Marage, 2012). Ainsi, les conditions thermiques et hydriques (e.g. Zimmermann *et al.*, 2009 ; Piedallu, 2012), la géologie (e.g. Ashcroft *et al.*, 2011), la disponibilité en nutriment et toxicité des sols (e.g. Coudun *et al.*, 2006 ; Bertrand & Marage, 2012), la teneur en CO₂ (e.g. Keenan *et al.*, 2011), et la lumière (e.g. Austin & Van Niel, 2011a) participent principalement à la définition de la niche écologique des végétaux et structurent spatialement leur distribution. En particulier la dimension édaphique, qui détermine croissance (e.g. Seynave *et al.*, 2008 ; Bontemps *et al.*, 2011 ; Charru, 2012) et distribution (e.g. 1354 plantes sur 1666 analysées d'après Bertrand & Marage, 2012) de nombreuses espèces, ainsi que l'organisation des communautés végétales (e.g. Bigelow & Canham, 2002) semble un facteur important à considérer. Le travail effectué dans cette thèse confirme l'importance des propriétés chimiques du sol (pH, C/N, et taux de saturation en base échangeable (S/T) principalement) pour expliquer la distribution des principales essences forestières ainsi que leur assemblage dans les forêts françaises. Au chapitre 4.3, il a notamment été montré que la dimension édaphique (C/N et S/T ici) est un excellent prédicteur de la présence de 23 espèces arborées des forêts tempérées tout au long de leur cycle de vie. L'analyse détaillée du déterminisme environnemental abiotique de la présence du chêne pubescent *in situ* montre que la combinaison du bilan hydrique moyen de juillet (caractérisant la tolérance de l'espèce à la sécheresse estivale ; e.g. Piedallu, 2012), du pH (définissant les besoins nutritifs et la tolérance de l'espèce à la toxicité des sols ; Cronan & Grigal, 1995 ; Schoenholtz *et al.*, 2000), et de la température moyenne de janvier (déterminant la tolérance thermique de l'espèce au froid ; e.g. Zimmermann *et al.*, 2009) contribue très largement à expliquer sa distribution actuelle (**table 4-1**).

Malgré l'évidence que la distribution d'une plante résulte d'une réponse écologique complexe en partie déterminée par la combinaison spatiale de plusieurs variables environnementales abiotiques, la réponse des végétaux au réchauffement climatique actuel et futur a souvent été étudiée à partir de la seule niche climatique (e.g. Huntley *et al.*, 1995 ; Sykes *et*

al., 1996 ; Engler *et al.*, 2011 ; Thuiller *et al.*, 2011 ; Araújo & Peterson, 2012). Cette pratique repose souvent sur un manque de données spatio-temporelles non-climatiques (e.g. Dengler *et al.*, 2011 ; Araújo & Peterson, 2012), et sur l'hypothèse que le climat détermine les limites de distributions des biomes et des espèces (e.g. Woodward & Williams, 1987 ; Thomas, 2010) à large échelle (200 à plus de 10000 km ; Prentice *et al.*, 1991 ; Pearson & Dawson, 2003) et faible résolution spatiale (100 à 2500 km² principalement utilisées dans ces études). A l'inverse, les autres dimensions de la niche écologique, comme la dimension édaphique, sont supposées agir d'une échelle stationnelle à locale (10 m à 10 km ; Pearson & Dawson, 2003). Les analyses développées au chapitre 4.2 à partir de la distribution du chêne pubescent ne vérifient pas cette hypothèse sur plusieurs plans. Premièrement, nous avons montré que pour cette espèce, dont la distribution est fortement déterminée par l'acidité du sol, ne pas tenir compte de la dimension édaphique est préjudiciable pour la qualité et la robustesse statistique du SDM. En effet, lorsque la seule enveloppe bioclimatique est utilisée il subsiste dans les résidus du modèle une forte autocorrélation spatiale (**figure 4-5**) pouvant contribuer à biaiser l'ajustement du SDM (e.g. Dormann *et al.*, 2007 ; Kuhn, 2007). L'autocorrélation spatiale a considérablement diminué lorsque l'acidité du sol a été intégrée au SDM du chêne pubescent. Deuxièmement, l'effet du pH reste significatif lorsque la résolution spatiale de cette variable est dégradée de 1 km² à 2500 km² (**table 4-2**). On observe même un renforcement de son effet. Ces résultats démontrent que la dimension édaphique détermine la distribution spatiale des végétaux quelle que soit l'emprise et la résolution spatiale de la zone étudiée (au moins pour les espèces les plus sensibles à cette dimension comme l'est le chêne pubescent), et donc que l'utilisation de SDMs purement climatique peut être insuffisante voire même erronée sur le plan statistique. Toutefois, il faut noter que l'importance des conditions édaphiques mis en évidence dans cette thèse a pu être favorisée par la très grande diversité de ces conditions sur le territoire français (**figure 2-10**).

Bien que très utile et suffisante pour répondre à certaines problématiques (e.g. Araujo *et al.*, 2005 ; Araújo & Peterson, 2012), l'utilisation de l'enveloppe climatique des espèces pour simuler l'effet du changement climatique sur leur distribution a peu à peu été remise en cause (Pearson & Dawson, 2003 ; Hampe, 2004 ; Heikkinen *et al.*, 2006 ; Araújo & Peterson, 2012). Récemment, une étude a mis en avant la nécessité de revisiter le cadre d'utilisation des modèles de distribution en accord avec leur objectif écologique, et particulièrement, recommande (i) que les variables sélectionnées décrivent des processus écophysologiques importants pour le développement des espèces (à la manière des modèles mécanistes) et (ii) que des variables climatiques et non-climatiques soient intégrées dans les modèles à une résolution spatiale compatible avec les processus écologiques déterminant la distribution des espèces et ses

changements (Austin & Van Niel, 2011b). L'analyse comparative de l'évolution potentielle de la distribution du chêne pubescent en France simulée au cours du 21^e s. à partir de modèles climatique et édaphique montre l'importance de ces recommandations (chapitre 4.2). Premièrement, la prise en compte du pH précise considérablement la niche climatique de cette espèce (**figure 4-6**), (i) en déplaçant son optimum vers des conditions thermiques hivernales plus chaudes (+3.6°C) et des ressources hydriques estivales moins limitantes (+17 mm), et (ii) en augmentant la tolérance aux contraintes climatiques (aridité et humidité) sur sol basique. Ce dernier changement est particulièrement pertinent d'après l'autécologie connue de l'espèce (Rameau *et al.*, 2008). En effet, le développement du chêne pubescent est réduit lorsque le pH est inférieur à 7 du fait de l'augmentation de la toxicité aluminique et d'une disponibilité moins importante en nutriments (Cronan & Grigal, 1995). Cela a des conséquences spatiales très importantes pour l'espèce face au changement climatique favorisant à la fois la colonisation de l'espèce vers le nord et sa persistance sur les substrats basiques (pH > 7) au sud de son aire où les conditions climatiques deviennent plus arides (**figure 4-8** et **4-10**). Deuxièmement, nous avons montré, qu'en plus du climat, la dimension édaphique est toute aussi importante que l'effet démontré d'autres facteurs comme la physiographie du paysage (Ashcroft *et al.*, 2009 ; Dobrowski, 2011 ; Scherrer & Korner, 2011 ; Scherrer *et al.*, 2011), les conditions lumineuses (Austin & Van Niel, 2011a), la lithologie (Keppel *et al.*, 2012) ou encore la position géographique (Scherrer & Korner, 2011 ; Ohlemuller *et al.*, 2012) pour déterminer les zones refuges potentielles pour les espèces face au changement climatique (et plus largement les changements globaux). Troisièmement, l'exemple du chêne pubescent a permis de montrer que la prise en compte des conditions édaphiques est particulièrement importante lorsque des simulations dynamiques sont menées via l'application d'un modèle de dispersion. En effet, les propriétés du sol varient plus localement et sont beaucoup moins structurées le long des gradients géographiques et topographiques que le climat (Pearson & Dawson, 2003 ; Lafleur *et al.*, 2010). Cela résulte en une forte hétérogénéité spatiale des conditions édaphiques qui fragmente l'enveloppe climatique du chêne pubescent (**figures 4-12** et **4-13**) (comme cela avait été proposé par Lafleur *et al.*, 2010). Au cours du 21^e siècle, cela a pour conséquence d'accentuer la fragmentation spatiale de l'aire prédite de l'espèce, ainsi que les différences de changements d'aire de distribution entre un SDM purement climatique et un autre combinant climat et acidité du sol lorsque la dispersion est prise en compte. Considérant que la dimension édaphique détermine largement la niche écologique des plantes (chapitre 4.3 ; Coudun *et al.*, 2006 ; Bertrand & Marage, 2012), toutes ces caractéristiques mises en évidence à partir du chêne pubescent confirment l'importance de cette dimension pour prédire l'impact du changement climatique sur la distribution des végétaux. Ne pas tenir compte

de cette variable conduit à la surestimation de l'aire potentielle de distribution, à la sous-estimation de la fragmentation spatiale de cette aire, et à une identification incertaine des refuges climatiques qui peuvent conduire à sous-estimer la propagation et la persistance des plantes. Dans une optique de conservation et de gestion, de telles incertitudes semblent préjudiciables à la prise de décision. Ce type de constat n'est pas cantonné aux seuls facteurs édaphiques. Par exemple, la prise en compte du régime de lumière dans les modèles de distribution de l'Eucalyptus en Australie (i) a précisé sa niche climatique en accentuant notamment la tolérance de l'espèce ayant pour conséquence géographique une différence d'ambiance lumineuse entre les expositions nord et sud correspondant à l'équivalent thermique d'un déplacement de 200 km vers les pôles, et (ii) a permis la mise en évidence de nouveaux refuges pour l'espèce face au réchauffement climatique (Austin & Van Niel, 2011b, a).

Bien que le réchauffement climatique constitue une dimension majeure et largement étudiée du changement global, la multidimensionnalité de la niche écologique des espèces implique que les plantes peuvent répondre à d'autres changements environnementaux globaux (e.g. Vitousek, 1992, 1997 ; Sala *et al.*, 2000). Ainsi, il semble que l'évolution des précipitations, les variations de lumière dans les peuplements, l'eutrophisation et l'acidification des milieux aient un impact non négligeable sur le remaniement actuel des communautés végétales (e.g. Giesler *et al.*, 1998 ; Keith *et al.*, 2009b ; Kuiters *et al.*, 2009 ; Crimmins *et al.*, 2011 ; McCain & Colwell, 2011 ; Pucko *et al.*, 2011 ; Riofrío-Dillon *et al.*, 2012 ; Verheyen *et al.*, 2012). Lorsque plusieurs changements environnementaux affectent les écosystèmes, la réponse attendue des espèces devrait être conduite par le ou les changements environnementaux qui vont le plus limiter leur développement (**figure 1-19** ; Ackerly, 2003). L'issue de ces changements sur les communautés semble particulièrement complexe à différencier, déterminer et prédire du fait que (i) certains de ces changements sont corrélés et interagissent entre eux (**figure 1-1** et **1-3** ; Vitousek, 1997) et (ii) que les espèces ne répondent pas toutes de la même manière (variabilité interspécifique de la tolérance et de la dispersion ; e.g. Pucko *et al.*, 2011). Malgré ces difficultés, cette problématique constitue un enjeu majeur en écologie, notamment pour comprendre le décalage entre la réponse attendue de la flore et le climat (Ackerly, 2003 ; Jump & Penuelas, 2005 ; Chown & Gaston, 2008 ; Jackson *et al.*, 2009). Par exemple en montagne, bien que la majorité des espèces se déplace vers les sommets pour compenser la hausse actuelle des températures (Lenoir *et al.*, 2008), un nombre non négligeable de plantes suit la direction opposée afin de conserver des conditions hydriques favorables à leur développement (Crimmins *et al.*, 2011). Au chapitre 4.1, un essai de quantification de l'effet de l'évolution des conditions lumineuses dans les peuplements forestiers sur le remaniement des communautés herbacées induit par le réchauffement climatique a été

réalisé. De cette analyse, il ressort que la fermeture du milieu forestier observée entre les périodes 1965–1986 et 1987–2008 soit impliquée de façon très marginale dans le retard de la flore par rapport au changement climatique observé en plaine (son effet correspond à seulement 6.3% de la dette climatique). Ce résultat montre donc qu'il est possible de différencier et quantifier, certes avec une certaine incertitude liée à l'utilisation de variables bio-indiquées, les effets des changements environnementaux sur le remaniement des communautés. Au chapitre 5.2.4, une analyse plus complète de l'impact des différents changements environnementaux (régime hydrique, eutrophisation, acidification, disponibilité lumineuse) est menée à titre exploratoire afin de confirmer et discuter que les dettes climatiques de la flore mises en évidence en forêts de plaine et de montagne sont bien liées l'incapacité de la flore à compenser la hausse brutale des températures et non à d'autres changements environnementaux.

5.2.4. Vers une quantification de l'effet des facteurs amplifiant ou réduisant la dette climatique de la végétation forestière

Au cours de cette thèse, il a été mis en évidence et discuté que plusieurs facteurs biotiques (tolérance au réchauffement climatique, dispersion des graines et cycle de vie aux chapitres 3, 4.2 et 4.3), abiotiques (multidimensionnalité de la niche et changements environnementaux aux chapitres 4.1 et 4.2), et géographiques (déplacement des conditions climatiques et fragmentation spatiale aux chapitres 3 et 4.2) ont contribué à déterminer les changements de distribution des plantes et de composition des communautés végétales amorcés par le réchauffement climatique (voir discussion ci-dessus). Il m'est apparu important de proposer une synthèse de ces effets permettant leur confrontation au travers d'une analyse conduite sur les données et résultats reportés au chapitre 3. Pour rappel, cette étude quantifie le remaniement des communautés en lien avec le réchauffement climatique via la comparaison de chroniques de températures ($n = 1000$) issues d'un modèle climatique et du caractère bio-indicateur de la flore (chapitre 3). Dans cette partie, c'est la différence des températures moyennes prédites par la flore entre les périodes 1965–1986 et 1987–2008 ($dFrT$) qui est analysée pour les forêts de plaine (estimée à $+0.02^{\circ}\text{C}$; **table 3-1**) et de montagne (estimée à $+0.54^{\circ}\text{C}$; **table 3-1**). Basés sur la même méthodologie que celle décrite et utilisée dans le chapitre 4.1, les effets de différents changements environnementaux entre les périodes 1965–1986 et 1987–2008 (hydrique³¹, dP ; édaphique³², dCN

³¹ Caractérisé par le cumul des précipitations de juillet prédit par les modèles climatiques LERFOB2 (cf. partie 2.2.1.1) pour chaque relevé floristique.

³² En absence de données spatio-temporelles mesurées, le C:N et le pH sont calculées à partir du caractère bio-indicateur de la flore présente sur chaque relevé analysée (réalisée par Riofrío-Dillon G. ; e.g. Riofrío-Dillon *et al.*, 2012).

et dpH ; lumière³³, dL), de la tolérance thermique des plantes³⁴ (dA), de la fragmentation spatiale des forêts³⁵ (AI) et de la distance potentielle de migration³⁶ ($MigP$) sur le remaniement des communautés végétales forestières de plaine et de montagne sont testés, quantifiés et comparés entre eux ainsi qu'à l'effet du réchauffement climatique ($dCrT$) par régression linéaire : $dFrT = f(dCrT, dP, dCN, dpH, dL, dA, AI, MigP)$. Il est important de noter que les variables explicatives entretiennent entre elles une faible colinéarité ($R^2_{max} < 0.2$). Du fait que l'association temporelle des relevés entre périodes intègre un certain niveau de stochasticité (lié à une sélection, en partie aléatoire, des relevés pour reconstruire les 1000 chroniques de température présentés au chapitre 3, cf. partie 2.4.1), l'ajustement du modèle linéaire a été répété 15000 fois par combinaison aléatoire des 1000 échantillons d'observations floristiques entre les périodes 1965–1986 et 1987–2008.

En premier lieu, nous constatons que le réchauffement climatique explique très nettement l'évolution des températures moyennes prédites par la flore des forêts de plaine (moyenne du $R^2_{partiel} [\pm SD] = 0.329 [\pm 0.011]$, correspondant à 64.8% du R^2 du modèle complet) et de montagne (moyenne du $R^2_{partiel} [\pm SD] = 0.534 [\pm 0.009]$, correspondant à 91.7% du R^2 du modèle complet) (**figure 5-6**). Cela semble assez logique, mais confirme surtout que le remaniement des communautés végétales mis en évidence au chapitre 3 est bien une réponse directe au réchauffement climatique. Ce dernier amplifie le remaniement des communautés végétales vers des associations d'espèces nécessitant des conditions plus chaudes. Nous notons également que si cet effet est observé en plaine, il est toutefois plus faible dans ces conditions en accord avec le décalage conséquent que nous avons mis en évidence entre la composition floristique et les conditions thermiques sur la période 1987–2008 (**table 3-1**).

³³ En absence de données spatio-temporelles mesurées, les conditions lumineuses à l'intérieur du peuplement sont estimées pour chaque relevé floristique à partir de la valeur indicatrice L d'Ellenberg (Ellenberg *et al.*, 1992).

³⁴ La tolérance thermique (de chacune des 760 plantes) est déterminée à partir de l'amplitude 80% (Gégout & Pierrat, 1998) de la niche thermique ajustée à partir d'un modèle de niche écologique multidimensionnel (intégrant les dimensions thermique, hydrique et nutritionnelle).

³⁵ Caractérisée par un indice d'agrégation (McGarigal *et al.*, 2002) des forêts présentes à moins de 20 km de chaque relevé de la période 1987-2008. Le territoire forestier est extrait de CORINE Land Cover 1990.

³⁶ Caractérisée par la distance minimale séparant chaque relevé de la période 1987-2008 d'une zone forestière présentant des conditions thermiques analogues sur la période 1965-1986 (précision = $\pm 0.5^\circ\text{C}$).

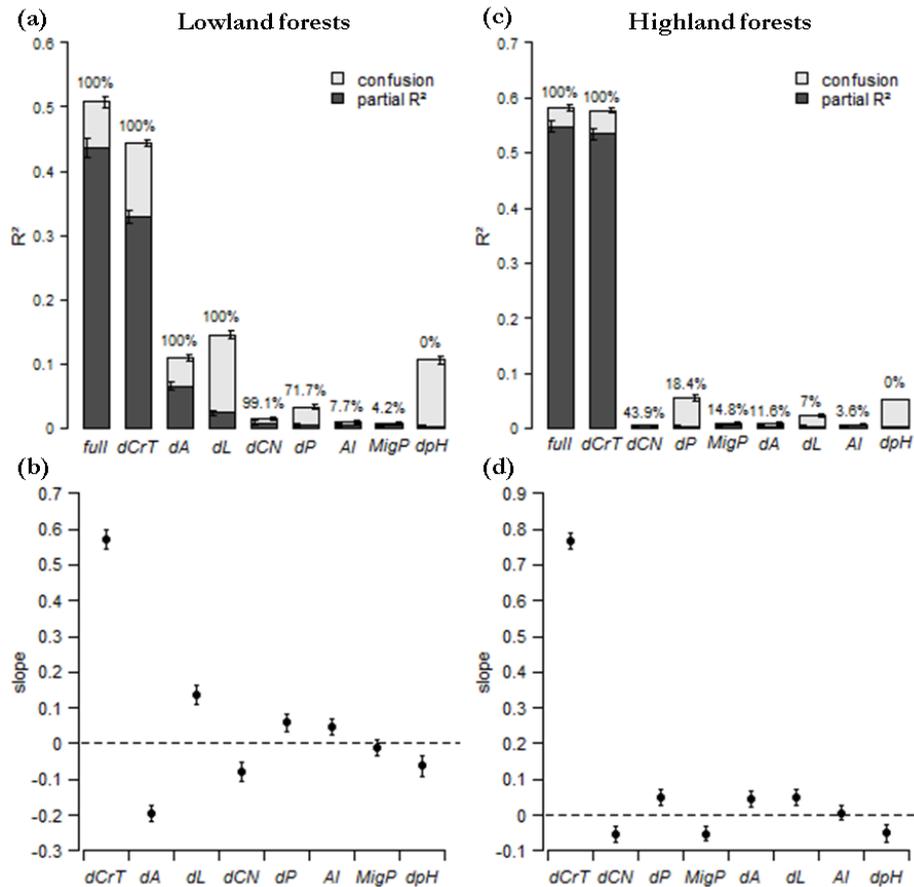


Figure 5-6 : Evaluation des effets de facteurs écologiques et géographiques régulant le remaniement des communautés herbacées (estimé par le $dFrT$; Bertrand *et al.*, 2011b) des forêts de plaine (a-b) et de montagne (c-d) en réponse au réchauffement climatique entre les périodes 1965–1986 et 1987–2008. L'évaluation est réalisée à partir d'un modèle linéaire (les variables sont centrées réduites) : $dFrT = f(dCrT, dP, dCN, dpH, dL, dA, AI, MigP)$. **(a)** et **(c)** Estimations de la variation du changement de températures prédit par la flore ($dFrT$) expliquée par chaque facteur (barre = R^2 moyen, intervalle = $\pm \sigma_R$, estimés à partir de 15000 répétitions de l'ajustement du modèle). Le pourcentage au-dessus des barres représente la fréquence avec laquelle la variable est significative pour l'ensemble des répétitions ($100 \times nS/15000$; nS = le nombre de fois où la variable est significative; l'effet de chaque variable est testé par comparaison du modèle complet au modèle sans la variable en question [$P < 0.05$]). L'effet d'une variable est considéré significatif lorsque plus de 95% des répétitions sont significatives. Le R^2 partiel d'une variable k représente la part de variabilité réellement expliquée par celle-ci, et correspond au coefficient de détermination de la relation : $residuals\ dFrT_{.k} = r^2(X_k^\perp)$, où $residuals\ dFrT_{.k}$ représente les résidus du modèle linéaire expliquant $dFrT$ en fonction de l'ensemble des variables explicatives sauf k , et X_k^\perp représente l'effet de k décorrélé de l'effet des autres variables explicatives (i.e. les résidus du modèle linéaire expliquant k en fonction des autres variables explicatives). Le niveau de confusion représente la part de variabilité expliquée par l'effet des corrélations entre variables explicatives, et correspond à : $R_k^2 - R_k^2\ partiel$, où R_k^2 est le coefficient de détermination de la relation linéaire simple $dFrT = g(k)$. **(b)** et **(d)** Estimations de la pente de chaque variable du modèle linéaire (point = pente moyenne, intervalle = \pm

σ_{pente} , estimés à partir de 15000 répétitions de l'ajustement du modèle). Les valeurs de R^2 et pente reportées sont calculées seulement lorsque les variables sont significatives. $dCrT$ = réchauffement climatique, dP = évolution de la pluviométrie moyenne du mois de juillet³¹, dL = évolution des conditions lumineuses³³, dCN = évolution du C/N³², $d\phi H$ = évolution du pH³², dA = évolution de la tolérance thermique des plantes³⁴, AI = indice d'agrégation spatiale du territoire forestier³⁵, $MigP$ = distance potentielle de migration³⁶, $full$ = modèle complet.

On peut voir sur la **figure 5-6** que la combinaison et l'importance des effets des facteurs écologiques modulant le remaniement de la flore induit par le réchauffement climatique sont très différentes entre les forêts de plaine et de montagne. Si en montagne aucune variable (en-dehors du réchauffement climatique) n'est significative, en plaine le changement de tolérance thermique dans les communautés, ainsi que les évolutions des conditions lumineuses dans les peuplements forestiers et de la disponibilité en azote du sol le sont, expliquant respectivement 6.6%, 2.5% et 0.9% de la variation du changement de températures prédit par la flore (valeur moyenne de R^2 *partiel* estimée en %). D'autres facteurs dont les effets sont moins généraux, contribuent à expliquer ce déterminisme. En plaine, l'évolution des précipitations enregistrée entre 1965–1986 et 1987–2008 est significative pour 71.7% des répétitions, expliquant en moyenne 0.59% de la variation du changement de températures prédit par la flore (valeur du R^2 *partiel* estimée en %). En montagne, les évolutions de la disponibilité en azote du sol et des précipitations contribuent significativement à expliquer 0.53% et 0.49% du remaniement des communautés reporté au chapitre 3 dans respectivement 43.9% et 18.4% des répétitions.

C'est donc en plaine, là où la flore n'a pu compenser que 0.02°C du réchauffement climatique des 20 dernières années, que la réponse des communautés à ce changement environnemental est la plus fortement modulée par d'autres facteurs écologiques ($\sum R^2$ *partiels* explique 20.7% du R^2 du modèle complet). Comme cela avait déjà été mis en évidence au chapitre 3, les espèces généralistes (concernant les conditions thermiques), déjà très représentées dans les communautés forestières de plaine entre 1965 et 1986, ont vu leurs fréquences augmentées au cours de la période 1987-2008 (**figure 3-11**). Ce changement amplifie la tolérance thermique des communautés (+0.12°C en moyenne [± 0.02]), permettant de compenser une part du réchauffement climatique sans que la flore soit nécessairement remaniée vers des assemblages requérant des conditions plus chaudes (en matière de conditions optimales). En moyenne une augmentation de 0.1°C de la tolérance thermique des communautés réduit le changement de températures prédit par la flore de 0.02°C. Bien que l'effet de la tolérance thermique soit relativement faible dans ce cas, il contribue à la dette climatique des forêts de plaine. Toutefois dans ce cas le terme dette (bien qu'apparent dans les résultats) semble mal choisi car il n'est pas

induit par un déséquilibre entre l'assemblage des espèces et le réchauffement climatique mais par l'accroissement de la tolérance thermique des communautés. Cela démontre notamment une limite des méthodes de bio-indication actuelles qui tiennent plus compte de l'optimum environnemental des plantes que de l'ensemble des conditions tolérées par celles-ci (ter Braak & Barendregt, 1986 ; Ellenberg *et al.*, 1992 ; Birks, 1995 ; ter Braak, 1995 ; Birks, 1998 ; Diekmann, 2003 ; Gégout *et al.*, 2003). L'effet de la tolérance mis en évidence ici est cohérent avec bon nombre d'études qui montrent un accroissement de la fréquence des plantes généralistes dans des écosystèmes variés au cours des dernières décennies (e.g. Kuiters *et al.*, 2009 ; Moradi *et al.*, 2012).

A l'inverse, comme cela a déjà été montré à la partie 4.1, il apparaît que l'accroissement de la disponibilité en lumière dans les peuplements amplifie le remaniement des communautés végétales vers des assemblages de plantes plus « chaud » dans les forêts de plaine (en moyenne $dFrT=+0.12^{\circ}\text{C}$ par augmentation d'une unité de la valeur indicatrice L d'Ellenberg). L'augmentation de la disponibilité lumineuse dans les peuplements implique soit leur ouverture naturelle issue de la sénescence des arbres ou de perturbations d'origine météorologique (neige et vent principalement), soit leur ouverture artificielle en lien avec la gestion forestière. Dans tous les cas, il est reconnu que l'ouverture du peuplement agit comme une perturbation pour la flore résidente (plus ou moins forte suivant son origine) affectant l'abondance et la répartition des plantes, et donc la composition des communautés (e.g. Barbier *et al.*, 2008 ; Van Couwenberghe *et al.*, 2010 ; Wagner *et al.*, 2011 ; Verheyen *et al.*, 2012). De plus, la température et l'humidité ambiantes du peuplement sont dépendantes de la densité de la couverture forestière, qui quand elle est élevée permet de soutenir une certaine fraîcheur dans le peuplement et de tamponner les variations climatiques (e.g. Spurr, 1957 ; Sharpe *et al.*, 1996 ; Graae *et al.*, 2012). Sa diminution augmente l'ensoleillement du sol et de la flore, et de ce fait la température ressentie par les plantes au sein du peuplement (e.g. Li, 1926 ; Zheng *et al.*, 1993 ; Porté *et al.*, 2004). Il est donc probable que cette accentuation du réchauffement climatique induite par l'ouverture du peuplement contribue à faciliter le remaniement des communautés vers des assemblages d'espèces adaptées aux nouvelles conditions climatiques (e.g. Nihlgard, 1969) comme le montre la relation (**figure 5-6b**). Cette transition pourrait également être stimulée par l'effet déstabilisateur de la perturbation sur les communautés végétales résidentes en facilitant le remplacement d'espèces. Toutefois, l'ouverture brutale d'un peuplement peut provoquer une forte augmentation des températures (en plus du changement des conditions lumineuses) que le *pool* local d'espèces (adapté à des conditions plus fraîches et sombres) ne pourrait pas compenser, accentuant du même coup la dette climatique des communautés. A l'inverse, il semble aussi pertinent que lorsque le peuplement se ferme le pouvoir tampon de celui-ci vis-à-vis du climat s'accroît contribuant à la

stabilité des communautés face au réchauffement climatique. Le décalage de la composition des communautés végétales vis-à-vis du climat ne sera alors qu'apparent car compensé par la fermeture du milieu (une particularité microclimatique non prise en compte dans les modèles climatiques utilisées).

Nous montrons également que les augmentations de la disponibilité en azote du sol et des précipitations favorisent le remaniement des communautés végétales vers des assemblages d'espèces requérant des conditions plus chaudes en forêts de plaine, i.e. plus en adéquation avec la hausse des températures subie (en moyenne $dFrT=+0.03^{\circ}\text{C}$ et $+0.01^{\circ}\text{C}$, respectivement, par perte de 0.92 unité de C/N et augmentation de 35 mm des précipitations moyennes annuelles). Ces effets interfèrent aussi avec la réponse de la végétation au réchauffement climatique dans les forêts de montagne (en moyenne $dFrT=+0.03^{\circ}\text{C}$ et $+0.01^{\circ}\text{C}$, respectivement, par perte de 0.90 unité de C/N et augmentation de 42 mm des précipitations moyennes annuelles) mais de manière moins générale (effet significatif pour seulement 43.9% et 18.4% des répétitions ; **figure 5-6**). L'enrichissement en azote du sol est bien connu pour affecter la productivité, la composition et la richesse spécifique des communautés herbacées (e.g. Keith *et al.*, 2009b ; Bobbink *et al.*, 2010). Dans les écosystèmes, la disponibilité en azote du sol varie en fonction de la nature et du niveau des pollutions atmosphériques et agricoles (e.g. Skeffington, 1990 ; Vitousek *et al.*, 1997 ; Erisman & de Vries, 2000 ; Lövblad *et al.*, 2004 ; Hastings *et al.*, 2009), ainsi qu'en fonction de l'accumulation de litière et de sa minéralisation dépendant principalement de la densité et de la composition spécifique de la couverture arborée (e.g. Binkley & Giardina, 1998 ; Augusto *et al.*, 2002). Dans le cas présent, la disponibilité en azote du sol tend à augmenter et diminuer avec la fermeture du peuplement respectivement en forêts de plaine ($r = 0.154$, $P < 0.001$) et de montagne ($r = -0.19$, $P < 0.001$) entre les périodes 1965–1986 et 1987–2008. Ce résultat tend à montrer que la disponibilité en azote est majoritairement conduite par la minéralisation de la litière accumulée en plaine (comparable aux conclusions de Verheyen *et al.*, 2012) et par des apports d'origines anthropiques en montagne où les dépôts atmosphériques semblent les plus intenses (du fait d'une pluviométrie plus importante qu'en plaine) (e.g. Miller *et al.*, 1993 ; Croisé *et al.*, 2005). Concernant la composante hydrique du climat, de récentes études ont souligné l'importance de prendre en compte son évolution dans le temps ainsi que l'occurrence des événements extrêmes (e.g. sécheresse, inondation) pour étudier et comprendre la réponse des plantes au changement climatique, notamment sur le plan de la divergence vis-à-vis des déplacements d'espèces face à la seule hausse des températures (e.g. Hanson & Weltzin, 2000 ; Vennetier & Ripert, 2009 ; Crimmins *et al.*, 2011 ; McCain & Colwell, 2011). Une importance des changements hydriques confirmée par les résultats présentés à la **figure 5-6** (même si son impact reste assez faible

comparé à celui d'autres facteurs), empêchant, au même titre que la disponibilité en azote du sol, l'efficacité d'un remaniement des communautés en accord avec la hausse des températures lorsque les ressources sont les plus limitantes.

Enfin, le remaniement des communautés végétales forestières induit par le réchauffement climatique est amplifié lorsque l'accessibilité du milieu est facilitée par une continuité forestière élevée et une distance faible entre *patches* forestiers dont les conditions climatiques sont proches entre les deux périodes (i.e. *AI* élevé et *MigP* faible). En moyenne, une hausse de 0.01°C de la température prédite par la flore au cours de la période 1987–2008 est permise par une augmentation de l'indice d'agrégation des forêts de 0.61 et 2.51 unités, respectivement, en plaine et montagne. Le remaniement des communautés est très logiquement plus sensible à la continuité forestière en plaine, de par la fragmentation spatiale plus importante sur cette zone limitant les échanges d'espèces entre forêts (**figure 3-13**). A l'inverse, le remaniement des communautés en lien avec le réchauffement climatique est plus sensible en montagne à la diminution de la distance minimale entre *patches* forestiers ayant des conditions thermiques comparables (moyenne $dFrT = +0.01^\circ\text{C}$ pour une diminution de 252 m et de 11793 m respectivement en montagne et plaine). Cette relation est toute aussi logique si l'on se réfère à la plus grande variation des conditions climatiques en montagne qu'en plaine observée sur des distances comparables (e.g. Jump *et al.*, 2009). Il est toutefois surprenant que l'accessibilité du milieu soit significative pour seulement 11.9% et 18.4% des répétitions réalisées, respectivement, en contexte de plaine et de montagne, et que ce facteur explique une variation relativement faible de la hausse de température bio-indiquée entre les périodes 1965–1986 et 1987–2008 (R^2 partiel = 0.019 et 0.015, respectivement, pour les forêts de plaine et de montagne), alors qu'il est considéré comme crucial pour la survie des plantes dans un environnement changeant (Pitelka, 1997 ; Soberón & Peterson, 2005 ; Colwell *et al.*, 2008 ; Lenoir *et al.*, 2008 ; Jump *et al.*, 2009 ; Loarie *et al.*, 2009 ; Franklin, 2010 ; Svenning *et al.*, 2010 ; Bertrand *et al.*, 2011b ; Normand *et al.*, 2011 ; Dullinger *et al.*, 2012b ; Dullinger *et al.*, 2012a ; Lenoir *et al.*, 2012). D'un point de vue écologique, le faible poids de l'accessibilité du milieu est cohérent avec la compensation partielle (et même quasiment nulle en plaine) du réchauffement climatique par le remaniement des communautés végétales forestières. Cela peut aussi mettre en avant, l'effet important de processus écologiques locaux, tels que la banque de graines ou la sélection au sein des communautés résidentes d'espèces adaptées aux nouvelles conditions environnementales (Hairston Jr & De Stasio Jr, 1988 ; Collinge & Ray, 2009 ; Donohue *et al.*, 2010 ; Walck *et al.*, 2011), qui vont participer eux aussi activement aux changements d'assemblages floristiques. Il est cependant vraisemblable que l'effet de l'accessibilité du milieu soit sous-estimé dans cette analyse du fait de l'utilisation d'indices et la

sélection de paramètres ne rendant pas compte de la totalité du processus écologique³⁷, mais aussi du fait d'une méthodologie approchant ces limites³⁸.

5.3. Limites des résultats

5.3.1. Transfert temporel de la niche réalisée

L'une des principales limites de ce travail de thèse est l'hypothèse assumée selon laquelle la niche réalisée des espèces est un bon indicateur de la niche écologique des plantes, et de ce fait son transfert temporel permet (i) de suivre l'équilibre entre les changements environnementaux et la composition floristique des forêts, (ii) de prédire le changement potentiel de distribution du chêne pubescent sous l'effet de scénarios climatiques, et (iii) de déterminer les changements de niche écologique au cours de l'ontogénie des arbres. La pertinence de cette approche est toutefois dépendante de l'écart entre la niche fondamentale et la niche réalisée. Cette dernière occupe un sous-espace de la niche fondamentale lorsque les interactions biotiques (e.g. Godsoe & Harmon, 2012 ; Wisz *et al.*, 2012) et les limites géographiques (e.g. Normand *et al.*, 2011) contraignent l'espèce à occuper une partie de son habitat potentiel (**figure 1-11** ; Soberón & Peterson, 2005 ; Soberón, 2007). Dans ce cas, l'utilisation de la niche réalisée, modélisée à partir d'une approche corrélative, pour prédire la distribution potentielle passée ou future des espèces sera entachée d'incertitude (notamment lorsque l'on utilise le modèle sous de nouvelles conditions environnementales), et la tolérance des espèces vis-à-vis des changements environnementaux sous-estimée (e.g. Feeley & Silman, 2010). Cela amène à des prédictions plus pessimistes, parfois erronées, que celles issues de la niche fondamentale déterminée par approche mécaniste (Kearney, 2006 ; Dormann, 2007 ; Kearney & Porter, 2009 ; Morin & Thuiller, 2009 ; Dormann *et al.*, 2012). De même, il est également possible que la niche réalisée ne rende pas compte de la totalité de la niche fondamentale dans le cas où les conditions environnementales actuelles ou échantillonnées ne permettent pas de définir les limites environnementales à la présence des espèces. Dans ce cas, la distribution prédite de ces espèces est d'autant plus incertaine que le modèle de niche est utilisé en dehors de son domaine de calibration, i.e. sur de nouvelles combinaisons environnementales (domaine d'extrapolation du modèle).

³⁷ Notamment, (i) le périmètre de 20 km utilisé pour rendre compte de l'agrégation du territoire forestier, et (ii) la précision de 1°C utilisée pour déterminer la distance minimale potentielle qu'une plante doit parcourir pour conserver les mêmes conditions climatiques ne sont peut être pas adaptés à la biologie des plantes étudiées.

³⁸ La différenciation plaine/montagne réduit la gamme de variation des variables *MigP* et *AI* (l'accessibilité du milieu dans chaque zone est très homogène : une accessibilité faible et forte au sein du territoire forestier respectivement de plaine et de montagne). Il est vraisemblable que la réalisation d'une analyse globale ne distinguant pas les forêts de plaine et de montagne permette une meilleure évaluation de l'effet de ces variables.

La pertinence et l'incertitude des prédictions spatio-temporelles basées sur la modélisation statique et corrélative de la niche réalisée sont depuis longtemps au centre des débats. A large échelle spatiale, l'état d'équilibre ou de quasi-équilibre des espèces avec l'environnement a souvent été assumé (Pearson & Dawson, 2003 ; Thuiller, 2003). De nombreuses études ont montré que les espèces et biomes ont suivi les changements environnementaux depuis le réchauffement postglaciaire par migration ce qui expliquerait leur répartition actuelle. (Prentice 1998, Cheddadi 2005, Huntley 1990, Webb 1986 et 2004). De même, Normand *et al.* (2009) ont étudié le déterminisme environnemental de la répartition actuelle de 1861 plantes, à partir desquelles ils ont montré que les limites de la répartition de plus de la moitié d'entre elles sont définies par des stress abiotiques, montrant ainsi que ces plantes ont pu atteindre les limites de leur habitat potentiel. Un résultat confirmé dans le massif des Appalaches (Manthey *et al.*, 2011). A l'inverse, des études récentes ont aussi montré que des espèces ont été freinées dans leur migration depuis leurs zones refuge du fait de leur capacité de dispersion et de la physiographie du paysage, qui peuvent ainsi contraindre les espèces à occuper actuellement un sous-espace géographique de leur habitat potentiel, et donc probablement un sous-espace de leur niche fondamentale (e.g. Svenning & Skov, 2004 ; Svenning *et al.*, 2010 ; Normand *et al.*, 2011 ; Dullinger *et al.*, 2012a). Cette divergence de résultats souligne que cette problématique n'a pas une réponse générale, mais plutôt des réponses propres au comportement de chaque espèce vis-à-vis des changements environnementaux historiques, dépendant de la capacité de dispersion, de l'habileté compétitive, et des évolutions adaptatives des espèces, ainsi que de la fragmentation du milieu qui déterminent si les espèces occupent l'ensemble ou une partie seulement de leur habitat potentiel actuel.

L'absence de différences entre les températures observées et prédites par la flore au cours de la période 1965–1987 reportée au chapitre 3 démontre l'existence d'un équilibre entre la composition floristique des communautés végétales forestières et le climat avant son réchauffement. Cette observation tend à démontrer la pertinence du transfert temporel de la niche réalisée lorsque celle-ci est déterminée après une période de stabilité environnementale. Ce résultat est conforté par le recouvrement partiel de cet équilibre après la hausse des températures montrant que l'estimation de la niche écologique peut être incomplète lorsqu'un changement brutal de l'environnement intervient. La différence du niveau de recouvrement de l'équilibre entre le climat et les communautés végétales des forêts de plaine et de montagne est une preuve évidente que l'accessibilité géographique des espèces à leurs habitats potentiels module la capacité des plantes à suivre leur niche écologique. Si la niche réalisée des espèces est ajustée à partir de données *in situ* ne reflétant qu'une partie de leur distribution potentielle, il est probable que cela

ait pour effet de surestimer le décalage entre le climat et la composition floristique des forêts lors du réchauffement. Comme on peut l'observer aux **figures 5-3, 5-4 et 5-5**, le déplacement de la distribution potentielle du chêne pubescent en réponse au changement climatique futur (résultant de la persistance et de la migration de l'espèce) est plus contrainte par la longévité et la capacité de dispersion des graines de l'espèce, ainsi que par la fragmentation spatiale des forêts, que par l'habitat potentiellement occupable par l'espèce définie par sa niche réalisée. De plus, le changement climatique attendu au 21^e siècle en France, bien que très important (+7.7°C et -124.1 mm entre 2091 et 2100 d'après le scénario HadCM3 A2), correspond plus à une réorganisation spatiale des conditions climatiques actuelles qu'à l'apparition de nouvelles conditions climatiques, ce qui permet de prédire l'habitat potentiel du chêne pubescent au cours de cette période sans extrapolation du SDM utilisé (l'extrapolation concerne de 140 à 1144 km² ; **figure 4-6**). Pour toutes ces raisons, il semble donc que même si la niche réalisée des végétaux n'est qu'une représentation partielle de leur niche fondamentale, sa projection spatio-temporelle est suffisante pour suivre et simuler l'effet du réchauffement climatique si la dispersion et ses contraintes sont prises en compte.

Comme cela a été souligné par de nombreuses études, la meilleure solution pour pallier à ce problème récurrent en écologie prédictive (i.e. le transfert temporel de modèles ajustés à partir de données *in situ*) est de développer une nouvelle génération de modèles de distribution des espèces plus réalistes sur le plan biologique (e.g. Guisan & Thuiller, 2005 ; Araújo & Luoto, 2007 ; Franklin, 2010 ; Austin & Van Niel, 2011b ; Wisz *et al.*, 2012) et couplant les avantages des approches mécanistes et corrélatives (e.g. Malanson *et al.*, 1992 ; Morin & Lechowicz, 2008 ; Engler & Guisan, 2009 ; Kearney & Porter, 2009 ; Elith *et al.*, 2010 ; Kearney *et al.*, 2010 ; Bertrand *et al.*, 2012 ; Dormann *et al.*, 2012 ; Godsoe & Harmon, 2012 ; Kearney *et al.*, 2012 ; Meier *et al.*, 2012). Une autre solution est de réduire l'écart entre niche fondamentale et niche réalisée en ajustant les SDMs à partir d'observations *in situ* couvrant l'ensemble de la gamme des conditions environnementales de la distribution des espèces. Cette solution passe par l'utilisation de base de données couvrant une large emprise spatiale (afin de couvrir la totalité de l'aire de répartition des espèces, et notamment définir les limites environnementales) et temporelle. Dans ce dernier cas, les bases de données polliniques et dendrométriques permettent de retracer l'évolution de l'aire de distribution et de la croissance des espèces avec le plus de recul historique. L'utilisation de telles bases permet notamment d'étendre la définition de la niche écologique des espèces à des conditions environnementales sans analogue actuel mais susceptibles d'être observées dans le futur (e.g. la réponse des espèces au réchauffement postglaciaire donne des informations importantes sur leur tolérance au changement climatique actuel ; Williams &

Jackson, 2007 ; Petit *et al.*, 2008 ; Woodhouse *et al.*, 2010 ; Maiorano *et al.*, 2012), ainsi que de caractériser la réponse des espèces face aux événements extrêmes des changements environnementaux.

5.3.2. La résolution spatiale kilométrique est-elle suffisante ?

Malgré la relative haute résolution spatiale des données environnementales utilisées vis-à-vis de l'emprise globale (selon la classification définie dans Pearson & Dawson, 2003) de la zone d'étude (la France métropolitaine couvre environ 546000 km²), cette résolution peut être insuffisante pour expliquer certains processus écologiques agissant à un niveau plus local (e.g. Austin & Van Niel, 2011b). Notamment, dans le chapitre 3, les températures prédites par les modèles climatiques ne varient pas à l'intérieur d'un pixel d'1 km de côté, alors que de récentes études ont montré l'importance de la physiographie du paysage prise en compte à une fine résolution spatiale pour expliquer la survie et le déplacement des plantes en réponse au changement climatique (Ashcroft *et al.*, 2009 ; Dobrowski *et al.*, 2009 ; Ashcroft, 2010 ; Dobrowski, 2011 ; Scherrer & Korner, 2011 ; Scherrer *et al.*, 2011). Par exemple, Scherrer et ses co-auteurs (2011) évaluent à 25% la sous-estimation de la diversité climatique quand on passe d'une résolution de 1 à 100 m, correspondant à autant de refuges climatiques potentiels omis. Si dans cette thèse la physiographie du paysage a bel et bien été prise en compte dans les modèles climatiques spatio-temporels (cf. partie 2.2.1.1), il est probable que leur résolution spatiale (1 × 1 km) amène à surestimer le décalage entre le remaniement des communautés végétales forestières et les conditions thermiques. Pour vérifier ce biais potentiel, l'amplitude des différences de températures moyennes annuelles prédites à partir de modèles numériques de terrain de précisions 50 × 50 m a été calculée sur la période 1987-2008 et à l'échelle du territoire forestier (**figure 5-7**). En plaine (i.e. altitude < 500 m d'après le seuil utilisé au chapitre 3), les températures prédites à la résolution 50 × 50 m diffèrent de 0.3°C (valeur médiane ; intervalle du 5^e au 95^e percentile (°C) = [0 ; 1] ; valeur significativement différente de 0 : $P < 0.001$) par rapport aux prédictions réalisées à la résolution 1 × 1 km. En montagne (i.e. altitude comprise entre 500 et 2600 m), cette différence atteint 1.2°C (valeur médiane ; intervalle du 5^e au 95^e percentile (°C) = [0.3 ; 3.4] ; significativement différente de 0 : $P < 0.001$). Ces résultats confirment la variation locale des conditions thermiques en lien avec la microtopographie observée à l'intérieur d'une surface d'1 km², surtout en montagne. En matière de déplacement des plantes et du remaniement des communautés végétales, cette variation montre que les végétaux ont la possibilité de compenser une part de la hausse des températures en migrant sur des distances inférieures à 1 km. Une migration potentielle tout à fait réalisable compte tenu de la capacité de dispersion des

graines des végétaux (Vittoz & Engler, 2007). La différence de températures entre les deux résolutions égale ou excède la hausse des températures prédites entre les périodes 1965–1987 et 1988–2008 pour 5.06% et 55.45% des surfaces forestières, respectivement, de plaine et de montagne, signifiant que dans ces conditions la végétation a la possibilité de trouver un analogue thermique sur une distance inférieure à 1 km. Par conséquent, une part de la dette climatique des communautés végétales forestières mise en évidence au chapitre 3 est vraisemblablement surestimée. Cet effet est toutefois difficile à quantifier avec précision pour l'instant, et il ne remet pas en cause les résultats présentés au chapitre 3 car la dette climatique de la végétation est trop importante en plaine pour être compensée par des échanges locaux d'espèces en lien avec la variation micro-topographique du climat. En montagne, il est toutefois probable que la flore compense plus que 60.8% du réchauffement climatique. Enfin, il est important de noter que seule l'utilisation de données environnementales spatialisées à la résolution d'1 km² était possible dans cette thèse du fait de l'imprécision de la localisation des relevés floristiques disponibles (± 500 m). L'utilisation de données environnementales plus précises aurait induit une incertitude plus forte dans les résultats, et il aurait été impossible de savoir si les combinaisons environnementales étaient effectivement celles expérimentées par les observations *in situ*.

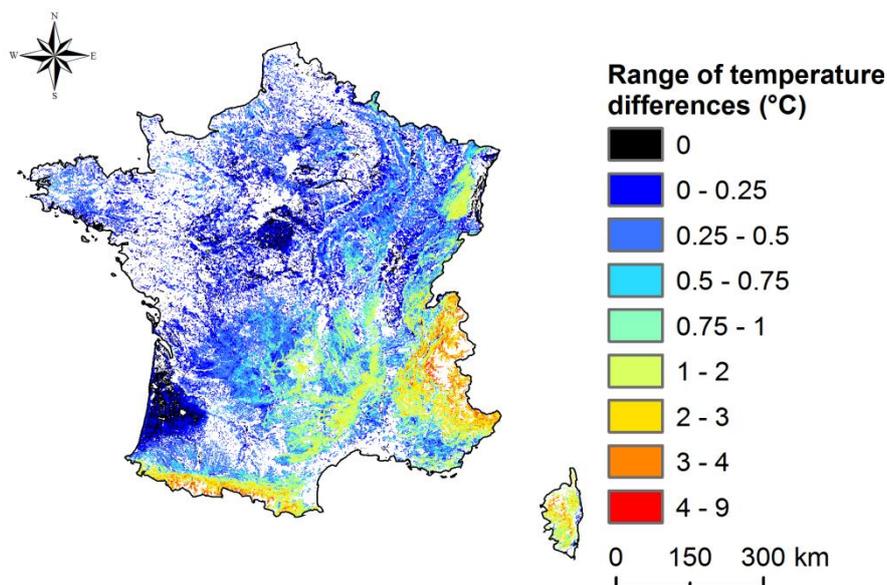


Figure 5-7 : Variation spatiale de l'amplitude des différences de températures moyennes annuelles prédites à une résolution spatiale de 50×50 m par rapport à 1×1 km sur la période 1987–2008 et à l'échelle du territoire forestier. Les températures moyennes annuelles sont prédites par les modèles climatiques LERFOB2 utilisés au chapitre 3. Elles sont centrées sur la période de végétation, i.e. calculées d'octobre de l'année $t-1$ à septembre de l'année t . Seule la variation spatiale des températures sur le territoire forestier est présentée (en blanc est représenté le territoire non-forestier). Le territoire forestier est défini d'après CORINE Land Cover 2006.

5.3.3. Analyse spatio-temporelle de données *in situ*

En Ecologie, une grosse part de la pertinence des résultats issus de l'analyse de données observées *in situ* provient du type d'inventaire et du plan d'échantillonnage mis en place (e.g. Mueller-Dombois & Ellenberg, 1974 ; Fortin *et al.*, 1989 ; Legendre & Fortin, 1989). Dans cette thèse, toutes les données étaient déjà acquises et issues de trois bases différentes de par leurs méthodologie et objectifs : EcoPlant (Gégout *et al.*, 2005), Sophy (Brisse *et al.*, 1995), et IFN (Robert *et al.*, 2010). Il a donc été nécessaire d'appliquer des choix méthodologiques, et notamment d'homogénéiser les bases entre elles et d'utiliser des méthodes d'échantillonnage de celles-ci appropriées aux objectifs fixés dans les chapitres 3 et 4 afin de contrôler et limiter les différences entre elles ainsi que la présence de potentiels biais.

N'utilisant pas les mêmes nomenclatures des noms de plantes, les inventaires floristiques des bases de données ont été homogénéisés à partir des synonymes connus des noms d'espèces pour dresser une liste des plantes commune entre les bases de données (utilisation des bases de synonymes internes au LERFoB, de BDNFF, de Baseflor [Julve, 1998], et des 3 tomes de la Flore Forestière Française [Rameau *et al.*, 1989 ; Rameau *et al.*, 1993 ; Rameau *et al.*, 2008]). Il est donc possible qu'un certain niveau d'erreur concernant l'identification des espèces (issue de la correspondance entre les bases mais aussi de la qualité des observations réalisées sur le terrain) se soit glissé dans les analyses (principalement aux chapitres 3, 4.1 et 5.2.4 qui étudient l'écologie de 760 espèces herbacées). Bien que difficilement quantifiable, cette incertitude a été limitée par la restriction des analyses aux espèces les plus communes et inventoriées dans les 3 bases. De plus, bien que l'effet observateur soit réel au sein et entre les bases³⁹, des analyses préliminaires du remaniement des communautés végétales forestières en réponse au réchauffement climatique basées uniquement sur les relevés phytosociologiques EcoPlant et Sophy (dont les protocoles, la qualité et la précision des observations floristiques sont comparables) ont abouti à des résultats et conclusions similaires à ceux obtenus lorsque les données de l'IFN ont été ajoutées (Bertrand *et al.*, 2010 ; Bertrand *et al.*, 2011b). Un effet compensatoire des bases de données EcoPlant et Sophy vis-à-vis des résultats est peu vraisemblable considérant la très nette supériorité du nombre de relevés IFN utilisés (69.3% des relevés utilisés au chapitre 3).

Si depuis le demi-siècle dernier de plus en plus de données écologiques sont disponibles et stockées dans d'importantes bases de données, celles-ci ne sont pas directement utilisables pour étudier toutes les problématiques (Dengler *et al.*, 2011). Par exemple, dans l'idéal l'étude de

³⁹ Le nombre moyen d'espèces étudiées (dans Bertrand *et al.*, 2011b) par relevé de l'IFN et Sophy-EcoPlant s'élève, respectivement, à 10 (± 5) et 16 (± 10).

la réponse migratoire des espèces face aux changements environnementaux devrait se faire à partir de relevés floristiques permanents inventoriés à des pas de temps régulier. Toutefois, ce type de réseau est essentiellement soutenable et disponible sur de faibles emprises spatiales ne permettant pas d'avoir une vision générale des changements (e.g. Thimonier *et al.*, 1994 ; Vittoz *et al.*, 2008 ; Lenoir *et al.*, 2010a ; Jump *et al.*, 2012). A l'échelle globale, les relevés permanents (ou semi-) sont parfois utilisés mais ces études prennent plus la forme de méta-analyses des changements observés sur différents réseaux de placettes dont le désavantage est la discontinuité spatiale des gradients environnementaux échantillonnés qui ne permet pas une excellente représentativité des processus étudiés (e.g. Verheyen *et al.*, 2012). A cette échelle, les analyses sont conduites dans la plupart des cas à partir de relevés ponctuels non répétés dans le temps qui sont *a priori* inadaptés à l'étude des changements de distribution des espèces. Cette problématique a notamment limité l'étude des déplacements latitudinaux des espèces végétales (e.g. Jump *et al.*, 2009). De récentes études ont montré qu'il était possible d'évaluer les changements latitudinaux et altitudinaux de distributions des arbres par comparaison de la distribution des individus juvéniles et adultes (e.g. Lenoir *et al.*, 2009 ; Woodall *et al.*, 2009 ; Zhu *et al.*, 2012). D'autres solutions appliquées aux déplacements altitudinaux se sont concentrées sur la prise en compte directe du déséquilibre temporel de la distribution des relevés dans les analyses (e.g. méthode Bayésienne dans Wolf *et al.*, 2011) ou par l'échantillonnage des bases de données afin d'équilibrer la répartition altitudinale des relevés entre deux périodes (e.g. Lenoir *et al.*, 2008). Au chapitre 3, la problématique n'était pas d'équilibrer l'échantillonnage entre deux périodes mais de l'équilibrer à un pas de temps annuel à l'échelle du territoire forestier français afin que la variation des températures prédites par la flore ne soit pas biaisée par une variation spatiale interannuelle des relevés. Pour ce faire, un échantillonnage indépendant en forêts de plaine et de montagne a été conduit et répété 1000 fois (basé sur une procédure *bootstrap* ; cf partie 2.4.1 pour plus de détails), de manière à ce que chaque année la distribution des températures observées aux localisations des relevés floristiques échantillonnés corresponde à celle des températures observées à l'échelle des forêts françaises de plaine et de montagne (chapitre 3). Comme le montre la **figure 3-9**, ce type d'échantillonnage est assez efficace pour contrôler la variabilité spatiale interannuelle des relevés (d'autant plus que leur nombre est important et leur échantillonnage est systématique pour les 4 dernières années).

Un dernier biais potentiel lié à l'utilisation de larges bases de données en écologie est l'autocorrélation spatiale, qui est définie comme la variation spatiale non indépendante d'une variable (Fortin *et al.*, 1989 ; Legendre & Fortin, 1989 ; Legendre, 1993 ; Koenig, 1999). C'est en effet l'une des difficultés rencontrées aux chapitres 4.2 et 4.3, lorsque des modèles de

distributions ont été ajustés à partir d'un nombre conséquent de relevés proches spatialement. L'autocorrélation spatiale peut être alors préjudiciable à la stabilité de l'ajustement des modèles et à la modélisation des relations espèces/environnement (Dormann *et al.*, 2007 ; Kuhn, 2007). La solution idéale est de prendre en compte dans les modèles l'autocorrélation spatiale présente dans les données (Dormann *et al.*, 2007 ; Vaclavik *et al.*, 2012). Toutefois, si cette méthode est séduisante sur le papier, elle limite aussi le type de modèle utilisable et est coûteuse en temps de calcul (principalement des modèles paramétriques ; les packages R *gammap4* et *amer* permettent de prendre en compte l'autocorrélation spatiale dans des modèles mixtes non-paramétriques mais ils ne permettent pas de travailler efficacement sur un volume important de données). Dans les chapitres 4.2 et 4.3, l'autocorrélation spatiale est limitée par l'échantillonnage de relevés distant de plus d'1 km (qui permet aussi de diminuer le sur-échantillonnage des conditions environnementales) mais surtout par la calibration de modèles complets de distribution des espèces (prise en compte des dimensions thermique, hydrique et édaphique). En effet, la non prise en compte d'une variable environnementale structurée spatialement et importante pour expliquer la distribution d'une espèce est une cause importante de l'autocorrélation spatiale dans les modèles (Besag, 1974 ; Dormann *et al.*, 2007). Par exemple, l'ajout de la dimension édaphique a permis de réduire l'autocorrélation spatiale présente dans le modèle de distribution du chêne pubescent à un niveau quasi-nul (indice de Moran [distance < 1.5 km] = 0.088 contre 0.286 quand les seules dimensions thermiques et hydriques sont considérées).

5.3.4. *simRShift* : pertinence écologique du modèle ?

Le modèle *simRShift* (chapitre 4.2) fait partie d'une nouvelle génération de modèles prédictifs des changements de distribution des végétaux combinant l'approche corrélative, statique, à une approche plus mécaniste et dynamique (*process-based model*) (Franklin, 2010 ; Dormann *et al.*, 2012). A la manière de *MigClim* (Engler & Guisan, 2009), *simRShift* est basé sur un automate cellulaire qui intègre les prédictions spatio-temporelles d'un SDM dans un modèle dynamique tenant compte de la fragmentation spatiale et cherchant à simuler la dynamique des populations dans chaque pixel de l'espace à partir de processus écologiques (survie/mortalité, croissance, reproduction, dispersion, colonisation ; **figure 2-11**). La plupart des études actuelles, utilisant des approches comparables (e.g. Williams *et al.*, 2005 ; Engler *et al.*, 2009 ; Early & Sax, 2011 ; Engler *et al.*, 2011 ; Meier *et al.*, 2012), base leurs prédictions spatio-temporelles du déplacement de distribution des espèces sur un habitat potentiel déterminé par un seuil de probabilité de présence calculé à partir d'un SDM séparant les zones d'absence et de présence de l'espèce. Toutefois, l'utilisation d'un tel seuil de probabilité pour définir l'aire potentiellement occupable d'une espèce

n'est pas nécessairement optimale et conduit souvent à de fortes imprécisions (Liu *et al.*, 2005). Cette méthode amène principalement à sous-estimer la distribution potentielle d'une espèce alors que l'espèce est réellement présente (Liu *et al.*, 2005). Afin de pallier à ce problème, l'une des principales innovations de *simRShift* est que ce modèle est stochastique concernant les principaux processus écologiques (survie/mortalité, reproduction, dispersion et colonisation de l'espèce). Par exemple, la colonisation potentielle d'un pixel par l'espèce est déterminée par tirage aléatoire conditionnel à la probabilité d'observer l'espèce sous les conditions environnementales rencontrées. Conduite sur un grand nombre de simulations (afin de tenir compte de l'effet aléatoire), cette méthode sous-estime moins la mortalité d'une espèce que lorsqu'un seuil de probabilité est utilisé. *simRShift* présente toutefois des limites sur le plan écologique qu'il sera nécessaire de faire progresser. La limite principale concerne l'utilisation des probabilités de présence prédites par SDM pour déterminer si l'espèce à l'intérieur d'un pixel meurt, se reproduit, ou s'installe.



WWW.PHDCOMICS.COM

6. CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES

L'objectif général de cette thèse était d'évaluer la réponse spatio-temporelle de la végétation forestière de la zone tempérée au réchauffement climatique contemporain à l'échelle de l'espèce et des communautés, ainsi que caractériser l'effet modulateur de facteurs abiotiques, biotiques et géographiques sur cette réponse. Ce travail présente plusieurs originalités scientifiques et techniques :

- (i) Le suivi et la quantification du remaniement des communautés végétales des forêts de plaine et de montagne induits par les variations de températures entre 1965 et 2008 (à une résolution temporelle annuelle). Cette première en écologie végétale a été permise par la mise au point d'une méthode de bio-indication performante (combinant les propriétés de la WA-PLS et des forêts aléatoires d'arbres de régression de Breiman) ainsi qu'une méthode d'échantillonnage des relevés floristiques temporaires visant à contrôler la variation spatiale interannuelle de leur localisation.
- (ii) L'analyse de l'effet régulateur ou amplificateur de changements environnementaux (concurrent du réchauffement climatique), de la tolérance thermique des espèces et de l'accessibilité au milieu sur le remaniement des communautés végétales forestières induit par le réchauffement climatique.
- (iii) La conception et l'utilisation d'un *process-based model* stochastique (*simRshift*) intégrant dispersion, cycle de vie et SDM pour comparer les prédictions futures du changement de distribution du chêne pubescent (dans le référentiel écologique et spatial) issues d'un modèle de distribution climatique et d'un autre combinant les dimensions climatiques et édaphiques.
- (iv) L'étude du changement de niche ontogénique chez 23 espèces communes d'arbres de la zone tempérée.

6.1. Synthèse des résultats

Dans la première partie de cette thèse, le suivi de la composition des communautés végétales forestières entre 1965 et 2008 a révélé une compensation partielle et inégale du réchauffement climatique sur le territoire français, résultat du remaniement des communautés aboutissant à l'assemblage d'espèces plus ou moins adaptées aux nouvelles conditions climatiques. Le remaniement des communautés végétales a ainsi compensé 0.54°C du réchauffement climatique ayant touché les forêts de montagne entre les périodes 1965–1986 et 1987–2008 (i.e. +1.07°C) contre seulement 0.02°C pour les forêts de plaine (réchauffement = 1.11°C). Cette compensation partielle (voire nulle en plaine) démontre l'existence d'une dette climatique de la flore dont la

cause principale semble être l'incapacité de tout ou partie des plantes à se déplacer aussi vite que le climat se réchauffe. La disparité de cette dette entre les forêts de plaine et de montagne (respectivement 100% et 39.3% de la hausse des températures depuis 1986 restent à compenser) implique des conséquences et menaces différentes pour la végétation de ces deux écosystèmes. En montagne, le remaniement des communautés végétales s'est traduit par une diminution de la fréquence des espèces alpines compensée par une augmentation de la fréquence d'espèces généralistes et thermophiles. Si ces changements démontrent la qualité de refuge climatique des zones de montagne pour les espèces adaptées aux conditions climatiques chaudes (e.g. généraliste et thermophile), ils révèlent aussi les menaces qui pèsent sur la biodiversité historique de ces zones et qui à terme pourraient se solder par sa banalisation (la biodiversité des forêts de montagne étant amenée à ressembler peu à peu à celle des forêts de plaine actuelle sous l'effet du changement climatique futur). En plaine, l'importante dette climatique des communautés végétales forestières suggère un déficit d'extinction et/ou de migration. Si l'hypothèse d'un déficit d'extinction ne semble pas traduire une menace mais plutôt l'insensibilité actuelle de la flore au réchauffement climatique portée par une fréquence importante d'espèces à large amplitude thermique, le déficit de migration représente quant à lui une réelle menace pour la flore de plaine du fait de l'important déplacement des conditions thermiques (34.4 km) et de la fragmentation spatiale du milieu observés sur cette zone. Bien que l'effet antagoniste de ces deux déficits pour le maintien de la végétation n'ait pu être différencié dans les analyses, la tolérance thermique des communautés végétales forestières de plaine ne peut pas garantir leur persistance en l'état à long terme si le changement climatique continue dans le futur (si ce n'est déjà pas le cas). Dans ces conditions, il est peu probable que la dette climatique puisse être compensée par l'immigration d'une flore adaptée aux nouvelles conditions climatiques. Un tel processus devrait à terme se traduire par l'extinction locale non remplacée d'espèces dans les communautés forestières de plaine. Ce processus pourrait être renforcé par le contexte géographique et topographique qui semble propice à l'attrition biotique de la végétation de plaine, i.e. une migration non compensée de plantes des plaines vers les refuges climatiques de montagne.

Dans la seconde partie de cette thèse, nous avons mis en évidence et quantifié l'effet amplificateur ou régulateur de facteurs abiotiques, biotiques et géographiques sur les changements de distribution d'espèces arborées et de composition de la végétation forestière induits par le réchauffement climatique. Nous avons ainsi montré que :

- l'accessibilité des plantes à leur habitat favorable contribue à déterminer l'issue du changement de distribution des espèces et du remaniement des communautés végétales induits par le changement climatique. Il ressort notamment que la plus grande proximité des

refuges climatiques et continuité du territoire forestier en montagne favorisent la migration des espèces aboutissant à une compensation plus importante du réchauffement climatique qu'en plaine. Nous avons également montré que la dispersion des graines et la fragmentation spatiale du milieu forestier pourraient limiter les changements de distribution du chêne pubescent induits par le réchauffement probable du climat au cours du 21^es (l'espèce occuperait 25.8% de son habitat potentiel en 2100).

- 45.5% et 63% du territoire forestier ont pu trouver un analogue thermique entre les périodes 1965–1986 et 1987–2008 respectivement au sud et à l'est de sa position initiale (contre 50.1% et 32.6% respectivement au nord et à l'ouest). Même s'il reflète la redistribution des conditions climatiques en lien avec la géographie et la topographie particulière du territoire français, ce résultat est surprenant si l'on considère la généralité des déplacements latitudinaux des espèces vers les pôles qui a déjà été mis en évidence (e.g. Parmesan & Yohe, 2003 ; Chen *et al.*, 2011). Ce résultat suggère notamment de relier directement la migration des espèces à la redistribution des conditions climatiques afin de mieux appréhender leur relation, et de mieux considérer les déplacements longitudinaux des espèces le long du gradient de continentalité pour expliquer leur migration face au réchauffement climatique.
- la diversité locale des conditions thermiques (induite par la microtopographie pour l'essentiel) semble permettre aux plantes de compenser une part de la hausse des températures (entre 0 et 1°C en plaine et entre 0.3 et 3.4°C en montagne) en migrant sur des distances inférieures à 1 km ; une migration potentielle tout à fait réalisable compte tenu de la capacité de dispersion des graines des végétaux.
- la tolérance thermique des communautés végétales forestières a augmenté en plaine sous l'effet de l'accroissement de la fréquence des espèces généralistes. Ce changement a permis à ces communautés végétales de compenser une part du réchauffement climatique sans que la flore soit nécessairement remaniée vers des assemblages requérant des conditions plus chaudes (sur le plan des conditions optimales de présence).
- le cycle de vie des espèces contribue à expliquer leur changement de distribution. Nous avons notamment mis en évidence chez le chêne pubescent que plus la maturité sexuelle est retardée moins l'espèce migre rapidement. Nous avons également montré l'occurrence de changements de niche ontogénique chez les essences forestières que nous avons interprétée comme une réponse à l'augmentation des besoins nutritionnels au cours de leur développement. Bien que ces changements n'aient pas de conséquence directe sur la réponse des espèces au changement climatique, ils peuvent toutefois impacter la dynamique actuelle

des populations face aux variations des conditions édaphiques induites par les dépôts atmosphériques et les pollutions agricoles. De tels changements environnementaux peuvent favoriser ou au contraire inhiber le développement d'un stade et donc contraindre la dynamique ainsi que la distribution de l'espèce aux endroits les plus limitant.

- la dimension édaphique est importante à considérer pour expliquer et prédire la distribution des principales essences forestières de la zone tempérée européenne. Nous avons aussi reporté que la variation locale du pH contribue à fragmenter l'habitat potentiel du chêne pubescent ralentissant ainsi sa propagation et l'échange probable d'individus entre populations au cours du 21^e s. A l'inverse, la prise en compte du pH a amélioré la pertinence écophysologique du SDM et sur le plan spatial favorisé la persistance du chêne pubescent sous des conditions climatiques *a priori* défavorables. Ces résultats démontrent donc la pertinence de l'utilisation de modèles combinant les dimensions climatiques et non-climatiques pour simuler l'effet du changement climatique sur la distribution des essences forestières (et probablement d'un grand nombre de plantes herbacées et arbustives).
- les changements environnementaux concurrents ou confondants du réchauffement climatique modulent le remaniement des communautés végétales induit par la hausse des températures des dernières décennies (de manière modérée). C'est en plaine, où le remaniement est le plus faible, que l'effet de ces changements environnementaux est toutefois le plus fort. L'accroissement de la disponibilité en lumière et en azote dans les peuplements forestiers (principalement) favorise l'assemblage de plantes plus adaptées aux nouvelles conditions climatiques. L'effet du premier de ces changements reflète vraisemblablement l'effet perturbateur de l'ouverture naturelle ou anthropique des peuplements et/ou l'augmentation des températures à l'intérieur du peuplement induite par l'accroissement de l'ensoleillement du sol et de la flore herbacée. L'effet du second changement reflète probablement une levée de contrainte nutritionnelle pour les plantes. En montagne, l'effet des changements environnementaux concurrents interfère peu avec le remaniement des communautés végétales induit par le réchauffement climatique. Ce résultat confirme que le réchauffement climatique est indéniablement la cause principale du remaniement actuel des communautés végétales des forêts de montagne, et qu'il doit donc être considéré en priorité. Notons toutefois, que l'accroissement de la disponibilité en azote du sol et des précipitations peut amplifier de manière marginale ce remaniement. Le fait que l'évolution des précipitations affecte le changement de composition floristique en montagne confirme un peu plus le rôle de la variation des ressources hydriques pour expliquer la migration des espèces le long du gradient altitudinal.

6.2. Perspectives

6.2.1. Poursuivre, étendre et vulgariser le suivi du remaniement des communautés végétales forestières induit par le réchauffement climatique

Cette thèse a permis la mise au point d'une méthode de suivi du remaniement des communautés végétales forestières induit par le réchauffement climatique. Appliquée à l'échelle de la France métropolitaine sur la période 1965–2008, elle a permis de mettre en évidence une dette climatique estimée à 1.26°C (i.e. 100% de la hausse des températures depuis 1986) et 0.28°C (i.e. 31.8% de la hausse des températures depuis 1986) respectivement en forêts de plaine et de montagne en 2008 (correspondant à l'écart de température entre la composition floristique reflétant parfaitement les conditions thermiques et celles observées *in situ*). Les interrogations que suscitent ces résultats pour le devenir de la végétation forestière poussent à poursuivre ce suivi annuel afin d'actualiser l'état de l'équilibre entre la composition floristique et le climat. Au vu de l'ampleur de la dette climatique observée en plaine, la pérennité de cette végétation semble menacée si l'écart entre le climat et la composition floristique continue à grandir. Il sera donc particulièrement intéressant de suivre l'évolution de la dette climatique des communautés végétales des forêts de plaine dans les prochaines années afin de confirmer les menaces qui pèsent sur cette végétation ou de mettre en évidence le début d'une dynamique de recouvrement de la dette par l'assemblage d'espèces adaptées aux nouvelles conditions climatiques. En montagne, l'évolution de la dette climatique sera toute aussi intéressante à suivre pour savoir si la flore forestière composant les communautés est capable de se remanier pour compenser totalement le réchauffement climatique, ou si au contraire elle a bénéficié d'un ralentissement du réchauffement climatique sur les dernières années. Comme au chapitre 3, le suivi devra être associé à une analyse de l'évolution de la fréquence des espèces (ou catégories d'espèces regroupées par traits biologiques) afin d'interpréter au mieux les résultats et de répondre à de nouvelles interrogations : la fréquence des espèces alpines va-t-elle continuer à diminuer ? Celle des espèces généralistes va-t-elle continuer à augmenter ? L'évolution de la fréquence des espèces est-elle liée à leur capacité de dispersion, à leur durée de vie ? L'analyse actuelle pourra aussi être complétée par l'extension du suivi à des zones biogéographiques plus précises que la séparation plaine/montagne. Par exemple, le suivi pourrait être réalisé séparément (i) sur les zones bioclimatiques (méditerranéenne, alpine, atlantique et continentale), (ii) sur les massif montagneux, et (iii) sur des zones géographiques caractérisées par différents niveaux de réchauffement et de fragmentation spatiale du territoire forestier afin de comparer le niveau de la dette climatique de la végétation forestière spécifique de conditions climatiques et géographiques différentes. Ce suivi pourra être pérennisé dans le temps de façon peu coûteuse en temps et en argent, par l'application des programmes de traitement des

données réalisées au cours de cette thèse sur les relevés floristiques inventoriés annuellement par l'IFN (apport de plus de 9000 relevés floristiques par an représentatifs du territoire forestier français). La comparaison des températures bio-indiquées aux températures observées nécessite de continuer le développement de modèles climatiques à haute résolution spatio-temporelle au LERFoB (cette étape sera aussi facilitée par le développement de programmes d'ajustement et spatialisation automatique des modèles réalisés au cours de cette thèse).

Outre son intérêt scientifique évident, cette méthode en présente un en matière de gestion et conservation des écosystèmes forestiers. Le transfert de la composition des communautés végétales en une valeur de température directement comparable aux conditions climatiques offre un indicateur simple et synthétique de l'état de la relation flore/climat à un instant t , dont l'évolution dans le temps permet d'estimer les bouleversements floristiques induits par le réchauffement ou le niveau de recouvrement de la végétation forestière face à la perturbation climatique suivant l'interprétation que l'on donne aux résultats. Cet indicateur, renseignant notamment sur la migration des espèces, pourra aussi aider à la prise de décision et la mise en place de mesures de gestion visant à préserver habitats et espèces du changement climatique (trame verte, déplacements assistés d'espèce), ainsi qu'à vérifier la pertinence et l'efficacité de ces mesures au cours du temps. Appliquée à différents taxons (bien que différente en certains points, l'approche a déjà été utilisée avec succès chez les plantes alpines de milieu ouvert, les papillons et les oiseaux ; Devictor *et al.*, 2008 ; Devictor *et al.*, 2012 ; Gottfried *et al.*, 2012) et à d'autres zones géographiques, il pourrait devenir une mesure de référence à l'échelle internationale pour suivre l'effet du changement climatique sur les communautés d'espèces permettant ainsi de classer et cartographier la dette climatique par grands groupes d'espèces.

6.2.2. Améliorer les connaissances du remaniement actuel des communautés végétales

Au cours de cette thèse, l'effet de nombreux facteurs abiotiques (changements environnementaux concurrents du réchauffement climatique), biotiques (tolérance thermique, dispersion, *turnover* générationnel, changement de niche ontogénique) et géographiques (déplacement des conditions climatiques, fragmentation spatiale) sur le déplacement des espèces et/ou le remaniement des communautés végétales forestières induit par le changement climatique a été testé et quantifié. Bien que déjà très informatives et que cela ne remettent pas en cause nos conclusions, certaines analyses méritent d'être complétées afin de parfaire et/ou vérifier les résultats actuels. En effet, les changements environnementaux non-climatiques ont été estimés par bio-indication, ce qui peut sur des pas de temps relativement courts ne pas retranscrire l'évolution exacte des

changements environnementaux (réponse de la flore confondue par un autre facteur, retard de réponse). De plus, l'effet des variables d'accessibilité du milieu, quasi-nul dans les analyses reportées à la partie 5.2.4, semble avoir été largement sous-estimé en raison de limites méthodologiques liées à la séparation plaine/montagne qui réduit la gamme de variation des variables. Dans ce dernier cas, le problème pourrait être résolu en ne différenciant plus les forêts de plaine et de montagne (un tel échantillonnage de relevés floristiques a été réalisé au cours de la thèse et pourra être rapidement analysé). Enfin, bien que la pertinence de la méthode d'échantillonnage temporel des relevés floristiques utilisés aux chapitres 3, 4.1 et 5.4.2 ait été prouvée, la réalisation d'une analyse similaire sur des placettes permanentes ne pourrait qu'améliorer ces résultats.

Afin de répondre à l'ensemble de ces problématiques et face à l'enjeu scientifique et conservatoire que représente l'impact direct et indirect de l'Homme sur les écosystèmes, nous suggérons la mise en place d'un réseau de placettes permanentes inventoriées à des pas de temps réguliers permettant d'étudier le déterminisme des changements de composition floristique actuels de l'échelle locale à globale. Ce double objectif, local et global, nous semble particulièrement intéressant à valoriser car (i) jusqu'ici aucune étude (à ma connaissance) n'a réalisé cette comparaison (sur ce sujet) et (ii) la plupart des études sont difficilement comparables car elles sont basées sur des approches et variables différentes suivant l'échelle considérée (difficile de comparer Keith *et al.*, 2009b ; Bertrand *et al.*, 2011b ; Verheyen *et al.*, 2012). L'implantation du réseau doit donc être adaptée à ces deux échelles (**figure 6-1a**) :

- Echelle globale : installation du réseau dans différentes parties de la France. La sélection de ces zones devra se faire de manière à donner une vision représentative et variée de la végétation forestière, des conditions environnementales (conditions climatiques et édaphiques) et d'accessibilité au milieu forestier (échantillonnage de forêts présentant une variation importante du niveau de fragmentation spatiale et d'anthropisation).
- Echelle locale : installation d'un groupe de placettes permanentes sur chaque zone (10 à 30 placettes ; plus le nombre est important plus la variation locale sera bien estimée).

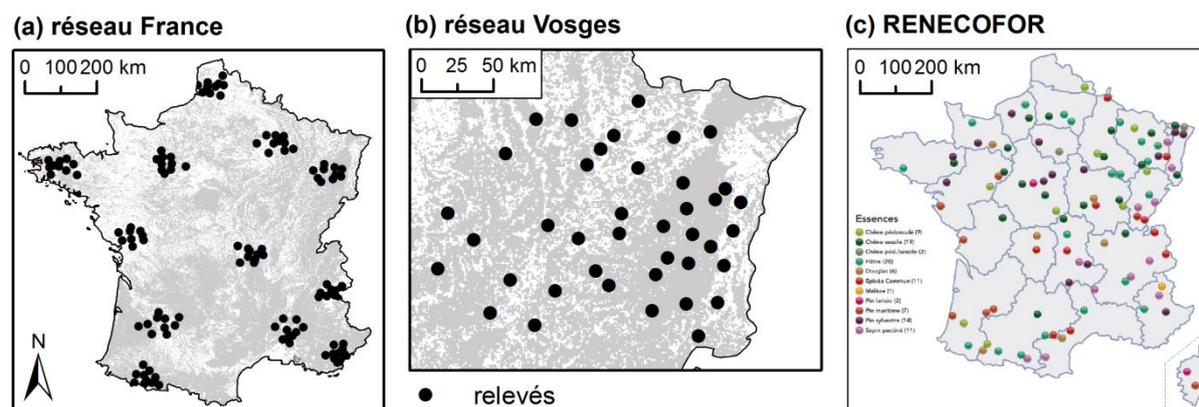


Figure 6-1 : Proposition de distribution de réseaux de placettes permanentes à installer (a et b) ou déjà implanté (c) pour l'étude du changement de composition floristique des communautés végétales forestières françaises. (a) proposition d'un réseau français permettant de différencier l'influence des processus écologiques locaux et globaux ($n = 120$ placettes et 12 zones échantillonnées). Variation environnementale couverte : $t^{\circ}\text{C}$ annuelle (moyenne 1987–2008) = 1.6 à 14.6 $^{\circ}\text{C}$; précipitations annuelles (moyenne 1987–2008) = 664 à 2335 mm ; pH = 3.3 à 8.1 ; C/N = 11 à 33 ; agrégation du territoire forestier = 35.5 à 94.3% ; déplacement des conditions thermiques (1965–1986 *vs.* 1987–2008) = 1.4 à 571.3 km. **(b)** proposition d'un réseau couvrant le nord-est de la France ($n = 40$ placettes). Variation environnementale couverte : $t^{\circ}\text{C}$ annuelle (moyenne 1987–2008) = 5.2 à 11.1 $^{\circ}\text{C}$; précipitation annuelle (moyenne 1987–2008) = 677 à 3102 mm ; pH = 3.3 à 6.8 ; C/N = 10 à 27 ; agrégation du territoire forestier = 73.7 à 92.9% ; déplacement des conditions thermiques (1965–1986 *vs.* 1987–2008) = 1.4 à 186.7 km. **(c)** réseau RENECOFOR ($n = 102$ placettes ; source ONF).

Les données inventoriées seraient similaires à celles récoltées pour EcoPlant (cf. partie 2.1.1) : (i) un relevé floristique exhaustif codé en abondance ou présence/absence (distinguant les strates) ; (ii) des variables écologiques mesurées (profil de sol avec mesure du pH, teneur en N, P et C du sol ; mesure de la lumière disponible dans le peuplement ; mesure de la pluviométrie et de la température à l'intérieur du peuplement permettant de tenir compte de l'effet de la couverture forestière [cf. partie 5.2.4]) ; (iii) une description du peuplement forestier (caractérisation de la gestion sylvicole, pression des herbivores sur la végétation) ; (iv) des coordonnées géographiques (avec estimation de la précision de localisation) ; (v) des informations standardisées sur le protocole utilisé lors du relevé phytoécologique. La base de données pourrait ensuite être complétée *a posteriori* par croisement avec des modèles climatiques spatio-temporels, des données spatialisées d'occupation du sol permettant de calculer la distance à la route ou activité humaine la plus proche, ainsi que la fragmentation spatiale, la rugosité et le niveau d'anthropisation du milieu (données CORINE Land Cover ou IFN disponibles ; possibilité d'utiliser également une information plus précise et actualisée en traitant des images aériennes ou satellites), mais aussi avec des données d'ancienneté des forêts, des données de l'ONF et de CRPF pour connaître

l'historique de gestion sylvicole, des données de comptage et/ou de prélèvements d'herbivores disponibles auprès des fédérations départementales de chasse. La récolte de l'ensemble de ces données permettrait d'étudier le déterminisme du remaniement des communautés de manière plus précise et complète, et plus seulement celui induit par le réchauffement climatique, mais de quantifier la contribution de chaque facteur au remaniement : les évolutions des conditions climatiques (chapitres 3, 4 et 5), édaphiques (chapitres 4.2 et 5.2.4), lumineuses (chapitres 4.1 et 5.2.4), de la gestion sylvicole (e.g. Baltzinger *et al.*, 2011), de l'herbivorie (e.g. Speed *et al.*, 2012), de la composition spécifique de la banque de graines (e.g. del Cacho & Lloret, 2012), du *pool* local d'espèces, et de l'accessibilité au milieu forestier (chapitres 3, 4.2 et 5.2), ainsi que l'ancienneté des forêts (e.g. Honnay *et al.*, 1999) pourront être testées à l'échelle locale (intra-zone) et globale (inter-zone). Conscient que ce type d'inventaire peut être difficile à mettre en place et à soutenir dans le temps, la totalité des placettes pourrait être inventoriée sur plusieurs années (dans une limite relativement courte de temps). A moindre coût, l'installation d'un site pilote pourrait être menée à l'échelle d'un massif ou d'une région dans un premier temps. Par exemple, en accord avec les activités du LERFoB principalement conduite sur le nord-est de la France, un réseau de placettes permanentes pourrait être installé de la périphérie au centre du massif vosgien de manière à échantillonner une large gamme du gradient altitudinal, des conditions environnementales (édaphiques et climatiques) et géographiques variées (fragmentation spatiale du milieu forestier) (**figure 6-1b**). Une telle étude menée à l'échelle d'un massif ne permettra cependant pas de réaliser la comparaison entre l'échelle locale et globale. A l'inverse, une autre solution, mais qui nécessite de se priver de l'étude du déterminisme local du remaniement des communautés est l'utilisation d'un réseau français existant. Les données récoltées par le réseau RENECOFOR (REseau National de suivi à long terme des ECOsystèmes FORestiers mis en place par l'ONF ; cf. hors-série numéro 4 de la revue *Rendez-vous techniques* 2006 ; <http://www.onf.fr/renecofor/sommaire/renecofor>), proches de celles décrites ci-dessus et bénéficiant d'un recul de 20 ans, sont particulièrement adaptées à notre problématique et seraient très intéressantes à exploiter (102 placettes permanentes avec relevé floristique et dendrométrie, et description et analyse de sol) (**figure 6-1c**).

Toujours dans l'objectif d'accroître la connaissance sur les facteurs modulant les changements de composition floristique, il serait intéressant d'analyser les causes de la variabilité interannuelle du remaniement des communautés végétales forestières induit par le réchauffement climatique. En effet, les chroniques présentées à la **figure 3-10** montrent une variation interannuelle importante (notamment en montagne) qui est pour certaines périodes peu corrélée à l'évolution interannuelle des températures. Deux principaux facteurs peuvent être envisagés. Le

premier correspond à la persistance d'un biais d'échantillonnage dans les données lorsqu'elles sont analysées à l'échelle annuelle. En effet, l'un des enjeux de l'étude était de contrôler la variation spatiale interannuelle des relevés de manière à ce que l'évolution des températures bio-indiquées par la flore ne soit pas le reflet de cette variation mais bien celui de la réponse au réchauffement climatique de la végétation. Bien que ne pouvant être totalement infirmé, ce biais est peu probable car (i) la variation spatiale des relevés floristiques échantillonnés annuellement est aléatoire (**figure 3-9**) et (ii) le nombre ainsi que la couverture spatiale des données augmentent au cours du temps (**figure 3-3** et **3-4** ; excellents à partir de 1990). Le second facteur (que nous pensons plus probable) est lié à l'effet de stress environnementaux et/ou biotiques (e.g. herbivorie) concurrent du réchauffement climatique entraînant soit un remaniement rapide des communautés végétales à partir du *pool* d'espèces disponibles (banque de graines, immigration courte distance d'espèces), soit au contraire la mortalité d'espèces, conduisant à une fluctuation interannuelle non-corrélée à la variation des conditions thermiques. Dans un premier temps, l'effet des stress environnementaux pourrait être analysé en comparant les évolutions de différents facteurs environnementaux (précipitation, pH, C/N, lumière) à l'évolution des températures bio-indiquées par la flore, ainsi qu'en analysant l'évolution de la fréquence des espèces regroupées suivant leur aptitude à tolérer ces changements environnementaux (déterminé par l'amplitude de la niche). Il serait notamment intéressant de tester l'effet spontané et durable de la sécheresse qui a largement touché la France en 2003 et qui pourrait être une des causes de la diminution de la température bio-indiquée par la flore depuis cette date (**figure 3-10**).

6.2.3. Analyser la redistribution des conditions climatiques et vérifier ces conséquences pour la migration des espèces

L'une des originalités de cette thèse est l'ajustement et l'utilisation de modèles de températures et précipitations à hautes résolutions spatiales (de 50×50 m à 1×1 km) et temporelles (pas de temps mensuel de 1960 à 2008). L'excellente qualité de leurs prédictions permet d'être confiant quant à leur utilisation pour répondre à des problématiques écologiques (cf. partie 2.2.1.1). Elles ont entre autre permis d'analyser la redistribution spatiale des conditions thermiques induite par le réchauffement climatique entre les périodes 1965–1986 et 1987–2008 (chapitre 5.1.2). Nous avons ainsi pu quantifier et cartographier le déplacement latitudinal, longitudinal, altitudinal, ainsi que la distance qu'une espèce forestière devrait parcourir pour retrouver des conditions de température identiques avant et après 1987 (**figure 5-1**). Bien que sans être confronté à des données floristiques ce déplacement ne donne aucune information sur la migration réelle des espèces (qui devrait être inférieure car les espèces tolèrent une partie du réchauffement

climatique), il pourrait être aisément exploité par les gestionnaires des espaces naturels pour déterminer des zones refuges potentielles pour les espèces ainsi que les zones semblant les plus menacées de par leur isolement climatique. Une analyse similaire pourrait être menée sur l'évolution des conditions hydriques dont l'importance pour comprendre les déplacements d'espèces est de plus en plus soulignée (notamment en montagne ; e.g. Crimmins *et al.*, 2011). La comparaison des redistributions spatiales des conditions thermiques et hydriques observées donnerait alors une vision globale de l'effet potentiel du changement climatique sur la migration des espèces.

Au chapitre 5.1.2, nous avons montré que la redistribution des conditions thermiques induite par le réchauffement climatique ne se résumait pas à un simple déplacement vers le nord ou les sommets (**figure 5-1**). En effet, contrairement à la majorité des études montrant que les espèces se déplacent dans ces directions, nous avons observé que 45.5% du territoire forestier retrouve un analogue thermique après 1987 au sud de leur position du fait de la variation topographique locale, de la proximité aux massifs montagneux et d'un déplacement vers l'est lié au gradient de continentalité. Dans les prochaines années, il serait intéressant de comparer et confirmer ces résultats avec des observations de migration *in situ* des espèces. Nous avons par exemple ré-échantillonner des relevés floristiques temporaires proches (<500 m) sur plusieurs périodes, et mesurer la variation médiane et des limites de l'aire de répartition des espèces au cours de cette thèse (résultats non présentés dans le manuscrit). Toutefois, l'interprétation de cette variation en matière de migration induite par le changement climatique est difficile car il est nécessaire de vérifier que l'apparition ou la disparition d'une espèce en un point géographique n'est liée ni à une variation locale de l'environnement entre les positions des relevés (e.g. passage de conditions environnementales tolérées à non-tolérées ; cf. partie 5.3.2 pour avoir un aperçu de la variation locale des températures) ni à des relations interspécifiques. Le dispositif de placettes permanentes décrit précédemment pourrait donner de premières indications mais son utilisation reste limitée pour une telle étude de par le faible nombre de relevés et la distance les séparant. Une solution serait d'échantillonner, à des pas de temps réguliers, une zone où tous les types de déplacements sont attendus (nord, sud, est et ouest).

L'analyse de la redistribution des conditions thermiques induite par le réchauffement climatique a aussi permis de faire ressortir le rôle potentiel de refuges climatiques des montagnes pour la végétation des forêts de plaine (**figures 5-1 et 5-2**). Sous cette hypothèse, nous devrions observer une colonisation progressive de certaines espèces de plaine à l'intérieur des zones montagneuses (sans doute des espèces se dispersant sur les plus longues distances, peu tolérantes au réchauffement climatique et à courte durée de vie) qui pourrait s'accompagner d'une

diminution de la richesse spécifique en plaine si un phénomène d'attrition biotique (e.g. Colwell *et al.*, 2008) était observé (probable du fait de l'important déplacement des conditions thermiques en plaine; **figure 5-2**). Cette hypothèse pourrait être testée en suivant l'évolution de la composition floristique le long de transects altitudinaux au cours du temps. L'emplacement de ceux-ci pourrait être déterminé à l'aide de la carte du déplacement des conditions thermiques (**figure 5-1a**). Un tel dispositif pourrait aussi être utilisé pour différencier les effets du réchauffement climatique, de l'évolution des conditions hydriques, des relations interspécifiques, et de la gestion forestière qui sont les principaux facteurs suggérés pour expliquer les déplacements altitudinaux des plantes (e.g. Lenoir *et al.*, 2008 ; Lenoir *et al.*, 2010b ; Crimmins *et al.*, 2011 ; Bodin *et al.*, 2012), ainsi que pour confirmer ou non la disparition d'espèces alpines au sommet des montagnes pressenti au chapitre 3.

6.2.4. Quantifier et comparer l'effet limitant de la niche écologique, la durée de vie, la dispersion, et la fragmentation spatiale sur les changements de distribution des espèces

Aux chapitres 4.2 et 5.2, nous avons montré que la distribution actuelle du chêne pubescent devrait être modifiée au cours du 21^e s. sous l'effet du changement climatique (**figure 4-8**), et que la durée de vie, la dispersion des graines et la fragmentation spatiale du milieu devraient limiter sa propagation (**figure 5-4**). En complément, une analyse intéressante à réaliser serait de déterminer le poids de chacun de ces facteurs sur les changements de distribution de cette espèce. Si l'analyse de sensibilité effectuée sur les paramètres de dispersion des graines et de la durée de vie du chêne pubescent offre des premiers éléments de réponse (cf. partie 4.2 et 5.2), nous pourrions aussi comparer les prédictions réalisées dans cette thèse (chapitre 4.2) aux résultats de prédictions supprimant⁴⁰ successivement chacun de ces facteurs :

- Suppression de l'effet de la niche écologique : la totalité du territoire est considérée comme potentiellement habitable par l'espèce. Les changements de distributions résultent de la dispersion, du *turnover* générationnel et de la fragmentation du territoire.
- Suppression de l'effet de la durée de vie : l'espèce peut se reproduire au bout d'un an après son installation. Les changements de distributions résultent du changement de

⁴⁰ La méthode de comparaison décrite ici est une comparaison de cas particulier ne permettant pas le test d'interactions entre les facteurs. Par exemple, un effet à première vue peu limitant d'un facteur peut s'accroître de manière non linéaire sous l'effet de la variation d'autres facteurs. Tester l'interaction entre les facteurs nécessiterait de mener de nombreuses simulations dans lesquelles les facteurs varieraient simultanément. Le temps de calcul pour réaliser une telle analyse limite actuellement sa concrétisation.

potentialité du milieu pour l'espèce (niche écologique), de la dispersion et de la fragmentation du territoire.

- Suppression de l'effet de la dispersion : l'espèce a une dispersion illimitée. Les changements de distribution résultent du changement de potentialité du milieu pour l'espèce (niche écologique), du *turnover* générationnel et de la fragmentation du territoire.
- Suppression de l'effet de la fragmentation spatiale du milieu : le milieu forestier est considéré continu, impliquant que la migration de l'espèce ne peut pas être freinée par la fragmentation de son habitat. Les changements de distributions résultent du changement de potentialité du milieu pour l'espèce (niche écologique), du *turnover* générationnel et de la dispersion.

La totalité de ces simulations a été réalisée sur le chêne pubescent, mais les résultats n'ont pas pu tous être analysés au cours de cette thèse. Dans le futur, l'analyse pourrait être étendue à un plus grand nombre d'espèces afin d'avoir une vision plus représentative de l'effet de ces facteurs sur la migration des végétaux. Toutefois, l'approche stochastique de *simRshift* nécessite de réaliser un nombre important de simulations coûteuses en temps. Ainsi, l'analyse pourrait être menée sur des espèces dites « cas d'école » caractérisées par des capacités de dispersion, des durées de vie, et des amplitudes de niche variées.

6.2.5. Quantifier l'incertitude de l'utilisation de la niche réalisée lorsque celle-ci est ajustée sur une période de changements environnementaux

Comme cela a été discuté à la partie 5.3.1, la dette climatique de la flore forestière observée à l'échelle du territoire français (principalement en plaine) entre 1987 et 2008 indique que la flore forestière n'est plus à l'équilibre avec le climat, impliquant par conséquent que l'ajustement de SDM sur cette période peut être biaisé. En effet, sur cette période la migration des plantes (résultat de la dispersion et de la rugosité du milieu) ne leur permet pas de suivre le déplacement de leur habitat potentiel induit par le changement climatique. Ainsi, lorsque la niche réalisée est ajustée dans de telles circonstances et utilisée à des fins descriptives (e.g. détermination de l'optimum et l'amplitude de la niche) et/ou prédictives (e.g. prédictions de la distribution potentielle de l'espèce dans le futur), les résultats seront très probablement biaisés car la niche réalisée ne décrira qu'un sous-espace écologique et géographique éloigné de l'espace défini par sa niche fondamentale. Afin de démontrer et quantifier le niveau d'erreur que peut provoquer ce biais, nous pourrions étudier un cas théorique à partir des prédictions futures de la distribution potentielle du chêne pubescent présentées au chapitre 4.2. En effet, comme nous l'avons montré

à la **figure 5-4**, la distribution potentielle de cette espèce en 2100 prédite en tenant compte de sa capacité de dispersion des graines et de la fragmentation spatiale du milieu est très restreinte comparée à celle prédite à partir d'une migration illimitée (i.e. 25.8% de la surface de l'habitat potentiel). Une étude intéressante serait d'extraire un jeu de données virtuelles à partir de la distribution potentielle de l'espèce en 2100 en échantillonnant présence et absence prédites de l'espèce à partir du jeu de données utilisé pour ajuster le SDM initial (i.e. le SDM ajusté sur les présences/absences actuelles de l'espèce). Un nouveau SDM serait alors ajusté à partir de ce jeu de données et des conditions environnementales prédites en 2100. Il serait ensuite comparé au SDM initial dans le référentiel écologique (caractérisé par les dimensions climatiques et édaphiques). L'écart entre les deux modèles pourrait alors être quantifié et analysé afin de mesurer l'erreur que le changement climatique (attendu) peut provoquer sur l'ajustement d'un SDM dans le futur (du fait d'une mobilité limitée de l'espèce). Nous nous attendons à ce que l'écart entre les SDMs provienne principalement d'une sous-estimation de la probabilité de présence de l'espèce prédite par le SDM ajusté en 2100 en conditions fraîches et humides. Si ce SDM était utilisé à son tour pour prédire les changements de distribution potentielle de l'espèce sous l'effet du changement climatique, on peut imaginer qu'il sous-estimerait très fortement la capacité de colonisation de l'espèce. Bien que les résultats découlant de cette analyse soient purement théoriques, l'information n'en est pas moins intéressante, vraisemblable et transposable au changement climatique actuel car (i) les limites biologiques et géographiques à la dispersion sont connues pour contraindre l'aire de répartition actuelle de certaines espèces (e.g. Normand *et al.*, 2011), et (ii) l'équilibre entre le climat et la flore est brisé (principalement en plaine) depuis 1987 (chapitre 3). Ce type d'analyse sur des données observées serait certainement plus informative, mais elle reste pour le moment limitée par l'utilisation de données floristiques temporaires dont la variation spatiale des relevés au cours du temps pourrait biaiser la comparaison de SDMs ajustés sur des périodes différentes (e.g. avant et pendant le réchauffement climatique contemporain).

6.2.6. Analyser l'effet du changement de niche ontogénique sur la réponse des plantes aux changements environnementaux

Au cours de cette thèse, les changements de niche édaphique ont été étudiés au cours de l'ontogénie des espèces arborées les plus communes de la zone tempérée européenne. Une poursuite logique de cette analyse serait d'étudier les changements ontogéniques des niches hydrique et thermique des mêmes espèces. Cette analyse porterait sur le même jeu de données utilisé au chapitre 4.3 (extrait d'EcoPlant) et s'appuierait sur les modèles climatiques ajustés au

cours de cette thèse dont la résolution spatio-temporelle permettrait une estimation des températures et des précipitations aux localisations et périodes où les relevés ont été réalisés. Les modèles de niche écologique de chaque stade et espèce pourront être ajustés et leur différence estimée de la même manière que lors de l'étude précédente. L'une des difficultés de cette analyse sera sans doute son interprétation. En effet, le changement climatique peut contribuer à séparer les stades et donc leur niche (tout comme l'eutrophisation et l'acidification naturelles et anthropiques le pouvaient au chapitre 4.3) (e.g. Lenoir *et al.*, 2009 ; Urbietta *et al.*, 2011). Il faudra donc interpréter les changements de niche écologique entre stades en veillant à séparer le processus de différenciation ontogénique du changement climatique. Sous l'effet du seul changement climatique, nous nous attendons à ce que les changements de niche climatique des espèces du stade juvénile à adulte décrivent une diminution et une augmentation respectivement des températures et des précipitations. Si la différenciation ontogénique de la niche climatique est vérifiée, les modèles pourront être intégrés à *simRshift* pour déterminer la nature de son effet sur les changements de distribution des espèces arborées induits par des scénarios climatiques au cours du 21^es. Nous pourrions ainsi tester l'effet limitant de la niche écologique des différents stades, et déterminer si le changement climatique au cours du 21^es. pourrait séparer ou au contraire rapprocher les stades de développement dans le référentiel écologique et géographique.

6.2.7. Développer une méthode de bio-indication tenant compte de la tolérance environnementale des espèces

Au chapitre 5.2.4, nous avons montré que la tolérance thermique des espèces expliquait une partie de la dette climatique des communautés végétales des forêts de plaine. Toutefois dans ce cas, la dette climatique n'en est pas vraiment une car elle correspond à la part de réchauffement toléré par les communautés végétales. Cela démontre une limite des méthodes de bio-indication actuelles qui estiment les conditions environnementales à partir du seul optimum environnemental des plantes (ter Braak & Barendregt, 1986 ; Ellenberg *et al.*, 1992 ; Birks, 1995 ; ter Braak, 1995 ; Birks, 1998 ; Diekmann, 2003 ; Gégout *et al.*, 2003). Afin de tenir directement compte de la tolérance des espèces dans les méthodes de bio-indication, il est nécessaire d'en développer une nouvelle basée sur la totalité des conditions environnementales définissant la niche écologique des espèces et plus seulement leur optimum de développement. En se basant sur la comparaison des méthodes de bio-indication réalisée au chapitre 2.4.2, nous proposons d'ajuster ou pondérer l'ajustement de la combinaison des modèles WA-PLS et BRF à partir des probabilités de présence prédites d'après les modèles de niche écologique des espèces (SDMs) et des conditions environnementales. Ainsi, la présence des espèces codée 1 sera remplacée ou

pondérée par leur probabilité de présence dans le tableau floristique utilisé pour l'ajustement du modèle de bio-indication. Bien que nous ne puissions actuellement garantir l'efficacité et la pertinence de cette méthode (e.g. quid de l'incertitude des probabilités de présence par rapport à des données observées? La forme unimodale de la niche des espèces pose-t-elle problème?), nous pensons que la précision qu'apporterait la probabilité de présence par rapport à des données binaires permettrait de tenir compte de la tolérance des espèces.

6.2.8. Continuer le développement de *simRshift*

Bien que les prédictions obtenues à partir du modèle *simRshift* soient satisfaisantes et pertinentes sur le plan écologique (chapitres 4.2 et 5.3.4), le modèle est toujours en phase de développement. Dans les prochaines années, plusieurs pistes peuvent être envisagées pour le faire progresser :

- Tenir compte de la banque de graines : la version actuelle de *simRshift* ne tient pas compte de la banque de graines alors que celle-ci peut jouer un rôle majeur pour la colonisation et la persistance des espèces dans un environnement changeant (Bakker *et al.*, 1996 ; Augusto *et al.*, 2001 ; Donohue *et al.*, 2010 ; Quevedo-Robledo *et al.*, 2010 ; del Cacho & Lloret, 2012 ; Ooi, 2012). En effet, une graine peut être dispersée sans que les conditions environnementales lui permettent de germer dès la première année. Elle sera alors stockée dans le sol (dans la limite de sa durée de vie) jusqu'à ce qu'un changement favorable de l'environnement permette sa germination. De même, en l'absence d'immigration les graines stockées dans le sol peuvent participer au maintien et renouvellement de la population. Ce paramètre pourrait être intégré de façon simple et rapide dans une prochaine version du modèle. Nous pourrions alors tester son intérêt pour les plantes vis-à-vis du changement climatique.
- Développement d'un modèle de reproduction explicite : actuellement, la reproduction d'une espèce est déterminée par sa niche écologique et un âge d'accès à la reproduction. Si cette approche est une approximation assumée et suffisante dans un premier temps, elle nécessite d'être remplacée par un modèle explicite de reproduction des espèces car il est probable que celle-ci soit stimulée par une partie seulement des conditions environnementales définissant la niche écologique et/ou soit déterminée par des conditions environnementales différentes de celle de la niche écologique des espèces. Un modèle prédictif du nombre de graines produites à l'ha ou par arbre pourrait être ajusté en fonction de variables environnementales (e.g. variables climatiques et édaphiques) et l'âge du peuplement ou de l'arbre. L'ajustement d'un tel modèle pourrait être réalisé à

partir des données du réseau RENECOFOR qui ont déjà été utilisées lors d'un stage pour caractériser la fructification des chênaies et hêtraies (Martin, 2009).

- Séparation de l'ontogénie et de la survie des espèces : actuellement, ces deux processus sont déterminés par les conditions environnementales déterminant la niche écologique des espèces. Si les probabilités de présence issues de modèles de niche et la survie/mortalité des espèces semblent liées, le modèle *simRshift* gagnerait en précision et sensibilité si nous pouvions intégrer un modèle explicite de mortalité/survie déterminé par des variables environnementales (e.g. variables climatiques et édaphiques) et l'âge. L'ajustement d'un tel modèle pourrait être réalisé à partir des données de dépérissement du réseau DSF (Département de la Santé des Forêts), de l'IFN et de l'ONF qui ont notamment pu être utilisées lors d'un stage pour caractériser le dépérissement du pin sylvestre et du sapin pectiné (Thauvin, 2011). L'ontogénie des espèces pourrait aussi être quantifiée sur le plan de la croissance par l'utilisation de modèles de croissance radiale (e.g. Charru, 2012) qui ajouterait une dimension fonctionnelle au modèle *simRshift* en permettant de prédire la ressource forestière en plus des changements potentiels de distributions des espèces induits par les changements environnementaux.

Les modèles de croissance, de reproduction, et de survie des espèces décrits ci-dessus devront autant que possible se baser sur des approches mécanistes afin d'améliorer leur transfert temporel (Kearney, 2006 ; Kearney & Porter, 2009 ; Dormann *et al.*, 2012). Finalement dans sa forme la plus élaborée le modèle *simRshift* pourrait n'utiliser les modèles de niche écologique (e.g. SDM) seulement pour déterminer l'installation de l'espèce.

Même si cela n'est pas une priorité dans l'immédiat, nous souhaitons à terme intégrer l'effet des relations biotiques entre espèces (afin de pouvoir prédire à l'échelle des communautés) ainsi que des processus évolutifs (issus du transfert de gènes entre populations ; les adaptations spontanée ne sont pas pris en compte ici) au modèle *simRshift*. De récents travaux réalisés au LERFoB ont montré que la productivité de certaines essences forestières est meilleure en marge de leur distribution suggérant le rôle de contraintes biotiques (sans doute géographique aussi) dans la délimitation de leur aire (Charru, 2012). A titre exploratoire (résultats non présentés ici), des travaux visant à intégrer des variables abiotiques et biotiques (présence/absence, probabilité de présence, indice de fertilité d'un compétiteur) simultanément dans les SDMs ont été menés au cours de cette thèse afin de tenir compte des relations interspécifiques. Malgré l'absence de conclusions probantes, ces travaux pourront servir de base à de prochains développements sur le sujet, et pourront aussi être étendus à d'autres indicateurs des relations interspécifiques (comme la surface terrière par exemple). Ce champ de recherche semble

particulièrement prometteur (e.g. Wisz *et al.*, 2012) comme l'ont prouvé de récentes avancées sur le plan de sa formalisation mathématique et de son intérêt pour prédire les changements de distribution dans un environnement changeant (e.g. Meier *et al.*, 2010 ; Godsoe & Harmon, 2012 ; Meier *et al.*, 2012). Actuellement, de nombreuses études soulignent aussi la nécessité de tenir compte de l'adaptation évolutive lorsque la réponse des espèces est simulée sur de longs pas de temps (e.g. Visser, 2008 ; Lavergne *et al.*, 2010 ; Kremer *et al.*, 2012). Afin de tenir compte de cet effet, nous pourrions différencier les populations pour lesquelles les transferts de gènes (entre elles) sont limités du fait d'un isolement géographique (e.g. Le Corre *et al.*, 1997). Chacune de ces populations a pu évoluer différemment et peut donc présenter des adaptations particulières à leur environnement affectant la niche écologique, la survie, la reproduction et la croissance des espèces. Nous pourrions tenir compte de cette diversité génétique actuelle en ajustant pour chacune de ces populations un SDM, un modèle de survie, de reproduction et de croissance différents. Ainsi, une population à l'intérieur de laquelle le génotype de l'espèce ne semble plus adapté aux changements environnementaux, pourrait être maintenue si des individus adaptés provenant d'une autre population immigré (**figure 1-21**). Ce type d'approche basé sur la provenance des individus a notamment été utilisé avec succès pour simuler les changements potentiels de croissance (e.g. Carter, 1996 ; Rehfeldt *et al.*, 2002 ; O'Neill & Nigh, 2011) et de distribution (Garzon *et al.*, 2011) d'espèces arborées induits par le réchauffement climatique.

7. REFERENCES

- Abeli, T., Rossi, G., Gentili, R., Mondoni, A. & Cristofanelli, P. (2012) Response of alpine plant flower production to temperature and snow cover fluctuation at the species range boundary. *Plant Ecology*, **213**, 1-13.
- Aber, J., McDowell, W., Nadelhoffer, K., Magill, A., Berntson, G., Kamakea, M., McNulty, S., Currie, W., Rustad, L. & Fernandez, I. (1998) Nitrogen saturation in temperate forest ecosystems - Hypotheses revisited. *Bioscience*, **48**, 921-934.
- Ackerly, David D. (2003) Community Assembly, Niche Conservatism, and Adaptive Evolution in Changing Environments. *International Journal of Plant Sciences*, **164**, S165-S184.
- Ackerly, D.D. (2004) Adaptation, niche conservatism, and convergence: Comparative studies of leaf evolution in the California chaparral. *American Naturalist*, **163**, 654-671.
- Ackerly, D.D., Loarie, S.R., Cornwell, W.K., Weiss, S.B., Hamilton, H., Branciforte, R. & Kraft, N.J.B. (2010) The geography of climate change: implications for conservation biogeography. *Diversity and Distributions*, **16**, 476-487.
- Adler, P.B., HilleRisLambers, J. & Levine, J.M. (2007) A niche for neutrality. *Ecology Letters*, **10**, 95-104.
- Aitken, S.N., Yeaman, S., Holliday, J.A., Wang, T. & Curtis-McLane, S. (2008) Adaptation, migration or extirpation: climate change outcomes for tree populations. *Evolutionary Applications*, **1**, 95-111.
- Allen, C.D., Macalady, A.K., Chenchouni, H., Bachelet, D., McDowell, N., Vennetier, M., Kitzberger, T., Rigling, A., Breshears, D.D., Hogg, E.H., Gonzalez, P., Fensham, R., Zhang, Z., Castro, J., Demidova, N., Lim, J.-H., Allard, G., Running, S.W., Semerci, A. & Cobb, N. (2010) A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management*, **259**, 660-684.
- Alsos, I.G., Ehrich, D., Thuiller, W., Eidesen, P.B., Tribsch, A., Schönswetter, P., Lagaye, C., Taberlet, P. & Brochmann, C. (2012) Genetic consequences of climate change for northern plants. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*,
- Amano, T., Smithers, R.J., Sparks, T.H. & Sutherland, W.J. (2010) A 250-year index of first flowering dates and its response to temperature changes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **277**, 2451-2457.
- Anderson, A.S., Reside, A.E., VanDerWal, J.J., Shoo, L.P., Pearson, R.G. & Williams, S.E. (2012) Immigrants and refugees: the importance of dispersal in mediating biotic attrition under climate change. *Global Change Biology*, **18**, 2126-2134.
- Anderson, J.T., Landi, A.A. & Marks, P.L. (2009) Limited flooding tolerance of juveniles restricts the distribution of adults in an understory shrub (*Itea Virginica*; *Iteaceae*). *American Journal of Botany*, **96**, 1603-1611.
- Andrianarisoa, K.S., Zeller, B., Dupouey, J.L. & Dambrine, E. (2009) Comparing indicators of N status of 50 beech stands (*Fagus sylvatica* L.) in northeastern France. *Forest Ecology and Management*, **257**, 2241-2253.
- Anne, P. (1945) Sur le dosage rapide du carbone organique des sols. *Ann. Agron.*, **2**, 161-172.
- Araujo, M.B. & Guisan, A. (2006) Five (or so) challenges for species distribution modelling. *Journal of Biogeography*, **33**, 1677-1688.
- Araujo, M.B., Pearson, R.G., Thuiller, W. & Erhard, M. (2005) Validation of species-climate impact models under climate change. *Global Change Biology*, **11**, 1504-1513.

- Araujo, M.B., Alagador, D., Cabeza, M., Nogues-Bravo, D. & Thuiller, W. (2011) Climate change threatens European conservation areas. *Ecology Letters*, **14**, 484-492.
- Araújo, M.B. & Luoto, M. (2007) The importance of biotic interactions for modelling species distributions under climate change. *Global Ecology and Biogeography*, **16**, 743-753.
- Araújo, M.B. & Peterson, A.T. (2012) Uses and misuses of bioclimatic envelope modelling. *Ecology*,
- Ashcroft, M.B. (2010) Identifying refugia from climate change. *Journal of Biogeography*, **37**, 1407-1413.
- Ashcroft, M.B., Chisholm, L.A. & French, K.O. (2009) Climate change at the landscape scale: predicting fine-grained spatial heterogeneity in warming and potential refugia for vegetation. *Global Change Biology*, **15**, 656-667.
- Ashcroft, M.B., French, K.O. & Chisholm, L.A. (2011) An evaluation of environmental factors affecting species distributions. *Ecological Modelling*, **222**, 524-531.
- Augusto, L., Dupouey, J.L., Picard, J.F. & Ranger, J. (2001) Potential contribution of the seed bank in coniferous plantations to the restoration of native deciduous forest vegetation. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology*, **22**, 87-98.
- Augusto, L., Ranger, J., Binkley, D. & Rothe, A. (2002) Impact of several common tree species of European temperate forests on soil fertility. *Annals of Forest Science*, **59**, 233-253.
- Austin, M.P. (1985) Continuum Concept, Ordination Methods, and Niche Theory. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **16**, 39-61.
- Austin, M.P. (1987) Models for the analysis of species' response to environmental gradients. *Plant Ecology*, **69**, 35-45.
- Austin, M.P. (1990) Community theory and competition in vegetation. *Perspectives on plant competition* (ed. by J.B. Grace and D. Tilman), pp. 215-238. Academic Press, San Diego, USA.
- 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. & Gaywood, M.J. (1994) Current problems of environmental gradients and species response curves in relation to continuum theory. *Journal of Vegetation Science*, **5**, 473-482.
- Austin, M.P. & Meyers, J.A. (1996) Current approaches to modelling the environmental niche of eucalypts: implication for management of forest biodiversity. *Forest Ecology and Management*, **85**, 95-106.
- Austin, M.P. & Van Niel, K.P. (2011a) Impact of landscape predictors on climate change modelling of species distributions: a case study with *Eucalyptus fastigata* in southern New South Wales, Australia. *Journal of Biogeography*, **38**, 9-19.
- Austin, M.P. & Van Niel, K.P. (2011b) Improving species distribution models for climate change studies: variable selection and scale. *Journal of Biogeography*, **38**, 1-8.
- Baize, D. (2000) *Guide des analyses en pédologie*, 2^o edn. INRA, Paris, France, 257 p.
- Bakker, J.P., Poschlod, P., Strykstra, R.J., Bekker, R.M. & Thompson, K. (1996) Seed banks and seed dispersal: Important topics in restoration ecology. *Acta Botanica Neerlandica*, **45**, 461-490.

- Baltzinger, M., Archaux, F., Gosselin, M. & Chevalier, R. (2011) Contribution of forest management artefacts to plant diversity at a forest scale. *Annals of Forest Science*, **68**, 395-406.
- Barbier, S., Gosselin, F. & Balandier, P. (2008) Influence of tree species on understory vegetation diversity and mechanisms involved - A critical review for temperate and boreal forests. *Forest Ecology and Management*, **254**, 1-15.
- Bartoń, K.A., Hovestadt, T., Phillips, B.L. & Travis, J.M.J. (2012) Risky movement increases the rate of range expansion. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **279**, 1194-1202.
- Barve, N., Barve, V., Jimenez-Valverde, A., Lira-Noriega, A., Maher, S.P., Peterson, A.T., Soberón, J. & Villalobos, F. (2011) The crucial role of the accessible area in ecological niche modeling and species distribution modeling. *Ecological Modelling*, **222**, 1810-1819.
- Beerling, D.J. & Kelly, C.K. (1997) Stomatal density responses of temperate woodland plants over the past seven decades of CO₂ increase: A comparison of Salisbury (1927) with contemporary data. *American Journal of Botany*, **84**, 1572-1583.
- Begon, M., Harper, J.L. & Townsend, C.R. (1996) *Ecology: Individuals, Populations and Communities*, Third edition edn. Blackwell.
- Bell, G. (2001) Neutral Macroecology. *Science*, **293**, 2413-2418.
- Bénichou, P. & Le Breton, O. (1987) Prise en compte de la topographie pour la cartographie de champs pluviométriques statistiques. *La Météorologie*, **7**, 23-34.
- Bertrand, R. (2007) *Etude de l'impact du régime d'incendie sur la végétation et le chêne-liège (Quercus suber) en Provence siliceuse: mortalité, capacité de régénération et morphologie*. AgroParisTech, Nancy.
- Bertrand, R. & Marage, D. (2012) Importance des variables non-climatiques pour le déterminisme environnemental des végétaux. In: *EcoVeget*, Nancy, France.
- Bertrand, R., Gégout, J.-C. & Bontemps, J.-D. (2011a) Niches of temperate tree species converge towards nutrient-richer conditions over ontogeny. *Oikos*, **120**, 1479-1488.
- Bertrand, R., Perez, V. & Gégout, J.-C. (2012) Disregarding the edaphic dimension in species distribution models leads to the omission of crucial spatial information under climate change: the case of *Quercus pubescens* in France. *Global Change Biology*, **18**, 2648-2660.
- Bertrand, R., Gégout, J.-C., Pierrat, J.C. & Piedallu, C. (2010) Partial response of temperate forest plant communities to recent climate warming. In: *95th ESA Annual Meeting*, Pittsburgh, USA.
- Bertrand, R., Lenoir, J., Piedallu, C., Riofrío-Dillon, G., de Ruffray, P., Vidal, C., Pierrat, J.-C. & Gégout, J.-C. (2011b) Changes in plant community composition lag behind climate warming in lowland forests. *Nature*, **479**, 517-520.
- Besag, J. (1974) Spatial interaction and the statistical analysis of lattice systems. *Journal of the Royal Statistical Society, Series B*, **36**, 192-236.
- Betts, R.A., Collins, M., Hemming, D.L., Jones, C.D., Lowe, J.A. & Sanderson, M.G. (2011) When could global warming reach 4°C? *Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, **369**, 67-84.
- Bigelow, S.W. & Canham, C.D. (2002) Community organization of tree species along soil gradients in a north-eastern USA forest. *Journal of Ecology*, **90**, 188-200.
- Binkley, D. & Richter, D. (1987) Nutrient cycles and H⁺ budgets of forest ecosystems. *Advances in Ecological Research*, **16**, 1-51.

- Binkley, D. & Giardina, C. (1998) Why do tree species affect soils? The Warp and Woof of tree-soil interactions. *Biogeochemistry*, **42**, 89-106.
- Birks, H.J.B. (1995) Quantitative palaeoenvironmental reconstructions. *Statistical modelling of quaternary science data* (ed. by D. Maddy and J.S. Brew), pp. 161-254. Quaternary Research Association, Cambridge.
- Birks, H.J.B. (1998) Numerical tools in palaeolimnology – progress, potentialities, and progress. *Journal of Palaeolimnology*, **20**
- Black, R.A. & Bliss, L.C. (1980) REPRODUCTIVE ECOLOGY OF PICEA-MARIANA (MILL) BSP, AT TREE LINE NEAR INUVIK, NORTHWEST TERRITORIES, CANADA. *Ecological Monographs*, **50**, 331-354.
- Bobbink, R., Hicks, K., Galloway, J., Spranger, T., Alkemade, R., Ashmore, M., Bustamante, M., Ciederby, S., Davidson, E., Dentener, F., Emmett, B., Erisman, J.W., Fenn, M., Gilliam, F., Nordin, A., Pardo, L. & De Vries, W. (2010) Global assessment of nitrogen deposition effects on terrestrial plant diversity: a synthesis. *Ecological Applications*, **20**, 30-59.
- Bodin, J. (2010) *Observed changes in mountain vegetation of the Alps during the XXth century Role of climate and land-use changes*. Université Henri Poincaré, Nancy 1, France
- Bodin, J., Badeau, V., Bruno, E., Cluzeau, C., Moisselin, J.-M., Walther, G.-R. & Dupouey, J.-L. (2012) Shifts of forest species along an elevational gradient in Southeast France: climate change or stand maturation? *Journal of Vegetation Science*, In Press.
- Boege, K., Dirzo, R., Siemens, D. & Brown, P. (2007) Ontogenetic switches from plant resistance to tolerance: minimizing costs with age? *Ecology Letters*, **10**, 177-187.
- Bontemps, J.D., Herve, J.C., Leban, J.M. & Dhote, J.F. (2011) Nitrogen footprint in a long-term observation of forest growth over the twentieth century. *Trees-Structure and Function*, **25**, 237-251.
- ter Braak, C.J.F. (1995) Non-linear methods for multivariate statistical calibration and their use in palaeoecology: a comparison of inverse (k-nearest neighbours, partial least squares and weighted averaging partial least squares) and classical approaches. *Chemometrics and Intelligent Laboratory Systems*, **28**, 165-180.
- 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**, 3-12.
- ter Braak, C.J.F. & van Dam, H. (1989) Inferring pH from diatoms: a comparison of old and new calibration methods. *Hydrobiologia*, **178**, 209-223.
- ter Braak, C.J.F. & Juggins, S. (1993) Weighted averaging partial least squares regression (WA-PLS) : an improved method for reconstructing environmental variables from species assemblages. *Hydrobiologia*, **269/270**, 485-502.
- Bradshaw, A.D. (1965) Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Adv. Genet.*, **13**, 115-155.
- Bradshaw, A.D. & McNeilly, T. (1991) Evolutionary Response to Global Climatic Change. *Annals of Botany*, **67**, 5-14.
- Bradshaw, W.E. & Holzapfel, C.M. (2006) Evolutionary Response to Rapid Climate Change. *Science*, **312**, 1477-1478.

- Brady, T.J., Monleon, V.J. & Gray, A.N. (2010) Calibrating vascular plant abundance for detecting future climate changes in Oregon and Washington, USA. *Ecological Indicators*, **10**, 657-667.
- Breiman, L. (2001) Random forests. *Machine Learning*, **45**, 5-32.
- Breiman, L., Friedman, J.H., Olshen, R.A. & Stone, C.J. (1984) *Classification and regression trees*. Chapman & Hall, New York, USA.
- Brisse, H., de Ruffray, P., Grandjouan, G. & Hoff, M. (1995) La banque de données phytosociologiques « SOPHY ». *Annali di botanica*, **53**, 191-223.
- Brodie, J., Post, E., Watson, F. & Berger, J. (2012) Climate change intensification of herbivore impacts on tree recruitment. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **279**, 1366-1370.
- Brohan, P., Kennedy, J.J., Harris, I., Tett, S.F.B. & Jones, P.D. (2006) Uncertainty estimates in regional and global observed temperature changes: A new data set from 1850. *Journal of Geophysical Research-Atmospheres*, **111**
- 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.
- Buckley, L.B., Davies, T.J., Ackerly, D.D., Kraft, N.J.B., Harrison, S.P., Anacker, B.L., Cornell, H.V., Damschen, E.I., Grytnes, J.A., Hawkins, B.A., McCain, C.M., Stephens, P.R. & Wiens, J.J. (2010) Phylogeny, niche conservatism and the latitudinal diversity gradient in mammals. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **277**, 2131-2138.
- Bugmann, H. (2001) A Review of Forest Gap Models. *Climatic Change*, **51**, 259-305.
- Bugmann, H., Wullschlegel, S., Price, D., Ogle, K., Clark, D. & Solomon, A. (2001) Comparing the Performance of Forest gap Models in North America. *Climatic Change*, **51**, 349-388.
- Buyantuyev, A. & Wu, J.G. (2010) Urban heat islands and landscape heterogeneity: linking spatiotemporal variations in surface temperatures to land-cover and socioeconomic patterns. *Landscape Ecology*, **25**, 17-33.
- del Cacho, M. & Lloret, F. (2012) Resilience of Mediterranean shrubland to a severe drought episode: the role of seed bank and seedling emergence. *Plant Biology*, **14**, 458-466.
- Cain, M.L., Damman, H. & Muir, A. (1998) SEED DISPERSAL AND THE HOLOCENE MIGRATION OF WOODLAND HERBS. *Ecological Monographs*, **68**, 325-347.
- Cain, M.L., Milligan, B.G. & Strand, A.E. (2000) Long-distance seed dispersal in plant populations. *American Journal of Botany*, **87**, 1217-1227.
- Callaway, R.M. & Walker, L.R. (1997) Competition and facilitation: A synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology*, **78**, 1958-1965.
- Callaway, R.M., Brooker, R.W., Choler, P., Kikvidze, Z., Lortie, C.J., Michalet, R., Paolini, L., Pugnaire, F.I., Newingham, B., Aschehoug, E.T., Armas, C., Kikodze, D. & Cook, B.J. (2002) Positive interactions among alpine plants increase with stress. *Nature*, **417**, 844-848.
- Cannone, N., Sgorbati, S. & Guglielmin, M. (2007) Unexpected impacts of climate change on alpine vegetation. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **5**, 360-364.
- Caplat, P., Anand, M. & Bauch, C. (2008) Interactions between climate change, competition, dispersal, and disturbances in a tree migration model. *Theoretical Ecology*, **1**, 209-220.
- Carter, K.K. (1996) Provenance tests as Indicators of growth response to climate change in 10 north temperate tree species. *Canadian Journal of Forest Research*, **26**, 1089-1095.

- Cavender-Bares, J. & Bazzaz, F.A. (2000) Changes in drought response strategies with ontogeny in *Quercus rubra*: implications for scaling from seedlings to mature trees. *Oecologia*, **124**, 8-18.
- Ceulemans, R., Janssens, I.A. & Jach, M.E. (1999) Effects of CO₂ enrichment on trees and forests: Lessons to be learned in view of future ecosystem studies. *Annals of Botany*, **84**, 577-590.
- Charru, M. (2012) *La productivité forestière dans un environnement changeant : caractérisation multi-échelle de ses variations récentes à partir des données de l'Inventaire Forestier National (IFN) et interprétation environnementale*. AgroParisTech, Nancy, France.
- Chase, J.M. & Leibold, M.A. (2003) *Ecological niches: linking classic and contemporary approaches*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA, 212 p.
- Chase, J.M. & Myers, J.A. (2011) Disentangling the importance of ecological niches from stochastic processes across scales. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **366**, 2351-2363.
- Chen, I.C., Hill, J.K., Ohlemuller, R., Roy, D.B. & Thomas, C.D. (2011) Rapid Range Shifts of Species Associated with High Levels of Climate Warming. *Science*, **333**, 1024-1026.
- Chen, I.C., Shiu, H.J., Benedick, S., Holloway, J.D., Cheye, V.K., Barlow, H.S., Hill, J.K. & Thomas, C.D. (2009a) Elevation increases in moth assemblages over 42 years on a tropical mountain. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **106**, 1479-1483.
- Chen, S.-Y., Xu, J., Maestre, F.T., Chu, C.-J., Wang, G. & Xiao, S. (2009b) Beyond dual-lattice models: Incorporating plant strategies when modeling the interplay between facilitation and competition along environmental severity gradients. *Journal of Theoretical Biology*, **258**, 266-273.
- Chevin, L.-M., Lande, R. & Mace, G.M. (2010) Adaptation, Plasticity, and Extinction in a Changing Environment: Towards a Predictive Theory. *PLoS Biol*, **8**, e1000357.
- Chown, S.L. & Gaston, K.J. (2008) Macrophysiology for a changing world. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **275**, 1469-1478.
- Chuine, I. (2010) Why does phenology drive species distribution? *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*, **365**, 3149-3160.
- Chuine, I. & Beaubien, E.G. (2001) Phenology is a major determinant of tree species range. *Ecology Letters*, **4**, 500-510.
- Claessen, D. & Dieckmann, U. (2002) Ontogenetic niche shifts and evolutionary branching in size-structured populations. *Evolutionary Ecology Research*, **4**, 189-217.
- Claps, P., Giordano, P. & Laguardia, G. (2008) Spatial distribution of the average air temperatures in Italy: Quantitative analysis. *Journal of hydrologic engineering*, **13**, 242-249.
- Clark, J.S. (1998) Why trees migrate so fast: Confronting theory with dispersal biology and the paleorecord. *American Naturalist*, **152**, 204-224.
- Clark, J.S., Macklin, E. & Wood, L. (1998a) Stages and spatial scales of recruitment limitation in southern Appalachian forests. *Ecological Monographs*, **68**, 213-235.
- Clark, J.S., Fastie, C., Hurtt, G., Jackson, S.T., Johnson, C., King, G.A., Lewis, M., Lynch, J., Pacala, S., Prentice, C., Schupp, E.W., Webb, T. & Wyckoff, P. (1998b) Reid's paradox of rapid plant migration - Dispersal theory and interpretation of paleoecological records. *Bioscience*, **48**, 13-24.

- Clavel, J., Julliard, R. & Devictor, V. (2011) Worldwide decline of specialist species: toward a global functional homogenization? *Frontiers in Ecology and the Environment*, **9**, 222-228.
- Coddeville, P., Oudart, B., Poisson, N., Rico, M. & Rouil, L. (2004) EMEP assessment report: French national contribution. *EMEP assessment. Part 2: National contributions* (ed. by J. Bartnicky and G. Lövblad), pp. 85-96, Oslo, Norway.
- Collinge, S.K. & Ray, C. (2009) Transient patterns in the assembly of vernal pool plant communities. *Ecology*, **90**, 3313-3323.
- Collingham, Y.C. & Huntley, B. (2000) Impacts of habitat fragmentation and patch size upon migration rates. *Ecological Applications*, **10**, 131-144.
- 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.
- Colwell, R.K., Brehm, G., Cardelus, C.L., Gilman, A.C. & Longino, J.T. (2008) Global warming, elevational range shifts, and lowland biotic attrition in the wet tropics. *Science*, **322**, 258-261.
- Comita, L.S., Condit, R. & Hubbell, S.P. (2007) Developmental changes in habitat associations of tropical trees. *Journal of Ecology*, **95**, 482-492.
- Coomes, D.A. & Grubb, P.J. (2000) Impacts of root competition in forests and woodland: a theoretical framework and review of experiments. *Ecological Monographs*, **70**, 171-207.
- Coudun, C. (2005) *Approche quantitative de la réponse écologique des espèces végétales forestières à l'échelle de la France*. ENGREF, Nancy, France.
- Coudun, C., Gegout, 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.
- Coumou, D. & Rahmstorf, S. (2012) A decade of weather extremes. *Nature Clim. Change*, **7**, 491-496.
- Cousens, R., Dythman, C. & Law, R. (2008) *Dispersal in plants - A population perspective*. Oxford University Press, New York, USA, 221 p.
- Crimmins, S.M., Dobrowski, S.Z., Greenberg, J.A., Abatzoglou, J.T. & Mynsberge, A.R. (2011) Changes in climatic water balance drive downhill shifts in plant species' optimum elevations. *Science*, **331**, 324-327.
- Croisé, L., Erwin, U., Duplat, P. & Jaquet, O. (2005) Two independent methods for mapping bulk deposition in France. *Atmospheric Environment*, **39**, 3923-3941.
- Cronan, C.S. & Grigal, D.F. (1995) Use of calcium aluminum ratios as indicators of stress in forest ecosystems. *Journal of Environmental Quality*, **24**, 209-226.
- Curt, T., Bertrand, R., Shaffhauser, A. & Tatoni, T. (2008) Les communautés végétales fortement perturbées par les feux deviennent-elles plus inflammables et plus combustibles ? Un exemple dans les maquis et formations à chêne liège. In: *EcoVeg4*, pp. 145-150, Rennes, France.
- Dale, V.H., Tharp, M.L., Lannom, K.O. & Hodges, D.G. (2010) Modeling transient response of forests to climate change. *Science of the Total Environment*, **408**, 1888-1901.
- Darwin, C.R. (1859) *The origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle of life*. John Murray, London, England.

- Davis, A.J., Lawton, J.H., Shorrocks, B. & Jenkinson, L.S. (1998a) Individualistic species responses invalidate simple physiological models of community dynamics under global environmental change. *Journal of Animal Ecology*, **67**, 600-612.
- Davis, A.J., Jenkinson, L.S., Lawton, J.H., Shorrocks, B. & Wood, S. (1998b) Making mistakes when predicting shifts in species range in response to global warming. *Nature*, **391**, 783-786.
- Davis, M.B. (1986) Climatic instability, time lags, and community disequilibrium. *Community ecology* (ed. by J. Diamond and C.T. J.), pp. 269-284. Harper and Row, New York.
- Davis, M.B. (1989) Lags in vegetation response to greenhouse warming. *Climatic Change*, **15**, 75-82.
- 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 Frenne, P., Brunet, J., Shevtsova, A., Kolb, A., Graae, B.J., Chabrerie, O., Cousins, S.A., Decocq, G., De Schrijver, A.N., Diekmann, M., Gruwez, R., Heinken, T., Hermy, M., Nilsson, C., Stanton, S., Tack, W., Willaert, J. & Verheyen, K. (2011) Temperature effects on forest herbs assessed by warming and transplant experiments along a latitudinal gradient. *Global Change Biology*, **17**, 3240-3253.
- Dengler, J., Ewald, J., Kuhn, I. & Peet, R.K. (2011) Ecoinformatics and global change - an overdue liaison. *Journal of Vegetation Science*, **22**, 577-581.
- Devictor, V., Julliard, R., Couvet, D. & Jiguet, F. (2008) Birds are tracking climate warming, but not fast enough. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **275**, 2743-2748.
- Devictor, V., van Swaay, C., Brereton, T., Brotons, L., Chamberlain, D., Heliola, J., Herrando, S., Julliard, R., Kuussaari, M., Lindstrom, A., Reif, J., Roy, D.B., Schweiger, O., Settele, J., Stefanescu, C., Van Strien, A., Van Turnhout, C., Vermouzek, Z., WallisDeVries, M., Wynhoff, I. & Jiguet, F. (2012) Differences in the climatic debts of birds and butterflies at a continental scale. *Nature Clim. Change*, **2**, 121-124.
- Diekmann, M. (2003) Species indicator values as an important tool in applied plant ecology - a review. *Basic and Applied Ecology*, **4**, 493-506.
- Doak, D.F. & Morris, W.F. (2010) Demographic compensation and tipping points in climate-induced range shifts. *Nature*, **467**, 959-962.
- Dobrowski, S.Z. (2011) A climatic basis for microrefugia: the influence of terrain on climate. *Global Change Biology*, **17**, 1022-1035.
- Dobrowski, S.Z., Abatzoglou, J.T., Greenberg, J.A. & Schladow, S.G. (2009) How much influence does landscape-scale physiography have on air temperature in a mountain environment? *Agricultural and Forest Meteorology*, **149**, 1751-1758.
- Donohue, K., de Casas, R.R., Burghardt, L., Kovach, K. & Willis, C.G. (2010) Germination, Postgermination Adaptation, and Species Ecological Ranges. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, Vol 41, pp. 293-319. Annual Reviews, Palo Alto.
- Donovan, L.A. & Ehleringer, J.R. (1991) Ecophysiological differences among juvenile and reproductive plants of several woody species. *Oecologia*, **86**, 594-597.
- Dormann, C.F. (2007) Promising the future? Global change projections of species distributions. *Basic and Applied Ecology*, **8**, 387-397.

- Dormann, C.F., Schymanski, S.J., Cabral, J., Chuine, I., Graham, C., Hartig, F., Kearney, M., Morin, X., Römermann, C., Schröder, B. & Singer, A. (2012) Correlation and process in species distribution models: bridging a dichotomy. *Journal of Biogeography*, In Press.
- Dormann, C.F., McPherson, J.M., Araujo, M.B., Bivand, R., Bolliger, J., Carl, G., Davies, R.G., Hirzel, A., Jetz, W., Kissling, W.D., Kuhn, I., Ohlemuller, R., Peres-Neto, P.R., Reineking, B., Schroder, B., Schurr, F.M. & Wilson, R. (2007) Methods to account for spatial autocorrelation in the analysis of species distributional data: a review. *Ecography*, **30**, 609-628.
- Drobyshev, I., Anderson, S. & Sonesson, K. (2007) Crown condition dynamics of oak in southern Sweden 1988-1999. *Environmental Monitoring and Assessment*, **134**, 199-210.
- Duchaufour, P. (2001) *Introduction à la science du sol - sol, végétation, environnement*, 6^o edn. Dunod, Paris, France, 331 p.
- Ducouso, A., Michaud, H. & Lumaret, R. (1993) Reproduction and gene flow in the genus *Quercus* L. *Annals of Forest Science*, **50 (Suppl. 1)**, 91s-106s.
- Dullinger, S. & Hulber, K. (2011) Experimental Evaluation of Seed Limitation in Alpine Snowbed Plants. *Plos One*, **6**.
- Dullinger, S., Mang, T., Dirnbock, T., Ertl, S., Gattringer, A., Grabherr, G., Leitner, M. & Hulber, K. (2011) Patch configuration affects alpine plant distribution. *Ecography*, **34**, 576-587.
- Dullinger, S., Willner, W., Plutzer, C., Englisch, T., Schratt-Ehrendorfer, L., Moser, D., Ertl, S., Essl, F. & Niklfeld, H. (2012a) Post-glacial migration lag restricts range filling of plants in the European Alps. *Global Ecology and Biogeography*, **21**, 829-840.
- Dullinger, S., Gattringer, A., Thuiller, W., Moser, D., Zimmermann, N.E., Guisan, A., Willner, W., Plutzer, C., Leitner, M., Mang, T., Caccianiga, M., Dirnbock, T., Ertl, S., Fischer, A., Lenoir, J., Svenning, J.-C., Psomas, A., Schmatz, D.R., Silc, U., Vittoz, P. & Hulber, K. (2012b) Extinction debt of high-mountain plants under twenty-first-century climate change. *Nature Clim. Change*, **2**, 619-622.
- Dunning, J.B., Danielson, B.J. & Pulliam, H.R. (1992) Ecological Processes That Affect Populations in Complex Landscapes. *Oikos*, **65**, 169-175.
- Duputié, A., Massol, F., Chuine, I., Kirkpatrick, M. & Ronce, O. (2012) How do genetic correlations affect species range shifts in a changing environment? *Ecology Letters*, **15**, 251-259.
- Early, R. & Sax, D.F. (2011) Analysis of climate paths reveals potential limitations on species range shifts. *Ecology Letters*, **14**, 1125-1133.
- Eckhart, V.M., Geber, M.A., Morris, W.F., Fabio, E.S., Tiffin, P. & Moeller, D.A. (2011) The Geography of Demography: Long-Term Demographic Studies and Species Distribution Models Reveal a Species Border Limited by Adaptation. *The American Naturalist*, **178**, S26-S43.
- Ehrenfeld, J.G., Ravit, B. & Elgersma, K. (2005) Feedback in the plant-soil system. *Annual Review of Environment and Resources*, **30**, 75-115.
- Ejrnæs, R. (2000) Can we trust gradients extracted by Detrended Correspondence Analysis? *Journal of Vegetation Science*, **11**, 565-572.
- Elith, J. & Leathwick, J.R. (2009) Species Distribution Models: Ecological Explanation and Prediction Across Space and Time. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, **40**, 677-697.

- Elith, J., Kearney, M. & Phillips, S. (2010) The art of modelling range-shifting species. *Methods in Ecology and Evolution*, **1**, 330-342.
- Ellenberg, H., Weber, H.E., Düll, R., Wirth, V., Werner, W. & Paulissen, D. (1992) Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. *Scripta Geobotanica*, **18**, 1-258.
- Elton, C. (1927) *Animal ecology*. Sidwick and Jackson, London, England.
- Engler, R. & Guisan, A. (2009) MIGCLIM: Predicting plant distribution and dispersal in a changing climate. *Diversity and Distributions*, **15**, 590-601.
- Engler, R., Randin, C.F., Vittoz, P., Czaka, T., Beniston, M., Zimmermann, N.E. & Guisan, A. (2009) Predicting future distributions of mountain plants under climate change: does dispersal capacity matter? *Ecography*, **32**, 34-45.
- Engler, R., Randin, C.F., Thuiller, W., Dullinger, S., Zimmermann, N.E., Araujo, M.B., Pearman, P.B., Le Lay, G., Piedallu, C., Albert, C.H., Choler, P., Coldea, G., De Lamo, X., Dirnbock, T., Gegout, J.C., Gomez-Garcia, D., Grytnes, J.A., Heegaard, E., Hoistad, F., Nogues-Bravo, D., Normand, S., Puscas, M., Sebastia, M.T., Stanisci, A., Theurillat, J.P., Trivedi, M.R., Vittoz, P. & Guisan, A. (2011) 21st century climate change threatens mountain flora unequally across Europe. *Global Change Biology*, **17**, 2330-2341.
- Epstein, H.E., Walker, M.D., Chapin, F.S. & Starfield, A.M. (2000) A transient nutrient-based model of Arctic plant community response to climatic warming. *Ecological Applications*, **10**, 824-841.
- 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.
- Erismann, J.W. & de Vries, W. (2000) Nitrogen deposition and effects on European forests. *Environmental Reviews*, **8**, 65-93.
- Fargione, J., Brown, C.S. & Tilman, D. (2003) Community assembly and invasion: An experimental test of neutral versus niche processes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **100**, 8916-8920.
- Farr, C., Skousen, J., Edwards, P., Connolly, S. & Sencindiver, J. (2009) Acid soil indicators in forest soils of the Cherry River Watershed, West Virginia. *Environmental Monitoring and Assessment*, **158**, 343-353.
- Feeley, K.J. & Silman, M.R. (2010) Biotic attrition from tropical forests correcting for truncated temperature niches. *Global Change Biology*, **16**, 1830-1836.
- Finzi, A.C., Canham, C.D. & Van Breemen, N. (1998) Canopy tree soil interactions within temperate forests: Species effects on pH and cations. *Ecological Applications*, **8**, 447-454.
- Fordham, D.A., Resit Akçakaya, H., Araújo, M.B., Elith, J., Keith, D.A., Pearson, R., Auld, T.D., Mellin, C., Morgan, J.W., Regan, T.J., Tozer, M., Watts, M.J., White, M., Wintle, B.A., Yates, C. & Brook, B.W. (2012) Plant extinction risk under climate change: are forecast range shifts alone a good indicator of species vulnerability to global warming? *Global Change Biology*, **18**, 1357-1371.
- Fortin, M.-J. & Dale, M. (2005) *Spatial analysis: a guide for ecologists*. Cambridge University Press, New York, 365 p.
- Fortin, M.-J., Drapeau, P. & Legendre, P. (1989) Spatial autocorrelation and sampling design in plant ecology. *Plant Ecology*, **83**, 209-222.

- Fotheringham, S.A., Brunsdon, C. & Charlton, M. (2002) *Geographically weighted regression: the analysis of spatially varying relationships*. Wiley, Chichester, England, 269 p.
- Franklin, J. (2010) Moving beyond static species distribution models in support of conservation biogeography. *Diversity and Distributions*, **16**, 321-330.
- Franks, S.J. & Weis, A.E. (2008) A change in climate causes rapid evolution of multiple life-history traits and their interactions in an annual plant. *Journal of Evolutionary Biology*, **21**, 1321-1334.
- Galloway, J.N. (2001) Acidification of the world - Natural and anthropogenic. *Water Air and Soil Pollution*, **130**, 17-24.
- Galloway, J.N., Townsend, A.R., Erisman, J.W., Bekunda, M., Cai, Z.C., Freney, J.R., Martinelli, L.A., Seitzinger, S.P. & Sutton, M.A. (2008) Transformation of the nitrogen cycle: Recent trends, questions, and potential solutions. *Science*, **320**, 889-892.
- Garzon, M.B., Alia, R., Robson, T.M. & Zavala, M.A. (2011) Intra-specific variability and plasticity influence potential tree species distributions under climate change. *Global Ecology and Biogeography*, **20**, 766-778.
- Gauch, H.G. & Whittaker, R.H. (1972) Coenocline simulation. *Ecology*, **53**, 446-451.
- Gégout, J.-C. & Pierrat, J.-C. (1998) Plant species autecology: A non parametric regression approach. *Ecologie*, **29**, 473-482.
- Gégout, J.-C., Bailly, G. & Jabiol, B. (2002) *Banque de données phytocécologiques EcoPlant - Dictionnaire de données (version 5)*, Nancy, France, 39 p.
- Gégout, J.C., Hervé, 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., 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.
- Gienapp, P., Teplitsky, C., Alho, J.S., Mills, J.A. & Merilä, J. (2008) Climate change and evolution: disentangling environmental and genetic responses. *Molecular Ecology*, **17**, 167-178.
- Giesler, R., Hogberg, M. & Hogberg, P. (1998) Soil chemistry and plants in Fennoscandian boreal forest as exemplified by a local gradient. *Ecology*, **79**, 119-137.
- Gifford, M.E. & Kozak, K.H. (2012) Islands in the sky or squeezed at the top? Ecological causes of elevational range limits in montane salamanders. *Ecography*, **35**, 193-203.
- Gilbert, B. & Lechowicz, M.J. (2004) Neutrality, niches, and dispersal in a temperate forest understory. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **101**, 7651-7656.
- Godefroid, S., Massant, W. & Koedam, N. (2005) Variation in the herb species response and the humus quality across a 200-year chronosequence of beech and oak plantations in Belgium. *Ecography*, **28**, 223-235.
- Godet, L., Jaffré, M. & Devictor, V. (2011) Waders in winter: long-term changes of migratory bird assemblages facing climate change. *Biology Letters*, **7**, 714-717.
- Godsoe, W. & Harmon, L.J. (2012) How do species interactions affect species distribution models? *Ecography*, **35**, 811-820.
- Gomez, J.M. (2003) Spatial patterns in long-distance dispersal of *Quercus ilex* acorns by jays in a heterogeneous landscape. *Ecography*, **26**, 573-584.

- Gottfried, M., Pauli, H., Futschik, A., Akhalkatsi, M., Barancok, P., Benito Alonso, J.L., Coldea, G., Dick, J., Erschbamer, B., Fernandez Calzado, M.R., Kazakis, G., Krajci, J., Larsson, P., Mallaun, M., Michelsen, O., Moiseev, D., Moiseev, P., Molau, U., Merzouki, A., Nagy, L., Nakhutsrishvili, G., Pedersen, B., Pelino, G., Puscas, M., Rossi, G., Stanisci, A., Theurillat, J.-P., Tomaselli, M., Villar, L., Vittoz, P., Vogiatzakis, I. & Grabherr, G. (2012) Continent-wide response of mountain vegetation to climate change. *Nature Clim. Change*, **2**, 111-115.
- Götzenberger, L., de Bello, F., Bråthen, K.A., Davison, J., Dubuis, A., Guisan, A., Lepš, J., Lindborg, R., Moora, M., Pärtel, M., Pellissier, L., Pottier, J., Vittoz, P., Zobel, K. & Zobel, M. (2012) Ecological assembly rules in plant communities—approaches, patterns and prospects. *Biological Reviews*, **87**, 111-127.
- Graae, B.J., De Frenne, P., Kolb, A., Brunet, J., Chabrierie, O., Verheyen, K., Pepin, N., Heinken, T., Zobel, M., Shevtsova, A., Nijs, I. & Milbau, A. (2012) On the use of weather data in ecological studies along altitudinal and latitudinal gradients. *Oikos*, **121**, 3-19.
- Graham, C.H., VanDerWal, J., Phillips, S.J., Moritz, C. & Williams, S.E. (2010) Dynamic refugia and species persistence: tracking spatial shifts in habitat through time. *Ecography*, **33**, 1062-1069.
- Gravel, D., Canham, C.D., Beaudet, M. & Messier, C. (2006) Reconciling niche and neutrality: the continuum hypothesis. *Ecology Letters*, **9**, 399-409.
- Gregorius, H.-R. & Kleinschmit, J.R.G. (1999) The Environmental Dichotomy of Adaptation and the Role of Genetic Diversity. *Silvae Genetica*, **48**, 193-199.
- Grinnell, J. (1917) The Niche-Relationships of the California Thrasher. *The Auk*, **34**, 427-433.
- Grubb, P.J. (1977) Maintenance of species-richness in plant communities - Importance of regeneration niche. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, **52**, 107-145.
- Gugger, P.F., McLachlan, J.S., Manos, P.S. & Clark, J.S. (2008) Inferring long-distance dispersal and topographic barriers during post-glacial colonization from the genetic structure of red maple (*Acer rubrum* L.) in New England. *Journal of Biogeography*, **35**, 1665-1673.
- Guisan, A. & Zimmermann, N.E. (2000) Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*, **135**, 147-186.
- Guisan, A. & Thuiller, W. (2005) Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, **8**, 993-1009.
- Guisan, A., Zimmermann, N.E., Elith, J., Graham, C.H., Phillips, S. & Peterson, A.T. (2007) WHAT MATTERS FOR PREDICTING THE OCCURRENCES OF TREES: TECHNIQUES, DATA, OR SPECIES' CHARACTERISTICS? *Ecological Monographs*, **77**, 615-630.
- Gunderson, C.A., Edwards, N.T., Walker, A.V., O'Hara, K.H., Campion, C.M. & Hanson, P.J. (2012) Forest phenology and a warmer climate - Growing season extension in relation to climatic provenance. *Global Change Biology*, **18**, 2008-2025.
- Gustafson, E.J. & Parker, G.R. (1992) Relationships between landcover proportions and indices of landscape spatial pattern. *Landscape ecology*, **7**, 101-110.
- Gustafson, E.J. & Parker, G.R. (1994) Using an index of habitat patch proximity for landscape design. *Landscape and Urban Planning*, **29**, 117-130.
- Haberl, H., Erb, K.H., Krausmann, F., Gaube, V., Bondeau, A., Plutzar, C., Gingrich, S., Lucht, W. & Fischer-Kowalski, M. (2007) Quantifying and mapping the human appropriation of

- net primary production in earth's terrestrial ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **104**, 12942-12945.
- Hairton Jr, N.G. & De Stasio Jr, B.T. (1988) Rate of evolution slowed by a dormant propagule pool. *Nature*, **336**, 239-242.
- Hampe, A. (2004) Bioclimate envelope models: what they detect and what they hide. *Global Ecology and Biogeography*, **13**, 469-471.
- Hansen, J., Sato, M., Kharecha, P., Russell, G., Lea, D.W. & Siddall, M. (2007) Climate change and trace gases. *Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, **365**, 1925-1954.
- Hansen, J., Johnson, D., Lacis, A., Lebedeff, S., Lee, P., Rind, D. & Russell, G. (1981) Climate Impact of Increasing Atmospheric Carbon Dioxide. *Science*, **213**, 957-966.
- Hanson, P.J. & Weltzin, J.F. (2000) Drought disturbance from climate change: response of United States forests. *Science of The Total Environment*, **262**, 205-220.
- Harmon, J.P., Moran, N.A. & Ives, A.R. (2009) Species Response to Environmental Change: Impacts of Food Web Interactions and Evolution. *Science*, **323**, 1347-1350.
- Harrison, S., Damschen, E. & Going, B.M. (2009) Climate Gradients, Climate Change, and Special Edaphic Floras. *Northeastern Naturalist*, **16**, 121-130.
- Harsch, M.A., Hulme, P.E., McGlone, M.S. & Duncan, R.P. (2009) Are treelines advancing? A global meta-analysis of treeline response to climate warming. *Ecology Letters*, **12**, 1040-1049.
- Hastie, T.J. (2010) *gam: Generalized Additive Models*.
- Hastie, T.J. & Tibshirani, R.J. (1990) *Generalized additive models*. Chapman and Hall, London, UK, 335 p.
- Hastings, M.G., Jarvis, J.C. & Steig, E.J. (2009) Anthropogenic Impacts on Nitrogen Isotopes of Ice-Core Nitrate. *Science*, **324**, 1288-1288.
- Heegaard, E. & Vandvik, V. (2004) Climate change affects the outcome of competitive interactions—an application of principal response curves. *Oecologia*, **139**, 459-466.
- Hegland, S.J., Nielsen, A., Lazaro, A., Bjerknes, A.L. & Totland, O. (2009) How does climate warming affect plant-pollinator interactions? *Ecology Letters*, **12**, 184-195.
- Heikkilä, M. & Seppä, H. (2003) A 11,000 yr palaeotemperature reconstruction from the southern boreal zone in Finland. *Quaternary Science Reviews*, **22**, 541-554.
- Heikkinen, J. & Makipaa, R. (2010) Testing hypotheses on shape and distribution of ecological response curves. *Ecological Modelling*, **221**, 388-399.
- Heikkinen, R.K., Luoto, M., Araujo, M.B., Virkkala, R., Thuiller, W. & Sykes, M.T. (2006) Methods and uncertainties in bioclimatic envelope modelling under climate change. *Progress in Physical Geography*, **30**, 751-777.
- Herzschuh, U., Birks, H.J.B., Mischke, S., Zhang, C.J. & Böhner, J. (2010) A modern pollen-climate calibration set based on lake sediments from the Tibetan Plateau and its application to a Late Quaternary pollen record from the Qilian Mountains. *Journal of Biogeography*, **37**, 752-766.
- Higgins, S.I. & Richardson, D.M. (1999) Predicting plant migration rates in a changing world: The role of long-distance dispersal. *American Naturalist*, **153**, 464-475.

- Hillebrand, H., Soininen, J. & Snøeijjs, P. (2010) Warming leads to higher species turnover in a coastal ecosystem. *Global Change Biology*, **16**, 1181-1193.
- Hirzel, A.H. & Le Lay, G. (2008) Habitat suitability modelling and niche theory. *Journal of Applied Ecology*, **45**, 1372-1381.
- Hjelm, J., Svanback, R., Bystrom, P., Persson, L. & Wahlstrom, E. (2001) Diet-dependent body morphology and ontogenetic reaction norms in Eurasian perch. *Oikos*, **95**, 311-323.
- Hobbs, R.J., Higgs, E. & Harris, J.A. (2009) Novel ecosystems: implications for conservation and restoration. *Trends in Ecology & Evolution*, **24**, 599-605.
- Hoffmann, A.A. & Sgro, C.M. (2011) Climate change and evolutionary adaptation. *Nature*, **470**, 479-485.
- Holt, R.D. (2009) Bringing the Hutchinsonian niche into the 21st century: Ecological and evolutionary perspectives. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **106**, 19659-19665.
- Honnay, O., Hermy, M. & Coppin, P. (1999) Effects of area, age and diversity of forest patches in Belgium on plant species richness, and implications for conservation and reforestation. *Biological Conservation*, **87**, 73-84.
- Honnay, O., Verheyen, K., Butaye, J., Jacquemyn, H., Bossuyt, B. & Hermy, M. (2002) Possible effects of habitat fragmentation and climate change on the range of forest plant species. *Ecology Letters*, **5**, 525-530.
- Hou, C., Zuo, W.Y., Moses, M.E., Woodruff, W.H., Brown, J.H. & West, G.B. (2008) Energy uptake and allocation during ontogeny. *Science*, **322**, 736-739.
- Huang, S.L., Connaughton, Z., Potter, C.S., Genovese, V., Crabtree, R.L. & Fu, P.D. (2009) Modeling near-surface air temperature from solar radiation and lapse rate: new development on short-term monthly and daily approach. *Physical Geography*, **30**, 517-527.
- Hubbell, S.P. (2001) *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, USA.
- Huber, M. & Knutti, R. (2012) Anthropogenic and natural warming inferred from changes in Earth's energy balance. *Nature Geoscience*, **5**, 31-36.
- Hughes, L. (2000) Biological consequences of global warming: is the signal already apparent? *Trends in Ecology & Evolution*, **15**, 56-61.
- Hulme, P.E. (2009) Trade, transport and trouble: managing invasive species pathways in an era of globalization. *Journal of Applied Ecology*, **46**, 10-18.
- Huntley, B. (1990) European post-glacial forests: compositional changes in response to climatic change. *Journal of Vegetation Science*, **1**, 507-518.
- Huntley, B. (1991) How plants respond to climate change: migration rates, individualism and the consequences for plant communities. *Annals of Botany*, **67**, 15-22.
- Huntley, B. (1993) SPECIES-RICHNESS IN NORTH-TEMPERATE ZONE FORESTS. *Journal of Biogeography*, **20**, 163-180.
- Huntley, B. (2007) Evolutionary response to climatic change? *Heredity*, **98**, 247-248.
- Huntley, B., Berry, P.M., Cramer, W. & McDonald, A.P. (1995) Modelling present and potential future ranges of some European higher plants using climate response surfaces. *Journal of Biogeography*, **22**, 967-1001.

- Hutchinson, G.E. (1957) Concluding remarks. *Cold Spring Harbour Symposia on Quantitative Biology*, **22**, 415-427.
- IPCC (2007a) *Climate change 2007: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [C.W. Team, R.K. Pachauri and A. Reisinger (eds)], Ipcc, Geneva, Switzerland, 104 p.
- IPCC (2007b) *Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge (UK) and New York (USA), 996 p.
- Iverson, L., Prasad, A., Matthews, S. & Peters, M. (2011) Lessons Learned While Integrating Habitat, Dispersal, Disturbance, and Life-History Traits into Species Habitat Models Under Climate Change. *Ecosystems*, **14**, 1005-1020.
- Jackson, S.T. & Overpeck, J.T. (2000) Responses of plant populations and communities to environmental changes of the late Quaternary. *Paleobiology*, **26**, 194-220.
- Jackson, S.T. & Williams, J.W. (2004) Modern analogs in Quaternary paleoecology: Here today, gone yesterday, gone tomorrow? *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, **32**, 495-537.
- Jackson, S.T. & Sax, D.F. (2010) Balancing biodiversity in a changing environment: extinction debt, immigration credit and species turnover. *Trends in Ecology & Evolution*, **25**, 153-160.
- Jackson, S.T., Betancourt, J.L., Booth, R.K. & Gray, S.T. (2009) Ecology and the ratchet of events: Climate variability, niche dimensions, and species distributions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **106**, 19685-19692.
- James, F.C., Johnston, R.F., Wamer, N.O., Niemi, G.J. & Boecklen, W.J. (1984) The Grinnellian Niche of the Wood Thrush. *The American Naturalist*, **124**, 17-47.
- Johns, T.C., Gregory, J.M., Ingram, W.J., Johnson, C.E., Jones, A., Lowe, J.A., Mitchell, J.F.B., Roberts, D.L., Sexton, D.M.H., Stevenson, D.S., Tett, S.F.B. & Woodage, M.J. (2003) Anthropogenic climate change for 1860 to 2100 simulated with the HadCM3 model under updated emissions scenarios. *Climate Dynamics*, **20**, 583-612.
- Jones, M., Laurila, A., Peuhkuri, N., Piironen, J. & Seppa, T. (2003) Timing an ontogenetic niche shift: responses of emerging salmon alevins to chemical cues from predators and competitors. *Oikos*, **102**, 155-163.
- Julve, P. (1998) Baseflor: Index botanique, écologique et chorologique de la flore de France. In:
- Jump, A.S. & Peñuelas, J. (2005) Running to stand still: adaptation and the response of plants to rapid climate change. *Ecology Letters*, **8**, 1010-1020.
- Jump, A.S., Hunt, J.M. & Peñuelas, J. (2006a) Rapid climate change-related growth decline at the southern range edge of *Fagus sylvatica*. *Global Change Biology*, **12**, 2163-2174.
- Jump, A.S., Matyas, C. & Peñuelas, J. (2009) The altitude-for-latitude disparity in the range retractions of woody species. *Trends in Ecology & Evolution*, **24**, 694-701.
- Jump, A.S., Huang, T.J. & Chou, C.H. (2012) Rapid altitudinal migration of mountain plants in Taiwan and its implications for high altitude biodiversity. *Ecography*, **35**, 204-210.
- Jump, A.S., Hunt, J.M., Martı́nez-Izquierdo, J.A. & Peñuelas, J. (2006b) Natural selection and climate change: temperature-linked spatial and temporal trends in gene frequency in *Fagus sylvatica*. *Molecular Ecology*, **15**, 3469-3480.
- Jurasinski, G. & Kreyling, J. (2007) Upward shift of alpine plants increases floristic similarity of mountain summits. *Journal of Vegetation Science*, **18**, 711-718.

- Kearney, M. (2006) Habitat, environment and niche: what are we modelling? *Oikos*, **115**, 186-191.
- Kearney, M. & Porter, W.P. (2004) Mapping the fundamental niche: Physiology, climate, and the distribution of a nocturnal lizard. *Ecology*, **85**, 3119-3131.
- Kearney, M. & Porter, W. (2009) Mechanistic niche modelling: combining physiological and spatial data to predict species' ranges. *Ecology Letters*, **12**, 334-350.
- Kearney, M.R., Wintle, B.A. & Porter, W.P. (2010) Correlative and mechanistic models of species distribution provide congruent forecasts under climate change. *Conservation Letters*, **3**, 203-213.
- Kearney, M.R., Matzelle, A. & Helmuth, B. (2012) Biomechanics meets the ecological niche: the importance of temporal data resolution. *The Journal of Experimental Biology*, **215**, 922-933.
- Keenan, T., Serra, J.M., Lloret, F., Ninyerola, M. & Sabate, S. (2011) Predicting the future of forests in the Mediterranean under climate change, with niche- and process-based models: CO₂ matters! *Global Change Biology*, **17**, 565-579.
- Kefi, S., Rietkerk, M., Alados, C.L., Pueyo, Y., Papanastasis, V.P., ElAich, A. & de Ruiter, P.C. (2007) Spatial vegetation patterns and imminent desertification in Mediterranean arid ecosystems. *Nature*, **449**, 213-217.
- Keith, S.A., Newton, A.C., Herbert, R.J.H., Morecroft, M.D. & Bealey, C.E. (2009a) Non-analogous community formation in response to climate change. *Journal for Nature Conservation*, **17**, 228-235.
- Keith, S.A., Newton, A.C., Morecroft, M.D., Bealey, C.E. & Bullock, J.M. (2009b) Taxonomic homogenization of woodland plant communities over 70 years. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **276**, 3539-3544.
- 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.
- Kelly, C.K., Bowler, M.G., Pybus, O. & Harvey, P.H. (2008) Phylogeny, niches, and relative abundance in natural communities. *Ecology*, **89**, 962-970.
- Keppel, G., Van Niel, K.P., Wardell-Johnson, G.W., Yates, C.J., Byrne, M., Mucina, L., Schut, A.G.T., Hopper, S.D. & Franklin, S.E. (2012) Refugia: identifying and understanding safe havens for biodiversity under climate change. *Global Ecology and Biogeography*, **21**, 393-404.
- Kjeldahl, J.Z. (1883) A new method for the determination of nitrogen in organic matter. *Anal. Chem.*, **22**, 366-375.
- Klanderud, K. & Totland, Ø. (2007) The relative role of dispersal and local interactions for alpine plant community diversity under simulated climate warming. *Oikos*, **116**, 1279-1288.
- Klausmeyer, K.R. & Shaw, M.R. (2009) Climate Change, Habitat Loss, Protected Areas and the Climate Adaptation Potential of Species in Mediterranean Ecosystems Worldwide. *PLoS ONE*, **4**, e6392.
- Koenig, W.D. (1999) Spatial autocorrelation of ecological phenomena. *Trends in Ecology and Evolution*, **14**, 22-26.
- Kremer, A., Ronce, O., Robledo-Arnuncio, J.J., Guillaume, F., Bohrer, G., Nathan, R., Bridle, J.R., Gomulkiewicz, R., Klein, E.K., Ritland, K., Kuparinen, A., Gerber, S. & Schueler, S. (2012) Long-distance gene flow and adaptation of forest trees to rapid climate change. *Ecology Letters*, **15**, 378-392.
- Kuhn, I. (2007) Incorporating spatial autocorrelation may invert observed patterns. *Diversity and Distributions*, **13**, 66-69.

- Kuiters, A.T., Kramer, K., Van der Hagen, H. & Schaminee, J.H.J. (2009) Plant diversity, species turnover and shifts in functional traits in coastal dune vegetation: Results from permanent plots over a 52-year period. *Journal of Vegetation Science*, **20**, 1053-1063.
- Kullman, L. (2004) Long-term geobotanical observations of climate change impacts in the Scandes of West-Central Sweden. *Nordic Journal of Botany*, **24**, 445-467.
- Lafleur, B., Pare, D., Munson, A.D. & Bergeron, Y. (2010) Response of northeastern North American forests to climate change: Will soil conditions constrain tree species migration? *Environmental Reviews*, **18**, 279-289.
- Landolt, E. (1977) Ökologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora. *Veröffentl. Geobot. Inst. Eidg. Tech. Hochsch. Stift. Rübel Zür.*, **64**, 1-208.
- Lavergne, S., Mouquet, N., Thuiller, W. & Ronce, O. (2010) Biodiversity and Climate Change: Integrating Evolutionary and Ecological Responses of Species and Communities. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, Vol 41 (ed. by D.J. Futuyma, H.B. Shafer and D. Simberloff), pp. 321-350. Annual Reviews, Palo Alto.
- Le Corre, V., Machon, N., Petit, R.J. & Kremer, A. (1997) Colonization with long-distance seed dispersal and genetic structure of maternally inherited genes in forest trees: a simulation study. *Genetical Research*, **69**, 117-125.
- le Roux, P.C. & McGeoch, M.A. (2008) Rapid range expansion and community reorganization in response to warming. *Global Change Biology*, **14**, 2950-2962.
- le Roux, P.C., Virtanen, R., Heikkinen, R.K. & Luoto, M. (2012) Biotic interactions affect the elevational ranges of high-latitude plant species. *Ecography*, In Press.
- Lebourgeois, F. & Piedallu, C. (2005) Appréhender le niveau de sécheresse dans le cadre des études stationnelles et de la gestion forestière à partir d'indices bioclimatiques. *Revue Forestière Française*, **57**, 331-356.
- Lebourgeois, F., Pierrat, J.C., Perez, V., Piedallu, C., Cecchini, S. & Ulrich, E. (2010) Simulating phenological shifts in French temperate forests under two climatic change scenarios and four driving global circulation models. *International Journal of Biometeorology*, **54**, 563-581.
- Leemans, R. & Zuidema, G. (1995) EVALUATING CHANGES IN LAND-COVER AND THEIR IMPORTANCE FOR GLOBAL CHANGE. *Trends in Ecology & Evolution*, **10**, 76-81.
- Legendre, P. (1993) SPATIAL AUTOCORRELATION - TROUBLE OR NEW PARADIGM. *Ecology*, **74**, 1659-1673.
- Legendre, P. & Fortin, M.J. (1989) Spatial pattern and ecological analysis. *Plant Ecology*, **80**, 107-138.
- Leibold, M.A. (1995) The Niche Concept Revisited: Mechanistic Models and Community Context. *Ecology*, **76**, 1371-1382.
- Leibold, M.A. (2008) Ecology - Return of the niche. *Nature*, **454**, 39-+.
- Leibold, M.A. & McPeck, M.A. (2006) Coexistence of the niche and neutral perspectives in community ecology. *Ecology*, **87**, 1399-1410.
- Lenoir, J. (2009) *Impacts d'un réchauffement rapide du climat sur la distribution des espèces végétales forestières le long du gradient d'altitude*. AgroParisTech, Nancy, France.
- 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.

- Lenoir, J., Gegout, J.C., Pierrat, J.C., Bontemps, J.D. & Dhote, J.F. (2009) Differences between tree species seedling and adult altitudinal distribution in mountain forests during the recent warm period (1986-2006). *Ecography*, **32**, 765-777.
- Lenoir, J., Gegout, J.C., Dupouey, J.L., Bert, D. & Svenning, J.C. (2010a) Forest plant community changes during 1989-2007 in response to climate warming in the Jura Mountains (France and Switzerland). *Journal of Vegetation Science*, **21**, 949-964.
- Lenoir, J., Virtanen, R., Oksanen, J., Oksanen, L., Luoto, M., Grytnes, J.-A. & Svenning, J.-C. (2012) Dispersal ability links to cross-scale species diversity patterns across the Eurasian Arctic tundra. *Global Ecology and Biogeography*, **21**, 851-860.
- Lenoir, J., Gégout, J.-C., Guisan, A., Vittoz, P., Wohlgemuth, T., Zimmermann, N.E., Dullinger, S., Pauli, H., Willner, W. & Svenning, J.-C. (2010b) Going against the flow: potential mechanisms for unexpected downslope range shifts in a warming climate. *Ecography*, **33**, 295-303.
- Levine, J.M., Adler, P.B. & Yelenik, S.G. (2004) A meta-analysis of biotic resistance to exotic plant invasions. *Ecology Letters*, **7**, 975-989.
- Li, T.-T. (1926) Soil temperature as influenced by forest cover, *School of Forestry of Yale university*, **18**.
- Liaw, A. & Wiener, M. (2002) Classification and Regression by randomForest. *R news*, **2**, 18-22.
- Linares, J.C. (2011) Biogeography and evolution of *Abies* (Pinaceae) in the Mediterranean Basin: the roles of long-term climatic change and glacial refugia. *Journal of Biogeography*, **38**, 619-630.
- Lindborg, R. & Eriksson, O. (2004) HISTORICAL LANDSCAPE CONNECTIVITY AFFECTS PRESENT PLANT SPECIES DIVERSITY. *Ecology*, **85**, 1840-1845.
- Lindenmayer, D., Hobbs, R.J., Montague-Drake, R., Alexandra, J., Bennett, A., Burgman, M., Cale, P., Calhoun, A., Cramer, V., Cullen, P., Driscoll, D., Fahrig, L., Fischer, J., Franklin, J., Haila, Y., Hunter, M., Gibbons, P., Lake, S., Luck, G., MacGregor, C., McIntyre, S., Mac Nally, R., Manning, A., Miller, J., Mooney, H., Noss, R., Possingham, H., Saunders, D., Schmiegelow, F., Scott, M., Simberloff, D., Sisk, T., Tabor, G., Walker, B., Wiens, J., Woinarski, J. & Zavaleta, E. (2008) A checklist for ecological management of landscapes for conservation. *Ecology Letters*, **11**, 78-91.
- Liu, C.R., Berry, P.M., Dawson, T.P. & Pearson, R.G. (2005) Selecting thresholds of occurrence in the prediction of species distributions. *Ecography*, **28**, 385-393.
- Liu, C.R.L.C.R., White, M. & Newell, G. (2011) Measuring and comparing the accuracy of species distribution models with presence-absence data. *Ecography*, **34**, 232-243.
- Loarie, S.R., Duffy, P.B., Hamilton, H., Asner, G.P., Field, C.B. & Ackerly, D.D. (2009) The velocity of climate change. *Nature*, **462**, 1052-1055.
- Loarie, S.R., Carter, B.E., Hayhoe, K., McMahon, S., Moe, R., Knight, C.A. & Ackerly, D.D. (2008) Climate Change and the Future of California's Endemic Flora. *PLoS ONE*, **3**, e2502.
- Lobo, J.M., Jimenez-Valverde, A. & Real, R. (2008) AUC: a misleading measure of the performance of predictive distribution models. *Global Ecology and Biogeography*, **17**, 145-151.
- Loehle, C. & LeBlanc, D. (1996) Model-based assessments of climate change effects on forests: a critical review. *Ecological Modelling*, **90**, 1-31.

- Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P., Bengtsson, J., Grime, J.P., Hector, A., Hooper, D.U., Huston, M.A., Raffaelli, D., Schmid, B., Tilman, D. & Wardle, D.A. (2001) Biodiversity and Ecosystem Functioning: Current Knowledge and Future Challenges. *Science*, **294**, 804-808.
- Lövblad, G., Tarrason, L., Torseth, K. & Dutchak, S. (2004) *EMEP assessment. Part 1: European perspective*, EMEP edn, Oslo, Norway.
- Lu, J.B., Sun, G., McNulty, S.G. & Amatya, D.M. (2005) A comparison of six potential evapotranspiration methods for regional use in the southeastern United States. *Journal of the American Water Resources Association*, **41**, 621-633.
- Luoto, M. & Heikkinen, R.K. (2008) Disregarding topographical heterogeneity biases species turnover assessments based on bioclimatic models. *Global Change Biology*, **14**, 483-494.
- Maclean, I.M.D. & Wilson, R.J. (2011) Recent ecological responses to climate change support predictions of high extinction risk. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **108**, 12337-12342.
- Maiorano, L., Cheddadi, R., Zimmermann, N.E., Pellissier, L., Petitpierre, B., Pottier, J., Laborde, H., Hurdu, B.I., Pearman, P.B., Psomas, A., Singarayer, J.S., Broennimann, O., Vittoz, P., Dubuis, A., Edwards, M.E., Binney, H.A. & Guisan, A. (2012) Building the niche through time: using 13,000 years of data to predict the effects of climate change on three tree species in Europe. *Global Ecology and Biogeography*, In Press.
- Malanson, G.P., Westman, W.E. & Yan, Y.-L. (1992) Realized versus fundamental niche functions in a model of chaparral response to climatic change. *Ecological Modelling*, **64**, 261-277.
- Manel, S., Williams, H.C. & Ormerod, S.J. (2001) Evaluating presence-absence models in ecology: the need to account for prevalence. *Journal of Applied Ecology*, **38**, 921-931.
- van Mantgem, P.J., Stephenson, N.L., Byrne, J.C., Daniels, L.D., Franklin, J.F., Fulé, P.Z., Harmon, M.E., Larson, A.J., Smith, J.M., Taylor, A.H. & Veblen, T.T. (2009) Widespread Increase of Tree Mortality Rates in the Western United States. *Science*, **323**, 521-524.
- Manthey, M., Fridley, J.D. & Peet, R.K. (2011) Niche expansion after competitor extinction? A comparative assessment of habitat generalists and specialists in the tree floras of south-eastern North America and south-eastern Europe. *Journal of Biogeography*, **38**, 840-853.
- Manzano, P. & Malo, J.E. (2006) Extreme long-distance seed dispersal via sheep. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **4**, 244-248.
- Marage, D., Garraud, L. & Rameau, J.C. (2008) The influence of management history on spatial prediction of *Eryngium spinalba*, an endangered endemic species. *Applied Vegetation Science*, **11**, 139-148.
- Martin, H. (2009) *Caractérisation des fructifications des chênaies et des hêtraies du réseau RENECOFOR*. École Pratique des Hautes Études, Paris, France.
- Martin, T.E. & Maron, J.L. (2012) Climate impacts on bird and plant communities from altered animal-plant interactions. *Nature Clim. Change*, **2**, 195-200.
- 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., Peterson, A.T. & Navarro-Siguenza, A.G. (2004) Evolution of seasonal ecological niches in the Passerina buntings (Aves : Cardinalidae). *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, **271**, 1151-1157.

- Mazzoleni, S., di Pasquale, G., Mulligan, M., di Martino, P. & Rego, F. (2005) *Recent Dynamics of the Mediterranean Vegetation and Landscape*. John Wiley & Sons, Ltd, London, UK, 320 p.
- McCain, C.M. & Colwell, R.K. (2011) Assessing the threat to montane biodiversity from discordant shifts in temperature and precipitation in a changing climate. *Ecology Letters*, **14**, 1236-1245.
- McCann, K.S. (2000) The diversity-stability debate. *Nature*, **405**, 228-233.
- McGarigal, K., Cushman, S.A., Neel, M.C. & Ene, E. (2002) FRAGSTATS: Spatial Pattern Analysis Program for Categorical Maps. In: University of Massachusetts, Amherst
- McLachlan, J.S., Clark, J.S. & Manos, P.S. (2005) Molecular indicators of tree migration capacity under rapid climate change. *Ecology*, **86**, 2088-2098.
- McLaughlin, B.C. & Zavaleta, E.S. (2012) Predicting species responses to climate change: demography and climate microrefugia in California valley oak (*Quercus lobata*). *Global Change Biology*, **18**, 2301-2312.
- Meier, E.S., Lischke, H., Schmatz, D.R. & Zimmermann, N.E. (2012) Climate, competition and connectivity affect future migration and ranges of European trees. *Global Ecology and Biogeography*, **21**, 164-178.
- Meier, E.S., Kienast, F., Pearman, P.B., Svenning, J.C., Thuiller, W., Araujo, M.B., Guisan, A. & Zimmermann, N.E. (2010) Biotic and abiotic variables show little redundancy in explaining tree species distributions. *Ecography*, **33**, 1038-1048.
- Meier, I.C. & Leuschner, C. (2008) Genotypic variation and phenotypic plasticity in the drought response of fine roots of European beech. *Tree Physiology*, **28**, 297-309.
- Mellert, K.H., Fensterer, V., Kuchenhoff, H., Reger, B., Kolling, C., Klemmt, H.J. & Ewald, J. (2011) Hypothesis-driven species distribution models for tree species in the Bavarian Alps. *Journal of Vegetation Science*, **22**, 635-646.
- Menendez, R., Megias, A.G., Hill, J.K., Braschler, B., Willis, S.G., Collingham, Y., Fox, R., Roy, D.B. & Thomas, C.D. (2006) Species richness changes lag behind climate change. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **273**, 1465-1470.
- Menzel, A. & Fabian, P. (1999) Growing season extended in Europe. *Nature*, **397**, 659-659.
- Menzel, A. & Dose, V. (2005) Analysis of long-term time series of the beginning of flowering by Bayesian function estimation. *Meteorologische Zeitschrift*, **14**, 429-434.
- Menzel, A., Sparks, T.H., Estrella, N., Koch, E., Aasa, A., Ahas, R., Alm-Kubler, K., Bissolli, P., Braslavská, O., Briede, A., Chmielewski, F.M., Crepinsek, Z., Curnel, Y., Dahl, A., Defila, C., Donnelly, A., Filella, Y., Jatca, 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. & Züst, A. (2006) European phenological response to climate change matches the warming pattern. *Global Change Biology*, **12**, 1969-1976.
- Mérian, P. (2012) *Variations spatio-temporelles de la réponse au climat des essences forestières tempérées : quantification du phénomène par approche dendroécologique et influence de la stratégie d'échantillonnage*. AgroParisTech, Nancy, France.
- Mevik, B.H. & Wehrens, R. (2007) pls: Partial Least Squares Regression (PLSR) and Principal Component Regression (PCR). *Journal of statistical software*, **18**, 1-24.
- Midgley, G.F., Hughes, G.O., Thuiller, W. & Rebelo, A.G. (2006) Migration rate limitations on climate change-induced range shifts in Cape Proteaceae. *Diversity and Distributions*, **12**, 555-562.

- Midgley, G.F., Davies, I.D., Albert, C.H., Altwegg, R., Hannah, L., Hughes, G.O., O'Halloran, L.R., Seo, C., Thorne, J.H. & Thuiller, W. (2010) BioMove - an integrated platform simulating the dynamic response of species to environmental change. *Ecography*, **33**, 612-616.
- Miller, E.K., Friedland, A.J., Arons, E.A., Mohnen, V.A., Battles, J.J., Panek, J.A., Kadlecsek, J. & Johnson, A.H. (1993) Atmospheric deposition to forests along an elevational gradient at Whiteface Mountain, NY, U.S.A. *Atmospheric Environment. Part A. General Topics*, **27**, 2121-2136.
- Miriti, M.N. (2006) Ontogenetic shift from facilitation to competition in a desert shrub. *Journal of Ecology*, **94**, 973-979.
- Mitchell, T.D., Carter, T.R., Jones, P.D., Hulme, M. & New, M. (2004) *A comprehensive set of high-resolution grids of monthly climate for Europe and the globe: the observed record (1901-2000) and 16 scenarios (2001-2100)*, 30 p.
- Moisselin, J.-M., Schneider, M., Canellas, C. & Mestre, O. (2002) Les changements climatiques en France au XX^e siècle. Etudes des longues séries homogénéisées de données de température et de précipitations. *La météorologie*, 45-56.
- Moore, K.A. & Elmendorf, S.C. (2006) Propagule vs. niche limitation: untangling the mechanisms behind plant species' distributions. *Ecology Letters*, **9**, 797-804.
- Moradi, H., Fakheran, S., Peintinger, M., Bergamini, A., Schmid, B. & Joshi, J. (2012) Profiteers of environmental change in the Swiss Alps: increase of thermophilous and generalist plants in wetland ecosystems within the last 10 years. *Alpine Botany*, **122**, 45-56.
- Morin, X. & Lechowicz, M.J. (2008) Contemporary perspectives on the niche that can improve models of species range shifts under climate change. *Biology Letters*, **4**, 573-576.
- Morin, X. & Thuiller, W. (2009) Comparing niche- and process-based models to reduce prediction uncertainty in species range shifts under climate change. *Ecology*, **90**, 1301-1313.
- Morin, X., Augspurger, C. & Chuine, I. (2007) Process-based modeling of species' distributions: What limits temperate tree species' range boundaries? *Ecology*, **88**, 2280-2291.
- 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.
- Mouillot, F., Rambal, S. & Joffre, R. (2002) Simulating climate change impacts on fire frequency and vegetation dynamics in a Mediterranean-type ecosystem. *Global Change Biology*, **8**, 423-437.
- Mouquet, N., Leadley, P., Méridet, J. & Loreau, M. (2004) Immigration and local competition in herbaceous plant communities: a three-year seed-sowing experiment. *Oikos*, **104**, 77-90.
- Mueller-Dombois, D. & Ellenberg, H. (1974) *Aims and methods of vegetation ecology*. John Wiley and Sons, New York, USA, 547 p.
- Muller, R.A., Curry, J., Groom, R., Jacobsen, R., Perlmutter, S., Rohde, R., Rosenfeld, A., Wickham, C. & Wurtele, J. (Submitted) Decadal variations in the global atmospheric land temperatures. *JGR Atmospheres*, available at: <http://berkeleyearth.org/>.
- 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.
- N.F.I. (2008) *The French forests: figures and maps*, 28 p.

- Nathan, R. & Muller-Landau, H.C. (2000) Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology & Evolution*, **15**, 278-285.
- Nathan, R., Perry, G., Cronin, J.T., Strand, A.E. & Cain, M.L. (2003) Methods for estimating long-distance dispersal. *Oikos*, **103**, 261-273.
- Nathan, R., Schurr, F.M., Spiegel, O., Steinitz, O., Trakhtenbrot, A. & Tsoar, A. (2008) Mechanisms of long-distance seed dispersal. *Trends in Ecology & Evolution*, **23**, 638-647.
- Nathan, R., Horvitz, N., He, Y.P., Kuparinen, A., Schurr, F.M. & Katul, G.G. (2011a) Spread of North American wind-dispersed trees in future environments. *Ecology Letters*, **14**, 211-219.
- Nathan, R., Katul, G.G., Horn, H.S., Thomas, S.M., Oren, R., Avissar, R., Pacala, S.W. & Levin, S.A. (2002) Mechanisms of long-distance dispersal of seeds by wind. *Nature*, **418**, 409-413.
- Nathan, R., Katul, G.G., Bohrer, G., Kuparinen, A., Soons, M.B., Thompson, S.E., Trakhtenbrot, A. & Horn, H.S. (2011b) Mechanistic models of seed dispersal by wind. *Theoretical Ecology*, **4**, 113-132.
- 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.
- New, M., Liverman, D., Schroder, H. & Anderson, K. (2011) Four degrees and beyond: the potential for a global temperature increase of four degrees and its implications. *Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, **369**, 6-19.
- Nihlgård, B. (1969) The microclimate in a beech and a spruce forest—a comparative study from Kongalund, Scania, Sweden. *Botaniska Notiser*, **5**, 333-352.
- Niinemets, U. (2010) Responses of forest trees to single and multiple environmental stresses from seedlings to mature plants: Past stress history, stress interactions, tolerance and acclimation. *Forest Ecology and Management*, **260**, 1623-1639.
- Ninyerola, M., Pons, X. & Roure, J.M. (2000) A methodological approach of climatological modelling of air temperature and precipitation through GIS techniques. *International Journal of Climatology*, **20**, 1823-1841.
- Norby, R.J. (1998) Nitrogen deposition: a component of global change analyses. *New Phytologist*, **139**, 189-200.
- Normand, S., Treier, U.A., Randin, C., Vittoz, P., Guisan, A. & Svenning, J.-C. (2009) Importance of abiotic stress as a range-limit determinant for European plants: insights from species responses to climatic gradients. *Global Ecology and Biogeography*, **18**, 437-449.
- Normand, S., Ricklefs, R.E., Skov, F., Bladt, J., Tackenberg, O. & Svenning, J.-C. (2011) Postglacial migration supplements climate in determining plant species ranges in Europe. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **278**, 3644-3653.
- O'Neill, G.A. & Nigh, G. (2011) Linking population genetics and tree height growth models to predict impacts of climate change on forest production. *Global Change Biology*, **17**, 3208-3217.
- Odum, E.P. (1953) *Fundamentals of ecology*, 1st edn. Saunders, Philadelphia, USA.
- Ohlemüller, R., Huntley, B., Normand, S. & Svenning, J.C. (2012) Potential source and sink locations for climate-driven species range shifts in Europe since the Last Glacial Maximum. *Global Ecology and Biogeography*, **21**, 152-163.

- Oksanen, J. & Minchin, P.R. (2002) Continuum theory revisited: what shape are species responses along ecological gradients? *Ecological Modelling*, **157**, 119-129.
- Olden, J.D., LeRoy Poff, N., Douglas, M.R., Douglas, M.E. & Fausch, K.D. (2004) Ecological and evolutionary consequences of biotic homogenization. *Trends in Ecology & Evolution*, **19**, 18-24.
- ONF (2006) 15 ans de suivi des écosystèmes forestiers - Résultats, acquis et perspectives de RENECOFOR. In: *Rendez-vous techniques*, p. 192
- Ooi, M., Auld, T. & Denham, A. (2012) Projected soil temperature increase and seed dormancy response along an altitudinal gradient: implications for seed bank persistence under climate change. *Plant and Soil*, **353**, 289-303.
- Ooi, M.K.J. (2012) Seed bank persistence and climate change. *Seed Science Research*, **22**, S53-S60.
- Ooi, M.K.J., Auld, T.D. & Denham, A.J. (2009) Climate change and bet-hedging: interactions between increased soil temperatures and seed bank persistence. *Global Change Biology*, **15**, 2375-2386.
- den Ouden, J., Jansen, P.A. & Smit, R. (2005) Jays, mice and oaks: predation and dispersal of *Quercus robur* and *Q. petraea* in North-western Europe. *Seed fate: predation, dispersal and seedling establishment* (ed. by P.-M. Forget, J.E. Lambert, P.E. Hulme and S.B. Vander Wall), pp. 223-240. CABI publishing, Wallingford, U.K.
- Ozinga, W.A., Römermann, C., Bekker, R.M., Prinzing, A., Tamis, W.L.M., Schaminée, J.H.J., Hennekens, S.M., Thompson, K., Poschlod, P., Kleyer, M., Bakker, J.P. & Van Groenendael, J.M. (2009) Dispersal failure contributes to plant losses in NW Europe. *Ecology Letters*, **12**, 66-74.
- Pakeman (2001) Plant migration rates and seed dispersal mechanisms. *Journal of Biogeography*, **28**, 795-800.
- Parmesan, C. (2006) Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, **37**, 637-669.
- Parmesan, C. (2012) The role of climate change attribution in ecology and conservation research. In: *CNRS symposium on Ecological Effects of Environmental Change*, Paris, France.
- 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. & Grabherr, G. (1996) Effects of climate change on mountain ecosystems - upward shifting of alpine plants. *World Resource Review*, **8**, 382-390.
- Pauli, H., Gottfried, M., Reier, 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.
- Pauli, H., Gottfried, M., Dullinger, S., Abdaladze, O., Akhalkatsi, M., Alonso, J.L.B., Coldea, G., Dick, J., Erschbamer, B., Calzado, R.F., Ghosn, D., Holten, J.I., Kanka, R., Kazakis, G., Kollár, J., Larsson, P., Moiseev, P., Moiseev, D., Molau, U., Mesa, J.M., Nagy, L., Pelino, G., Puşcaş, M., Rossi, G., Stanisci, A., Syverhuset, A.O., Theurillat, J.-P., Tomaselli, M.,

- Unterlugauer, P., Villar, L., Vittoz, P. & Grabherr, G. (2012) Recent Plant Diversity Changes on Europe's Mountain Summits. *Science*, **336**, 353-355.
- Pearman, P.B., Guisan, A., Broennimann, O. & Randin, C.F. (2008a) Niche dynamics in space and time. *Trends in Ecology & Evolution*, **23**, 149-158.
- Pearman, P.B., Randin, C.F., Broennimann, O., Vittoz, P., Knaap, W.O.v.d., Engler, R., Lay, G.L., Zimmermann, N.E. & Guisan, A. (2008b) Prediction of plant species distributions across six millennia. *Ecology Letters*, **11**, 357-369.
- 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 and Biogeography*, **12**, 361-371.
- Pearson, R.G. & Dawson, T.P. (2005) Long-distance plant dispersal and habitat fragmentation: identifying conservation targets for spatial landscape planning under climate change. *Biological Conservation*, **123**, 389-401.
- Peñuelas, J., Filella, I. & Comas, P. (2002) Changed plant and animal life cycles from 1952 to 2000 in the Mediterranean region. *Global Change Biology*, **8**, 531-544.
- Peñuelas, J. (2005) A big issue for trees. *Nature*, **437**, 965-966.
- Peñuelas, J., Sardans, J., Rivas-ubach, A. & Janssens, I.A. (2012) The human-induced imbalance between C, N and P in Earth's life system. *Global Change Biology*, **18**, 3-6.
- Peri, P.L., Gargaglione, V. & Pastur, G.M. (2006) Dynamics of above- and below-ground biomass and nutrient accumulation in an age sequence of *Nothofagus antarctica* forest of Southern Patagonia. *Forest Ecology and Management*, **233**, 85-99.
- 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. (2011) Ecological niche conservatism: a time-structured review of evidence. *Journal of Biogeography*, **38**, 817-827.
- Peterson, A.T., Soberón, J. & Sanchez-Cordero, V. (1999) Conservatism of ecological niches in evolutionary time. *Science*, **285**, 1265-1267.
- Petit, R.J., Hu, F.S. & Dick, C.W. (2008) Forests of the past: A window to future changes. *Science*, **320**, 1450-1452.
- Petit, R.J., Aguinagalde, I., de Beaulieu, J.L., Bittkau, C., Brewer, S., Cheddadi, R., Ennos, R., Fineschi, S., Grivet, D., Lascoux, M., Mohanty, A., Muller-Starck, G.M., Demesure-Musch, B., Palme, A., Martin, J.P., Rendell, S. & Vendramin, G.G. (2003) Glacial refugia: Hotspots but not melting pots of genetic diversity. *Science*, **300**, 1563-1565.
- Piedallu, C. (2012) *Spatialisation du bilan hydrique des sols pour caractériser la distribution et la croissance des espèces forestières dans un contexte de changement climatique*. AgroParisTech, Nancy.
- Piedallu, C. & Gégout, J.C. (2007) Multiscale computation of solar radiation for predictive vegetation modelling. *Annals of Forest Science*, **64**, 899-909.
- Piedallu, C., Perez, V., Gégout, J.C., Lebourgeois, F. & Bertrand, R. (2009) Impact potentiel du changement climatique sur la distribution de l'Epicéa, du Sapin, du Hêtre et du Chêne sessile en France. *Revue Forestière Française*, **LXI**, 567-593.
- Pinto, P.E. & Gégout, J.C. (2005) Assessing the nutritional and climatic response of temperate tree species in the Vosges Mountains. *Annals of Forest Science*, **62**, 761-770.

- Pitelka, L.F. (1997) Plant Migration and Climate Change: A more realistic portrait of plant migration is essential to predicting biological responses to global warming in a world drastically altered by human activity. *American Scientist*, **85**, 464-473.
- Pons, J. & Pausas, J. (2007) Acorn dispersal estimated by radio-tracking. *Oecologia*, **153**, 903-911.
- Poorter, L. (2007) Are species adapted to their regeneration niche, adult niche, or both? *American Naturalist*, **169**, 433-442.
- Porté, A., Huard, F. & Dreyfus, P. (2004) Microclimate beneath pine plantation, semi-mature pine plantation and mixed broadleaved-pine forest. *Agricultural and Forest Meteorology*, **126**, 175-182.
- Prentice, I.C., Sykes, M.T. & Cramer, W. (1991) The Possible Dynamic Response of Northern Forests to Global Warming. *Global Ecology and Biogeography Letters*, **1**, 129-135.
- Prentice, I.C., Cramer, W., Harrison, S.P., Leemans, R., Monserud, R.A. & Solomon, A.M. (1992) Special Paper: A Global Biome Model Based on Plant Physiology and Dominance, Soil Properties and Climate. *Journal of Biogeography*, **19**, 117-134.
- Press, M.C., Huntly, N.J., Levin, S., Partridge, L., Lenski, R.E., Clutton-Brock, T.H., Newton, I., Fitter, A.H., Ehleringer, J.R., Cerling, T.E., Flanagan, L.B., Lawton, J.H., Grime, J.P., Tilman, D., Davis, M.B., Körner, C., Grace, J., Meir, P., Malhi, Y., Woodward, F.I., Meyer, J.L., Wallace, J.B., Dirzo, R., Roughgarden, J., Armsworth, P.R., Carpenter, S.R. & Brown, J.H. (2001) *Ecology: Achievement and Challenge*. Blackwell Science, Oxford, UK, 417 p.
- Preston, K., Rotenberry, J.T., Redak, R.A. & Allen, M.F. (2008) Habitat shifts of endangered species under altered climate conditions: importance of biotic interactions. *Global Change Biology*, **14**, 2501-2515.
- Primack, R.B. & Miao, S.L. (1992) Dispersal can limit local plant-distribution. *Conservation Biology*, **6**, 513-519.
- Pucko, C., Beckage, B., Perkins, T. & Keeton, W.S. (2011) Species shifts in response to climate change: Individual or shared responses? *Journal of the Torrey Botanical Society*, **138**, 156-176.
- Pulliam, H.R. (1988) Sources, Sinks, and Population Regulation. *The American Naturalist*, **132**, 652-661.
- Pulliam, H.R. (2000) On the relationship between niche and distribution. *Ecology Letters*, **3**, 349-361.
- Pulliam, H.R. & Danielson, B.J. (1991) Sources, Sinks, and Habitat Selection: A Landscape Perspective on Population Dynamics. *The American Naturalist*, **137**, S50-S66.
- Quero, J.L., Gomez-Aparicio, L., Zamora, R. & Maestre, F.T. (2008) Shifts in the regeneration niche of an endangered tree (*Acer opalus* ssp *granatense*) during ontogeny: Using an ecological concept for application. *Basic and Applied Ecology*, **9**, 635-644.
- Quevedo-Robledo, L., Pucheta, E. & Ribas-Fernandez, Y. (2010) Influences of interyear rainfall variability and microhabitat on the germinable seed bank of annual plants in a sandy Monte Desert. *Journal of Arid Environments*, **74**, 167-172.
- R Development Core Team (2010) *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing.
- Rahmstorf, S., Cazenave, A., Church, J.A., Hansen, J.E., Keeling, R.F., Parker, D.E. & Somerville, R.C.J. (2007) Recent Climate Observations Compared to Projections. *Science*, **316**, 709.

- Rameau, J.C., Mansion, D., Dumé, G., Timbal, J., Lecoïnte, A., Dupont, P. & Keller, R. (1989) *Flore forestière française: guide écologique illustré. Volume 1: plaines et collines*. Institut pour le développement forestier, Paris, France, 1785 p.
- Rameau, J.C., Mansion, D., Dumé, G., Lecoïnte, A., Timbal, J., Dupont, P. & Keller, R. (1993) *Flore forestière française: guide écologique illustré. Volume 2: montagnes*. Institut pour le développement forestier, Paris, France, 2421 p.
- Rameau, J.C., Mansion, D., Dumé, G., Gauberville, C., Bardat, J., Bruno, E. & Keller, R. (2008) *Flore forestière française: guide écologique illustré. Volume 3: région méditerranéenne*. Institut pour le développement forestier, Paris, France, 2426 p.
- Randin, C.F., Engler, R., Normand, S., Zappa, M., Zimmermann, N.E., Pearman, P.B., Vittoz, P., Thuiller, W. & Guisan, A. (2009) Climate change and plant distribution: local models predict high-elevation persistence. *Global Change Biology*, **15**, 1557-1569.
- Regeer, K.J., Lips, K.R. & Whiles, M.R. (2006) Energy flow and subsidies associated with the complex life cycle of ambystomatid salamanders in ponds and adjacent forest in southern Illinois. *Oecologia*, **147**, 303-314.
- Rehfeldt, G., Wykoff, W. & Ying, C. (2001) Physiologic Plasticity, Evolution, and Impacts of a Changing Climate on *Pinus contorta*. *Climatic Change*, **50**, 355-376.
- Rehfeldt, G.E., Tchebakova, N.M., Parfenova, Y.I., Wykoff, W.R., Kuzmina, N.A. & Milyutin, L.I. (2002) Intraspecific responses to climate in *Pinus sylvestris*. *Global Change Biology*, **8**, 912-929.
- Reid, C. (1899) *The origin of the British flora*. Dulau, London, UK.
- Resco de Dios, V., Fischer, C. & Colinas, C. (2007) Climate Change Effects on Mediterranean Forests and Preventive Measures. *New Forests*, **33**, 29-40.
- Reusch, T.B.H. & Wood, T.E. (2007) Molecular ecology of global change. *Molecular Ecology*, **16**, 3973-3992.
- Richardson, D.M. & Whittaker, R.J. (2010) Conservation biogeography - foundations, concepts and challenges. *Diversity and Distributions*, **16**, 313-320.
- Riofrío-Dillon, G., Bertrand, R. & Gégout, J.-C. (2012) Toward a recovery time: Forest herbs insight related to anthropogenic acidification. *Global Change Biology*, In Press.
- Ripley, B.D. (1996) *Pattern Recognition and Neural Networks*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 416 p.
- Robert, N., Vidal, C., Colin, A., Hervé, J.C., Hamza, N. & Cluzeau, C. (2010) France. *National Forest Inventories: pathways for common reporting* (ed. by E. Tomppo, T. Gschwantner, M. Lawrence and R.E. McRoberts), pp. 207-221. Springer, London, U.K.
- Rockström, J., Steffen, W., Noone, K., Persson, A., Chapin, F.S., Lambin, E.F., Lenton, T.M., Scheffer, M., Folke, C., Schellnhuber, H.J., Nykvist, B., de Wit, C.A., Hughes, T., van der Leeuw, S., Rodhe, H., Sorlin, S., Snyder, P.K., Costanza, R., Svedin, U., Falkenmark, M., Karlberg, L., Corell, R.W., Fabry, V.J., Hansen, J., Walker, B., Liverman, D., Richardson, K., Crutzen, P. & Foley, J.A. (2009) A safe operating space for humanity. *Nature*, **461**, 472-475.
- Rogelj, J., Hare, W., Lowe, J., van Vuuren, D.P., Riahi, K., Matthews, B., Hanaoka, T., Jiang, K. & Meinshausen, M. (2011) Emission pathways consistent with a 2°C global temperature limit. *Nature Clim. Change*, **1**, 413-418.

- 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.
- Rosenzweig, C., Casassa, G., Karoly, D.J., Imeson, A., Liu, C., Menzel, A., Rawlins, S., Root, T.L., Seguin, B. & Tryjanowski, P. (2007) Assessment of observed changes and responses in natural and managed systems. *Climate Change 2007: Impacts, Adaptation and Vulnerability* (ed. by M.L. Parry, O.F. Canziani, J.P. Palutikof, P.J.V.D. Linden and C.E. Hanson), pp. 79-131. Cambridge University Press, Cambridge, U.K.
- Rosenzweig, C., Karoly, D., Vicarelli, M., Neofotis, P., Wu, Q.G., Casassa, G., Menzel, A., Root, T.L., Estrella, N., Seguin, B., Tryjanowski, P., Liu, C.Z., Rawlins, S. & Imeson, A. (2008) Attributing physical and biological impacts to anthropogenic climate change. *Nature*, **453**, 353-357.
- Rosindell, J., Hubbell, S.P. & Etienne, R.S. (2011) The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography at Age Ten. *Trends in Ecology & Evolution*, **26**, 340-348.
- Sala, O.E., Chapin, F.S., 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) Biodiversity - Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, **287**, 1770-1774.
- Savolainen, O., Pyhajarvi, T. & Knurr, T. (2007) Gene flow and local adaptation in trees. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, pp. 595-619. Annual Reviews, Palo Alto.
- Scheller, R.M. & Mladenoff, D.J. (2008) Simulated effects of climate change, fragmentation, and inter-specific competition on tree species migration in northern Wisconsin, USA. *Climate Research*, **36**, 191-202.
- Scherrer, D. & Korner, C. (2011) Topographically controlled thermal-habitat differentiation buffers alpine plant diversity against climate warming. *Journal of Biogeography*, **38**, 406-416.
- Scherrer, D., Schmid, S. & Korner, C. (2011) Elevational species shifts in a warmer climate are overestimated when based on weather station data. *International Journal of Biometeorology*, **55**, 645-654.
- Schoenholtz, S.H., Van Miegroet, H. & Burger, J.A. (2000) A review of chemical and physical properties as indicators of forest soil quality: challenges and opportunities. *Forest Ecology and Management*, **138**, 335-356.
- Schreiber, S. & Rudolf, V.H.W. (2008) Crossing habitat boundaries: coupling dynamics of ecosystems through complex life cycles. *Ecology Letters*, **11**, 576-587.
- Schupp, E.W. (1995) Seed seedling conflicts, habitat choice, and patterns of plant recruitment. *American Journal of Botany*, **82**, 399-409.
- Schupp, E.W. (2011) Dispersal ability, plant. *Encyclopedia of Biological Invasions* (ed. by D. Simberloff and M. Rejmánek). University of California Press, Berkeley, USA.
- Schuster, L. (1950) Über den Sammeltrieb des Eichelhäher (Garrulus glandarius). *Vogelwelt*, **71**, 9-17.
- Schwinning, S. & Weiner, J. (1998) Mechanisms determining the degree of size asymmetry in competition among plants. *Oecologia*, **113**, 447-455.
- Selosse, M.A. & Le Tacon, F. (1999) Tree - fungi symbiosis is more important than it was imagined: Mushrooms that dope our forests. *Recherche*, 33-35.
- Sexton, J.P., Strauss, S.Y. & Rice, K.J. (2011) Gene flow increases fitness at the warm edge of a species' range. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **108**, 11704-11709.

- Sexton, J.P., McIntyre, P.J., Angert, A.L. & Rice, K.J. (2009) Evolution and Ecology of Species Range Limits. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, **40**, 415-436.
- Seynave, I., Gegout, J.C., Herve, J.C. & Dhote, J.F. (2008) Is the spatial distribution of European beech (*Fagus sylvatica* L.) limited by its potential height growth? *Journal of Biogeography*, **35**, 1851-1862.
- Sharpe, F., Shaw, D.C., Rose, C.L., Sillett, S.C. & Carey, A.B. (1996) The biologically significant attributes of forest canopies to small birds. *Northwest Sci.*, **70**, 86-93.
- Sheridan, J.A. & Bickford, D. (2011) Shrinking body size as an ecological response to climate change. *Nature Climate Change*, **1**, 401-406.
- Silvertown, J. (2004) Plant coexistence and the niche. *Trends in Ecology and Evolution*, **19**, 605-611.
- Skeffington, R.A. (1990) Accelerated nitrogen inputs — A new problem or a new perspective? *Plant and Soil*, **128**, 1-11.
- 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.
- Smith, S.A. & Beaulieu, J.M. (2009) Life history influences rates of climatic niche evolution in flowering plants. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **276**, 4345-4352.
- Smith, T.M. & Reynolds, R.W. (2005) A global merged land-air-sea surface temperature reconstruction based on historical observations (1880-1997). *Journal of Climate*, **18**, 2021-2036.
- Soberón, J. (2007) Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology Letters*, **10**, 1115-1123.
- Soberón, J. (2010) Niche and area of distribution modeling: a population ecology perspective. *Ecography*, **33**, 159-167.
- Soberón, J. & Peterson, A.T. (2005) Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity journal*, **2**, 1-10.
- Soberón, J. & Nakamura, M. (2009) Niches and distributional areas: Concepts, methods, and assumptions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **106**, 19644-19650.
- Soons, M.B., Messelink, J.H., Jongejans, E. & Heil, G.W. (2005) Habitat fragmentation reduces grassland connectivity for both short-distance and long-distance wind-dispersed forbs. *Journal of Ecology*, **93**, 1214-1225.
- Sparks, A.H., Forbes, G.A., Hijmans, R.J. & Garrett, K.A. (2011) A metamodeling framework for extending the application domain of process-based ecological models. *Ecosphere*, **2**, art90.
- Speed, J.D.M., Austrheim, G., Hester, A.J. & Mysterud, A. (2012) Elevational advance of alpine plant communities is buffered by herbivory. *Journal of Vegetation Science*, **63**, 617-625.
- Spurr, S.H. (1957) Local Climate in the Harvard Forest. *Ecology*, **38**, 37-46.
- Stewart, J.R. (2009) The evolutionary consequence of the individualistic response to climate change. *Journal of Evolutionary Biology*, **22**, 2363-2375.
- Stewart, J.R. & Lister, A.M. (2001) Cryptic northern refugia and the origins of the modern biota. *Trends in Ecology & Evolution*, **16**, 608-613.
- Stocklin, J., Kuss, P. & Pluess, A.R. (2009) Genetic diversity, phenotypic variation and local adaptation in the alpine landscape: case studies with alpine plant species. *Botanica Helvetica*, **119**, 125-133.

- 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.
- Stott, P.A., Tett, S.F.B., Jones, G.S., Allen, M.R., Mitchell, J.F.B. & Jenkins, G.J. (2000) External control of 20th century temperature by natural and anthropogenic forcings. *Science*, **290**, 2133-2137.
- Subalusky, A.L., Fitzgerald, L.A. & Smith, L.L. (2009) Ontogenetic niche shifts in the American Alligator establish functional connectivity between aquatic systems. *Biological Conservation*, **142**, 1507-1514.
- Suttle, K.B., Thomsen, M.A. & Power, M.E. (2007) Species Interactions Reverse Grassland Responses to Changing Climate. *Science*, **315**, 640-642.
- Svenning, J.-C. (2003) Deterministic Plio-Pleistocene extinctions in the European cool-temperate tree flora. *Ecology Letters*, **6**, 646-653.
- 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. (2005) The relative roles of environment and history as controls of tree species composition and richness in Europe. *Journal of Biogeography*, **32**, 1019-1033.
- Svenning, J.-C. & Condit, R. (2008) Biodiversity in a warmer world. *Science*, **322**, 206-207.
- Svenning, J.-C., Fitzpatrick, M.C., Normand, S., Graham, C.H., Pearman, P.B., Iverson, L.R. & Skov, F. (2010) Geography, topography, and history affect realized-to-potential tree species richness patterns in Europe. *Ecography*, **33**, 1070-1080.
- Sverdrup, H. & Warfvinge, P. (1993) The effect of soil acidification on the growth of trees, grass and herbs as expressed by the (Ca+Mg-K) Al ratio. *Report in ecology and environmental engineering*, p. 108. Lund university department of chemical engineering II.
- Sykes, M.T., Prentice, I.C. & Cramer, W. (1996) A bioclimatic model for the potential distributions of north European tree species under present and future climates. *Journal of Biogeography*, **23**, 203-233.
- Tabor, K. & Williams, J.W. (2010) Globally downscaled climate projections for assessing the conservation impacts of climate change. *Ecological Applications*, **20**, 554-565.
- Tackenberg, O., Poschlod, P. & Bonn, S. (2003) ASSESSMENT OF WIND DISPERSAL POTENTIAL IN PLANT SPECIES. *Ecological Monographs*, **73**, 191-205.
- Tamm, C.O. (1990) *Nitrogen in Terrestrial Ecosystems: Questions of Productivity, Vegetational Change, and Ecological Stability*. Springer-Verlag, Berlin, 116 pp.
- Tansley, A.G. (1917) On Competition Between Galium Saxatile L. (G. Hercynicum Weig.) and Galium Sylvestre Poll. (G. Asperum Schreb.) On Different Types of Soil. *Journal of Ecology*, **5**, 173-179.
- Thauvin, G. (2011) *Essai de détermination des causes de dépérissements du Pin sylvestre et du Sapin pectiné à l'échelle de la France et des Alpes Maritimes*. AgroParisTech, Nancy, France.
- Thimonier, A., Dupouey, J.L., Bost, F. & Becker, M. (1994) Simultaneous Eutrophication and Acidification of a Forest Ecosystem in Northeast France. *New Phytologist*, **126**, 533-539.
- Thomas, C.D. (2010) Climate, climate change and range boundaries. *Diversity and Distributions*, **16**, 488-495.

- Thomas, C.D., Franco, A.M.A. & Hill, J.K. (2006) Range retractions and extinction in the face of climate warming. *Trends in Ecology & Evolution*, **21**, 415-416.
- Thomas, C.D., Bodsworth, E.J., Wilson, R.J., Simmons, A.D., Davies, Z.G., Musche, M. & Conradt, L. (2001) Ecological and evolutionary processes at expanding range margins. *Nature*, **411**, 577-581.
- Thomas, C.D., Cameron, A., Green, R.E., Bakkenes, M., Beaumont, L.J., Collingham, Y.C., Erasmus, B.F.N., de Siqueira, M.F., Grainger, A., Hannah, L., Hughes, L., Huntley, B., van Jaarsveld, A.S., Midgley, G.F., Miles, L., Ortega-Huerta, M.A., Townsend Peterson, A., Phillips, O.L. & Williams, S.E. (2004) Extinction risk from climate change. *Nature*, **427**, 145-148.
- Thompson, D.I., Mtshali, N.P., Ascough, G.D., Erwin, J.E. & Van Staden, J. (2011) Flowering control in *Watsonia*: Effects of corm size, temperature, photoperiod and irradiance. *Scientia Horticulturae*, **129**, 493-502.
- Thuiller, W. (2003) *Impact des changements globaux sur la biodiversité en Europe : projections et incertitudes*. Université Montpellier II, Montpellier.
- Thuiller, W. (2004) Patterns and uncertainties of species' range shifts under climate change. *Global Change Biology*, **10**, 2020-2027.
- Thuiller, W., Araujo, M.B. & Lavorel, S. (2004) Do we need land-cover data to model species distributions in Europe? *Journal of Biogeography*, **31**, 353-361.
- Thuiller, W., Lavorel, S., Araujo, M.B., Sykes, M.T. & Prentice, I.C. (2005) Climate change threats to plant diversity in Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **102**, 8245-8250.
- Thuiller, W., Lavergne, S., Roquet, C., Boulangeat, I., Lafourcade, B. & Araujo, M.B. (2011) Consequences of climate change on the tree of life in Europe. *Nature*, **470**, 531-534.
- Tilman, D. (1982) *Resource competition and community structure*. Princeton University Press, Princeton.
- Tilman, D., Knops, J., Wedin, D., Reich, P., Ritchie, M. & Siemann, E. (1997) The Influence of Functional Diversity and Composition on Ecosystem Processes. *Science*, **277**, 1300-1302.
- Tingley, M.W. & Beissinger, S.R. (2009) Detecting range shifts from historical species occurrences: new perspectives on old data. *Trends in Ecology & Evolution*, **24**, 625-633.
- Tingley, M.W., Koo, M.S., Moritz, C., Rush, A.C. & Beissinger, S.R. (2012) The push and pull of climate change causes heterogeneous shifts in avian elevational ranges. *Global Change Biology*, In Press.
- Tissue, D.T., Thomas, R.B. & Strain, B.R. (1997) Atmospheric CO₂ enrichment increases growth and photosynthesis of *Pinus taeda*: a 4 year experiment in the field. *Plant Cell and Environment*, **20**, 1123-1134.
- Townsend, A.R., Braswell, B.H., Holland, E.A. & Penner, J.E. (1996) Spatial and Temporal Patterns in Terrestrial Carbon Storage Due to Deposition of Fossil Fuel Nitrogen. *Ecological Applications*, **6**, 806-814.
- Trakhtenbrot, A., Nathan, R., Perry, G. & Richardson, D.M. (2005) The importance of long-distance dispersal in biodiversity conservation. *Diversity and Distributions*, **11**, 173-181.
- Tremblay, M.F., Bergeron, Y., Lalonde, D. & Mauffette, Y. (2002) The potential effects of sexual reproduction and seedling recruitment on the maintenance of red maple (*Acer rubrum* L.) populations at the northern limit of the species range. *Journal of Biogeography*, **29**, 365-373.

- Turc, L. (1961) Evaluation des besoins en eau d'irrigation, évapotranspiration potentielle, formule simplifiée et mise à jour. *Annual Agronomic*, **12**, 13-49.
- Urban, M.C., Tewksbury, J.J. & Sheldon, K.S. (2012) On a collision course: competition and dispersal differences create no-analogue communities and cause extinctions during climate change. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*,
- Urbieto, I.R., Garcia, L.V., Zavala, M.A. & Maranon, T. (2011) Mediterranean pine and oak distribution in southern Spain: Is there a mismatch between regeneration and adult distribution? *Journal of Vegetation Science*, **22**, 18-31.
- Vaclavik, T., Kupfer, J.A. & Meentemeyer, R.K. (2012) Accounting for multi-scale spatial autocorrelation improves performance of invasive species distribution modelling (iSDM). *Journal of Biogeography*, **39**, 42-55.
- Valiente-Banuet, A. & Verdu, M. (2008) Temporal shifts from facilitation to competition occur between closely related taxa. *Journal of Ecology*, **96**, 489-494.
- Van Breemen, N. & Finzi, A.C. (1998) Plant-soil interactions: ecological aspects and evolutionary implications. *Biogeochemistry*, **42**, 1-19.
- Van Couwenberghe, R., Collet, C., Lacombe, E., Pierrat, J.C. & Gegout, J.C. (2010) Gap partitioning among temperate tree species across a regional soil gradient in windstorm-disturbed forests. *Forest Ecology and Management*, **260**, 146-154.
- Van der Putten, W.H., Macel, M. & Visser, M.E. (2010) Predicting species distribution and abundance responses to climate change: why it is essential to include biotic interactions across trophic levels. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*, **365**, 2025-2034.
- Van der Veken, S., De Frenne, P., Baeten, L., Van Beek, E., Verheyen, K. & Hermy, M. (2012) Experimental assessment of the survival and performance of forest herbs transplanted beyond their range limit. *Basic and Applied Ecology*, **13**, 10-19.
- Vandermeer, J.H. (1972) Niche Theory. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **3**, 107-132.
- Vayssières, M.P., Plant, R.E. & Allen-Diaz, B.H. (2000) Classification trees: An alternative non-parametric approach for predicting species distributions. *Journal of Vegetation Science*, **11**, 679-694.
- Vennetier, M. & Ripert, C. (2009) Forest flora turnover with climate change in the Mediterranean region: A case study in Southeastern France. *Forest Ecology and Management*, **258**, S56-S63.
- Verheyen, K., Baeten, L., De Frenne, P., Bernhardt-Römermann, M., Brunet, J., Cornelis, J., Decocq, G., Dierschke, H., Eriksson, O., Hédli, R., Heinken, T., Hermy, M., Hommel, P., Kirby, K., Naaf, T., Peterken, G., Petřík, P., Pfadenhauer, J., Van Calster, H., Walther, G.-R., Wulf, M. & Verstraeten, G. (2012) Driving factors behind the eutrophication signal in understorey plant communities of deciduous temperate forests. *Journal of Ecology*, **100**, 352-365.
- Vermeulen, A.T., Hensen, A., Popa, M.E., van den Bulk, W.C.M. & Jongejan, P.A.C. (2011) Greenhouse gas observations from Cabauw Tall Tower (1992-2010). *Atmospheric Measurement Techniques*, **4**, 617-644.
- Visser, M.E. (2008) Keeping up with a warming world; assessing the rate of adaptation to climate change. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **275**, 649-659.
- Vitasse, Y., Francois, C., Delpierre, N., Dufrene, E., Kremer, A., Chuine, I. & Delzon, S. (2011) Assessing the effects of climate change on the phenology of European temperate trees. *Agricultural and Forest Meteorology*, **151**, 969-980.

- Vitousek, P.M. (1992) GLOBAL ENVIRONMENTAL-CHANGE - AN INTRODUCTION. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **23**, 1-14.
- Vitousek, P.M. (1997) Human domination of Earth's ecosystems. *Science*, **278**, 21-21.
- Vitousek, P.M., Aber, J.D., Howarth, R.W., Likens, G.E., Matson, P.A., Schindler, D.W., Schlesinger, W.H. & Tilman, D. (1997) Human alteration of the global nitrogen cycle: Sources and consequences. *Ecological Applications*, **7**, 737-750.
- Vittoz, P. & Engler, R. (2007) Seed dispersal distances: a typology based on dispersal modes and plant traits. *Botanica Helvetica*, **117**, 109-124.
- Vittoz, P., Dussex, N., Wassef, J. & Guisan, A. (2009) Diaspore traits discriminate good from weak colonisers on high-elevation summits. *Basic and Applied Ecology*, **10**, 508-515.
- Vittoz, P., Bodin, J., Ungricht, S., Burga, C. & 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*, **19**, 671-U28.
- Wagner, S., Fischer, H. & Huth, F. (2011) Canopy effects on vegetation caused by harvesting and regeneration treatments. *European Journal of Forest Research*, **130**, 17-40.
- Walck, J.L., Hidayati, S.N., Dixon, K.W., Thompson, K. & Poschlod, P. (2011) Climate change and plant regeneration from seed. *Global Change Biology*, **17**, 2145-2161.
- Wallace, A.R. (1876) *The geographical distribution of animals*. Hafner, New York, USA.
- Walther, G.R. (2007) Tackling ecological complexity in climate impact research. *Science*, **315**, 606-607.
- Walther, G.R. (2010) Community and ecosystem responses to recent climate change. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*, **365**, 2019-2024.
- Walther, G.R., Burga, C.A. & Edwards, P.J. (2001) *Fingerprints of Climate Change - Adapted Behaviour and Shifting Species Ranges*. Kluwer Academic/Plenum, New York, USA.
- Walther, G.R., Beissner, 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 B-Biological Sciences*, **272**, 1427-1432.
- Wamelink, G.W.W., Goedhart, P.W., Van Dobben, H.F. & Berendse, F. (2005) Plant species as predictors of soil pH: Replacing expert judgement with measurements. *Journal of Vegetation Science*, **16**, 461-470.
- Ward, B.C., Scheller, R.M. & Mladenoff, D.J. (2004) *Technical report: LANDIS-II double exponential seed dispersal algorithm*, Madison, USA, 5 p.
- Washington, W.M., Weatherly, J.W., Meehl, G.A., Semtner, A.J., Bettge, T.W., Craig, A.P., Strand, W.G., Arblaster, J., Wayland, V.B., James, R. & Zhang, Y. (2000) Parallel climate model (PCM) control and transient simulations. *Climate Dynamics*, **16**, 755-774.
- Wentz, F.J., Ricciardulli, L., Hilburn, K. & Mears, C. (2007) How Much More Rain Will Global Warming Bring? *Science*, **317**, 233-235.
- Werner, E.E. & Gilliam, J.F. (1984) The ontogenetic niche and species interactions in size structured populations. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **15**, 393-425.
- West, G.B., Brown, J.H. & Brian, J.E. (2001) A general model for ontogenetic growth. *Nature*, **413**, 628-631.

- Whittaker, R.H. (1978) Direct gradient analysis. *Ordination of plant community* (ed. by R.H. Whittaker), pp. 7-50. Junk, The Hague.
- Wiens, J.J. (2011) The niche, biogeography and species interactions. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **366**, 2336-2350.
- Wiens, J.J. & Donoghue, M.J. (2004) Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends in Ecology & Evolution*, **19**, 639-644.
- Wiens, J.J. & Graham, C.H. (2005) Niche conservatism: Integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, pp. 519-539.
- Wiens, J.J., Ackerly, D.D., Allen, A.P., Anacker, B.L., Buckley, L.B., Cornell, H.V., Damschen, E.I., Davies, T.J., Grytnes, J.A., Harrison, S.P., Hawkins, B.A., Holt, R.D., McCain, C.M. & Stephens, P.R. (2010) Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. *Ecology Letters*, **13**, 1310-1324.
- Williams, J.W. & Jackson, S.T. (2007) Novel climates, no-analog communities, and ecological surprises. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **5**, 475-482.
- Williams, P., Hannah, L., Andelman, S., Midgley, G., Araujo, M., Hughes, G., Manne, L., Martinez-Meyer, E. & Pearson, R. (2005) Planning for climate change: Identifying minimum-dispersal corridors for the Cape proteaceae. *Conservation Biology*, **19**, 1063-1074.
- Williams, S.E., Shoo, L.P., Isaac, J.L., Hoffmann, A.A. & Langham, G. (2008) Towards an Integrated Framework for Assessing the Vulnerability of Species to Climate Change. *PLoS Biol*, **6**, e325.
- Willson, M.F. (1993) Dispersal mode, seed shadows, and colonization patterns. *Vegetatio*, **108**, 261-280.
- Wilson, S.D. & Tilman, D. (1991) Components of Plant Competition Along an Experimental Gradient of Nitrogen Availability. *Ecology*, **72**, 1050-1065.
- Wing, S.L., Harrington, G.J., Smith, F.A., Bloch, J.I., Boyer, D.M. & Freeman, K.H. (2005) Transient floral change and rapid global warming at the Paleocene-Eocene boundary. *Science*, **310**, 993-996.
- Wisz, M.S., Pottier, J., Kissling, W.D., Pellissier, L., Lenoir, J., Damgaard, C.F., Dormann, C.F., Forchhammer, M.C., Grytnes, J.-A., Guisan, A., Heikkinen, R.K., Høye, T.T., Kühn, I., Luoto, M., Maiorano, L., Nilsson, M.-C., Normand, S., Öckinger, E., Schmidt, N.M., Termansen, M., Timmermann, A., Wardle, D.A., Aastrup, P. & Svenning, J.-C. (2012) The role of biotic interactions in shaping distributions and realised assemblages of species: implications for species distribution modelling. *Biological Reviews*, In Press.
- Wold, H. (1975) Path models with latent variables: The NIPALS approach. *Quantitative sociology: International perspectives on mathematical and statistical modeling* (ed. by H.M. Blalock, A. Aganbegian, F.M. Borodkin, R. Boudon and V. Capecchi), pp. 307-357, New York, USA.
- Wolf, A., Anderegg, W.R.L., Ryan, S.J. & Christensen, J. (2011) Robust detection of plant species distribution shifts under biased sampling regimes. *Ecosphere*, **2**, art115.
- Woodall, C.W., Oswalt, C.M., Westfall, J.A., Perry, C.H., Nelson, M.D. & Finley, A.O. (2009) An indicator of tree migration in forests of the eastern United States. *Forest Ecology and Management*, **257**, 1434-1444.
- Woodhouse, C.A., Meko, D.M., MacDonald, G.M., Stahle, D.W. & Cook, E.R. (2010) A 1,200-year perspective of 21st century drought in southwestern North America. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **107**, 21283-21288.

- Woodward, F.I. & Williams, B.G. (1987) Climate and Plant Distribution at Global and Local Scales. *Vegetatio*, **69**, 189-197.
- Yee, T.W. & Mitchell, N.D. (1991) Generalized additive models in plant ecology. *Journal of Vegetation Science*, **2**, 587-602.
- Young, T.P., Petersen, D.A. & Clary, J.J. (2005) The ecology of restoration: historical links, emerging issues and unexplored realms. *Ecology Letters*, **8**, 662-673.
- Zheng, D., Hunt, E.R.J. & Running, S.W. (1993) A daily soil temperature model based on air temperature and precipitation for continental applications. *Climate Research*, **2**, 183-191.
- Zhu, K., Woodall, C.W. & Clark, J.S. (2012) Failure to migrate: lack of tree range expansion in response to climate change. *Global Change Biology*, **18**, 1042-1052.
- Zimmermann, N.E., Yoccoz, N.G., Edwards, T.C., Meier, E.S., Thuiller, W., Guisan, A., Schmatz, D.R. & Pearman, P.B. (2009) Climatic extremes improve predictions of spatial patterns of tree species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **106**, 19723-19728.

8. ANNEXE

8.1. Annexe 1

List of 760 herbaceous forest species used to reconstruct temperatures from the floristic assemblage. A total of 61 phylogenetic families are represented. Species are divided into 4 biogeographic groups (from CATMINAT data base ; Julve, 1998): Mo = mountainous to alpine species ($n = 144$); SMO = sub-mountainous to lowland species ($n = 52$); Cos = cosmopolitan species ($n = 385$); ThM = thermophilous to Mediterranean species ($n = 78$).

| Species | Phylogenetic family | Biogeographic group |
|-----------------------------------|---------------------|---------------------|
| <i>Adoxa moschatellina</i> | Adoxaceae | Cos |
| <i>Chenopodium bonus-henricus</i> | Amaranthaceae | Cos |
| <i>Allium sphaerocephalon</i> | Amaryllidaceae | |
| <i>Allium ursinum</i> | Amaryllidaceae | Cos |
| <i>Narcissus pseudonarcissus</i> | Amaryllidaceae | SMO |
| <i>Aegopodium podagraria</i> | Apiaceae | SMO |
| <i>Angelica sylvestris</i> | Apiaceae | SMO |
| <i>Anthriscus caucalis</i> | Apiaceae | Cos |
| <i>Anthriscus sylvestris</i> | Apiaceae | SMO |
| <i>Astrantia major</i> | Apiaceae | Mo |
| <i>Astrantia minor</i> | Apiaceae | Mo |
| <i>Bunium bulbocastanum</i> | Apiaceae | ThM |
| <i>Chaerophyllum aureum</i> | Apiaceae | Mo |
| <i>Chaerophyllum hirsutum</i> | Apiaceae | Mo |
| <i>Chaerophyllum temulum</i> | Apiaceae | Cos |
| <i>Chaerophyllum villarsii</i> | Apiaceae | Mo |
| <i>Conopodium majus</i> | Apiaceae | Cos |
| <i>Daucus carota</i> | Apiaceae | ThM |
| <i>Eryngium campestre</i> | Apiaceae | Cos |
| <i>Heracleum sphondylium</i> | Apiaceae | Mo |
| <i>Laserpitium gallicum</i> | Apiaceae | |
| <i>Laserpitium latifolium</i> | Apiaceae | Cos |
| <i>Laserpitium siler</i> | Apiaceae | Mo |
| <i>Meum athamanticum</i> | Apiaceae | Mo |
| <i>Myrrhis odorata</i> | Apiaceae | Mo |
| <i>Oenanthe pimpinelloides</i> | Apiaceae | ThM |
| <i>Pastinaca sativa</i> | Apiaceae | Cos |
| <i>Peucedanum alsaticum</i> | Apiaceae | Cos |
| <i>Peucedanum cervaria</i> | Apiaceae | Cos |
| <i>Peucedanum gallicum</i> | Apiaceae | Cos |
| <i>Peucedanum officinale</i> | Apiaceae | ThM |
| <i>Peucedanum ostruthium</i> | Apiaceae | Mo |
| <i>Peucedanum palustre</i> | Apiaceae | SMO |
| <i>Pimpinella major</i> | Apiaceae | SMO |
| <i>Pimpinella saxifraga</i> | Apiaceae | Cos |
| <i>Pimpinella tragiium</i> | Apiaceae | |
| <i>Sanicula europaea</i> | Apiaceae | Cos |
| <i>Selinum pyrenaicum</i> | Apiaceae | Mo |
| <i>Seseli libanotis</i> | Apiaceae | Cos |
| <i>Seseli montanum</i> | Apiaceae | |
| <i>Trochiscanthes nodiflora</i> | Apiaceae | Mo |
| <i>Vinca major</i> | Apocynaceae | ThM |
| <i>Vinca minor</i> | Apocynaceae | Cos |
| <i>Vincetoxicum birundinaria</i> | Apocynaceae | Cos |
| <i>Arisarum vulgare</i> | Araceae | ThM |
| <i>Arum italicum</i> | Araceae | Cos |
| <i>Arum maculatum</i> | Araceae | Cos |
| <i>Hydrocotyle vulgaris</i> | Araliaceae | Cos |
| <i>Aristolochia pistolochia</i> | Aristolochiaceae | ThM |

| | | |
|---|-------------------------|-----|
| <i>Aristolochia rotunda</i> | <i>Aristolochiaceae</i> | ThM |
| <i>Asarum europaeum</i> | <i>Aristolochiaceae</i> | SMO |
| <i>Anthericum liliago</i> | <i>Asparagaceae</i> | |
| <i>Anthericum ramosum</i> | <i>Asparagaceae</i> | Cos |
| <i>Aphyllanthes monspeliensis</i> | <i>Asparagaceae</i> | ThM |
| <i>Convallaria majalis</i> | <i>Asparagaceae</i> | Cos |
| <i>Hyacinthoides non-scripta</i> | <i>Asparagaceae</i> | ThM |
| <i>Maianthemum bifolium</i> | <i>Asparagaceae</i> | Mo |
| <i>Muscari comosum</i> | <i>Asparagaceae</i> | ThM |
| <i>Muscari neglectum</i> | <i>Asparagaceae</i> | ThM |
| <i>Ornithogalum pyrenaicum</i> | <i>Asparagaceae</i> | Cos |
| <i>Polygonatum multiflorum</i> | <i>Asparagaceae</i> | Cos |
| <i>Polygonatum odoratum</i> | <i>Asparagaceae</i> | Cos |
| <i>Polygonatum verticillatum</i> | <i>Asparagaceae</i> | Mo |
| <i>Scilla bifolia</i> | <i>Asparagaceae</i> | Cos |
| <i>Scilla lilio-hyacinthus</i> | <i>Asparagaceae</i> | Mo |
| <i>Scilla verna</i> | <i>Asparagaceae</i> | Cos |
| <i>Achillea millefolium</i> | <i>Asteraceae</i> | SMO |
| <i>Adenostyles alliariae</i> | <i>Asteraceae</i> | Mo |
| <i>Adenostyles alpina</i> | <i>Asteraceae</i> | |
| <i>Andryala integrifolia</i> | <i>Asteraceae</i> | ThM |
| <i>Antennaria dioica</i> | <i>Asteraceae</i> | SMO |
| <i>Arnica montana</i> | <i>Asteraceae</i> | Cos |
| <i>Aster amellus</i> | <i>Asteraceae</i> | Cos |
| <i>Aster bellidiflorum</i> | <i>Asteraceae</i> | Mo |
| <i>Aster linosyris</i> | <i>Asteraceae</i> | ThM |
| <i>Aster sedifolius</i> | <i>Asteraceae</i> | Cos |
| <i>Bellis perennis</i> | <i>Asteraceae</i> | Cos |
| <i>Bellium bellidioides</i> | <i>Asteraceae</i> | Cos |
| <i>Bidens tripartita</i> | <i>Asteraceae</i> | Cos |
| <i>Bombycilaena erecta</i> | <i>Asteraceae</i> | |
| <i>Bupbthalmum salicifolium</i> | <i>Asteraceae</i> | |
| <i>Carduncellus mitissimus</i> | <i>Asteraceae</i> | ThM |
| <i>Carduus defloratus</i> | <i>Asteraceae</i> | Mo |
| <i>Carlina acanthifolia</i> | <i>Asteraceae</i> | Cos |
| <i>Carlina acaulis</i> | <i>Asteraceae</i> | Mo |
| <i>Carlina corymbosa</i> | <i>Asteraceae</i> | ThM |
| <i>Carlina macrocephala</i> | <i>Asteraceae</i> | SMO |
| <i>Carlina vulgaris</i> | <i>Asteraceae</i> | Cos |
| <i>Catananche caerulea</i> | <i>Asteraceae</i> | ThM |
| <i>Centaurea jacea</i> | <i>Asteraceae</i> | Cos |
| <i>Centaurea jacea</i> subsp. <i>grandiflora</i> | <i>Asteraceae</i> | Cos |
| <i>Centaurea jacea</i> subsp. <i>nigra</i> | <i>Asteraceae</i> | Cos |
| <i>Centaurea montana</i> | <i>Asteraceae</i> | Mo |
| <i>Centaurea paniculata</i> | <i>Asteraceae</i> | ThM |
| <i>Centaurea pectinata</i> | <i>Asteraceae</i> | ThM |
| <i>Centaurea scabiosa</i> | <i>Asteraceae</i> | Cos |
| <i>Centaurea uniflora</i> | <i>Asteraceae</i> | Mo |
| <i>Cicerbita alpina</i> | <i>Asteraceae</i> | Mo |
| <i>Cicerbita plumieri</i> | <i>Asteraceae</i> | Mo |
| <i>Cirsium acaule</i> | <i>Asteraceae</i> | |
| <i>Cirsium arvense</i> | <i>Asteraceae</i> | Cos |
| <i>Cirsium eriophorum</i> | <i>Asteraceae</i> | Cos |
| <i>Cirsium oleraceum</i> | <i>Asteraceae</i> | SMO |
| <i>Cirsium palustre</i> | <i>Asteraceae</i> | SMO |
| <i>Cirsium tuberosum</i> | <i>Asteraceae</i> | Cos |
| <i>Cirsium vulgare</i> | <i>Asteraceae</i> | Cos |
| <i>Conyza canadensis</i> | <i>Asteraceae</i> | Cos |
| <i>Crepis albida</i> | <i>Asteraceae</i> | Cos |
| <i>Crepis lamsanoides</i> | <i>Asteraceae</i> | Mo |
| <i>Crepis paludosa</i> | <i>Asteraceae</i> | Mo |
| <i>Crepis vesicaria</i> subsp. <i>taraxacifolia</i> | <i>Asteraceae</i> | ThM |
| <i>Dittrichia viscosa</i> | <i>Asteraceae</i> | ThM |

| | | |
|---|-------------------|-----|
| <i>Doronicum corsicum</i> | <i>Asteraceae</i> | Mo |
| <i>Echinops ritro</i> | <i>Asteraceae</i> | ThM |
| <i>Eupatorium cannabinum</i> | <i>Asteraceae</i> | SMo |
| <i>Hieracium bifidum</i> | <i>Asteraceae</i> | Mo |
| <i>Hieracium lachenalii</i> | <i>Asteraceae</i> | Cos |
| <i>Hieracium lactucella</i> | <i>Asteraceae</i> | SMo |
| <i>Hieracium laevigatum</i> | <i>Asteraceae</i> | Cos |
| <i>Hieracium murorum</i> | <i>Asteraceae</i> | Cos |
| <i>Hieracium peleterianum</i> | <i>Asteraceae</i> | Cos |
| <i>Hieracium pilosella</i> | <i>Asteraceae</i> | Cos |
| <i>Hieracium prenanthoides</i> | <i>Asteraceae</i> | Mo |
| <i>Hieracium racemosum</i> | <i>Asteraceae</i> | Cos |
| <i>Hieracium sabaudum</i> | <i>Asteraceae</i> | Cos |
| <i>Hieracium tomentosum</i> | <i>Asteraceae</i> | Mo |
| <i>Hieracium umbellatum</i> | <i>Asteraceae</i> | Cos |
| <i>Homogyne alpina</i> | <i>Asteraceae</i> | Mo |
| <i>Hypochaeris maculata</i> | <i>Asteraceae</i> | |
| <i>Hypochaeris radicata</i> | <i>Asteraceae</i> | Cos |
| <i>Hypochaeris robertia</i> | <i>Asteraceae</i> | SMo |
| <i>Inula conyza</i> | <i>Asteraceae</i> | Cos |
| <i>Inula montana</i> | <i>Asteraceae</i> | ThM |
| <i>Inula salicina</i> | <i>Asteraceae</i> | Cos |
| <i>Inula spiraeifolia</i> | <i>Asteraceae</i> | Cos |
| <i>Lactuca perennis</i> | <i>Asteraceae</i> | Cos |
| <i>Lactuca serriola</i> | <i>Asteraceae</i> | Cos |
| <i>Lapsana communis</i> | <i>Asteraceae</i> | Cos |
| <i>Leontodon autumnalis</i> | <i>Asteraceae</i> | SMo |
| <i>Leontodon hispidus</i> | <i>Asteraceae</i> | Mo |
| <i>Leontodon pyrenaicus</i> | <i>Asteraceae</i> | Mo |
| <i>Leucanthemum vulgare subsp. vulgare</i> | <i>Asteraceae</i> | Cos |
| <i>Lenæa confusa</i> | <i>Asteraceae</i> | ThM |
| <i>Matricaria perforata</i> | <i>Asteraceae</i> | Cos |
| <i>Mycelis muralis</i> | <i>Asteraceae</i> | Cos |
| <i>Omalotheca sylvatica</i> | <i>Asteraceae</i> | Cos |
| <i>Petasites albus</i> | <i>Asteraceae</i> | Mo |
| <i>Phagnalon saxatile</i> | <i>Asteraceae</i> | |
| <i>Picris hieracioides</i> | <i>Asteraceae</i> | Cos |
| <i>Prenanthes purpurea</i> | <i>Asteraceae</i> | Mo |
| <i>Pulicaria dysenterica</i> | <i>Asteraceae</i> | Cos |
| <i>Pulicaria odora</i> | <i>Asteraceae</i> | ThM |
| <i>Reichardia picroides</i> | <i>Asteraceae</i> | |
| <i>Scorzonera hispanica</i> | <i>Asteraceae</i> | |
| <i>Scorzonera humilis</i> | <i>Asteraceae</i> | Cos |
| <i>Senecio adonidifolius</i> | <i>Asteraceae</i> | Mo |
| <i>Senecio cacaliaster</i> | <i>Asteraceae</i> | Mo |
| <i>Senecio doronicum</i> | <i>Asteraceae</i> | Mo |
| <i>Senecio erucifolius</i> | <i>Asteraceae</i> | Cos |
| <i>Senecio hercynicus</i> | <i>Asteraceae</i> | Mo |
| <i>Senecio jacobaea</i> | <i>Asteraceae</i> | Cos |
| <i>Senecio sylvaticus</i> | <i>Asteraceae</i> | Cos |
| <i>Senecio vulgaris</i> | <i>Asteraceae</i> | Cos |
| <i>Serratula tinctoria</i> | <i>Asteraceae</i> | SMo |
| <i>Serratula tinctoria subsp. tinctoria</i> | <i>Asteraceae</i> | Cos |
| <i>Solidago gigantea subsp. serotina</i> | <i>Asteraceae</i> | Cos |
| <i>Solidago virgaurea</i> | <i>Asteraceae</i> | Cos |
| <i>Sonchus asper</i> | <i>Asteraceae</i> | ThM |
| <i>Sonchus oleraceus</i> | <i>Asteraceae</i> | Cos |
| <i>Tanacetum corymbosum</i> | <i>Asteraceae</i> | Cos |
| <i>Taraxacum officinale</i> | <i>Asteraceae</i> | |
| <i>Tragopogon dubius</i> | <i>Asteraceae</i> | ThM |
| <i>Tragopogon pratensis</i> | <i>Asteraceae</i> | Cos |
| <i>Tussilago farfara</i> | <i>Asteraceae</i> | Cos |
| <i>Urospermum dalechampii</i> | <i>Asteraceae</i> | ThM |

| | | |
|---------------------------------------|----------------|-----|
| <i>Impatiens glandulifera</i> | Balsaminaceae | Cos |
| <i>Impatiens noli-tangere</i> | Balsaminaceae | Cos |
| <i>Impatiens parviflora</i> | Balsaminaceae | Cos |
| <i>Echium vulgare</i> | Boraginaceae | ThM |
| <i>Lithospermum officinale</i> | Boraginaceae | Cos |
| <i>Lithospermum purpureocaeruleum</i> | Boraginaceae | ThM |
| <i>Myosotis alpestris</i> | Boraginaceae | Mo |
| <i>Myosotis arvensis</i> | Boraginaceae | SMo |
| <i>Myosotis scorpioides</i> | Boraginaceae | Cos |
| <i>Myosotis sylvatica</i> | Boraginaceae | SMo |
| <i>Pulmonaria affinis</i> | Boraginaceae | Cos |
| <i>Pulmonaria angustifolia</i> | Boraginaceae | ThM |
| <i>Pulmonaria montana</i> | Boraginaceae | Cos |
| <i>Pulmonaria officinalis</i> | Boraginaceae | Cos |
| <i>Pulmonaria saccharata</i> | Boraginaceae | Mo |
| <i>Symphytum officinale</i> | Boraginaceae | Cos |
| <i>Symphytum tuberosum</i> | Boraginaceae | Cos |
| <i>Alliaria petiolata</i> | Brassicaceae | Cos |
| <i>Alyssum alyssoides</i> | Brassicaceae | |
| <i>Arabis alpina</i> | Brassicaceae | Mo |
| <i>Arabis hirsuta</i> | Brassicaceae | Cos |
| <i>Arabis panciflora</i> | Brassicaceae | Cos |
| <i>Arabis turrata</i> | Brassicaceae | ThM |
| <i>Barbarea vulgaris</i> | Brassicaceae | Cos |
| <i>Biscutella laevigata</i> | Brassicaceae | ThM |
| <i>Cardamine amara</i> | Brassicaceae | SMo |
| <i>Cardamine flexuosa</i> | Brassicaceae | Cos |
| <i>Cardamine heptaphylla</i> | Brassicaceae | Mo |
| <i>Cardamine hirsuta</i> | Brassicaceae | Cos |
| <i>Cardamine impatiens</i> | Brassicaceae | Mo |
| <i>Cardamine pentaphyllos</i> | Brassicaceae | Mo |
| <i>Cardamine pratensis</i> | Brassicaceae | SMo |
| <i>Cardamine resedifolia</i> | Brassicaceae | |
| <i>Erophila verna</i> | Brassicaceae | |
| <i>Erysimum cheiri</i> | Brassicaceae | Cos |
| <i>Hesperis matronalis</i> | Brassicaceae | Cos |
| <i>Lunaria rediviva</i> | Brassicaceae | Mo |
| <i>Teesdalia nudicaulis</i> | Brassicaceae | |
| <i>Campanula barbata</i> | Campanulaceae | Mo |
| <i>Campanula cochlearifolia</i> | Campanulaceae | |
| <i>Campanula glomerata</i> | Campanulaceae | |
| <i>Campanula lanceolata</i> | Campanulaceae | Mo |
| <i>Campanula latifolia</i> | Campanulaceae | Mo |
| <i>Campanula medium</i> | Campanulaceae | Mo |
| <i>Campanula patula</i> | Campanulaceae | Cos |
| <i>Campanula persicifolia</i> | Campanulaceae | Cos |
| <i>Campanula rapunculoides</i> | Campanulaceae | Cos |
| <i>Campanula rapunculus</i> | Campanulaceae | Cos |
| <i>Campanula rhomboidalis</i> | Campanulaceae | Mo |
| <i>Campanula rotundifolia</i> | Campanulaceae | Cos |
| <i>Campanula scheuchzeri</i> | Campanulaceae | Mo |
| <i>Campanula trachelium</i> | Campanulaceae | Cos |
| <i>Jasione laevis</i> | Campanulaceae | Mo |
| <i>Jasione montana</i> | Campanulaceae | Cos |
| <i>Phyteuma hemisphaericum</i> | Campanulaceae | |
| <i>Phyteuma michelii</i> | Campanulaceae | Mo |
| <i>Phyteuma nigrum</i> | Campanulaceae | SMo |
| <i>Phyteuma orbiculare</i> | Campanulaceae | |
| <i>Phyteuma ovatum</i> | Campanulaceae | Mo |
| <i>Phyteuma spicatum</i> | Campanulaceae | Cos |
| <i>Wahlenbergia hederacea</i> | Campanulaceae | Cos |
| <i>Humulus lupulus</i> | Cannabaceae | Cos |
| <i>Centranthus ruber</i> | Caprifoliaceae | Cos |

| | | |
|---|-----------------|-----|
| <i>Cephalaria leucantha</i> | Caprifoliaceae | |
| <i>Knautia arvensis</i> | Caprifoliaceae | Cos |
| <i>Knautia arvensis</i> | Caprifoliaceae | Mo |
| <i>Knautia dipsacifolia</i> | Caprifoliaceae | Mo |
| <i>Knautia timeroyi</i> subsp. <i>collina</i> | Caprifoliaceae | Cos |
| <i>Scabiosa columbaria</i> | Caprifoliaceae | |
| <i>Succisa pratensis</i> | Caprifoliaceae | Cos |
| <i>Valeriana dioica</i> | Caprifoliaceae | Cos |
| <i>Valeriana montana</i> | Caprifoliaceae | |
| <i>Valeriana officinalis</i> | Caprifoliaceae | Cos |
| <i>Valeriana tripteris</i> | Caprifoliaceae | |
| <i>Valeriana tuberosa</i> | Caprifoliaceae | |
| <i>Arenaria montana</i> | Caryophyllaceae | ThM |
| <i>Arenaria serpyllifolia</i> | Caryophyllaceae | |
| <i>Cerastium arvense</i> | Caryophyllaceae | Cos |
| <i>Cerastium fontanum</i> | Caryophyllaceae | SMo |
| <i>Cerastium fontanum</i> subsp. <i>vulgare</i> | Caryophyllaceae | Cos |
| <i>Cerastium semidecandrum</i> | Caryophyllaceae | |
| <i>Cerastium soleirolii</i> | Caryophyllaceae | SMo |
| <i>Dianthus armeria</i> | Caryophyllaceae | |
| <i>Dianthus carthusianorum</i> | Caryophyllaceae | Cos |
| <i>Dianthus caryophyllus</i> | Caryophyllaceae | |
| <i>Dianthus hyssopifolius</i> | Caryophyllaceae | |
| <i>Moehringia muscosa</i> | Caryophyllaceae | |
| <i>Moehringia trinervia</i> | Caryophyllaceae | Cos |
| <i>Petrorhagia prolifera</i> | Caryophyllaceae | |
| <i>Petrorhagia saxifraga</i> | Caryophyllaceae | |
| <i>Saponaria ocymoides</i> | Caryophyllaceae | Cos |
| <i>Saponaria officinalis</i> | Caryophyllaceae | Cos |
| <i>Silene acaulis</i> | Caryophyllaceae | Mo |
| <i>Silene dioica</i> | Caryophyllaceae | Cos |
| <i>Silene flos-cuculi</i> | Caryophyllaceae | Cos |
| <i>Silene italica</i> | Caryophyllaceae | ThM |
| <i>Silene latifolia</i> subsp. <i>alba</i> | Caryophyllaceae | Cos |
| <i>Silene nutans</i> | Caryophyllaceae | SMo |
| <i>Silene rupestris</i> | Caryophyllaceae | Mo |
| <i>Silene vulgaris</i> | Caryophyllaceae | Cos |
| <i>Stellaria alsine</i> | Caryophyllaceae | Cos |
| <i>Stellaria graminea</i> | Caryophyllaceae | Cos |
| <i>Stellaria holostea</i> | Caryophyllaceae | Cos |
| <i>Stellaria media</i> | Caryophyllaceae | Cos |
| <i>Stellaria nemorum</i> | Caryophyllaceae | Cos |
| <i>Parnassia palustris</i> | Celastraceae | Cos |
| <i>Xolantha guttata</i> | Cistaceae | |
| <i>Xolantha tuberaria</i> | Cistaceae | ThM |
| <i>Colchicum autumnale</i> | Colchicaceae | Cos |
| <i>Calystegia sepium</i> | Convolvulaceae | Cos |
| <i>Cuscuta epithymum</i> | Convolvulaceae | Cos |
| <i>Sedum acre</i> | Crassulaceae | |
| <i>Sedum album</i> | Crassulaceae | Cos |
| <i>Sedum anacampseros</i> | Crassulaceae | |
| <i>Sedum brevifolium</i> | Crassulaceae | Cos |
| <i>Sedum ochroleucum</i> | Crassulaceae | |
| <i>Sedum rupestre</i> | Crassulaceae | Cos |
| <i>Sedum sediforme</i> | Crassulaceae | |
| <i>Sedum telephium</i> | Crassulaceae | Cos |
| <i>Sedum telephium</i> subsp. <i>maximum</i> | Crassulaceae | |
| <i>Sempervivum arachnoideum</i> | Crassulaceae | |
| <i>Sempervivum tectorum</i> | Crassulaceae | Mo |
| <i>Umbilicus rupestris</i> | Crassulaceae | |
| <i>Bryonia dioica</i> | Cucurbitaceae | Cos |
| <i>Carex acutiformis</i> | Cyperaceae | Cos |
| <i>Carex alba</i> | Cyperaceae | Cos |

| | | |
|--|---------------|-----|
| <i>Carex arenaria</i> | Cyperaceae | |
| <i>Carex brizoides</i> | Cyperaceae | Cos |
| <i>Carex caryophyllea</i> | Cyperaceae | Cos |
| <i>Carex curta</i> | Cyperaceae | Cos |
| <i>Carex davalliana</i> | Cyperaceae | Cos |
| <i>Carex digitata</i> | Cyperaceae | Cos |
| <i>Carex distachya</i> | Cyperaceae | ThM |
| <i>Carex disticha</i> | Cyperaceae | Cos |
| <i>Carex divulsa</i> | Cyperaceae | Cos |
| <i>Carex echinata</i> | Cyperaceae | Cos |
| <i>Carex ericetorum</i> | Cyperaceae | Cos |
| <i>Carex ferruginea subsp. tenax</i> | Cyperaceae | Mo |
| <i>Carex flacca</i> | Cyperaceae | Cos |
| <i>Carex halleriana</i> | Cyperaceae | ThM |
| <i>Carex hirta</i> | Cyperaceae | Cos |
| <i>Carex humilis</i> | Cyperaceae | Cos |
| <i>Carex laevigata</i> | Cyperaceae | Cos |
| <i>Carex microcarpa</i> | Cyperaceae | Mo |
| <i>Carex montana</i> | Cyperaceae | Cos |
| <i>Carex nigra</i> | Cyperaceae | Mo |
| <i>Carex ornithopoda</i> | Cyperaceae | Mo |
| <i>Carex ovalis</i> | Cyperaceae | Cos |
| <i>Carex pairae</i> | Cyperaceae | Cos |
| <i>Carex pallescens</i> | Cyperaceae | SMo |
| <i>Carex panicea</i> | Cyperaceae | Cos |
| <i>Carex paniculata</i> | Cyperaceae | Cos |
| <i>Carex pendula</i> | Cyperaceae | Cos |
| <i>Carex pilulifera</i> | Cyperaceae | Cos |
| <i>Carex pulicaris</i> | Cyperaceae | Cos |
| <i>Carex remota</i> | Cyperaceae | SMo |
| <i>Carex riparia</i> | Cyperaceae | Cos |
| <i>Carex rostrata</i> | Cyperaceae | Cos |
| <i>Carex sempervirens</i> | Cyperaceae | Mo |
| <i>Carex spicata</i> | Cyperaceae | Cos |
| <i>Carex sylvatica</i> | Cyperaceae | Cos |
| <i>Carex umbrosa</i> | Cyperaceae | SMo |
| <i>Carex vesicaria</i> | Cyperaceae | Cos |
| <i>Eriophorum latifolium</i> | Cyperaceae | Cos |
| <i>Eriophorum vaginatum</i> | Cyperaceae | Cos |
| <i>Schoenoplectus lacustris</i> | Cyperaceae | Cos |
| <i>Schoenus nigricans</i> | Cyperaceae | Cos |
| <i>Scirpoides holoschoenus</i> | Cyperaceae | ThM |
| <i>Scirpus sylvaticus</i> | Cyperaceae | Cos |
| <i>Trichophorum cespitosum</i> | Cyperaceae | SMo |
| <i>Tamus communis</i> | Dioscoreaceae | Cos |
| <i>Drosera rotundifolia</i> | Droseraceae | Cos |
| <i>Moneses uniflora</i> | Ericaceae | Cos |
| <i>Monotropa hypopitys</i> | Ericaceae | Cos |
| <i>Orthilia secunda</i> | Ericaceae | Cos |
| <i>Pyrola chlorantha</i> | Ericaceae | Cos |
| <i>Pyrola minor</i> | Ericaceae | SMo |
| <i>Mercurialis perennis</i> | Euphorbiaceae | Cos |
| <i>Astragalus glycyphyllos</i> | Fabaceae | Cos |
| <i>Astragalus monspessulanus</i> | Fabaceae | Cos |
| <i>Astragalus onobrychis</i> | Fabaceae | |
| <i>Astragalus sempervirens</i> | Fabaceae | Mo |
| <i>Astragalus vesicarius</i> | Fabaceae | Cos |
| <i>Bituminaria bituminosa</i> | Fabaceae | ThM |
| <i>Lathyrus aphaca</i> | Fabaceae | ThM |
| <i>Lathyrus filiformis</i> | Fabaceae | Cos |
| <i>Lathyrus linifolius subsp. montanus</i> | Fabaceae | Cos |
| <i>Lathyrus niger</i> | Fabaceae | Cos |
| <i>Lathyrus occidentalis</i> | Fabaceae | Cos |

| | | |
|-----------------------------------|--------------|-----|
| <i>Lathyrus pratensis</i> | Fabaceae | Cos |
| <i>Lathyrus setifolius</i> | Fabaceae | |
| <i>Lathyrus sylvestris</i> | Fabaceae | Cos |
| <i>Lathyrus venetus</i> | Fabaceae | Cos |
| <i>Lathyrus vernus</i> | Fabaceae | Cos |
| <i>Lotus corniculatus</i> | Fabaceae | ThM |
| <i>Lotus pedunculatus</i> | Fabaceae | Cos |
| <i>Medicago lupulina</i> | Fabaceae | ThM |
| <i>Medicago sativa</i> | Fabaceae | Cos |
| <i>Melilotus albus</i> | Fabaceae | Cos |
| <i>Onobrychis saxatilis</i> | Fabaceae | ThM |
| <i>Onobrychis supina</i> | Fabaceae | Cos |
| <i>Onobrychis vicifolia</i> | Fabaceae | |
| <i>Ornithopus perpusillus</i> | Fabaceae | |
| <i>Securigera varia</i> | Fabaceae | Cos |
| <i>Trifolium alpestre</i> | Fabaceae | Cos |
| <i>Trifolium alpinum</i> | Fabaceae | Mo |
| <i>Trifolium arvense</i> | Fabaceae | |
| <i>Trifolium campestre</i> | Fabaceae | |
| <i>Trifolium medium</i> | Fabaceae | Cos |
| <i>Trifolium montanum</i> | Fabaceae | |
| <i>Trifolium ochroleucon</i> | Fabaceae | |
| <i>Trifolium pratense</i> | Fabaceae | Cos |
| <i>Trifolium repens</i> | Fabaceae | Cos |
| <i>Trifolium rubens</i> | Fabaceae | Cos |
| <i>Vicia cracca</i> | Fabaceae | Cos |
| <i>Vicia cracca subsp. incana</i> | Fabaceae | Cos |
| <i>Vicia hirsuta</i> | Fabaceae | Cos |
| <i>Vicia sativa</i> | Fabaceae | Cos |
| <i>Vicia sepium</i> | Fabaceae | Cos |
| <i>Blackstonia perfoliata</i> | Gentianaceae | Cos |
| <i>Centaurium erythraea</i> | Gentianaceae | Cos |
| <i>Gentiana acaulis</i> | Gentianaceae | Mo |
| <i>Gentiana angustifolia</i> | Gentianaceae | Mo |
| <i>Gentiana asclepiadea</i> | Gentianaceae | Cos |
| <i>Gentiana lutea</i> | Gentianaceae | Mo |
| <i>Gentiana punctata</i> | Gentianaceae | Mo |
| <i>Gentiana purpurea</i> | Gentianaceae | Mo |
| <i>Gentiana verna</i> | Gentianaceae | Mo |
| <i>Gentianella germanica</i> | Gentianaceae | |
| <i>Swertia perennis</i> | Gentianaceae | Mo |
| <i>Geranium columbinum</i> | Geraniaceae | |
| <i>Geranium lucidum</i> | Geraniaceae | ThM |
| <i>Geranium nodosum</i> | Geraniaceae | Cos |
| <i>Geranium phaeum</i> | Geraniaceae | Mo |
| <i>Geranium robertianum</i> | Geraniaceae | Cos |
| <i>Geranium sanguineum</i> | Geraniaceae | Cos |
| <i>Geranium sylvaticum</i> | Geraniaceae | Mo |
| <i>Iris foetidissima</i> | Iridaceae | ThM |
| <i>Iris pseudacorus</i> | Iridaceae | Cos |
| <i>Juncus acutiflorus</i> | Juncaceae | Cos |
| <i>Juncus articulatus</i> | Juncaceae | Cos |
| <i>Juncus conglomeratus</i> | Juncaceae | Cos |
| <i>Juncus effusus</i> | Juncaceae | Cos |
| <i>Juncus squarrosus</i> | Juncaceae | Cos |
| <i>Luzula campestris</i> | Juncaceae | Cos |
| <i>Luzula forsteri</i> | Juncaceae | ThM |
| <i>Luzula lutea</i> | Juncaceae | Mo |
| <i>Luzula luzulina</i> | Juncaceae | Mo |
| <i>Luzula luzuloides</i> | Juncaceae | SMo |
| <i>Luzula multiflora</i> | Juncaceae | Cos |
| <i>Luzula nivea</i> | Juncaceae | Mo |
| <i>Luzula nutans</i> | Juncaceae | Mo |

| | | |
|---------------------------------|---------------|-----|
| <i>Luzula pedemontana</i> | Juncaceae | Mo |
| <i>Luzula pilosa</i> | Juncaceae | Cos |
| <i>Luzula spicata</i> | Juncaceae | Mo |
| <i>Luzula sylvatica</i> | Juncaceae | Cos |
| <i>Acinos arvensis</i> | Lamiaceae | |
| <i>Ajuga reptans</i> | Lamiaceae | Cos |
| <i>Calamintha grandiflora</i> | Lamiaceae | Mo |
| <i>Calamintha menthifolia</i> | Lamiaceae | ThM |
| <i>Calamintha nepeta</i> | Lamiaceae | |
| <i>Clinopodium vulgare</i> | Lamiaceae | Cos |
| <i>Galeopsis tetrabit</i> | Lamiaceae | Cos |
| <i>Glechoma hederacea</i> | Lamiaceae | Cos |
| <i>Lamium galeobdolon</i> | Lamiaceae | Cos |
| <i>Lamium garganicum</i> | Lamiaceae | ThM |
| <i>Lamium maculatum</i> | Lamiaceae | Cos |
| <i>Lamium purpureum</i> | Lamiaceae | Cos |
| <i>Lycopus europaeus</i> | Lamiaceae | Cos |
| <i>Melittis melissophyllum</i> | Lamiaceae | Cos |
| <i>Mentha aquatica</i> | Lamiaceae | Cos |
| <i>Mentha arvensis</i> | Lamiaceae | Cos |
| <i>Nepeta nepetella</i> | Lamiaceae | |
| <i>Origanum vulgare</i> | Lamiaceae | Cos |
| <i>Prunella grandiflora</i> | Lamiaceae | |
| <i>Prunella hyssopifolia</i> | Lamiaceae | ThM |
| <i>Prunella laciniata</i> | Lamiaceae | ThM |
| <i>Prunella vulgaris</i> | Lamiaceae | Cos |
| <i>Salvia glutinosa</i> | Lamiaceae | Cos |
| <i>Salvia pratensis</i> | Lamiaceae | ThM |
| <i>Scutellaria galericulata</i> | Lamiaceae | Cos |
| <i>Scutellaria minor</i> | Lamiaceae | Cos |
| <i>Sideritis hirsuta</i> | Lamiaceae | ThM |
| <i>Stachys alpina</i> | Lamiaceae | Mo |
| <i>Stachys officinalis</i> | Lamiaceae | Cos |
| <i>Stachys recta</i> | Lamiaceae | Cos |
| <i>Stachys sylvatica</i> | Lamiaceae | Cos |
| <i>Lilium martagon</i> | Liliaceae | Mo |
| <i>Lythrum salicaria</i> | Lythraceae | Cos |
| <i>Malva moschata</i> | Mahvaceae | Cos |
| <i>Paris quadrifolia</i> | Melanthiaceae | Cos |
| <i>Veratrum album</i> | Melanthiaceae | Mo |
| <i>Menyanthes trifoliata</i> | Menyanthaceae | Cos |
| <i>Syringa vulgaris</i> | Oleaceae | Cos |
| <i>Circaea lutetiana</i> | Onagraceae | Cos |
| <i>Epilobium alpestre</i> | Onagraceae | Mo |
| <i>Epilobium angustifolium</i> | Onagraceae | Cos |
| <i>Epilobium hirsutum</i> | Onagraceae | Cos |
| <i>Epilobium montanum</i> | Onagraceae | Cos |
| <i>Epilobium palustre</i> | Onagraceae | Cos |
| <i>Epilobium tetragonum</i> | Onagraceae | Cos |
| <i>Anacamptis pyramidalis</i> | Orchidaceae | Mo |
| <i>Cephalanthera damasonium</i> | Orchidaceae | Cos |
| <i>Cephalanthera longifolia</i> | Orchidaceae | Cos |
| <i>Cephalanthera rubra</i> | Orchidaceae | Cos |
| <i>Dactylorhiza fistulosa</i> | Orchidaceae | SMO |
| <i>Dactylorhiza maculata</i> | Orchidaceae | Cos |
| <i>Epipactis atrorubens</i> | Orchidaceae | |
| <i>Epipactis helleborine</i> | Orchidaceae | Cos |
| <i>Epipactis microphylla</i> | Orchidaceae | Cos |
| <i>Epipactis palustris</i> | Orchidaceae | Cos |
| <i>Goodyera repens</i> | Orchidaceae | Cos |
| <i>Gymnadenia conopsea</i> | Orchidaceae | Mo |
| <i>Himantoglossum hircinum</i> | Orchidaceae | |
| <i>Limodorum abortivum</i> | Orchidaceae | ThM |

| | | |
|---|----------------|-----|
| <i>Listera cordata</i> | Orchidaceae | Mo |
| <i>Listera ovata</i> | Orchidaceae | Cos |
| <i>Neottia nidus-avis</i> | Orchidaceae | Cos |
| <i>Ophrys apifera</i> | Orchidaceae | |
| <i>Ophrys insectifera</i> | Orchidaceae | |
| <i>Ophrys sphegodes</i> | Orchidaceae | |
| <i>Orchis mascula</i> | Orchidaceae | Cos |
| <i>Orchis militaris</i> | Orchidaceae | |
| <i>Orchis morio</i> | Orchidaceae | Cos |
| <i>Orchis purpurea</i> | Orchidaceae | |
| <i>Platanthera bifolia</i> | Orchidaceae | Cos |
| <i>Platanthera chlorantha</i> | Orchidaceae | Cos |
| <i>Bartsia alpina</i> | Orobanchaceae | Mo |
| <i>Euphrasia officinalis subsp. pratensis</i> | Orobanchaceae | Cos |
| <i>Euphrasia salisburgensis</i> | Orobanchaceae | Mo |
| <i>Euphrasia stricta</i> | Orobanchaceae | Cos |
| <i>Lathraea squamaria</i> | Orobanchaceae | SMo |
| <i>Melampyrum cristatum</i> | Orobanchaceae | Cos |
| <i>Melampyrum pratense</i> | Orobanchaceae | Cos |
| <i>Melampyrum sylvaticum</i> | Orobanchaceae | Mo |
| <i>Odontites luteus</i> | Orobanchaceae | ThM |
| <i>Odontites viscosus</i> | Orobanchaceae | |
| <i>Orobanche gracilis</i> | Orobanchaceae | |
| <i>Orobanche hederæ</i> | Orobanchaceae | Cos |
| <i>Pedicularis sylvatica</i> | Orobanchaceae | Cos |
| <i>Rhinanthus alectorolophus</i> | Orobanchaceae | Cos |
| <i>Rhinanthus minor</i> | Orobanchaceae | Mo |
| <i>Rhinanthus pumilus</i> | Orobanchaceae | |
| <i>Oxalis acetosella</i> | Oxalidaceae | Cos |
| <i>Ceratocarpus claviculata</i> | Papaveraceae | Cos |
| <i>Chelidonium majus</i> | Papaveraceae | Cos |
| <i>Corydalis cava</i> | Papaveraceae | Cos |
| <i>Fumaria capreolata</i> | Papaveraceae | ThM |
| <i>Meconopsis cambrica</i> | Papaveraceae | Mo |
| <i>Anarrhinum bellidifolium</i> | Plantaginaceae | Cos |
| <i>Antirrhinum majus</i> | Plantaginaceae | ThM |
| <i>Cymbalaria hepaticifolia</i> | Plantaginaceae | Mo |
| <i>Digitalis grandiflora</i> | Plantaginaceae | Mo |
| <i>Digitalis lutea</i> | Plantaginaceae | Cos |
| <i>Digitalis purpurea</i> | Plantaginaceae | Cos |
| <i>Linaria repens</i> | Plantaginaceae | Cos |
| <i>Linaria vulgaris</i> | Plantaginaceae | SMo |
| <i>Plantago holostium</i> | Plantaginaceae | ThM |
| <i>Plantago lanceolata</i> | Plantaginaceae | Cos |
| <i>Plantago major</i> | Plantaginaceae | Cos |
| <i>Plantago maritima subsp. serpentina</i> | Plantaginaceae | |
| <i>Plantago media</i> | Plantaginaceae | |
| <i>Plantago sempervirens</i> | Plantaginaceae | |
| <i>Veronica arvensis</i> | Plantaginaceae | |
| <i>Veronica chamaedrys</i> | Plantaginaceae | Cos |
| <i>Veronica hederifolia</i> | Plantaginaceae | ThM |
| <i>Veronica montana</i> | Plantaginaceae | Cos |
| <i>Veronica officinalis</i> | Plantaginaceae | Cos |
| <i>Achnatherum calamagrostis</i> | Poaceae | |
| <i>Agrostis canina</i> | Poaceae | SMo |
| <i>Agrostis capillaris</i> | Poaceae | Cos |
| <i>Agrostis curtisii</i> | Poaceae | Cos |
| <i>Aira caryophyllea</i> | Poaceae | |
| <i>Anthoxanthum odoratum</i> | Poaceae | SMo |
| <i>Arrhenatherum elatius</i> | Poaceae | Cos |
| <i>Avenula bromoides</i> | Poaceae | ThM |
| <i>Avenula pratensis subsp. pratensis</i> | Poaceae | Cos |
| <i>Avenula pubescens</i> | Poaceae | Cos |

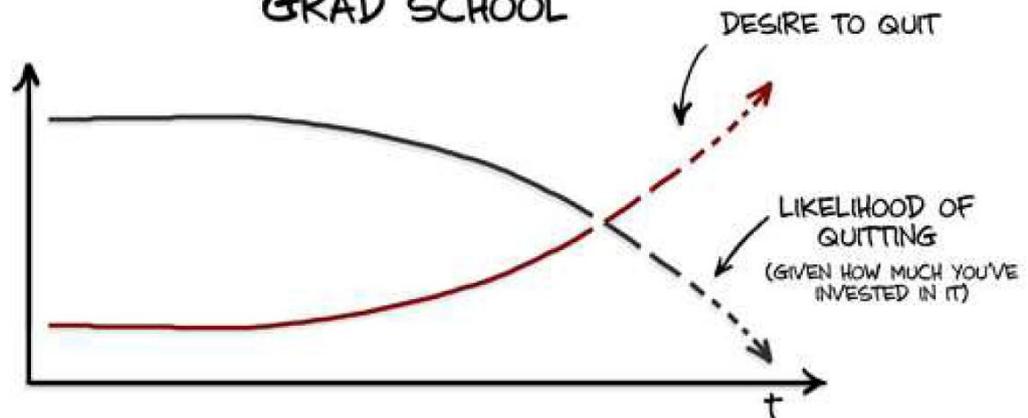
| | | |
|---|---------|-----|
| <i>Bellardiobloa variegata</i> | Poaceae | Mo |
| <i>Brachypodium phoenicoides</i> | Poaceae | ThM |
| <i>Brachypodium pinnatum</i> | Poaceae | Cos |
| <i>Brachypodium retusum</i> | Poaceae | ThM |
| <i>Brachypodium sylvaticum</i> | Poaceae | ThM |
| <i>Briza maxima</i> | Poaceae | |
| <i>Briza media</i> | Poaceae | |
| <i>Bromus erectus</i> | Poaceae | Cos |
| <i>Bromus hordeaceus</i> subsp. <i>hordeaceus</i> | Poaceae | Cos |
| <i>Bromus ramosus</i> | Poaceae | Cos |
| <i>Bromus sterilis</i> | Poaceae | Cos |
| <i>Calamagrostis arundinacea</i> | Poaceae | Mo |
| <i>Calamagrostis epigejos</i> | Poaceae | Cos |
| <i>Calamagrostis varia</i> | Poaceae | Mo |
| <i>Corynephorus canescens</i> | Poaceae | Cos |
| <i>Cynosurus cristatus</i> | Poaceae | Cos |
| <i>Cynosurus echinatus</i> | Poaceae | |
| <i>Cynosurus effusus</i> | Poaceae | |
| <i>Dactylis glomerata</i> | Poaceae | ThM |
| <i>Dactylis glomerata</i> subsp. <i>lobata</i> | Poaceae | Cos |
| <i>Danthonia decumbens</i> | Poaceae | Cos |
| <i>Deschampsia cespitosa</i> | Poaceae | Cos |
| <i>Deschampsia flexuosa</i> | Poaceae | Cos |
| <i>Dichanthium ischaemum</i> | Poaceae | ThM |
| <i>Festuca altissima</i> | Poaceae | Mo |
| <i>Festuca eskia</i> | Poaceae | Mo |
| <i>Festuca filiformis</i> | Poaceae | Cos |
| <i>Festuca flavescens</i> | Poaceae | |
| <i>Festuca gautieri</i> subsp. <i>scoparia</i> | Poaceae | Mo |
| <i>Festuca gigantea</i> | Poaceae | Cos |
| <i>Festuca heterophylla</i> | Poaceae | Cos |
| <i>Festuca ovina</i> | Poaceae | Cos |
| <i>Festuca paniculata</i> | Poaceae | Mo |
| <i>Festuca pratensis</i> | Poaceae | SMo |
| <i>Festuca rubra</i> | Poaceae | Cos |
| <i>Festuca rubra</i> subsp. <i>rubra</i> | Poaceae | Cos |
| <i>Glyceria fluitans</i> | Poaceae | Cos |
| <i>Helictotrichon sedenense</i> | Poaceae | Mo |
| <i>Holcus lanatus</i> | Poaceae | Cos |
| <i>Holcus mollis</i> | Poaceae | Cos |
| <i>Hordeelymus europaeus</i> | Poaceae | SMo |
| <i>Koeleria vallesiana</i> | Poaceae | Mo |
| <i>Lolium perenne</i> | Poaceae | Cos |
| <i>Melica ciliata</i> | Poaceae | ThM |
| <i>Melica minuta</i> | Poaceae | |
| <i>Melica nutans</i> | Poaceae | Cos |
| <i>Melica uniflora</i> | Poaceae | Cos |
| <i>Milium effusum</i> | Poaceae | Cos |
| <i>Molinia caerulea</i> | Poaceae | Cos |
| <i>Nardus stricta</i> | Poaceae | Cos |
| <i>Phalaris arundinacea</i> | Poaceae | Cos |
| <i>Phleum alpinum</i> | Poaceae | Mo |
| <i>Phleum phleoides</i> | Poaceae | |
| <i>Phleum pratense</i> | Poaceae | Cos |
| <i>Phragmites australis</i> | Poaceae | ThM |
| <i>Poa alpina</i> | Poaceae | Mo |
| <i>Poa annua</i> | Poaceae | Cos |
| <i>Poa balbisii</i> | Poaceae | SMo |
| <i>Poa bulbosa</i> | Poaceae | Cos |
| <i>Poa chaixii</i> | Poaceae | Cos |
| <i>Poa compressa</i> | Poaceae | |
| <i>Poa nemoralis</i> | Poaceae | Cos |
| <i>Poa pratensis</i> | Poaceae | Cos |

| | | |
|--|---------------|-----|
| <i>Poa trivialis</i> | Poaceae | Cos |
| <i>Pseudarrhenatherum longifolium</i> | Poaceae | Cos |
| <i>Roegneria canina</i> | Poaceae | Cos |
| <i>Sesleria argentea</i> | Poaceae | Cos |
| <i>Sesleria caerulea</i> | Poaceae | Mo |
| <i>Stipa capillata</i> | Poaceae | |
| <i>Stipa pennata</i> | Poaceae | Cos |
| <i>Trisetum flavescens</i> | Poaceae | Cos |
| <i>Vulpia ciliata</i> | Poaceae | |
| <i>Polygala calcarea</i> | Polygalaceae | |
| <i>Polygala chamaebuxus</i> | Polygalaceae | Mo |
| <i>Polygala nicaeensis</i> | Polygalaceae | ThM |
| <i>Polygala serpyllifolia</i> | Polygalaceae | SMo |
| <i>Polygala vulgaris</i> | Polygalaceae | Cos |
| <i>Polygonum bistorta</i> | Polygonaceae | Mo |
| <i>Polygonum hydropiper</i> | Polygonaceae | Cos |
| <i>Polygonum lapathifolium</i> | Polygonaceae | Cos |
| <i>Polygonum persicaria</i> | Polygonaceae | Cos |
| <i>Polygonum viviparum</i> | Polygonaceae | Mo |
| <i>Rumex acetosa</i> | Polygonaceae | Cos |
| <i>Rumex acetosella</i> | Polygonaceae | Cos |
| <i>Rumex arifolius</i> | Polygonaceae | Mo |
| <i>Rumex crispus</i> | Polygonaceae | SMo |
| <i>Rumex obtusifolius</i> | Polygonaceae | Cos |
| <i>Rumex pseudalpinus</i> | Polygonaceae | Mo |
| <i>Rumex sanguineus</i> | Polygonaceae | Cos |
| <i>Rumex scutatus</i> | Polygonaceae | SMo |
| <i>Androsace chaixii</i> | Primulaceae | |
| <i>Cyclamen hederifolium</i> | Primulaceae | ThM |
| <i>Cyclamen purpurascens</i> | Primulaceae | Cos |
| <i>Cyclamen repandum</i> | Primulaceae | |
| <i>Lysimachia nemorum</i> | Primulaceae | Cos |
| <i>Lysimachia nummularia</i> | Primulaceae | Cos |
| <i>Lysimachia vulgaris</i> | Primulaceae | Cos |
| <i>Primula elatior</i> | Primulaceae | SMo |
| <i>Primula farinosa</i> | Primulaceae | Mo |
| <i>Primula veris</i> | Primulaceae | Mo |
| <i>Primula veris subsp. canescens</i> | Primulaceae | Mo |
| <i>Primula veris subsp. columnae</i> | Primulaceae | Mo |
| <i>Primula vulgaris</i> | Primulaceae | Cos |
| <i>Soldanella alpina</i> | Primulaceae | Mo |
| <i>Aconitum lycoctonum subsp. vulparia</i> | Ranunculaceae | Mo |
| <i>Aconitum napellus</i> | Ranunculaceae | Mo |
| <i>Actaea spicata</i> | Ranunculaceae | Mo |
| <i>Anemone nemorosa</i> | Ranunculaceae | Cos |
| <i>Anemone ranunculoides</i> | Ranunculaceae | Cos |
| <i>Aquilegia vulgaris</i> | Ranunculaceae | Cos |
| <i>Helleborus foetidus</i> | Ranunculaceae | Cos |
| <i>Helleborus lividus subsp. corsicus</i> | Ranunculaceae | SMo |
| <i>Hepatica nobilis</i> | Ranunculaceae | Cos |
| <i>Pulsatilla alpina</i> | Ranunculaceae | Mo |
| <i>Pulsatilla vulgaris</i> | Ranunculaceae | |
| <i>Ranunculus aconitifolius</i> | Ranunculaceae | Mo |
| <i>Ranunculus acris</i> | Ranunculaceae | Cos |
| <i>Ranunculus aduncus</i> | Ranunculaceae | Mo |
| <i>Ranunculus auricomus</i> | Ranunculaceae | SMo |
| <i>Ranunculus breyninus</i> | Ranunculaceae | |
| <i>Ranunculus bulbosus</i> | Ranunculaceae | ThM |
| <i>Ranunculus ficaria</i> | Ranunculaceae | Cos |
| <i>Ranunculus flammula</i> | Ranunculaceae | Cos |
| <i>Ranunculus lanuginosus</i> | Ranunculaceae | SMo |
| <i>Ranunculus montanus</i> | Ranunculaceae | Mo |
| <i>Ranunculus platanifolius</i> | Ranunculaceae | Mo |

| | | |
|---------------------------------------|---------------|-----|
| <i>Ranunculus repens</i> | Ranunculaceae | Cos |
| <i>Ranunculus tuberosus</i> | Ranunculaceae | Cos |
| <i>Thalictrum aquilegifolium</i> | Ranunculaceae | Mo |
| <i>Thalictrum foetidum</i> | Ranunculaceae | |
| <i>Thalictrum minus</i> | Ranunculaceae | Cos |
| <i>Trollius europaeus</i> | Ranunculaceae | Mo |
| <i>Reseda lutea</i> | Resedaceae | Cos |
| <i>Agrimonia eupatoria</i> | Rosaceae | Cos |
| <i>Agrimonia procera</i> | Rosaceae | Cos |
| <i>Alchemilla alpina</i> | Rosaceae | Mo |
| <i>Alchemilla glaucescens</i> | Rosaceae | Mo |
| <i>Alchemilla hoppeana</i> | Rosaceae | |
| <i>Alchemilla vulgaris</i> | Rosaceae | Mo |
| <i>Aruncus dioicus</i> | Rosaceae | Mo |
| <i>Dryas octopetala</i> | Rosaceae | Mo |
| <i>Filipendula ulmaria</i> | Rosaceae | Cos |
| <i>Filipendula vulgaris</i> | Rosaceae | Cos |
| <i>Fragaria vesca</i> | Rosaceae | Cos |
| <i>Fragaria viridis</i> | Rosaceae | Cos |
| <i>Geum montanum</i> | Rosaceae | Mo |
| <i>Geum rivale</i> | Rosaceae | Mo |
| <i>Geum urbanum</i> | Rosaceae | Cos |
| <i>Potentilla crantzii</i> | Rosaceae | Mo |
| <i>Potentilla erecta</i> | Rosaceae | SMo |
| <i>Potentilla grandiflora</i> | Rosaceae | Mo |
| <i>Potentilla hirta</i> | Rosaceae | |
| <i>Potentilla micrantha</i> | Rosaceae | ThM |
| <i>Potentilla palustris</i> | Rosaceae | Cos |
| <i>Potentilla reptans</i> | Rosaceae | Cos |
| <i>Potentilla sterilis</i> | Rosaceae | Cos |
| <i>Sanguisorba minor</i> | Rosaceae | ThM |
| <i>Sanguisorba officinalis</i> | Rosaceae | Cos |
| <i>Asperula cynanchica</i> | Rubiaceae | ThM |
| <i>Crucianella angustifolia</i> | Rubiaceae | |
| <i>Cruciata glabra</i> | Rubiaceae | Mo |
| <i>Cruciata laevipes</i> | Rubiaceae | Cos |
| <i>Galium aparine</i> | Rubiaceae | Cos |
| <i>Galium aristatum</i> | Rubiaceae | Cos |
| <i>Galium boreale</i> | Rubiaceae | SMo |
| <i>Galium maritimum</i> | Rubiaceae | ThM |
| <i>Galium mollugo</i> | Rubiaceae | Cos |
| <i>Galium mollugo subsp. erectum</i> | Rubiaceae | Cos |
| <i>Galium obliquum</i> | Rubiaceae | |
| <i>Galium odoratum</i> | Rubiaceae | Cos |
| <i>Galium palustre</i> | Rubiaceae | Cos |
| <i>Galium pumilum</i> | Rubiaceae | |
| <i>Galium rotundifolium</i> | Rubiaceae | Mo |
| <i>Galium saxatile</i> | Rubiaceae | Cos |
| <i>Galium sylvaticum</i> | Rubiaceae | Cos |
| <i>Galium uliginosum</i> | Rubiaceae | Cos |
| <i>Galium verum</i> | Rubiaceae | Cos |
| <i>Rubia peregrina</i> | Rubiaceae | ThM |
| <i>Theligonum cynocrambe</i> | Rubiaceae | ThM |
| <i>Thesium alpinum</i> | Santalaceae | Mo |
| <i>Thesium divaricatum</i> | Santalaceae | Cos |
| <i>Thesium humifusum</i> | Santalaceae | |
| <i>Chryso-splenium alternifolium</i> | Saxifragaceae | SMo |
| <i>Chryso-splenium oppositifolium</i> | Saxifragaceae | SMo |
| <i>Saxifraga cuneifolia</i> | Saxifragaceae | Mo |
| <i>Saxifraga granulata</i> | Saxifragaceae | |
| <i>Saxifraga paniculata</i> | Saxifragaceae | |
| <i>Saxifraga rotundifolia</i> | Saxifragaceae | Mo |
| <i>Saxifraga umbrosa</i> | Saxifragaceae | |

| | | |
|--------------------------------|-------------------------|-----|
| <i>Scrophularia alpestris</i> | <i>Scrophulariaceae</i> | Mo |
| <i>Scrophularia auriculata</i> | <i>Scrophulariaceae</i> | Cos |
| <i>Scrophularia nodosa</i> | <i>Scrophulariaceae</i> | SMo |
| <i>Verbascum chaixii</i> | <i>Scrophulariaceae</i> | |
| <i>Verbascum thapsus</i> | <i>Scrophulariaceae</i> | Cos |
| <i>Urtica dioica</i> | <i>Urticaceae</i> | Cos |
| <i>Verbena officinalis</i> | <i>Verbenaceae</i> | Cos |
| <i>Viola alba</i> | <i>Violaceae</i> | ThM |
| <i>Viola biflora</i> | <i>Violaceae</i> | Mo |
| <i>Viola canina</i> | <i>Violaceae</i> | Cos |
| <i>Viola hirta</i> | <i>Violaceae</i> | Cos |
| <i>Viola odorata</i> | <i>Violaceae</i> | Cos |
| <i>Viola palustris</i> | <i>Violaceae</i> | SMo |
| <i>Viola reichenbachiana</i> | <i>Violaceae</i> | Cos |
| <i>Viola riviniana</i> | <i>Violaceae</i> | Cos |
| <i>Viola rupestris</i> | <i>Violaceae</i> | |
| <i>Asphodelus albus</i> | <i>Xanthorrhoeaceae</i> | Cos |
| <i>Simethis mattiazzi</i> | <i>Xanthorrhoeaceae</i> | ThM |

GRAD SCHOOL



JORGE CHAM © 2012

WWW.PHDCOMICS.COM

Résumé : Le changement climatique est connu pour entraîner une redistribution spatiale des conditions climatiques et avec elle une migration des espèces vers les pôles et les sommets. De tels changements impliquent une réorganisation des communautés végétales dont la nature, l'intensité et le déterminisme sont encore peu connus. L'objectif de cette thèse est d'évaluer, à large échelle spatiale et sur de longs pas de temps, les changements de composition des communautés végétales forestières induits par le réchauffement climatique, ainsi qu'analyser les facteurs écologiques et géographiques contribuant à ces changements à l'échelle de l'espèce et des communautés. La réponse de la flore forestière vis-à-vis du réchauffement climatique a été étudiée à l'échelle du territoire français (~546000 km²) à partir de larges bases de données d'observations floristiques, de données environnementales mesurées et modélisées, et d'une approche modélisatrice basée sur le concept de niche écologique et sur le caractère bio-indicateur des espèces. Dans un premier temps, nous avons montré que le remaniement des communautés végétales a permis la compensation de 0.54°C du réchauffement climatique ayant touché les forêts de montagne entre les périodes 1965-1986 et 1987-2008 (i.e. +1.07°C) contre seulement 0.02°C pour les forêts de plaine (réchauffement = 1.11°C). Cette compensation partielle démontre l'existence d'une dette climatique de la flore induite par le réchauffement climatique. L'importance de cette dette en plaine par rapport aux montagnes provient probablement de l'effet combiné d'un déficit d'extinction et de migration des espèces en plaine conduit respectivement par une plus large tolérance thermique des plantes forestières sur cette zone et par une migration des plantes *a priori* (i) limitée par l'importante fragmentation des forêts de plaine et (ii) inférieure au déplacement des conditions thermiques en plaine. Les particularités écologiques et géographiques des forêts de plaine et de montagne nous ont amené à considérer deux types de menaces induites par le changement climatique : (i) l'attrition biotique en plaine, et (ii) la perte d'une biodiversité historique et spécifique en montagne (réduction de l'habitat des espèces alpines aboutissant à leur disparition) remplacée probablement par des espèces plus communes. Dans un second temps, les effets de facteurs abiotiques, biotiques et géographiques pouvant amplifier ou réduire les changements de distribution des espèces et de composition des communautés induits par le réchauffement climatique ont été caractérisés. Nous avons ainsi montré que l'opportunité pour une espèce végétale de trouver un refuge climatique diminuait lorsque l'on passe des montagnes aux plaines (en lien avec la variation des conditions climatiques induite par la topographie) et lorsque la fragmentation spatiale des forêts augmente. Nous avons établi que la diversité locale des conditions thermiques (induite par la microtopographie) devrait permettre aux plantes de compenser une part de la hausse des températures en migrant sur des distances inférieures à 1 km. Nous avons aussi montré à partir de simulations du changement de distribution du chêne pubescent au cours du 21^e s. que la dispersion et la durée de vie sont des traits biologiques qui contraignent fortement sa propagation et sa capacité à suivre les déplacements de son habitat potentiel. Ces simulations nous ont également permis de démontrer l'importance des dimensions non-climatiques pour prédire les changements de distribution des espèces, et notamment la dimension édaphique qui fragmente l'habitat mais aussi peut favoriser la persistance du chêne pubescent sous des conditions climatiques *a priori* défavorables. Nous avons également mis en évidence l'occurrence de changement de niche ontogénique chez les principales essences forestières de la zone tempérée européenne pouvant probablement contraindre leur dynamique et donc leur capacité à suivre les déplacements de leur habitat potentiel induits par les changements environnementaux. Enfin, nous avons montré que certains changements environnementaux (i.e. augmentation des précipitations, de la disponibilité en lumière et en azote du sol) ont contribué au recouvrement de la dette climatique de la flore forestière sur les deux dernières décennies.

Mots-clés : aire de distribution, analyse spatio-temporelle, bio-indication, changements globaux, dimension édaphique, dispersion, déficit d'extinction et/ou de migration, dette climatique, niche écologique, modélisation, ontogénie, remaniement des communautés.