HAL
open science

Comprendre et prédire la réponse des écosystèmes forestiers d'altitude aux changements climatiques : apports d'un programme de sciences participatives

Daphné Asse

▶ **To cite this version:**

Daphné Asse. Comprendre et prédire la réponse des écosystèmes forestiers d'altitude aux changements climatiques : apports d'un programme de sciences participatives. Biologie végétale. Université Montpellier; Université de Lausanne. Faculté des Sciences, 2018. Français. NNT : 2018MONTG058 . tel-02045917

HAL Id: tel-02045917

https://theses.hal.science/tel-02045917

Submitted on 22 Feb 2019

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.

THESE POUR OBTENIR LE GRADE DE DOCTEUR DE L'UNIVERSITE DE MONTPELLIER

En Ecologie Fonctionnelle et Sciences Agronomiques

École doctorale GAIA

Unité de recherche UMR 5175 – Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive - CNRS

En partenariat international avec l'Université de Lausanne, Suisse

Comprendre et prédire la réponse des écosystèmes forestiers d'altitude aux changements climatiques. Apports d'un programme de sciences participatives

Présentée par Daphné ASSE
Le 15 novembre 2018

Sous la direction d'Isabelle CHUINE
et Christophe RANDIN

Devant le jury composé de

Dr. Jean-Paul THEURILLAT, Université de Genève	Rapporteur
Dr. André LACOINTE, CR, INRA Clermont-Ferrand	Rapporteur
Dr. Stephan HATTENSCHWILER, DR, CEFE - CNRS Montpellier	Examinateur
Dr. Philippe ROZENBERG, DR, INRA Orléans	Examinateur
Dr. Isabelle CHUINE, DR, CEFE - CNRS Montpellier	Directrice de thèse
Dr. Christophe RANDIN, CR, DEE - Université de Lausanne	Co-directeur de thèse
Dr. Vincent BADEAU, IR, INRA Nancy	Co-encadrant de thèse
Dr. Anne DELESTRADE, CREA Mont-Blanc	Membre invité

UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER

UNIL | Université de Lausanne

Faculté de biologie
et de médecine

Département d'écologie et évolution

Comprendre et prédire la réponse des écosystèmes forestiers d'altitude aux changements climatiques. Apports d'un programme de sciences participatives

Thèse de doctorat ès sciences de la vie (PhD)

Présentée à la

Faculté de biologie et de médecine
de l'Université de Lausanne

Par

Daphné Asse

Biologiste diplômée de l'Université Paris-Sud

Jury

Prof. Jan Roelof Van Der Meer, Président

Dr. Christophe Randin, Directeur de thèse

Dr. Isabelle Chuine, Co-directeur

Prof. Jake Alexander, expert

Dr. Jean-Paul Theurillat, expert

Lausanne 2018

UNIL | Université de Lausanne

Faculté de biologie
et de médecine

Ecole Doctorale

Doctorat ès sciences de la vie en cotutelle avec l'Université de Montpellier, France

Imprimatur

Vu le rapport présenté par le jury de la séance d'épreuve, composé de

Directeur·rice	Monsieur Dr Christophe **Randin**
Co-directeur·rice de thèse	Madame Dre Isabelle **Chuine**
Expert·e·s	Monsieur Prof. Jake **Alexander**
	Monsieur Dr Jean-Paul **Theurillat**

le Conseil de Faculté autorise l'impression de la thèse de

Madame Daphné Asse

Master Ecologie, Biodiversité, Evolution Université de Paris-Sud / Paris XI, France

intitulée

Comprendre et prédire la réponse des écosystèmes forestiers d'altitude aux changements climatiques. Apports d'un programme de sciences participatives

Lausanne, le 7 novembre 2018

pour Le Doyen
de la Faculté de Biologie et de Médecine

Prof. Niko GELDNER
Directeur de l'Ecole doctorale

La soutenance publique s'est tenue avec succès à l'Université de Montpellier le 15 novembre 2018

REMERCIEMENTS

Durant ces quatre années de thèse j'ai eu une vraie chance de naviguer (parfois houleusement) entre trois endroits et pas des plus déplaisants : Chamonix, Montpellier et Lausanne. Il y a eu tant de rencontres, de partages et de soutiens, qu'il sera difficile d'être exhaustive. Pardonnez celles ou ceux que je vais oublier.

Tout d'abord un immense merci à mes deux directeurs : **Isabelle** et **Christophe**. Il est difficile de trouver les mots pour vous dire à quel point je vous suis reconnaissante. Rien n'aurait été possible sans vous. Merci à vous deux de m'avoir accordé votre confiance. Je n'aurais pas pu rêver meilleurs encadrants. Vous avez été tous les deux complémentaires dans les approches scientifiques et plus globalement dans l'encadrement de cette thèse, cela sans jamais être en contradiction. Vous avez su rendre nos échanges faciles. Merci pour vos grandes qualités pédagogiques, j'ai énormément appris à vos côtés. Merci d'être tous les deux si efficaces et si disponibles. Tous les thésards ne peuvent pas se vanter des qualités humaines de leurs encadrants mais j'ai cette chance. Merci pour votre bienveillance, votre générosité et surtout merci pour votre écoute et votre soutien dans les moments qui ont été difficiles. Je suis extrêmement fière d'avoir été votre doctorante et que dire de plus si ce n'est que j'espère que nos collaborations perdurent encore longtemps.

Je tiens ensuite à remercier **Anne** qui m'a offert l'opportunité de pouvoir réaliser cette thèse. Travailler au sein du CREA a été extrêmement enrichissant et formateur. Je suis heureuse d'avoir participé à cette aventure.

Un grand merci à tous les **observateurs Phénoclim**. Pas de données, pas de thèse. Tout ça c'est grâce à eux avant tout.

Je remercie le **CREA**, l'**ANRT** et la **Société Académique Vaudoise** pour leur soutien financier.

Je tiens à remercier les membres de mon jury, **Jean-Paul Theurillat**, **André Lacointe**, **Philippe Rozenberg**, **Stephan Hättenschwiler**, **Jake Alexander** et **Jan Relief van der Meer**, d'avoir accepté d'évaluer mon travail.

Je remercie les membres de mon comité de thèse pour leurs précieux conseils : **Vincent Badeau**, **Nicolas Delpierre**, **Yann Vitasse** et **Gilles Yoccoz**.

J'ai eu la chance de pouvoir m'entourer de personnes qui ont eu une place importante dans mon parcours universitaire. **Vincent**, merci d'être toujours présent pour moi, même à distance. Ton amitié m'est très précieuse. Faire une thèse sans t'y impliquer n'était pas envisageable. **Nicolas**, la qualité de tes enseignements m'a vraiment motivé à m'orienter vers une thèse. Tu suis mon parcours depuis la licence et je suis heureuse que tu ais fait partie de mon comité. Tes idées sont toujours d'une grande pertinence.

Ce doctorat m'a aussi permis de faire de belles rencontres. **Yann,** j'ai été vraiment très fière lorsque j'ai appris que tu acceptais de faire partie de ce comité. Merci pour tous tes précieux conseils et idées. Merci pour l'intérêt que tu as porté à mon travail, ton amitié et ta bienveillance. Je remercie **Antoine Guisan**. Merci pour l'intérêt que tu portes à mon travail. Merci pour toute ton aide administrative et tes encouragements qui ont jalonné ces quatre années. Je remercie ensuite **Stephan Hättenschwiler**, mon référant de l'école doctorale, qui c'est toujours montré d'une grande écoute. Merci pour ta gentillesse et ta bienveillance.

J'ai aussi eu la chance de croiser le chemin de **Fabrice Bonne**. Fabrice, un grand merci pour le partage de tes connaissances techniques de la phénologie mais surtout merci pour ta grande générosité, ton écoute et ton amitié. Merci à **François de Coligny**, qui m'a, on peut le dire, sauvé lors de mes derniers mois d'analyses. Merci d'avoir pris du temps pour optimiser la vitesse de calcul de Phenofit, sans toi j'y serais encore. Merci pour ta gentillesse et tes encouragements. Merci à **Marc Bonhomme** d'avoir accepté de participer à ce projet et d'avoir partagé ses données. Merci beaucoup pour tes encouragements. Merci à **Inaki Garcia de Cortazar-Atauri** et **Frédéric Jean** pour tous vos conseils, votre soutien et votre grande gentillesse. Je remercie également **Guy Landmann**, mon ancien encadrant qui m'a fait découvrir le monde de la recherche en écologie forestière. Merci pour toute ton aide durant mon parcours, merci pour ta confiance.

Plusieurs lieux de travail, dit plusieurs équipes. Je remercie tout d'abord **l'équipe du CREA** avec qui j'ai passé les premières années de ma thèse. Merci notamment à **Charlotte** pour ton amitié et ton écoute quotidienne tant professionnelle que personnelle ; **Geoffrey,** pour tous tes bons gâteaux, tes conseils R ou Windows et je ne mentionnerais pas tes blagues ; **Marie** et **Bruno** (#Sidi) pour toutes ces rigolades, et bien sûr **Irène** et **Anne**. Ca a été un vrai plaisir de partager mon quotidien avec vous, même l'hiver en doudoune dans l'obs.

J'ai été ensuite accueillie par **l'équipe FORECAST** à Montpellier. Qui peut se vanter de se lever le matin et d'être heureux d'aller au travail pour retrouver ses collègues ? J'ai eu cette chance. Vous avez été une vraie famille pour moi ; de vrais amis. Chaque journée a été remplie de rire, d'autres diront de légèreté et nous de « déglingue ». Ce qui va le plus me manquer après la thèse c'est de ne plus partager mon quotidien avec vous. Alors, merci à **Florent** le meilleur chef d'équipe que l'on puisse espérer. Merci également pour tous tes conseils en modélo. Comme pour tout le monde, une petite part de toi aura déteint sur moi. Merci à **Jean-Marc Orcival** pour ta bienveillance et tes sourires le matin. Merci à **Jean-Marc Limousin** pour tes rires qui me font tellement rire et qui mettent beaucoup de joie dans nos journées. **Xavier**, personne ne manie aussi bien les mots que toi, merci pour tous ces fous rires, ta sincérité et toutes tes histoires de pépé. Merci à **Michael Staudt** pour ta bonne humeur. Merci à **Karim** pour la gentillesse que tu as envers moi. Merci à **Michael Chauvet** pour ton humour et tes conseils. Merci à **Thomas**. Si tu avais pu faire ta thèse avec nous je pense que le bateau Forecast serait parti encore plus à la dérive, mais c'est quand même bien dommage. Passons aux filles ! La première c'est bien sûr **Julie** que j'ai rencontrée au tout début de la thèse. Tu as été comme une vraie sœur pour moi, un grigri, une vraie amie. Tu as toujours été là, mille mercis. Merci à **Juliane**, tu nous fais tellement rire et tu es une vraie crème anti-âge pour nous tous. Merci à **Iris**, **Jordane**, **Morine**, **Nafissa** et **Vanessa** pour tous ces bons moments partagés. Enfin le vif de l'action c'est déroulé au bureau 105 : le poulailler ou le camp de gitans comme certain le nomme (je ne citerai pas son nom mais il se reconnaitra). J'ai eu deux co-bureaux exceptionnelles : **Marianne** et **Marion**. Etre toutes les trois dans le même bateau, à vivre ensemble l'expérience d'une thèse a été une vraie chance. Toutes nos petites habitudes vont me manquer (même notre guerre de la lumière et des volets), c'était une vraie colocation à la journée. Marianne, avec nos discussions de sourdes ou encore tes yeux au dessus de l'écran ; Marion, avec ton petit sourire avant de fermer la porte et nos débats post-déjeuné etc… Merci à toutes les deux pour votre aide, votre soutien, votre bonne humeur, vos fous rires, tout simplement votre amitié.

Je remercie toute **l'équipe du jardin botanique de Lausanne** pour leur accueil toujours chaleureux.

Passons à une sphère plus personnelle, qui a eu également une grande importance durant cette aventure. Je pense à mes amis. Si l'on devait écrire un journal de bord de ces quatre années, **Leslie** pourrait le faire. Même à distance, nous avons vécu toutes les deux l'expérience de la thèse ensemble quotidiennement. J'ai une chance incroyable de t'avoir comme amie. Tu as toujours été là. Des amitiés toutes aussi précieuses : mille merci à **Baptiste**, **Lucie** et **Iry.** Vous êtes toujours là pour m'encourager ou me coacher. **Antoine**, si nos chemins ne s'étaient pas croisés, aurions-nous été jusqu'au doctorat ? On c'est toujours motivé, un grand merci. Je remercie mes fabuleux coloc' chamoniards **Margaux**, **Camille** et **Hugo**. Que de bons moments partagés avec vous. Un grand merci aussi à **Nina**, **Lucie**, **Nathalie**, **Caroline**, **Léa**, **Claire**, **Jeanne**, **Amélie**, **Alizée**, **Flo**, **Jérôme, Pierre-Alexandre** et **Florence**. Vous m'avez tous encouragé durant ces quatre ans.

Je remercie ma famille et plus particulièrement **mes parents** qui m'ont permis de faire des études. Vous avez toujours eu confiance en moi et soutenu mes choix même lorsqu'ils ressemblaient à des « pas de côté ». Je n'en serai pas là sans vous et les mots ne traduiront jamais assez ma reconnaissance.

Merci **Alexis**. Tu as toujours été là et surtout dans les moments difficiles. Je suis très fière de t'avoir comme grand frère. Je remercie **ma grand-mère** pour toute sa tendresse et pour avoir partagé avec moi son gout pour l'école et la nature.

Merci **Orianne** pour tes encouragements, ton écoute et de m'avoir permis de voir qu'une thèse en médecine c'est vraiment moins fun. Merci à la petite **Rozenn**, qui n'a pas fait grand chose mais qui rajoute du soleil dans nos vies.

Pour finir, merci à **Pierre** de s'être durement sacrifié en faisant des journées de 11h pour me forcer à travailler. Tu t'es passionné pour mon travail même lorsque je te parlais modélisation et aujourd'hui tu résumes parfaitement mon sujet lorsque l'on rencontre du monde, ce qui s'avère assez pratique. Merci pour ton soutien, tu trouves toujours les mots justes. J'ai eu beaucoup de chance de t'avoir à mes côtés durant ces quatre années.

Il suffit parfois d'un instant pour se découvrir une passion

Lozère, 2003

AVANT-PROPOS

Cette étude a été financée grâce à une Bourse CIFRE de l'Association Nationale de la Recherche et de la Technologie (ANRT) cofinancée par le Centre de Recherches sur les Ecosystèmes d'Altitude (CREA Mont-Blanc) et une Bourse de la Société Académique Vaudoise.

Cette thèse s'inscrit dans le cadre d'une cotutelle entre l'Université de Montpellier et l'Université de Lausanne. Elle a été conduite au CREA Mont-Blanc à Chamonix, au Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive de Montpellier (CNRS UMR 5175), au Département d'Ecologie et d'Evolution de l'Université de Lausanne et au Jardin Botanique de Lausanne.

Le texte qui suit est composé d'une introduction rédigée en français, suivie de chapitres rédigés sous forme de manuscrits en anglais, dont un est publié, un est soumis et un est en vu de l'être. Le quatrième chapitre est rédigé sous forme d'article en français et nécessite des analyses complémentaires pour une soumission. Ce document s'achève par une discussion générale en français. Les annexes de l'introduction se situent à la fin du document. Les annexes des chapitres et les références qui leur correspondent se situent à la fin de chaque manuscrit avec une numérotation qui leur est propre. Les références bibliographiques de l'introduction et de la discussion générale sont rassemblées à la fin du manuscrit.

TABLE DES MATIERES

INTRODUCTION **1**

1. LES CHANGEMENTS CLIMATIQUES PASSES ET PRESENTS DANS LES ALPES, PROJECTIONS POUR LE FUTUR ET LEURS IMPACTS SUR LA VEGETATION **3**

1.1. LES CHANGEMENTS CLIMATIQUES DANS LES ALPES DEPUIS LE DERNIER MAXIMUM GLACIAIRE 3

1.2. CONSEQUENCES DES VARIATIONS CLIMATIQUES SUR LES CHANGEMENTS DE REPARTITION DE LA VEGETATION 4

1.2.1. Impact des variations climatiques de l'Holocène sur la végétation des Alpes 4

1.2.2. La végétation des Alpes à l'ère de l'Anthropocène 5

1.3. POLITIQUES ET STRATEGIES ACTUELLES DE GESTION ET D'ADAPTATION DES FORETS AU CHANGEMENT CLIMATIQUE DANS LES ALPES 6

2. MECANISMES DE REPONSE DES ESPECES AUX CHANGEMENTS CLIMATIQUES **9**

2.1. LE CONCEPT DE NICHE ECOLOGIQUE 9

2.2. LE ROLE CLE DES TRAITS PHENOLOGIQUES ET DE LEUR PLASTICITE 10

2.2.1. Impact de la phénologie sur la valeur sélective 10

2.2.2. Déterminisme environnemental des évènements phénologiques chez les plantes 11

2.2.3. Les modèles phénologiques 13

2.2.4. Impacts des changements climatiques sur les traits phénologiques 17

2.3. MIGRATION 18

2.4. ADAPTATION GENETIQUE 19

3. DEVELOPPER DE MEILLEURS OUTILS POUR PREVOIR LES CONSEQUENCES DU CHANGEMENT CLIMATIQUE SUR LES ESPECES ARBOREES ALPINES **21**

3.1. LES QUESTIONNEMENTS ACTUELS DANS LA COMMUNAUTE SCIENTIFIQUE 21

3.2. LES MODELES D'AIRES DE REPARTITION 23

3.2.1. Les modèles de niche corrélatifs 24

3.2.2. Les modèles de niche basés sur les processus 27

3.3. L'ACQUISITION DE DONNEES PAR LA SCIENCE PARTICIPATIVE 29

3.3.1. Du citoyen à la recherche 29

3.3.2. Phenoclim, observatoire de la phénologie des arbres en montagne 30

4. OBJECTIFS ET STRUCTURE DE LA THESE **34**

CHAPITRE 1

Caractérisation des variations interannuelles de la phénologie de printemps chez les espèces arborées dans les Alpes **39**

CHAPITRE 2

Comparaison des performances des modèles phénologiques correlatifs et basés sur les processus **61**

CHAPITRE 3

Amélioration des modèles de débourrement basés sur les processus **121**

CHAPITRE 4

Etude de la répartition potentielle actuelle et future des espèces arborées dans les Ecrins **167**

RESUME DES RESULTATS **219**

DISCUSSION GENERALE ET PERSPECTIVES **225**

1. LES SCIENCES PARTICIPATIVES, UN OUTIL PRECIEUX POUR LA RECHERCHE **227**

2. LES APPORTS DE LA MODELISATION POUR LA COMPREHENSION DU DETERMINISME ENVIRONNEMENTAL DE LA PHENOLOGIE DES ARBRES **228**

2.1. AMELIORER LA VRAISSEMBLANCE DES MODELES 228

2.2. PRENDRE EN COMPTE LA DIVERSITE GENETIQUE POUR SIMULER LES EVENEMENTS PHENOLOGIQUES EN MONTAGNE 229

3. ESTIMER LES PRESSIONS DE SELECTIONS SUR LES TRAITS PHENOLOGIQUES EN MONTAGNE **231**

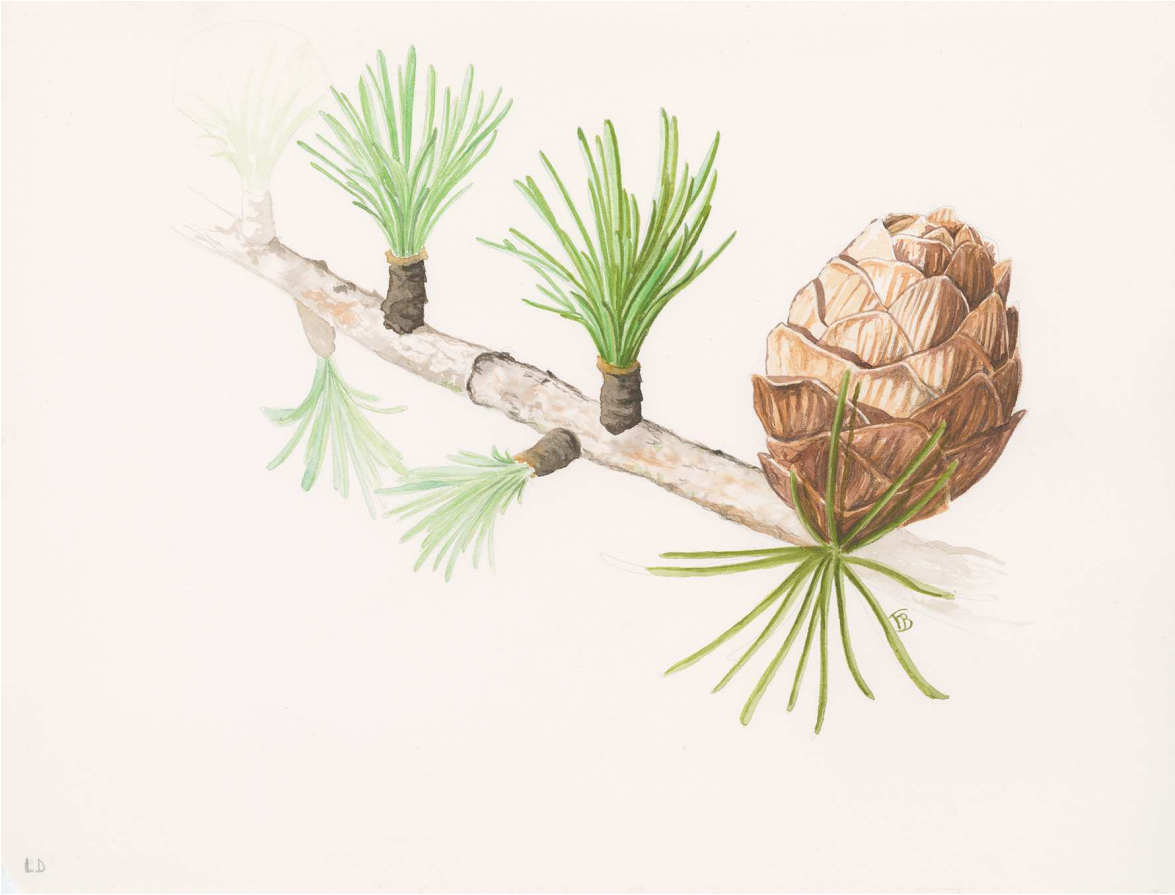
4. AMELIORER LES PREDICTIONS DES MODELES D'AIRE DE REPARTITION BASES SUR LES PROCESSUS A FINE RESOLUTION SPATIALE **233**

5. COMMENT LA RECHERCHE EN BIOGEOGRAPHIE ET ECOLOGIE PEUT-ELLE AIDER A GERER LES MILIEUX DE MONTAGNE DANS LE FUTURE ? **235**

BIBLIOGRAPHIE **239**

ANNEXES **259**

INTRODUCTION



Larix decidua Mill.

Aquarelle de Fabrice Bonne

1. LES CHANGEMENTS CLIMATIQUES PASSES ET PRESENTS DANS LES ALPES, PROJECTIONS POUR LE FUTUR ET LEURS IMPACTS SUR LA VEGETATION

1.1. Les changements climatiques dans les Alpes depuis le dernier maximum glaciaire

Dans les Alpes, de nombreux glaciers sont présents dans des zones où les altitudes moyennes dépassent 3 000 mètres. Cependant, les complexes morainiques qui s'étendent du rebord occidental du Jura jusqu'à la région Lyonnaise sont la preuve que durant les dernières périodes froides du Quaternaires, les glaciers occupaient toutes les vallées des Alpes (Coutterand, 2010).

La glaciation du Würm, dans les Alpes, débute il y a environ 125'000 ans pour se terminer il y a environ 11'000 ans. S'en suivent des changements climatiques importants au cours de l'Holocène, époque géologique qui amorce la période interglaciaire que nous vivons actuellement. La température s'élève alors notablement mais le climat est marqué par des anomalies climatiques comme les optima climatiques de l'Atlantique, Romain et Médiéval qui furent des périodes durant lesquelles les températures moyennes étaient supérieures aux températures actuelles. *A contrario*, lors de la Néoglaciation (3400 BP) et du Petit âge glacière (1560 – 1830), les températures ont permis aux glaciers des Alpes d'atteindre à nouveau des optima d'expansion.

Les observations climatiques du 20e siècle permettent désormais d'affirmer avec un degré de certitude élevé que les activités anthropiques sont à l'origine d'un dérèglement climatique global et sans précédant (IPCC, 2014) venu s'ajouter à la tendance au réchauffement qui a suivi le Petit Âge glaciaire. Parmi ces changements, les températures ont augmenté à l'échelle globale de + 0.85 [0.65 ; 1.06] °C au cours de la période 1880-2012. Les Alpes, de par leur position continentale au centre de l'Europe, sont particulièrement sensibles aux changements climatiques en cours. Ainsi, l'ouest des Alpes s'est réchauffé deux fois plus vite que l'hémisphère Nord au cours du XXème siècle (+1,5 à +2°C, Rebetez & Reinhard, 2008). De plus, une étude a montré que l'intensité du réchauffement augmente avec l'altitude (Mountain Research Initiative EDW Working Group, 2015). Les modèles climatiques nous

indiquent que ces augmentations de température se poursuivront dans les Alpes pour le 21e siècle, et seront peut-être encore plus importantes et plus rapides qu'au cours du 20e siècle, avec des contrastes plus marqués entre les saisons et une augmentation de la fréquence des événements climatiques extrêmes (p. ex. sécheresses, tempêtes hivernales ; (Beniston *et al.*, 2007; Schär, 2016). L'évaluation de la sensibilité des espèces végétales et de la résilience des écosystèmes de montagne face à ces changements sont donc primordiaux.

1.2. Conséquences des variations climatiques sur les changements de répartition de la végétation

1.2.1. *Impact des variations climatiques de l'Holocène sur la végétation des Alpes*

Les données fossiles montrent qu'à la fin du dernier maximum glaciaire, les espèces qui ne s'étaient pas éteintes s'étaient déplacées vers puis à partir des zones climatiques favorables appelées « zones refuges ». Des études phytogéographiques ont permis d'identifier ces zones essentiellement en bordure du massif alpin mais aussi au centre des Alpes à haute altitude (Schönswetter et al., 2005) ; (Stehlik et al., 2001) (Figure 1). On retrouve aujourd'hui à l'étage alpin des plantes endémiques, comme la renoncule des glaciers (*Ranunculus glacialis* L., *Saxifraga florulenta* Moretti ou *Eritrichium nanum* L.) qui ont bénéficié de micro-climats favorables liés à la micro-topographie (Patsiou et al., 2014).

Les analyses polliniques effectuées dans le lac Léman ont montré que la recolonisation post-glaciaire des espèces arborées a débuté par les pins (*Pinus* sp), puis le bouleau (*Betula pendula* Roth.), le noisetier (*Corylus avellana* L.), les chênes (*Quercus* sp) ainsi que d'autres espèces de feuillus, suivies par le hêtre (*Fagus sylvatica* L.), l'épicéa (*Picea abies* L.) et le sapin (*Abies alba* Mill.) (Rachoud-Schneider, 2016).

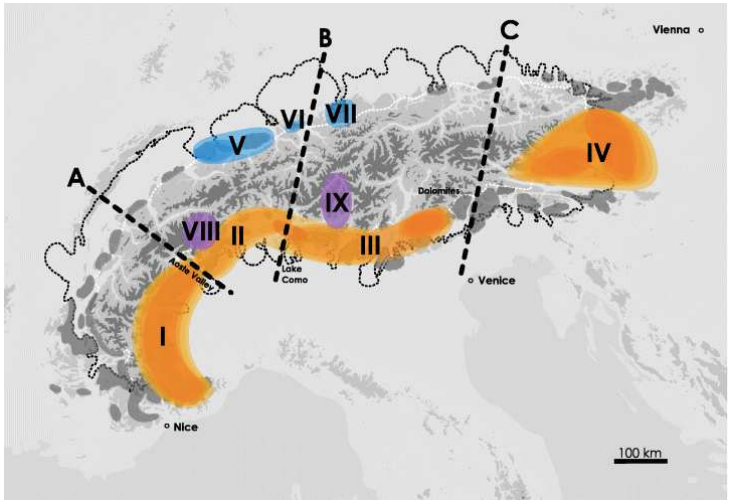


FIGURE 1 : Répartition des zones de refuge glaciaires dans les Alpes. Les refuges en bordure du massif sont en bleu et orange, les refuges au centre du massif sont en violet. Extrait de (Schönswetter et al., 2005).

1.2.2. *La végétation des Alpes à l'ère de l'Anthropocène*

Les conséquences du réchauffement climatique en cours depuis le 18e siècle sont déjà visibles dans les Alpes. Les étages de végétation ont vu leurs limites remonter en altitude durant le 20e siècle, avec environ 1 à 4 mètres par décennie pour l'étage alpin en fonction des espèces (Grabherr et al., 1994). A cet étage la richesse spécifique augmente fortement (Steinbauer et al., 2018). Cependant on observe un déclin des espèces adaptées au froid alors que les espèces adaptées aux températures plus chaudes augmentent en abondance. On parle d'un processus de thermophilisation des sommets qui concerne l'ensemble de l'Europe (Gottfried et al., 2012). Les espèces montrant des baisses significatives de leur abondance sont subnivales à nivales, alors que les espèces pionnières alpines sont en augmentation (Pauli et al., 2007). Différents types de modèles prédisent une perte importante de la diversité spécifique dans les Alpes à l'horizon 2100 à cause d'extinctions locales (Thuiller *et al.*, 2005 ; Engler *et al.*, 2009 ; Engler *et al.*, 2011). L'étude de Engler *et al.*, (2009) qui intègre dans ces simulations des mécanismes et des distances de dispersion de graines a montré que près du tiers des 287 espèces considérées (28.5%) pourraient être menacées d'extinction en 2100 dans le cas du plus sévère scénario de changement climatique (A1). Pour le moins sévère des scénarios (B1), 4.6% des espèces sont menacées d'extinctions, mais 54% (153 espèces) risquent de perdre plus 80% de leur habitat initial. Concernant les espèces endémiques des Alpes, 75% d'entre elles pourraient perdre plus de 80% de leur répartition actuelle. Cette perte peut être expliquée par leurs faibles capacités de dispersion des graines et leur présence qui est majoritairement située dans des massifs externes des Alpes avec des sommets particulièrement bas (Dullinger et al., 2012). Ainsi ; les plantes alpines sont soumises à trois menaces : le manque d'espace à coloniser vers les sommets, l'incapacité à suivre le réchauffement car elles sont limitées par la dispersion de leurs graines (Essl et al., 2011), et la compétition avec des plantes moins spécialisées et plus performantes dans des gammes de températures plus élevées.

La limite forestière remonte également en altitude. Les jeunes arbres se situent en moyenne 70 m plus haut que les arbres adultes dans les forêts du Valais et du Chablais (Vitasse et al., 2012). La même tendance a été observée à l'échelle des forêts françaises (Lenoir *et al.*, 2008 ; Bodin *et al.*, 2013). Dans les Alpes françaises, la forêt progresse dans de nombreux bassins versants, depuis le milieu du 19e siècle. En France, cette reconquête, qui s'effectue à la fois en terme de surface et en altitude, provient partiellement d'une politique de

reboisement pour la prévention et la protection des risques naturels (mouvements de terrain, crues torrentielles, avalanches), initiée par l'Administration des Eaux et Forêts par une première loi en 1860 puis poursuivie par l'Office National des Forêts (ONF) avec l'intégration du service de Restauration des Terrains en Montagne (RTM). L'augmentation des surfaces forestières s'explique également par l'abandon des terres les moins productives et accessible lors de la première déprise agricole et pastorale du début du 20e siècle puis par une seconde vague dans les années 80, particulièrement importante en zone de montagne. Il est donc parfois difficile d'isoler la part du facteur climatique dans les évolutions observées des répartitions géographiques des espèces (Gehrig-Fasel et al., 2007).

1.3. Politiques et stratégies actuelles de gestion et d'adaptation des forêts au changement climatique dans les Alpes

Les forêts occupent près de la moitié du territoire en Europe et dans les Alpes et ont un fort pouvoir structurant des communautés végétales (Whitman et al., 2003). Ce sont aussi d'importants fournisseurs de services écosystémiques[1] (Schröter et al., 2005) particulièrement dans les régions de montagne où la forêt joue un rôle essentiel dans la protection des sols contre l'érosion ou les avalanches et où la filière bois est développée. Devant l'importance des impacts potentiels des changements climatiques sur les forêts de montagne, les stratégies de gestion et les mesures d'adaptations sont au centre des préoccupations des gestionnaires forestiers et des décideurs.

Afin d'identifier et de promouvoir les mesures qui permettront de diminuer la vulnérabilité de la société face aux effets des changements climatiques, la France a mis en place son premier Plan National d'Adaptation au Changement Climatique (PNACC) en 2011. Avec l'objectif d'anticiper et d'atténuer les impacts du réchauffement sur la forêt, ce plan prévoit cinq axes stratégiques comprenant chacun plusieurs mesures :

(i) poursuivre et intensifier la recherche-développement sur l'adaptation des forêts au changement climatique ;
(ii) collecter les données écologiques, promouvoir et organiser leur disponibilité, assurer le suivi des impacts sur les écosystèmes ;

[1] Bénéfices écologique et socio-économiques que les humains tirent du fonctionnement des écosystèmes

(iii) favoriser la capacité d'adaptation des peuplements forestiers et préparer la filière bois au changement climatique ;

(iv) préserver la biodiversité et les services rendus par la forêt face aux risques naturels ;

(v) anticiper et gérer les événements climatiques extrêmes.

Concernant les forêts de montagne, les impacts potentiels des changements climatiques pourront affecter des fonctions importantes, en particuliers celle de protection contre les avalanches ou encore les glissements de terrains, avec des conséquences écologiques, économiques et sociales (voir par exemple le programme de l'UNESCO, MAB – Man and Biosphère (Messerli, 1987)). Compte tenu de la diversification des activités socio-économiques en montagne, la gestion des écosystèmes forestiers et les stratégies d'adaptation aux changements climatiques se font dans un contexte multifonctionnel et multi-usages.

De nombreux projets de recherche européens et nationaux, axés sur les impacts du changement climatique sur les écosystèmes alpins, ont vu le jour depuis le début des années 2000 (Table 1). Parmi eux, le projet Interreg MANFRED (Table 1) a cherché à définir des stratégies de gestion afin d'adapter les forêts alpines aux différents risques liés aux changements climatiques. Concernant les pratiques de gestion, l'augmentation de la richesse spécifique des peuplements, voire de la diversité génétique, permettrait de rendre plus résilients les peuplements forestiers aux perturbations biotiques et abiotiques (Pretzsch et al., 2013). La diversité structurelle des peuplements est également préconisée particulièrement dans les zones de fortes pentes où la forêt assure un rôle de protection des sols contre l'érosion. Enfin, dynamiser la sylviculture afin de récolter les arbres plus tôt (réduction de la durée de rotation des peuplements) peut être une façon d'anticiper les dégâts éventuels futurs (Jandl *et al.*, 2013; Brang *et al.*, 2013). Outre ces approches de gestion sylvicole raisonnée, une autre option de gestion adaptative est l'apport de ressources génétiques par flux de gènes assistés entre populations au sein de l'aire de répartition de l'espèce (Aitken et al., 2008).

Programme	Projet	Intitulé	Durée	Site internet
Echelon européen				
ALCOTRA	**e-PHENO**	Réseaux phénologiques dans les Alpes	2013-2015	www.phenoalp.eu e-PHENO
	IFP FR-IT	Interreg Forêts de protection – Composante France-Italie	2007-2011	www.interreg-forets-protection.eu
	PhenoALP	Phénologie alpine	2009-2012	www.phenoalp.eu PhenoALP
	PIT EMB - P4H5	Plan Intégré Transfrontalier Espace Mont-Blanc – Volet Éducation à l'environnement	2010-2012	http://pit.espace-mont-blanc.com
FRANCE-SUISSE	**IFP FR-CH**	Interreg Forêts de protection – Composante France-Suisse	2007-2011	www.interreg-forets-protection.eu
ESPACE ALPIN	**ALP FFIRS**	Alpine Forest Fire _warning System	2009-2012	www.alpffirs.eu
	AdaptAlp	Adaptation to Climate Change in the Alpine Space	2008-2011	www.adaptalp.org
	C3-Alps	Capitalising climate change knowledge for adaptation in the alpine space	2012-2014	www.c3alps.eu
	ClimChAlp	Climate change, impacts and adaptation strategies in the Alpine Space	2006-2008	Site web non maintenu
	CLSIP	Climate Change Adaptation by Spatial Planning in the Alpine Space	2008-2011	www.clisp.eu
	MANFRED	Management strategies to adapt Alpine Space forests to climate change risk	2009-2012	www.manfredproject.eu
	START_it_up	State-of-the-Art in Risk Management Technology: Implementation and Trial for Usability in Engineering Practice and Policy	2013-2014	http://startit-up.eu
	WikiAlps	A wiki for capitalising on spatial-development projects	2013-2014	www.wikialps-project.eu
Echelon national				
GICC	**DECLIC**	Drôme : Eau, Climat et Impacts liés aux Changements		http://declic.ujf-grenoble.fr/
Echelon interrégional				
PHENOCLIM	**Phénoclim**	Phénologie et changement climatique	2004-	www.creamontblanc.org
Alpages sentinelles	**Alpages sentinelles**	Dynamiques des espaces agro-pastoraux d'altitude	2000-	www.irstea.fr/linstitut/alpages-sentinelles
Observatoire ORCHAMP	**ORCHANP**	Observatoire des Relations Climat-Homme-milieux Agro-sylvo-pastoraux du MassifalPin	2015-	www.cbn-alpin.fr
Echelon régional				
ARC-Environnement	**Plusieurs projets**	Parmi les thèmes abordés : « les risques naturels », « les effets du changement climatique », « Biodiversité, écosystèmes et paysages » ou encore « Les outils de connaissance de l'environnement »	2012 -	
Echelon infrarégional				
LabEx OSUG@2020	**V@ldrôme**	Aide à la décision sur l'analyse de la vulnérabilité aux changements climatiques : une collaboration en recherche-action avec le Département de la Drôme.	2012-2012	www.osug.fr/labex-osug-2020

TABLE 1 : Exemples de Projets européens et nationaux sur la forêt, le changement climatique et les risques naturels dans l'ouest des Alpes.

2. MECANISMES DE REPONSE DES ESPECES AUX CHANGEMENTS CLIMATIQUES

Trois mécanismes peuvent déterminer la réponse des espèces aux changements environnementaux : la plasticité phénotypique (Chevin *et al.*, 2013 ; Duputié *et al.*, 2015), la migration (M B Davis and Shaw, 2001) et l'adaptation génétique (Franks *et al.*, 2014 ; Jump & Peñuelas, 2005) (Figure 2). La plasticité phénotypique, qui est la capacité pour un même génotype d'exprimer différents phénotypes selon les conditions environnementales, permet aux individus de tolérer dans une certaine mesure les variations du climat à court terme. La diversité génétique au sein des populations et le brassage génétique lors des événements de reproduction peuvent également à court et moyen termes participer au maintien des populations dans leur environnement actuel. Si les changements deviennent trop importants, ces réponses peuvent ne pas suffire au maintien des espèces. La capacité de migration des espèces pour suivre le déplacement de leur enveloppe climatique (définit par l'ensemble des conditions climatiques qui permettent leur présence), ainsi que leur capacité d'adaptation participent à leur survie sur le long terme.

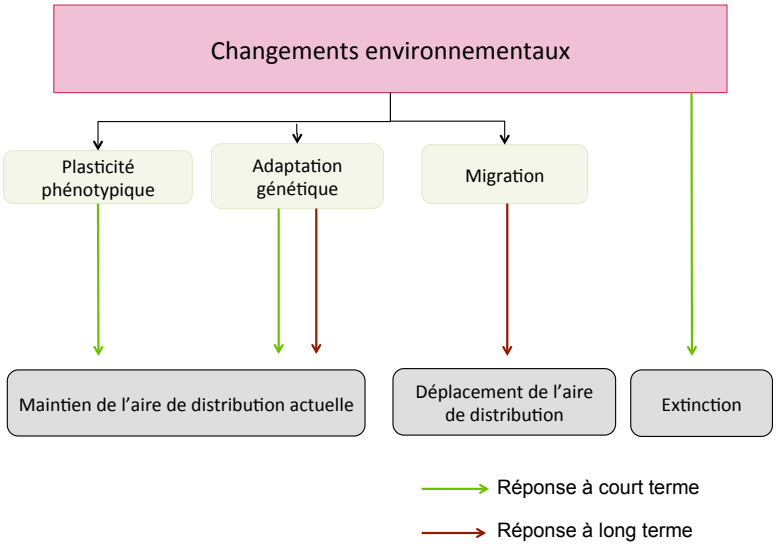


FIGURE 2 : Mécanismes impliqués dans la réponse aux changements environnementaux.

2.1. Le concept de niche écologique

L'habitat des espèces a été associé au concept de niche écologique par Grinnel en 1917, définissant la niche comme étant l'ensemble des sites où les individus d'une espèce pouvaient

vivre et se reproduire. Une autre définition fût ensuite proposée par Elton (1927) qui intègre les fonctions remplies par une espèce au sein de sa communauté ou de sa position dans un système trophique. Odum nomma la première définition l' « adresse » et la deuxième la « profession » de l'espèce (Odum, 1972). Hutchinson développa la définition de la niche grinneliène comme la région dans un espace multidimensionnel de facteurs environnementaux dans laquelle une espèce peut se maintenir (Hutchinson, 1957). Il proposa le concept de niche fondamentale et de niche réalisée. La niche fondamentale correspond à l'hypervolume à l'intérieur duquel l'espèce survit et se reproduit. La niche réalisée est le résultat de la niche fondamentale une fois les interactions biotiques et les perturbations intégrées. La répartition des espèces est associée généralement à la niche réalisée. Le concept de niche fût ensuite relié par Rosenzweig (1987), à la notion de trait (caractère) des espèces. Il définit la niche comme l'ensemble des caractères permettant à l'espèce de survivre dans un environnement donné. Beaucoup de caractères sont affectés par l'environnement et certains d'entre eux peuvent avoir un rôle clé dans les limites de répartition des espèces.

2.2. Le rôle clé des traits phénologiques et de leur plasticité

2.2.1. *Impact de la phénologie sur la valeur sélective*

La phénologie est l'étude de l'occurrence d'événements saisonniers chez les êtres vivants en relation avec les variations saisonnières du climat. Parmi ces évènements dit phénologiques, on peut citer en exemple : le débourrement, la floraison, le retour de migration ou encore la diapause hivernale.

Chez les espèces végétales et poïkilothermes, les rythmes saisonniers déterminent la capacité à acquérir des ressources, ils définissent la période de croissance avec le démarrage de la photosynthèse et de reproduction (Hoch, 2005 ; Schwartz, 2013). Ils apparaissent ainsi comme un facteur clé dans la stratégie de survie de ces espèces. Chez les autres espèces animales, les évènements phénologiques interviennent dans le succès de reproduction et la survie particulièrement chez les jeunes individus (Post, 2003 ; Sparks *et al.*, 2003). Les rythmes saisonniers peuvent être considérés comme la composante clé contrôlant la niche des espèces et la réalisation de cette niche dans l'espace géographique (Chuine, 2010). Les traits

phénologiques sont adaptatifs, c'est-à-dire qu'ils ont un impact important sur la valeur sélective[2] des espèces (Rathcke and Lacey, 1985) ; (Reekie and Bazzaz, 2005). Chez les plantes, la période de floraison affecte le succès de maturation ainsi que la qualité des descendants (Pigott & Huntley, 1981 ; Lacey *et al.*, 2003), mais aussi le succès de pollinisation et le taux de prédation des graines et des fruits (Levin, 2006). Au nord des limites de répartition des espèces ainsi qu'à leurs limites altitudinales supérieures, la longueur de la saison de croissance diminue en lien avec la température (Paulsen *et al.*, 2000 ; Morin *et al.*, 2007) . Les espèces végétales ont moins de temps pour effectuer leur croissance et leur reproduction, elles doivent ainsi adapter leur cycle annuel de développement aux conditions climatiques rencontrées au sein de leur aire. Les feuilles/fleurs au moment du débourrement/floraison étant parmi les organes les plus sensibles au gel, les arbres doivent synchroniser leur date de débourrement avec leur environnement afin d'éviter les dommages causés par des gel tardifs au printemps (Lenz et al., 2016).

Les traits phénologiques ont un potentiel d'évolution rapide (Etterson & Shaw, 2001 ; Levin, 2006). Chez les plantes et les insectes, on trouve à l'intérieur et entre les populations, de forts niveaux d'héritabilité des traits phénologiques ainsi qu'une forte variabilité génétique (Etterson & Shaw, 2001 ; Franks et al., 2007 ; Volis, 2007 ; Franks et al., 2014). Une différenciation génétique de la phénologie des populations au sein de l'aire est donc possible (Rehfeldt, 1989 ; Rehfeldt et al., 1999 ; Savolainen et al., 2007), ainsi qu'une évolution génétique des traits phénologiques sous l'effet du changement climatique (Savolainen *et al.*, 2004 ; Oddou-Muratorio & Davi, 2014). Cependant la plus grande partie de la variabilité du cycle annuel de développement au sein de l'aire de répartition est due à la très grande plasticité en réponse à la température et à la photopériode (Vitasse et al., 2013).

2.2.2. *Déterminisme environnemental des évènements phénologiques chez les plantes*

Pendant l'été, les bourgeons qui donneront des feuilles ou des fleurs se forment puis entrent à l'autotomne dans une phase d'endodormance. Durant cette phase, il n'y a pas d'activité physiologique quelles que soient les conditions extérieures (Downs & Bevington, 1981 ; Welling et al., 1997 ; Howe et al., 2000). Chez les ligneux, une photopériode courte et

[2] « Fitness » en anglais

des températures basses semblent déterminer l'entrée en endodormance (Thomas, 1997). Des températures basses[3] (<12°C) pendant quelques semaines voir plusieurs mois permettent de levée cette endodormance (Perry, 1971 ; Sarvas, 1974 ; Cannell & Smith, 1986 ; Lang et al., 1987). Le bourgeon entre alors dans une phase d'écodormance durant laquelle sa croissance se produit si les conditions extérieures sont favorables (Perry, 1971 ; Sarvas, 1974). Durant cette phase, la vitesse de croissance des cellules du bourgeon est d'autant plus grande que la température est élevée avec cependant un optimum devant se situer entre 20 et 30°C selon les espèces et très rarement mesuré (Chuine and Régnière, 2017). Certaines études ont également montré que plus la quantité de froid reçue pendant la phase d'endodormance, plus la vitesse de croissance des cellules était élevée une fois exposées à des températures élevées (Nienstaedt, 1966 ; Heide, 1993 ; Myking & Heide, 1995 ; Chuine & Cour, 1999). La phase d'écodormance prend fin lorsque la croissance des bourgeons en feuilles ou en fleurs développés est terminée.

Si l'effet de la photopériode pendant la phase d'endodormance n'a été encore que très peu étudiée, des études ont montrée un effet pendant la phase d'écodormance chez certaines espèces (Basler & Körner, 2012 ; Caffarra *et al.*, 2012 ; Laube *et al.*, 2014 ; Zohner *et al.*, 2016).

Les facteurs environnementaux qui semblent impliqués dans le déterminisme de la sénescence foliaire (changement de couleur suivi de l'abscision) sont la diminution de la photopériode et les températures basses (Addicott, 1968 ; Koike, 1990 ; Keskitalo, 2005).. Lors des étés particulièrement chauds, les températures élevées et le déficit hydrique peuvent induire une senescence foliaire plus précoce ainsi qu'une carence en éléments minéraux (Smart, 1994). En effet, durant la phase de changement de couleur, les feuilles jaunissent (par destruction des chloroplastes et perte des chlorophylles) et les nutriments, principalement l'azote, le phosphore et certains minéraux qui sont difficiles à capter pour les arbres, sont remobilisés via le phloème. Ces nutriments transitent vers des feuilles plus jeunes ou vers les graines en croissance, ou encore sont stockées dans des tissus de réserve de la plante pour la prochaine saison de croissance (Quirino et al., 2000). Si les feuilles tombent avant que le processus de changements de couleur ait pu avoir lieu, cette perte d'éléments minéraux peut compromettre la survie de l'arbre (Keskitalo, 2005).

[3] « Chilling » en anglais

2.2.3. *Les modèles phénologiques*

Le déterminisme environnemental des évènements phénologiques de printemps a été le plus étudié. Reaumur introduisit en 1735 le concept de somme de degrés-jour pour expliquer les variations interannuelles de la maturité du raisin. Il suppose que le temps de développement d'une plante dépend d'une action cumulée dans le temps de la température plutôt que d'une température à un temps donné. Ce concept, confirmé par de nombreuses études, est la première formulation d'un modèle phénologique qui est aussi le plus simple et le plus utilisé. La modélisation des évènements phénologiques s'est peu à peu développée au cours des trente dernières années, notamment afin de prédire les dates de débourrement et de floraison dans les conditions climatiques futures. Dans le domaine de la modélisation du fonctionnement du vivant nous pouvons citer trois grands types de modèle basés sur le triangle de Levins (1966) : les modèles théoriques ou analytiques, les modèles statistiques et les modèles basés sur les processus (Figure 3).

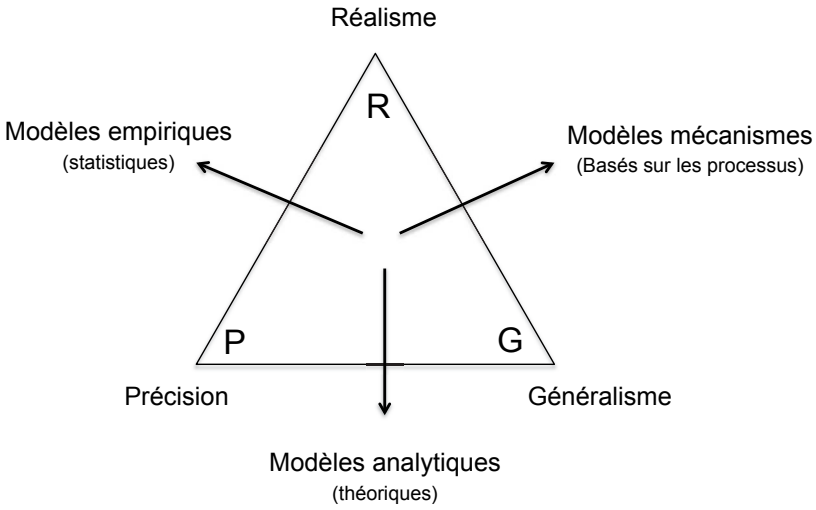
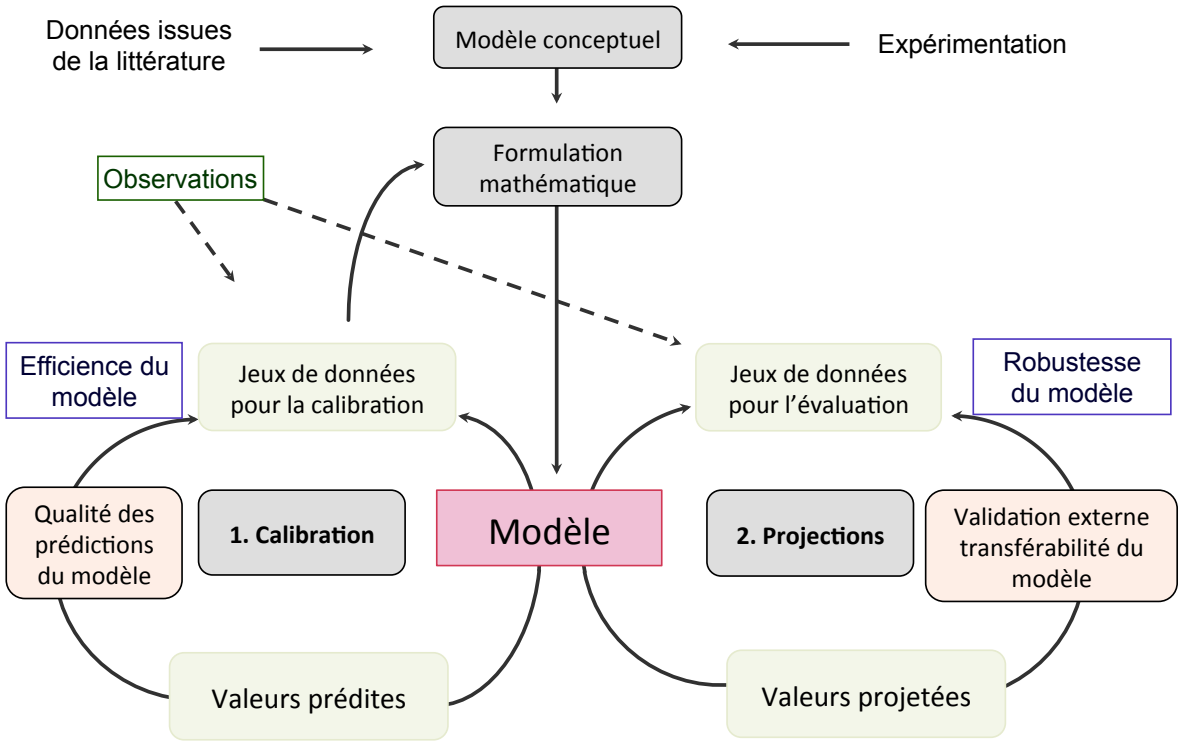


FIGURE 3 : Triangle de R. Levins sur les approches modélisatrices (1966), adapté par (Guisan and Zimmermann, 2000)

ENCADRE A : Etapes de conception d'un modèle

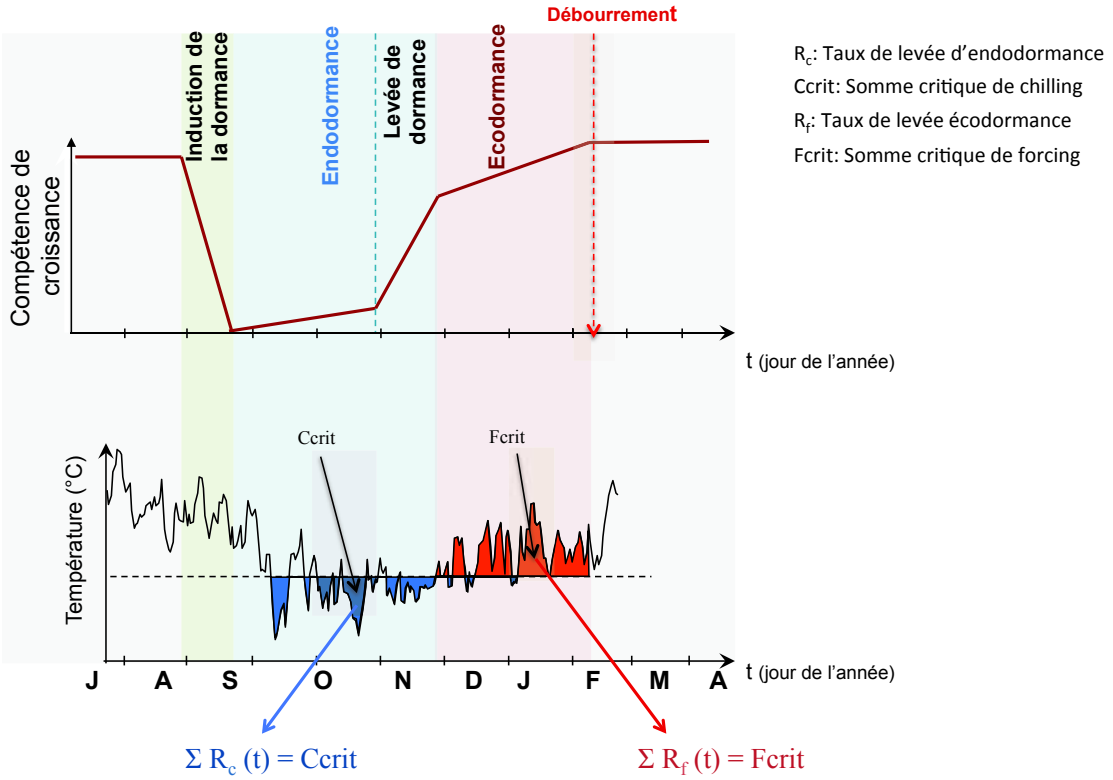


adaptée de (Guisan and Zimmermann, 2000)

On retrouve ces trois grands types de modèle en phénologie. Les modèles phénologiques théoriques sont basés sur les notions de coût et de bénéfice de produire des feuilles et permettent d'expliquer les différences de la durée de la saison de végétation entre les espèces (Kikuzawa, 1991 ; Kikuzawa, 1995). Les modèles corrélatifs quant à eux, expliquent les variations phénologiques par les facteurs climatiques le plus souvent par des relations linéaires (Chuine et al., 2013). Les paramètres de ces modèles n'ont pas d'explication écologique explicite. Enfin les modèles dits basés sur les processus décrivent mathématiquement les mécanismes de fonctionnement de l'espèce par des relations de cause à effet avec les différentes variables du milieu. Les paramètres de ces modèles peuvent être mesurés et ont une interprétation écologique. Les modèles basés sur les processus doivent s'appuyer le plus possible sur des résultats expérimentaux afin de pouvoir tester des hypothèses. Ils peuvent également en retour permettre de fournir de nouvelles hypothèses pour la recherche expérimentale. Il existe de nombreux modèles phénologiques basés sur les processus. On peut distinguer deux grande classes : les modèles à une phase, qui décrivent uniquement la phase d'écodormance et les modèles à deux phases décrivant la phase endodormance ainsi que la phase d'écodormance (Encadré B). Au sein de chaque classe, les modèles diffèrent par leurs fonctions de réponse à la température.

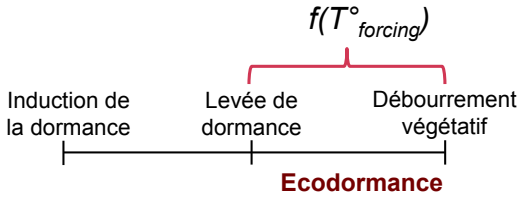
La modélisation constitue un outil puissant pour établir des projections dans de nouvelles conditions (Encadré A). Mis à part les modèles théoriques qui ont un but essentiellement conceptuel, il n'est pas évident de savoir quel type de modèles privilégier, entre les modèles corrélatifs et les modèles basés sur les processus, pour réaliser des projections dans de nouvelles conditions, notamment futures.

ENCADRE B : Les modèles phénologiques basées sur les processus

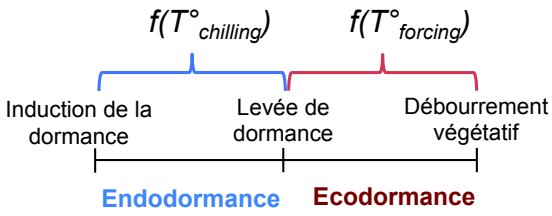


R_c: Taux de levée d'endodormance
Ccrit: Somme critique de chilling
R_f: Taux de levée écodormance
Fcrit: Somme critique de forcing

Modèles à une phase



Modèles à deux phases



Le réalisme des modèles basés sur les processus tend à leur accréditer une plus grande robustesse, et un niveau de confiance plus élevé, notamment dans de nouvelles conditions. Cependant, ceci reste pour ainsi dire à l'état de croyance et n'a jamais été vérifié, notamment pour les modèles phénologiques.

2.2.4. *Impacts des changements climatiques sur les traits phénologiques*

La phénologie est une discipline ancienne qui remonte au 18ème siècle et qui, du fait du réchauffement climatique, connaît un regain d'intérêt dans le domaine de la recherche en écologie. Les évènements phénologiques des plantes étant fortement corrélés aux températures, la phénologie s'impose comme un indicateur direct du réchauffement climatique.

L'occurrence des événements phénologiques a beaucoup évolué ces dernières décennies. Les évènements de printemps sont plus précoces depuis les années 1970 en réponse au réchauffement climatique (Walther et al., 2002 ; Parmesan & Yohe, 2003 ; Menzel et al., 2006 ; Fu et al., 2014). En Europe tempérée, la saison de végétation chez les arbres a avancé en moyenne de 2.3 jours par décennie au cours des 40 dernières années (Parmesan & Yohe, 2003 ; Root et al., 2003). Sur la période 1980 à 2013 cette tendance pour le débourrement correspond à un avancement de 3.4 jours par degré de réchauffement (Fu et al., 2015). L'occurrence des événements d'automne subit également des changements avec une tendance à être plus tardive (en moyenne d'un jour par décennie) (Parmesan & Yohe, 2003 ; Root et al., 2003 ; Menzel et al., 2006). Chez les arbres, comme d'autres organismes vivants à temps de génération long (> 1 an) ces changements sont essentiellement le résultat de la plasticité des traits phénologiques et non de changements évolutifs (Berteaux et al., 2004) contrairement à des organismes vivants à temps de génération très court (Bradshaw and Holzapfel, 2001).

Cette plasticité des traits phénologiques peut s'avérer bénéfique mais aussi néfaste pour la valeur sélective des individus en climat changeant notamment aux limites d'aires de répartition (Duputié et al., 2015). Par exemple l'étude de Duputié *et al.*, (2015), a montré que le réchauffement climatique permettrait d'augmenter la capacité de croissance et de mise en réserve du hêtre (*Fagus sylvatica* L.) et du chêne sessile (*Quercus petraea* Matt.) *via* un débourrement plus précoce, à sa limite Sud de leur aire de répartition. *A contrario,* la plasticité phénotypique de la date de débourrement chez le pin sylvestre (*Pinus sylvestris* L.)

serait insuffisante pour le maintien de l'espèce à sa marge Sud de répartition à cause d'un réchauffement de l'hiver trop important qui aurait pour conséquence de compromettre la levée d'endodormance et par voie de conséquence son débourrement.

Ainsi à l'échelle de l'individu, la plasticité phénologique peut affecter la croissance, la reproduction et *in fine* l'aire de répartition de l'espèce. A l'échelle des communautés, les décalages phénologiques peuvent avoir des effets sur les chaînes trophiques. Enfin à l'échelle de l'écosystème, les différents cycles de nutriments (Cooke and Weih, 2005) de l'eau (Hogg et al., 2000) et du carbone (Delpierre et al., 2009) peuvent être modifiés ainsi que la productivité (Richardson et al., 2013).

Les traits phénologiques ont un potentiel d'évolution rapide en cas de pression de sélection forte. Plusieurs études ont montré que les changements climatiques ont déjà induit des évolutions génétiques chez certaines espèces : insectes (Bradshaw and Holzapfel, 2001), mammifères (Berteaux et al., 2004), plantes (Franks et al., 2007). Cependant, le taux d'évolution serait insuffisant face à la vitesse des changements climatiques (Savolainen et al., 2004) ; (Jump and Peñuelas, 2005).

2.3. Migration

Au delà d'une certaine gamme de changements environnementaux, la plasticité phénotypique peut se révéler insuffisante pour permettre le maintien des espèces. Sur le long terme, la survie des espèces va dépendre en partie de la capacité de migration de leurs individus ou propagules pour suivre le déplacement de leur enveloppe bioclimatique.

La vitesse de migration des espèces est cependant très difficile à estimer particulièrement chez les arbres (Higgins et al., 2003). On peut distinguer des migrations de l'ordre de quelques centaines de mètres, principalement dues à la dispersion barochore et anémochore et des migrations longues souvent liées aux dispersions de type zoochore (incluant l'homme) ou hydrochore (Bacles et al., 2006). Les vitesses de dispersion à longue distance sont beaucoup moins étudiées car plus complexes alors qu'elles apparaissent comme un facteur essentiel pour prédire les capacités de migration futures des espèces.

Les vitesses de recolonisation postglaciaires mesurées d'après les études paléoécologiques s'avèrent plus élevées que celles estimées à partir des capacités actuelles de dispersion (Saltré et al., 2015). On parle du « paradoxe de Reid » (Reid & Reid, 1908 ; Clark,

1998). Chez le hêtre, la vitesse de migration postglaciaires a été estimée en Europe entre 270–280 mètres par an à sa marge Nord-Est où le climat s'est avéré limitant, et 560 – 630 mètres par an à sa marge Nord-Ouest où le climat n'a pas été un facteur limitant à sa migration. En comparaison aux dernières recolonisations postglaciaires où les paysages étaient relativement homogènes, la fragmentation du paysage et la modification des connectivités entre les écosystèmes liés aux activités humaines (Travis, 2003) pourraient entraver la migration des espèces (Hérault & Honnay, 2005 ; Meier *et al.*, 2012 ; Saltré *et al.*, 2015). Les phénomènes de compétition entre espèces affecteront également le processus de migration. En Europe, Meier *et al.*, (2012), ont montré que la vitesse de migration varierait de 163.3 à 79.1 mètres par an selon les scénarios climatiques pour les espèces pionnières et de 15.2 à 25.6 mètres par an pour les espèces post-pionnières ou de la dryade. Enfin, l'amplitude et la vitesse des changements climatiques prévus qui seront beaucoup plus élevées que celles rencontrées au cours du Quaternaires (+0.15°C par siècle durant d'Holocène) (Davis, 1976) affecteront les capacités de migration des espèces (Meier et al., 2012). Ainsi même en s'affranchissant de l'effet négatif de la fragmentation des paysages et en considérant que les espèces migrent aussi vites qu'au début de l'Holocène, de nombreuses études s'accordent pour prédire que la capacité de migration des arbres sera insuffisante pour éviter tout événement d'extinction locale (Pulliam, 2000 ; Malcolm *et al.*, 2002 ; Pereira *et al.*, 2011). Il a été montré également que les distances de migration actuelles ne permettront pas aux arbres de se déplacer aussi rapidement que leurs enveloppes bioclimatiques (Nathan *et al.*, 2011 ; Kremer *et al.*, 2012). Ainsi, la prise en compte des capacités de migration des espèces dans les modèles de répartition des espèces s'avère primordiale.

2.4. Adaptation génétique

La valeur sélective ou fitness d'un génotype se définie comme le succès reproducteur des individus portant ce génotype. Plus précisément, elle correspond au nombre moyen de descendants viables et reproducteurs à la génération suivante. La sélection naturelle permet de modifier les fréquences alléliques des gènes qui codes pour des traits reliés à la valeur sélective de l'individu. Cette modification se fait en faveur d'allèles qui sont avantageux dans un environnement donné. La variation spatiale des pressions de sélection induite par un environnement hétérogène produit une différentiation génétique des populations.

L'émergence d'une adaptation locale dans une population nécessite une pression de sélection assez forte, une diversité génétique de gènes non-neutres et des flux de gènes assez restreints. Les flux de gènes homogénéisent les fréquences alléliques entre populations localement adaptées et par conséquent réduisent le déséquilibre des fréquences alléliques généré par la sélection (Lenormand, 2002). La migration peut également introduire des allèles sélectionnés dans d'autres conditions environnementaux et qui s'avèrent sous-optimaux dans le nouvel environnent, diminuant ainsi l'adaptation locale (Lenormand, 2002). L'adaptation locale est ainsi déterminée par un équilibre « migration-sélection ». L'évolution génétique peut se produire à l'échelle de quelques générations (Berteaux et al., 2004), on parle alors de « microévolution » (Franks *et al.*, 2014 ; Lefèvre *et al.*, 2013 ; Alberto *et al.*, 2013).

La diversité génétique locale est une composante essentielle qui permet l'adaptation aux changements des conditions environnementales. Cependant dans le contexte des changements globaux, notamment avec fragmentation des paysages, la réduction de l'apport de diversité génétique par les flux de gènes, pourrait restreindre l'adaptation génétique des populations aux changements climatiques futures (Margaret B. Davis and Shaw, 2001).

Théoriquement, les flux de gènes entre populations localement adaptées pourraient favoriser la diffusion d'allèles favorables aux conditions environnementales futures. Ainsi, dans le contexte actuel des changements climatiques, les flux de gènes pourraient contenir des allèles pré-adaptés aux conditions environnementales chaudes et accélérer l'adaptation des populations dans les zones de moyennes à hautes latitudes et altitudes (Petit & Hampe, 2006 ; Savolainen *et al.*, 2007 ; Kremer *et al.*, 2012). Ces gènes pré-adaptés pourraient permettre le maintien des populations mais aussi faciliter l'extension des aires de distribution (Margaret B. Davis and Shaw, 2001).

Il est difficile de prédire le poids de ces trois mécanismes de réponse aux changements environnementaux que sont la plasticité phénotypique, la migration et l'adaptation génétique car des interactions complexes existent entre elles. Pour permettre la colonisation de nouveaux milieux, l'adaptation génétique et la dispersion doivent survenir en même temps (Margaret B. Davis and Shaw, 2001). Aussi, la migration dans un endroit donné peut favoriser la diffusion d'allèles s'avérant avantageux et permettre aux populations de répondre plus

efficacement à la sélection. Enfin, les réponses plastiques et les traits de dispersion peuvent évoluer sous l'effet de la sélection (Charmantier et al., 2008).

3. DEVELOPPER DE MEILLEURS OUTILS POUR PREVOIR LES CONSEQUENCES DU CHANGEMENT CLIMATIQUE SUR LES ESPECES ARBOREES ALPINES

3.1. Les questionnements actuels dans la communauté scientifique

Les écosystèmes de montagne offrent la possibilité de comprendre les réactions des végétaux, voire d'anticiper les changements à venir, en substituant la dimension temporelle par la dimension spatiale des gradients thermiques altitudinaux, on parle de « *space for time substitution* » (Halbritter et al., 2013). Même si les gradients altitudinaux ne correspondent pas uniquement à des gradients thermiques, ils permettent l'acquisition rapide de mesures multiples de traits physiologiques, morphologiques et phénologiques sur une large gamme de température. De plus, la mosaïque d'habitats à l'échelle méso- ou micro-topographique des régions de montagne (Scherrer and Körner, 2011) permet d'obtenir des sites idéaux pour l'étude des adaptations locales (Jump and Peñuelas, 2005).

Les Alpes sont particulièrement sensibles aux changements climatiques en cours et si le réchauffement s'avère plus rapide à haute altitude (Mountain Research Initiative EDW Working Group, 2015) la réaction des écosystèmes à ces changements ne serait pas linéaire le long du gradient d'altitude. Les Alpes apparaissent donc comme une zone particulièrement intéressante pour comprendre et anticiper les changements futurs encourus par la végétation.

L'avancement des événements de printemps chez des arbres serait plus important à haute altitude car l'augmentation des températures conduirait à des conditions pendant l'endodormance et l'ecodormance plus favorables, la gamme de température pendant l'hiver ayant été jusqu'ici sous-optimale pour l'endodormance (<3°C) (Güsewell *et al.*, 2017 ; Vitasse *et al.*, 2017), de même pour l'ecodormance au printemps. Or le principal risque pour les arbres lié à un débourrement plus précoce est l'exposition plus importante au gel tardif qui peut endommager les feuilles (Lenz *et al.*, 2013). Après la levée de dormance la résistance du

bourgeon au gel diminue progressivement pour atteindre un minimum au moment du débourrement (Sakai & Larcher, 1987 ; Lenz *et al.*, 2013). L'occurrence du débourrement est décisif pour minimiser les risques encourus par le gel tardif (Lenz et al., 2016). Les arbres possèdent une marge de sécurité contre les risques de dommages causés par le froid que l'on peut définir comme la différence entre la température minimale précédant le débourrement et la température moyenne de résistance au froid (LT_{50}) des feuilles au moment du débourrement (Lenz et al., 2013). Cette marge de sécurité est constante le long du gradient d'altitude (5 à 8.5 °C) ce qui explique pourquoi, en temps normal, le débourrement est plus tardif à haute altitude. Dans le contexte actuel du réchauffement climatique, les températures maximales augmentent plus rapidement que les températures minimales, ainsi la phénologie de printemps chez les arbres avance plus vite que les dates de gels tardifs particulièrement à haute altitude (Matiu et al., 2016). Les risques d'exposition aux gels tardifs des bourgeons augmentent à haute altitude alors qu'il reste quasiment inchangé à basse altitude (Vitasse et al., 2018). Cette différence peut s'expliquer par une tendance à la précocité des événements phénologiques de printemps plus importante à haute altitude, due à un réchauffement plus prononcé à la fin du printemps et à des conditions d'accumulation de chilling (de 0°C à 12° C selon les espèces (Lang *et al.*, 1987 ; Malagi *et al.*, 2015)) plus favorables (Vitasse et al., 2018).

Si les évènements phénologiques de printemps ont été de plus en plus précoces au cours des dernières décennies dû fait du réchauffement climatique, ce dernier pourrait ralentir cette tendance dans les prochaines décennies. Une étude portant sur sept espèces d'arbres dominants en Europe répertoriés sur 1245 sites, a évalué un ralentissement de 40% de la tendance à la précocité des dates de débourrement sur la période 1980 à 2013 (Fu et al., 2015). L'une des hypothèses proposées est que l'augmentation des températures en hiver pourrait devenir insuffisant pour l'accumulation de chilling ce qui retarderait la date de levée d'endodormance (Yu *et al.*, 2010 ; Chuine *et al.*, 2010), voire la compromettre, ainsi que le débourrement (Chuine et al., 2016). Une autre hypothèse est qu'un effet limitant de la photopériode durant la phase écodormance pourrait augmenter, ce qui limiterait les débourrements ou floraison trop précoces (Körner & Basler, 2010 ; Gauzere *et al.*, 2017). Ce risque concernerait essentiellement les arbres en limite sud de leurs aires de répartition et les individus de basse altitude en montagne.

La résistance aux gèles tardifs, l'occurrence des événements phénologiques ou encore le temps requis pour la maturation des tissus, apparaissent comme les facteurs clés qui déterminent les limites altitudinales de répartition des arbres[4] (Kollas *et al.*, 2014 ; Körner *et al.*, 2016), comme les limites de répartition latitudinales (Chuine and Beaubien, 2001) ; (Chuine, 2010).

Ces différents constats suscitent plusieurs questions :

(i) Le risque lié au gel tardif et le risque lié au retard des événements phénologiques de printemps auront-il le même degré d'importance ?
(ii) Quels sont et seront les processus limitant la répartition actuelle et future des espèces en montagne ?
(iii) Comment évolueront les limites altitudinales inférieures et supérieures des espèces le long des gradients altitudinaux ?

L'utilisation d'outil de modélisation peut permettre de répondre en parti à ces questions.

3.2. Les modèles d'aires de répartition

En biogéographie prédictive la modélisation est une approche qui permet de mieux cerner les processus limitant la répartition des espèces en testant par exemple des hypothèses, et d'établir des projections de changement de répartition géographique des espèces. Trois approches de modélisations sont possibles en biogéographie. La première approche concerne les modèles théoriques qui ont un but essentiellement conceptuel ou générique de l'évolution de la niche (Kirkpatrick & Barton, 1997 ; Barton, 1993 ; Duputié *et al.*, 2012 ; Chevin *et al.*, 2013). La deuxième approche cherche à expliquer la répartition des espèces dans le cadre de la théorie des niches selon Grinnel ou Hutchinson. Ces modèles historiquement appelés « modèles d'enveloppe » ont été renommés « modèles de niche[5] » ou « modèle d'habitat » ou encore modèles corrélatifs (Guisan & Zimmermann, 2000 ; Guisan & Thuiller, 2005; Dormann J Biogeo et al. 2012). Ces modèles cherchent à caractériser la niche de chaque espèce dans un espace de variables environnementales à partir de la répartition des espèces. Ils sont calibrés sur la répartition observée des espèces et utilisent différents algorithmes,

[4] « Treeline » en anglais
[5] « Niche-based models » en anglais

individuellement ou dans un ensemble, pour relier ces répartitions à différentes variables du milieu (Thuiller et al., 2005). Depuis le début des années 1990 cette approche est très largement utilisée (Huntley *et al.*, 1989 ; Lenihan & Neilson, 1993 ; Shao & Halpin, 1995 ; Iverson & Prasad, 1998 ; Guisan & Zimmermann, 2000 ; Thomas *et al.*, 2004 ; Randin *et al.*, 2006).

La troisième approche cherche à décrire la niche selon Rosenzweig. Ces modèles dits basés sur les processus[6] (ou basés sur la valeur sélective) développés plus récemment et moins courants, cherchent à identifier les traits et processus biologiques des espèces qui déterminent la valeur sélective des individus dans des conditions environnementales particulières (e.g. Régnière *et al.*, 2012 ; Chuine & Beaubien, 2001 ; Kearney *et al.*, 2010).

3.2.1. *Les modèles de niche corrélatifs*

Les modèles de niche permettent de construire des relations statistiques entre les présences et les absences ou l'abondance des espèces en fonction de différentes variables du milieu (principalement le climat et la topographie). Ces modèles décrivent la niche réalisée de l'espèce puisque les données proviennent de l'aire observée de l'espèce pour les calibrer. Si les premiers modèles de niche décrivaient surtout les conditions climatiques dans lesquelles l'espèce était trouvée (modèles de « boîte » ou enveloppe ; box or enveloppe ; (Iverson and Prasad, 1998), aujourd'hui les modèles se sont complexifiés en intégrant des facteurs autres que le climat comme la radiation (Austin and Van Niel, 2010) et en se basant sur des régressions paramétriques (GLM), semi-paramétriques (GAM) ou des black-box comme les réseaux neuronaux ou le *deep machine learning* (Bhattacharya, 2013), (Encadré C).

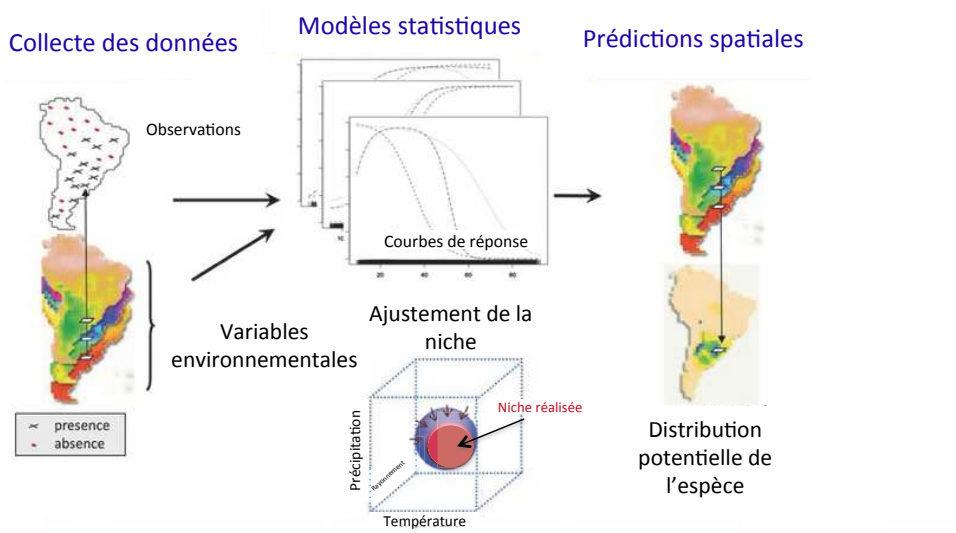
Le point fort de ces modèles est qu'ils peuvent être appliqués rapidement à n'importe quelle espèce dont la répartition géographique est connue. Ils permettent ainsi de prédire l'évolution future de la biodiversité (Thuiller, 2003 ; Thomas *et al.*, 2004 ; Thuiller *et al.*, 2005 ; Wilfried *et al.*, 2014).

Néanmoins, cette approche comporte un certain nombre de points faibles. Premièrement, elle suppose que les espèces sont en équilibre avec leur environnement (Svenning & Skov, 2004 ; Pearman *et al.*, 2008). Deuxièmement, ces modèles sont

[6] « Process-based models » en anglais

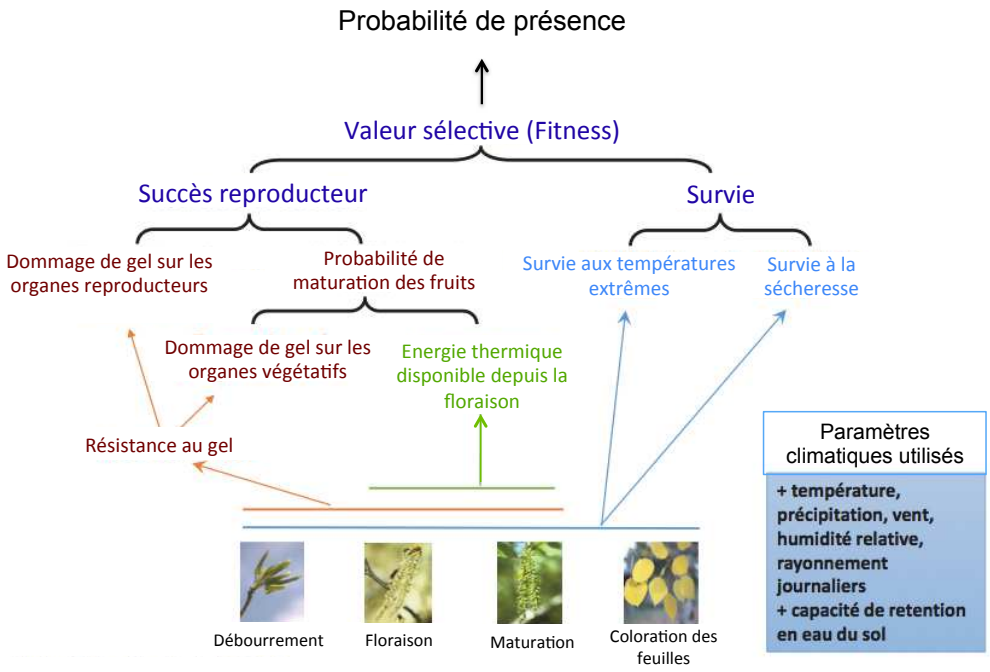
entièrement dépendants de la qualité de la représentation de l'aire de répartition observée de l'espèce. Pour calibrer ces modèles, toute la niche réalisée doit être représentée dans les n dimensions des variables prédictrices utilisées. Cependant, l'exacte connaissance de l'ensemble de l'aire d'une espèce peut s'avérer difficile notamment à l'échelle globale ou la résolution et le type de variables prédictives ne sont pas appropriés (Randin *et al.*, 2009 ; Austin & Van Niel, 2010). Ces modèles, dans leur formulation simple et sans être couplé avec d'autres modèles, (Dormann *et al.*, 2012 ; Schurr *et al.*, 2012) ne peuvent pas prendre en compte la plasticité de réponse des traits et l'évolution génétique des traits qui font le lien entre les variables du milieu et la présence de l'espèce (Hampe, 2004). Troisièmement, ces modèles ne peuvent pas être facilement validés puisqu'ils sont calibrés à partir de l'aire observée de l'espèce (Loehle & LeBlanc, 1996 ; Elith *et al.*, 2002 ; Fleishman *et al.*, 2003 ; Hampe, 2004). Ce problème d'autocorrélation spatial pose un problème pour la transférabilité des modèles vers d'autres régions ou les combinaisons de facteurs ne sont pas « analogues ». Les techniques d'échantillonnage qui partitionnent le jeu de données en deux parties pour la calibration puis pour la validation reste en partie biaisées à cause des fortes autocorrélations spatiales des données.

ENCADRE C : Les modèles de niches d'aire de distribution des espèces



d'après (Guisan et al., 2017)

ENCADRE D : Le modèle PHENOFIT



d'après (Chuine and Beaubien, 2001)

Quatrièmement, des études ont montrées que des modèles avec différentes méthodes statistiques aboutissent à des projections futures d'aire de répartition beaucoup plus différentes entre elles qu'elles ne le sont entre différents scénarios climatiques, traduisant ainsi leur manque de robustesse (Thuiller *et al.*, 2004 ; Thuiller, 2004). Enfin, de part leur construction, leur utilisation en dehors de la gamme climatique sur laquelle ils ont été ajustés paraît théoriquement invalide.

Cette approche doit donc être utilisée avec précaution et avec une connaissance des marges d'incertitude sur les prédictions effectuées.

3.2.2. *Les modèles de niche basés sur les processus*

Ces modèles simulent le fonctionnement biologique en fonction des conditions environnementales du milieu, principalement la température, les précipitations, ou encore la photopériode Ils estiment des valeurs de traits adaptatifs, en général plastiques, qui sont ensuite agrégés de façon mécaniste afin d'estimer les deux composantes de la valeur sélective : la survie et le succès reproducteur annuel d'individus (ou groupe d'individus) moyens d'une population. Ils attribuent aux paramètres des modèles une signification biologique, ce qui leur permet de s'affranchir de la répartition géographique de l'espèce pour leur calibration. Ces modèles permettent d'expliquer et d'évaluer l'impact des facteurs abiotiques (et éventuellement biotiques) sur la répartition géographique (Chuine and Beaubien, 2001). Ainsi, ils utilisent le concept de niche fondamentale et simulent l'aire potentielle de l'espèce. L'indépendance des données simulées et observées permet de tester des hypothèses sur la prépondérance des facteurs climatiques sur la répartition. Les simulations issues de ces modèles dans des conditions changeantes du climat permettent d'étudier, l'impact de la plasticité phénotypique sur la taille d'aire de répartition et la largeur de niche, ainsi que de celle de l'éventuelle différentiation génétique entre populations au sein de l'aire.

Cette approche nécessite une bonne connaissance du fonctionnement biologique de l'espèce et des processus impliqués dans la répartition de l'espèce. Pour la calibration des sous-modèles simulant les processus, des jeux de données issus d'observations ou d'expérimentations sont nécessaires. Les courbes de réponses étant spécifiques, il est difficile et long d'adapter les modèles à différentes espèces.

Parmi ce type de modèle, un seul à ce jour a été développé pour les arbres. Ce modèle appelé PHENOFIT (Chuine & Beaubien, 2001), estime une probabilité annuelle de survie et un succès annuel de reproduction qui dépend étroitement de la réalisation du cycle annuel de développement par rapport à l'occurrence de différents stress hydriques et thermiques (Encadré D). Ce modèle calcule pour un individu moyen d'une espèce une probabilité de présence sur plusieurs années estimée par le produit de la probabilité de survie et de la probabilité annuelle de produire des graines viables. PHENOFIT est composé de plusieurs sous modèles mécanistes : des modèles phénologiques (Chuine, 2000) ; un modèle de résistance au gel ; un modèle de survie (Chuine & Beaubien, 2001 ; Morin & Chuine, 2005), un modèle de succès reproducteur (Chuine & Beaubien, 2001). Une description détaillée du modèle est présente en Annexe 1 du manuscrit.

Ce modèle a été utilisé notamment pour prédire l'évolution de la répartition géographique de différentes espèces arborées selon différents scénarios climatiques à l'échelle de la France (Cheaib et al., 2012), de l'Amérique du Nord (Morin et al., 2009) ou encore de l'Europe (Duputié et al., 2015). Dans les études de Saltré *et al.*, (2013 ; 2015) le modèle PHENOFIT a été couplé avec un model démographique simple et un model phénoménologique (non mécaniste) de migration basé sur un processus ponctuel de Gibbs qui prend en compte la dispersion et la compétition intra-spécifique (Saltré et al., 2009). Une nouvelle version de PHENOFIT (version 5) est en cours de validation. Cette version sera plurispécifique et pourra intégrer des variations de réponse pour trois classes d'âge d'une espèce.

Afin d'avancer dans la compréhension de la niche des espèces et des facteurs régissant leur répartition, la comparaison de ces deux grands type de modélisation est nécessaire. La première comparaison d'un modèle d'aire de répartition basé sur les processus (PHENOFIT) avec un modèle statistique (BIOMOD) a été réalisée par (Morin and Thuiller, 2009). Cette étude a montré que si globalement les modèles montrent les mêmes tendances, le modèle basé sur les processus est plus conservateur c'est à dire qu'il prévoit moins d'extinction pour la fin du siècle. Une étude suivante a comparé un plus grand nombre de modèles d'habitats avec plusieurs modèles basés sur la valeur sélective (Cheaib et al., 2012). Les résultats vont dans le même sens que l'étude précédente mais montre que pour certaines espèces tous les modèles s'accordent sur l'évolution de l'aire de répartition.

3.3. L'acquisition de données par la science participative

3.3.1. *Du citoyen à la recherche*

Les sciences participatives ou sciences citoyennes sont des programmes scientifiques auxquels spécialistes ou amateurs peuvent contribuer par la collecte d'observations sur la base du volontariat. Ces programmes doivent dans un premier temps être pensés pour répondre à une question de recherche scientifique. Le protocole proposé pour y répondre doit être simple mais rigoureux. Il ne doit pas exiger de connaissances techniques trop complexes pour pouvoir être réalisé par des non-spécialistes. Cette condition permet ainsi de renforcer la fiabilité des données. Ces programmes permettent l'acquisition de quantités importantes de données sur le long terme et à large échelle géographique, ce qui ne peut être réalisé par un programme de recherche exécuté uniquement par des équipes scientifiques. Ces programmes présentent un intérêt d'autant plus marqué pour la recherche dans le contexte actuel des changements climatiques où des observations sont nécessaires pour comprendre et évaluer au plus vite la réponse des écosystèmes. C'est un des atouts principaux des programmes de science participative (McKinley et al., 2017 ; Kaartinen et al., 2013). Ces données doivent être utilisables pour répondre à des questions de recherche et peuvent conduire à des publications reconnues par la communauté scientifique internationale.

Les sciences participatives permettent également d'éduquer et de sensibiliser sur certains enjeux tel que la protection de la biodiversité à travers l'implication citoyenne et la pédagogie par l'action. Ces programmes offrent également la possibilité de rejoindre une communauté partageant des centres d'intérêts communs et prenant part au monde de la recherche.

Les sciences citoyennes ne sont pas nouvelles. Au début du 20ème siècle, les premiers programmes d'observations impliquant les citoyens apparaissent aux USA et au Royaume-Uni. Le plus célèbre est le Christmas Bird Count qui consiste à un comptage des oiseaux. En France, le Suivi Temporel des Oiseaux Communs (STOC) est la première approche d'observation participative de la biodiversité. A partir des années 2000, les programmes de sciences participatives se sont multipliés. En plein essor, on compte aujourd'hui en France 116 observatoires qui proposent des programmes impliquant en tout plus de 60 000 participants. Les domaines sont variés : oiseaux (« Observatoire des rapaces »), mollusques

(« Espion des Grands fonds »), plantes (« Sauvages de ma rue», insectes pollinisateurs (« SPIPOLL »), classification de galaxies («Galaxy Zoo »), etc.). En France, ces programmes sont recensés par le Comité National Sciences Participative.

3.3.2. *Phenoclim, observatoire de la phénologie des arbres en montagne*

Le Centre de Recherches sur les Ecosystèmes d'Altitude (CREA Mont-Blanc ; association type loi 1901), a pour vocation d'allier recherche scientifique sur les écosystèmes d'altitude et de partager des savoirs avec le grand public. L'équipe du CREA, composée de chercheurs et de médiateurs scientifiques, anime notamment des programmes de sciences participatives.

La compréhension des modifications environnementales en cours nécessite la mise en place de réseaux de suivi et des plans d'observations spécifiques sur le long terme. Le CREA Mont-Blanc, dans le cadre du programme Phénoclim (www.phenoclim.org), étudie depuis 2004 la phénologie de plusieurs espèces végétales (dates d'ouverture des bourgeons, floraison, feuillaison et changement de couleur des feuilles) et animales (dates de reproduction, migration) communes sur l'ensemble des Alpes. Phénoclim est un programme de sciences participatives qui vise à collecter des données pour la recherche scientifique et en même temps à sensibiliser le grand public à l'impact des changements climatiques sur la végétation et la faune. Le réseau d'observateurs Phénoclim, s'étend en France (Alpes, Pyrénées, Vosges, Jura, Massif central), en Italie, en Suisse, en Espagne et même aux États-Unis.

Ce programme a collecté à ce jour environ 35 000 observations sur l'ensemble du massif alpin. La couverture de stations de Météo-France étant faible et les hétérogénéités des températures fortes en montagne (ex. inversions et continentalité), le CREA a installé à proximité de certains sites d'observation des stations de mesure de température, qui aujourd'hui sont au nombre de 76. Elles enregistrent toutes les 15 min la température à 5 cm de profondeur dans le sol, à la surface du sol, à 30 cm du sol et à 2 m sont enregistrés. Durant la saison hivernale, les hauteurs de neige sont relevées par les participants. Cette initiative a permis d'accumuler un grand nombre de données climatiques en parallèle avec les observations phénologiques dans les Alpes.

Le programme regroupe plusieurs catégories de participants (Figure 4) : des enseignants avec des élèves dont les plus jeunes ont huit ans et qui peuvent construire un projet pluridisciplinaire autour du programme (biologie, mathématiques, poésie, dessin...). Des particuliers, plutôt peu spécialistes. Des associations et espaces protégés, qui utilisent Phénoclim à double escient : pour le suivi de leur territoire par leurs gardes-moniteurs et pour leur mission d'accueil du public, scolaires ou touristes. Enfin le programme est également composé des salariés d'entreprises, tel que Orange™ qui mobilise ses collaborateurs dans les Alpes. Depuis 2014 la participation reste similaire entre années avec en moyenne 1500 observations au printemps toutes espèces végétales confondues réparties sur environ 70 sites (Figure 5).

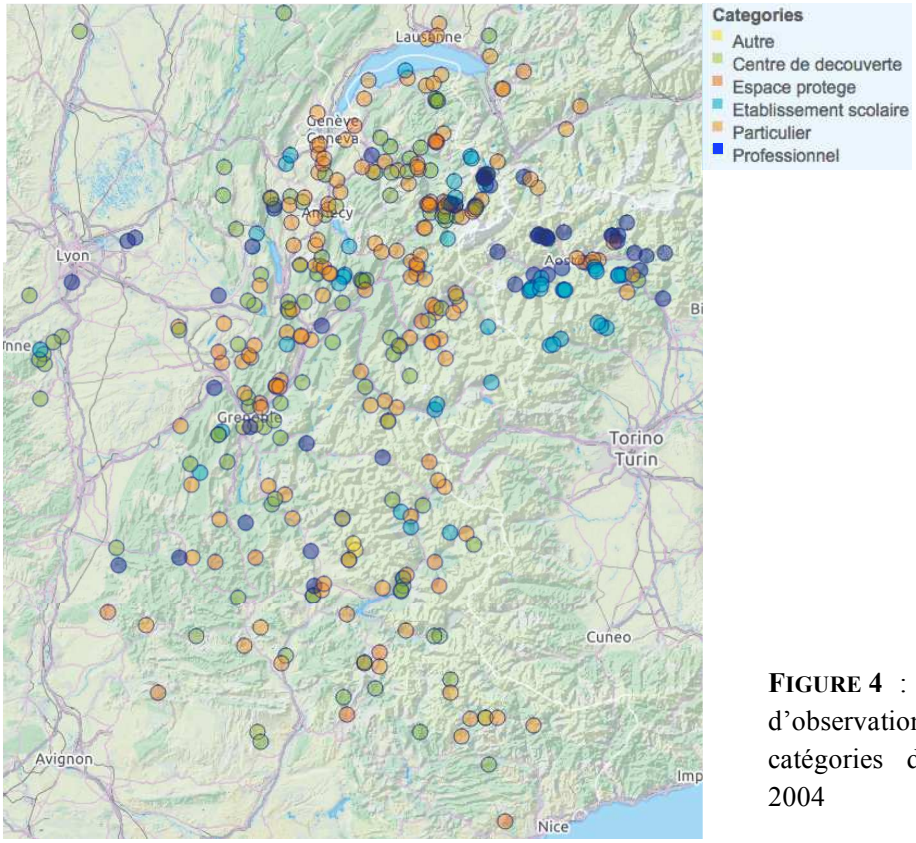


FIGURE 4 : Répartition des sites d'observations dans les Alpes par catégories d'observateurs depuis 2004

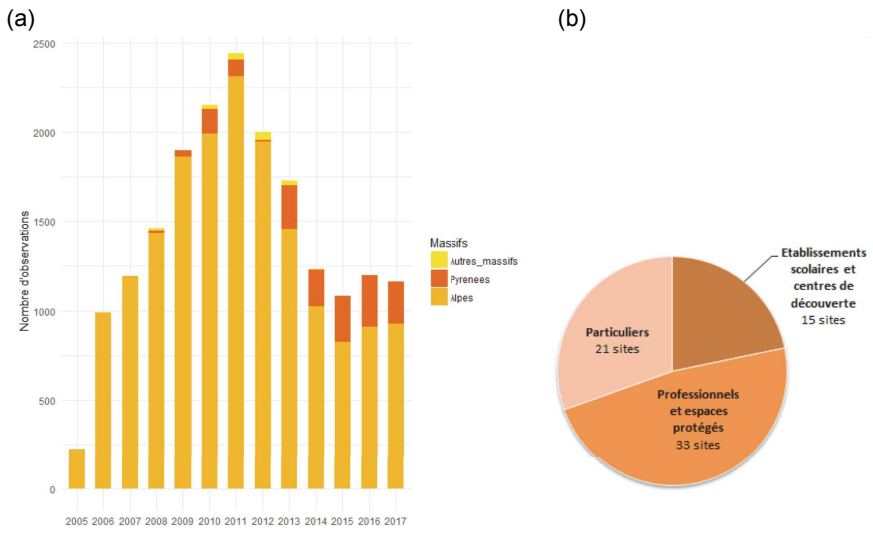


FIGURE 5 : Evolution du nombre d'observations printanière par massif montagneux depuis 2005 (a) et répartition par catégorie de participant des sites suivis au printemps 2017 (b)

Phénoclim travaille depuis 2007 en partenariat avec l'Observatoire des Saisons (ODS) (www.obs-saisons.fr), qui a été initié par un Groupement de Recherche du CNRS (GDR 2968 SIP-GECC). Alors que Phénoclim est implanté sur les zones de montagne, l'ODS toutes les régions de plaine à l'échelle de la France métropolitaine depuis 2007. Depuis 2017, Phénoclim et ODS constituent un des onze observatoires de la phénologie du SOERE TEMPO (https://www6.inra.fr/soere-tempo), réseau d'observatoires dédiés à la phénologie de l'ensemble du règne vivant (espèces végétales et animales, exploitées et sauvages).

Le protocole « végétation » suivit par les observateurs du programme Phénoclim :

Les participants sont invités à choisir dans un rayon de 500 mètres 3 espèces parmi les 13 espèces d'arbres et de plantes fréquentes en montagne : le mélèze, l'épicéa, le sapin pectiné, le pin sylvestre, les bouleaux pubescents et verruqueux, le frêne, le hêtre, le noisetier, le lilas commun, le sorbier des oiseleurs, la primevère officinale et le tussilage. Pour chaque espèce choisie, 2 individus au minimum (3 recommandées) doivent être suivis. Au printemps, trois stades sont à observer : le débourrement, la feuillaison, la floraison. Les fiches de suivies des espèces étudiées dans ce travail de thèse sont présentes en Annexe 2 du manuscrit.

Le débourrement correspond à l'ouverture des bourgeons végétatifs. Les nouvelles feuilles sont visibles à travers les écailles du bourgeon. Le stade débourrement doit être noté quand 10% des bourgeons de l'arbre sont en phase d'ouverture (BBCH 07). La feuillaison

correspond à l'ouverture des nouvelles feuilles. La feuille est entièrement ouverte, le pétiole apparent et la forme reconnaissable même si la feuille n'a pas sa taille adulte. Le stade feuillaison doit être noté quand 10% des feuilles de l'arbre sont formées (BBCH 11). La floraison correspond au moment où les pétales sont suffisamment ouverts pour laisser voir l'intérieur de la fleur. Le stade floraison doit être noté lorsque 10% des fleurs sont ouvertes (BBCH 61).

A l'automne, deux stades sont à observer : le début et la moitié du changement de couleur. Le début de changement de couleur doit être noté lorsque les premières feuilles de l'arbre, soit environ 10% du feuillage, ont changé de couleur (BBCH 91). La moitié de changement de couleur doit être noté lorsque 50% des feuilles de l'arbre ont changé de couleur (BBCH 95).

Au printemps ou à l'automne, les participants doivent visiter leur zone d'étude au moins une fois par semaine pour pouvoir identifier au mieux les stades phénologiques à noter.

Une fois ces données acquises, les participants sont invités à transmettre leurs observations via le site internet Phénoclim (www.phenoclim.org) ou via une application Smartphone relié à leur compte personnel.

L'utilisation de la base de données Phénoclim a nécessité un nettoyage pour retirer ou corriger les erreurs de saisie. En moyenne trois individus d'une même espèce sont suivis par site. Les données ont été moyennées par site/année/espèce/stade et les données des sites ayant un écart-type (σ) supérieur à 7 ont été vérifiées et parfois corrigées. Nous avons aussi vérifié pour chaque année, si la moyenne par site (Moy_site) était inférieure à la moyenne sur les Alpes (Moy_Alpes) - $3*\sigma$ ou supérieure à Moy_Alpes $+3*\sigma$.

4. OBJECTIFS ET STRUCTURE DE LA THESE

Cette thèse s'inscrit dans la problématique générale visant à comprendre la réponse des espèces arborées au réchauffement climatique dans les Alpes et développer des outils pour évaluer cette réponse dans le futur.

Les trois objectifs principaux de cette thèse sont :

(i) identifier les mécanismes / facteurs qui expliquent les variations des événements phénologiques de printemps de cinq essences forestières (noisetier, frêne, bouleau, mélèze et épicéa) au cours des huit dernières années à travers les Alpes et lors d'années très chaudes et très froides.

(ii) évaluer et d'améliorer les modèles phénologiques de printemps existants pour ces cinq espèces afin de prédire au mieux ces événements dans le futur dans les Alpes.

(iii) prédire à très fine échelle spatiale la répartition actuelle et future du frêne, du bouleau et du mélèze et identifier les processus physiologiques qui s'avèrent limitant pour la répartition, le long des gradients altitudinaux dans les Alpes.

Pour répondre aux objectifs précédents, nous avons suivi une démarche en 4 étapes, correspondant aux différents chapitres de cette thèse (Figure 6). Les données utilisées proviennent du programme de science participative Phénoclim. Ces chapitres s'articulent sur différentes échelles spatiales et temporelles (Figure 7).

Dans le **Chapitre 1** nous avons cherché à évaluer les effets du réchauffement de l'hiver par rapport au réchauffement du printemps sur les phases phénologiques le long d'un gradient d'altitude. Nous avons testé l'hypothèse selon laquelle un manque de froid (chilling) pendant l'hiver retarderait la levée de la dormance et par conséquent la date de débourrement et de floraison. Nous avons utilisé huit ans d'observations phénologiques et de températures pour cinq espèces d'arbres (noisetier, frêne, bouleau, mélèze et épicéa) à l'échelle des Alpes. Ce chapitre a fait l'objet d'une publication dans Agricultural and Forest Meteorology, (Asse et al., 2018).

L'objectif du **Chapitre 2** a été de comparer l'efficience et la robustesse des modèles phénologiques corrélatifs développés dans le Chapitre 1 et des modèles basés sur les processus paramétrés dans ce chapitre. Ces modèles présentent différents niveaux de complexité selon la prise en compte ou non de la phase d'endodormance et selon le type de réponse à la température. Nous avons ensuite effectué une comparaison des projections des dates de débourrement obtenues par ces modèles phénologiques sur l'ensemble du massif des Alpes à une résolution de 8 km sur la période 1950 - 2100. Ce chapitre a fait l'objet d'un manuscrit soumis à Global Change Biology, (Asse et al, submitted)

Le **Chapitre 3** visait à développer des modèles phénologiques basés sur les processus afin de tester des hypothèses issues de la littérature expérimentale quant au déterminisme environnemental des dates de débourrement. Les hypothèses testées concernent la phase d'écodormance. La température moyenne journalière est classiquement utilisée dans la modélisation de cette phase. Ici nous avons développé des modèles prenant en compte d'autres facteurs liés à la température comme l'amplitude thermique entre le jour et la nuit, la température maximale, la température au levée du jour ou encore la température du sol. L'efficience et la robustesse de ces différents modèles ont été comparées. Ce chapitre a fait l'objet d'un manuscrit achevé et qui sera soumis très prochainement à un journal.

Le **Chapitre 4** représente l'accomplissement des chapitres précédents. Les modèles phénologiques développés et paramétrés dans les précédents chapitres ont été intégrés dans le modèle d'aire de répartition basé sur les processus, PHENOFIT (Chuine & Beaubien 2001). L'originalité de ce travail réside dans l'utilisation de ce modèle à fine résolution spatiale (50 mètres), ce qui n'avait encore jamais été réalisé. Après la paramétrisation du modèle pour le frêne, le bouleau et le mélèze, nous avons réalisé des projections de leur aire de répartition potentielle sur les Ecrins pour étudier les variations de leurs limites altitudinales de 1950 à 2100 selon deux scénarios climatiques. Nous avons ensuite cherché à déterminer quels traits ou processus biologiques étaient impliqués dans ces variations. A ce jour, cette partie nécessite des analyses complémentaires pour pouvoir être publiée. Elle est rédigée en français selon la structure d'un article scientifique.

En trame de fond de ce travail, l'objectif est de valoriser les données d'un programme de science participative afin de mettre en évidence que ces initiatives, si elles sont bien menées,

peuvent permettre de contribuer à des travaux de recherche de qualité, originaux et reconnus par la communauté scientifique internationale.

En parallèle de ce travail de thèse, j'ai eu en charge la coordination et l'animation du programme Phénoclim durant les deux premières années de mon contrat de thèse.

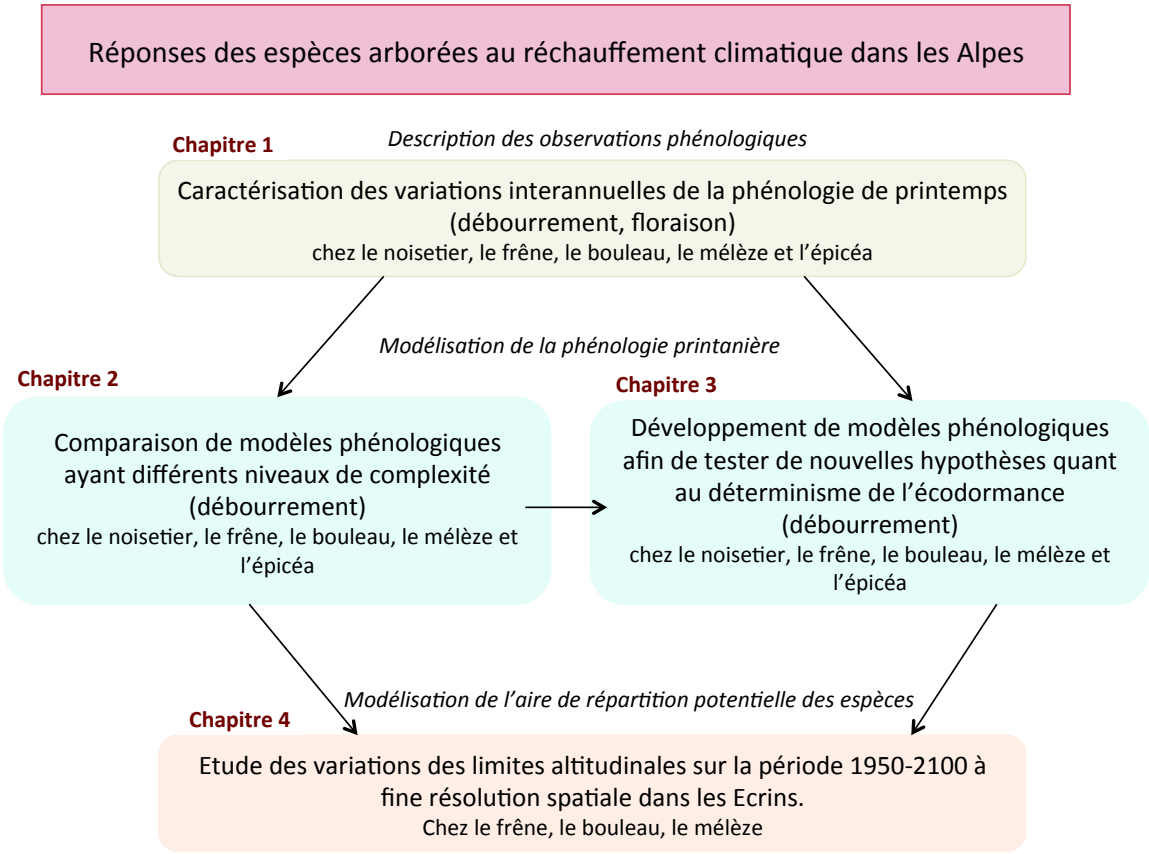


FIGURE 6 : Structure de la thèse

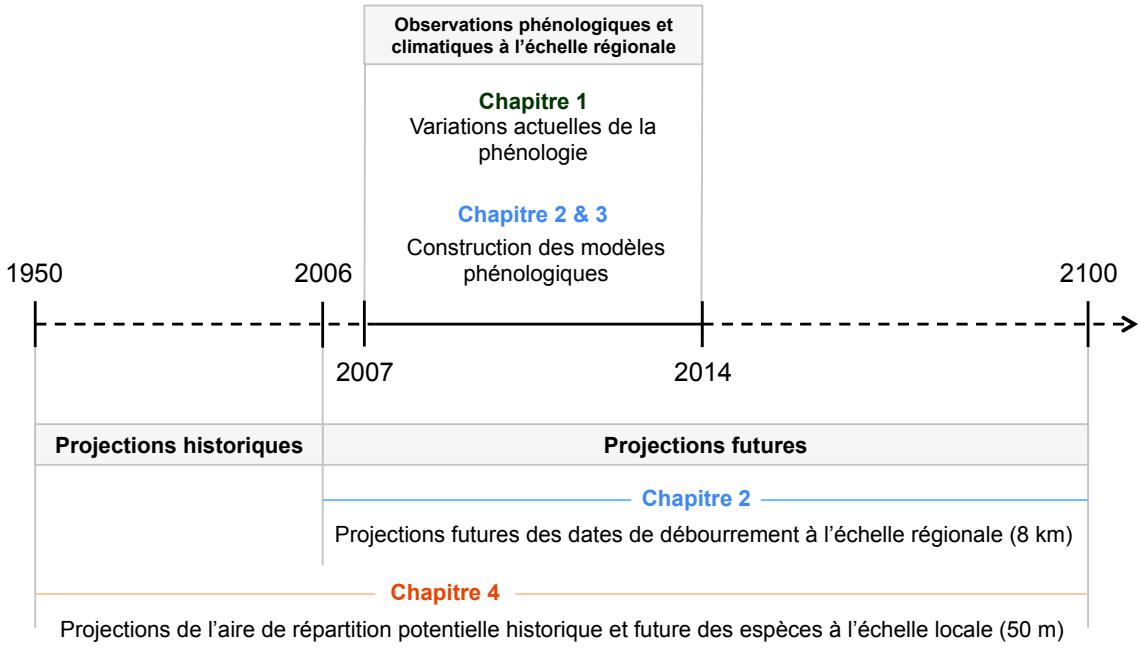


FIGURE 7 : Structure de la thèse dans le temps et l'espace

CHAPITRE 1

CARACTERISATION DES VARIATIONS INTERANNUELLES DE LA PHENOLOGIE DE PRINTEMPS CHEZ LES ESPECES ARBOREES DANS LES ALPES

Corylus avellana L.

Aquarelle de Fabrice Bonne

Agricultural and Forest Meteorology 252 (2018) 220–230

Contents lists available at ScienceDirect

Agricultural and Forest Meteorology

journal homepage: www.elsevier.com/locate/agrformet

Warmer winters reduce the advance of tree spring phenology induced by warmer springs in the Alps

Daphné Asse[a,b,c,**], Isabelle Chuine[b,***,1], Yann Vitasse[d,e], Nigel Gilles Yoccoz[f], Nicolas Delpierre[g], Vincent Badeau[h], Anne Delestrade[a], Christophe F. Randin[c,*,1]

[a] Centre de Recherches sur les Ecosystèmes d'Altitude, Chamonix Mont-Blanc, France
[b] Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, UMR 5175, CNRS- Université de Montpellier – Université Paul-Valéry Montpellier – EPHE, 1919 Route de Mende, F-34293 Montpellier Cedex 05, France
[c] Department of Ecology and Evolution, University of Lausanne, Switzerland
[d] University of Neuchatel, Institute of Geography, Neuchatel, Switzerland
[e] Forest Dynamics Research Unit, Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research (WSL), Birmensdorf, Switzerland
[f] Department of Arctic and Marine Biology, The Arctic University of Norway, TromsØ, Norway
[g] Ecologie Systématique Evolution, Univ. Paris-Sud, CNRS, AgroParisTech, Université Paris-Saclay, 91400 Orsay, France
[h] INRA-Nancy University, UMR 1137, Forest Ecology & Ecophysiology, Champenoux, France

ARTICLE INFO

Keywords:
Budburst
Flowering
Elevation gradients
Winter warming
Spring warming

ABSTRACT

Mountain regions are particularly susceptible and influenced by the effects of climate change. In the Alps, temperature increased two times faster than in the Northern Hemisphere during the 20th century. As an immediate response in certain tree species, spring phenological phases, such as budburst and flowering, have tended to occur earlier. However, recent studies have shown a slowing down of phenological shifts during the last two decades compared to earlier periods, which might be caused by warmer winters. Indeed, cold temperatures are required to break bud dormancy that occurs in early fall; and dormancy break is a prerequisite for cell elongation to take place in spring when temperature conditions are warm enough.

Here we aimed at evaluating the effects of winter warming *vs.* spring warming on the phenological shift along mountain elevation gradients. We tested the hypothesis that a lack of chilling temperature during winter delayed dormancy release and subsequently spring phenological phases. For this, we used eight years of temperature and phenological records for five tree species (*Betula pendula, Fraxinus excelsior, Corylus avellana, Picea abies and Larix decidua*) gathered with the citizen science program Phenoclim (www.phenoclim.org) deployed over the French Alps.

Our results showed that for similar preseason (*i.e.* after dormancy break) temperatures, warmer winters significantly delayed budburst and flowering along the elevation gradient (+0.9 to +5.6 days °C^{-1}) except for flowering of *Corylus* and budburst of *Picea*. For similar cold winter temperatures, warmer preseasons significantly advanced budburst and flowering along the elevation gradient (−5.3 to −8.4 days °C^{-1}). On average, the effect of winter warming was 2.3 times lower than the effect of spring warming. We also showed that warmer winter temperature conditions have a significantly larger effect at lower elevations.

As a consequence, the observed delaying effect of winter warming might be beneficial to trees by reducing the risk of exposure to late spring frost on a short term. This could further lead to partial dormancy break at lower elevations before the end of the 21st century, which, in turn, may alter bud development and flowering and so tree fitness.

1. Introduction

Mountain regions and their unique biota are and will be particularly exposed to climate change and temperature increase (Rangwala & Miller 2012; Nogués-Bravo et al. 2007). In some regions of the Alps, temperature has already increased twice as fast than in the northern hemisphere during the 20th century (Rebetez and Reinhard, 2008). Moreover, recent evidence indicates that the current warming rate increases with increasing elevation (Mountain Research Initiative EDW Working Group, 2015). As a consequence, mountain summits might

* Corresponding author at: DEE UNIL, Biophore, CH-1015 Lausanne, Switzerland.
** Corresponding author at: Centre de Recherches sur les Ecosystèmes d'Altitude, Chamonix Mont-Blanc, France.
*** Corresponding author at: CEFE, 1919 Route de Mende, F-34293 Montpellier Cedex 05, France.
E-mail addresses: daphne.asse@cefe.cnrs.fr (D. Asse), isabelle.chuine@cefe.cnrs.fr (I. Chuine), christophe.randin@unil.ch (C.F. Randin).
[1] Lead authors.

https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2018.01.030
Received 2 June 2017; Received in revised form 5 January 2018; Accepted 20 January 2018
0168-1923/ © 2018 Elsevier B.V. All rights reserved.

warm faster than lower elevation sites, suggesting that mountain ecosystems might react non-linearly to climate change along elevation gradients.

Forests cover nearly half of the land surface in Europe (Fao, 2011) and in the Alps and provide important ecosystem services in mountain regions such as protection against soil erosion and avalanches, and for wood production (Schröter et al., 2005). Because the long life-span of trees does not allow for rapid selection to environmental changes, forests are particularly vulnerable to climate change. Tree species responses to climate warming take place at different time scales: from the scale of years by acclimation through phenotypic plasticity (Chevin et al. 2013; Duputié et al., 2015), to the scale of decades and centuries through migration (Davis and Shaw, 2001) and micro-evolution (Franks et al., 2014; Lefèvre et al. 2013; Alberto et al. 2013). A consistent upward presence shift of about 70 m has been observed for tree species in the western and central part of the Alps, which is partly due to the ongoing climate change (Lenoir et al. 2008; Bodin et al., 2013). However, it remains unclear whether natural migration *via* seed dispersal will be sufficient to reach the isotherm shift due to climate warming in the future and whether biotic interactions will allow it.

Many studies have shown that spring phenological events are well correlated with temperature of the previous weeks/months (Claudio Defila & Clot 2005; Walther et al. 2002) and studies based on observational and experimental elevation transects have shown that environmental effects overwhelm genetic effects (Vitasse et al. 2010, 2013), at least in a short term. As a consequence, phenological plasticity is an important way for trees to respond quickly to increasing temperature, enabling them to track ongoing climate change (Duputié et al., 2015). More generally, phenology has been shown to control species range limits at a global scale (Chuine & Beaubien 2001; Chuine, 2010) and along elevational gradients in mountain regions (Körner et al., 2016). Phenology is thus a key feature of temperate, boreal and alpine plant species niche because it defines the season and duration of growth and reproduction, modulating largely the probability of survival of individuals, especially in case of adverse climatic events. For instance, to ensure the reproductive success, the timing of flowering must be well synchronized among individuals and with the advancement of spring in order to avoid late spring frost that could damage the reproductive organs (Post 2003; Sparks et al. 2003; Chuine, 2010). Similarly, the timing of budburst is highly important since it marks the start of the photosynthetic period, which affects the fruit and other tissues growth, as well as the build-up of carbohydrate reserves required for tissue maintenance (Hoch, 2005). Because emerging leaves in spring are extremely sensitive to frost, the timing of budburst must also be well synchronized with environmental cues to minimize the risk of frost damages (Lenz et al., 2016). For this reason, late flushing species are often less resistant to frost (Lenz et al., 2013). The interplay between freezing resistance, phenology, and the time required to mature tissue, has recently been proposed as a key determinant of the upper elevation limits of trees living below the treeline (Kollas et al. 2014; Körner et al., 2016).

Since the 1970s, spring phenology has been reported to occur earlier in response to warming (Walther et al. 2002; Menzel et al. 2006; Fu et al. 2014). In particular, Fu et al., (2014) detected shifts of around two weeks from 1982 to 2011 in Europe for several species including *Betula pendula* Roth., *Fraxinus excelsior* L., and *Corylus avellana* L. (Güsewell et al., 2017) shows that the advance is more pronounced at high elevation in the Alps. To prevent buds from developing during a warm spell in winter, most of the temperate and boreal trees have developed a key adaptation: the inability to resume growth despite favorable growing conditions in terms of temperature and water. This physiological state called endodormancy requires from a few weeks to several months of cold temperature (usually assumed around 4 °C) to be broken (Lang et al., 1987). Endodormancy is followed by a second phase called ecodormancy, which is broken when buds are exposed to warm temperature (forcing temperatures) and ends with budburst. Several studies have pointed out that climate warming may lead to insufficient chilling in winter to fully break dormancy release (Yu et al. 2010; Chuine, Morin, et al. 2010), which could delay, or even compromise leaf unfolding (Chuine et al., 2016). Such a situation is more likely to occur in populations inhabiting the warm edge of a species range and/or at lower elevations in mountain regions. In this context, a recent study has shown that the apparent response of leaf unfolding to warming decreased by about 40% between 1980 and 2013 for seven dominant European tree species at 1245 sites (Fu et al., 2015). The authors hypothesized that the dampening of the phenological response to spring warming was due to reduced winter chilling during the last 15 years and/or increasing photoperiod limitation. Other studies also support that, in additional to insufficient chilling, photoperiod might prevent spring phenological phases to occur earlier (Körner and Basler, 2010; Gaüzere et al. 2017).

Experimental studies have shown that low level of chilling during endodormancy delays budburst (e.g. (Murray et al., 1989; Laube et al., 2014; Caffarra et al., 2011)). In agreement, modeling studies suggest that the effect of the warming in winter on endodormancy break should progressively balance the advancing effect of the warming in spring on budburst date (Chuine et al. 2016). However, there is no evidence so far of such effect in phenological observations.

The incomplete understanding of the response of spring phenology to warming temperature makes predictions of tree phenology and *in fine* range distribution rather uncertain (Richardson et al. 2013; Piao et al. 2015). To address this issue, an increasing number of studies have tried to elucidate the determinism of leaf unfolding both using experiments (Zohner and Renner, 2014; Laube et al., 2014) and long-term series of phenological observations using large phenological networks or remote sensing data (Zhang et al. 2003; Reed et al. 2009). Both a better understanding and more accurate predictions of spring phenology require long-term observations over large geographic extents and elevational gradients. Citizen science programs have the potential to expand the scope of data collection useful to scientists, and especially their spatial and temporal scale (Hand 2010; Fuccillo et al., 2015; Hurlbert and Liang, 2012; Barlow et al. 2015). In the field of phenology, several programs have been running for several years now, especially in Europe, and have brought a considerable amount of data to researchers (Scheifinger and Templ, 2016). In this context, the CREA (Centre de Recherches sur les Ecosystèmes d'Altitude, Chamonix, France) initiated in 2004 the citizen science program Phenoclim (www.phenoclim.org), which aims at assessing the long-term effects of climate changes on plant phenology over the French Alps. The specificity of the Phenoclim program, compared to other existing citizen science initiatives, lies not only in its geographic coverage in mountain environments, but also in its simultaneous acquisition of accurate temperature records in addition to phenological observations. Taking advantage of this long-term and large-extent program, we aimed at using eight years of spring phenological observations for five major tree species to answer the following questions:

(1) Are warmer temperatures shifting spring phenology homogeneously along elevation?
(2) Can we already detect a delaying effect of exceptionally warm winters on budburst and flowering?
(3) How does winter warming affect the phenological shift along elevation compared to preseason warming (*i.e.* after dormancy break)?

2. Methods

2.1. Climate and phenology data

We used observations of two spring phenological phases, budburst and flowering, for five tree species extracted from the Phenoclim

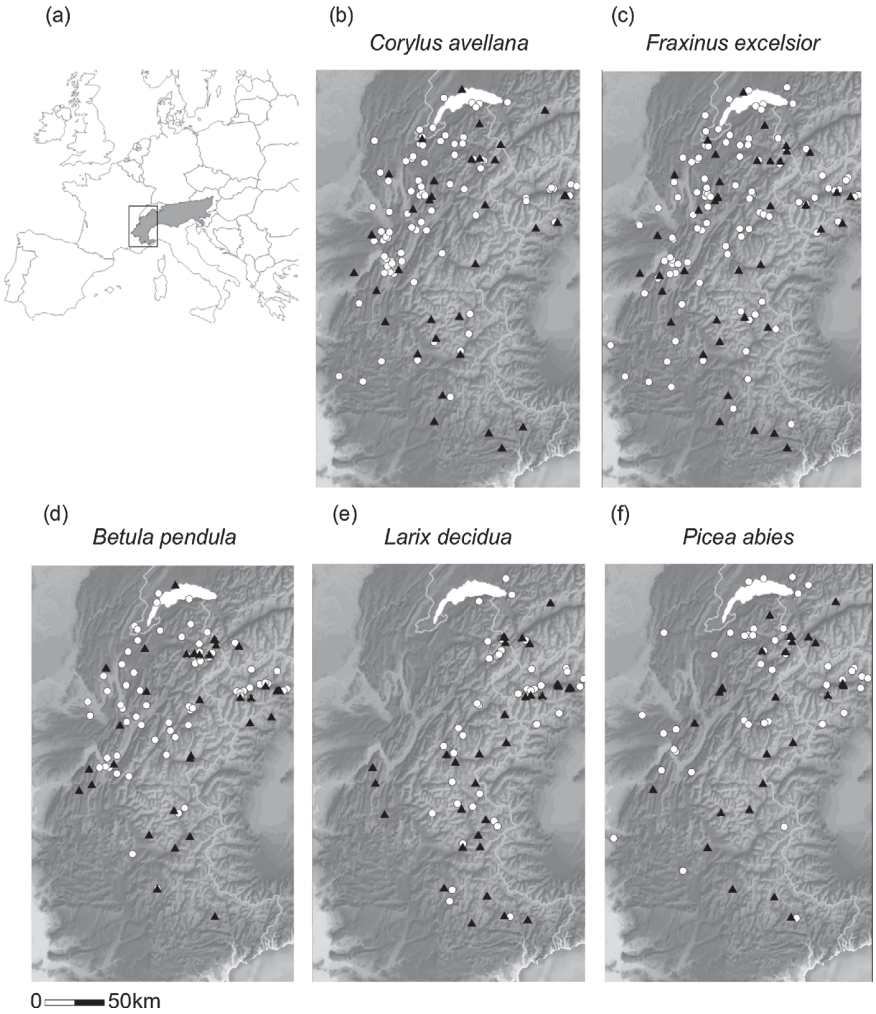


Fig. 1. Map showing the location of the study area (western part of the Alps) at the scale of Europe (a). Maps showing the location of the sites with phenological records for the five species in the Western Alps (b–f): *Corylus avellana* (hazel) (b), *Fraxinus excelsior* (ash) (c), *Betula pendula* (birch) (d), *Larix decidua* (larch) (e), *Picea abies* (spruce) (f). Filled white circle correspond to sites having phenological records only. Black triangle corresponds to sites having phenological records and equipped with temperature stations.

database. These observations cover a time period ranging from spring 2007 to spring 2014. The study species were three broad-leaved deciduous trees: hazel (*Corylus avellana* L.), ash (*Fraxinus excelsior* L.), birch (*Betula pendula* Roth); and one deciduous and one evergreen coniferous tree respectively: larch (*Larix decidua* Mill.) and spruce (*Picea abies* (L.) Karst.). All five species cover various elevation gradients with *Corylus* having the lowest and narrower and *Larix* the highest and largest (Fig.1). Thus, this set of species allowed us to assess phenological variations over large elevational gradients.

In the Phenoclim protocol, budburst is defined as the first day at which 10% of the vegetative buds of the crown on a given individual are opened (BBCH 07). Similar to budburst, flowering is defined as the first day at which 10% of the male flower buds are opened (BBCH 61). At each site, observers survey at least two individuals per species. These individuals are chosen to be adult and dominant trees taller than 7 m, sharing similar environmental conditions (*i.e.* soil, slope and aspect) and at a maximum horizontal distance of 100 m from each other. Phenological observations were recorded weekly. For each species and at each site, yearly budburst or flowering dates were calculated by averaging observations from individuals. Certain species were not found at each site In addition, the number of years of monitoring varied. (Fig.1). In total, and irrespective of species, 242 sites for budburst and 224 sites for flowering were surveyed between 2007 and 2014.

Additionally, temperature was monitored on sixty sites covering a large elevation gradient ranging from 372 to 1919 m using temperature stations (Fig. 1). These stations measured air temperature at a standard 2-m height every 15 min with a DA8B20 digital thermometer placed in a white ventilated plastic shelter (Dallas Semiconductor MAXIM, www.maxime-ic.com).

These temperature sensors have an operating range of −55 to 125 °C and an accuracy of ± 0.5 °C over the range of −10 to 85 °C. The 2-m air temperature recorded by the stations was highly correlated with standard temperature obtained from national meteorological stations (e.g., in Chamonix: correlation coefficients = 0.97, 0.95 and 0.97, respectively for minimum temperature, maximum temperature and mean temperature; data from Chamonix station obtained from Meteo France; (Pellerin et al., 2012). We thus used records from the 2-m air temperature sensors of the Phenoclim stations (1) to calculate daily mean air temperature at sites equipped with stations and (2) to interpolate these daily measurements at observation sites without meteorological stations for further correlative analyses between temperature and dates of phenological events. Daily-interpolated temperatures were generated by first calibrating linear models of daily temperature as a function of elevation. These models were then used to spatially predict temperature at observation sites without temperature stations, using pixels of a 25-m digital elevation model (DEM). Each daily projection of this fitted temperature model as a function of elevation was adjusted by interpolating residuals of the regression from the calibrations points over the whole valley according to the inverse distance weighted algorithm (IDW) (see also: Kollas et al., 2014; Cianfrani et al., 2015, for further details).

2.2. Detecting the effect of exceptionally warm winters on budburst and flowering

We calibrated mixed effects models with budburst or flowering dates as response variables and with growing degree-days and chilling as predicting variables to assess the relative importance of these two temperature-based factors on the two phenological events. Mixed effects models were performed in R (version 3.1.1; R Core team, (2015)) using the library nlme (Lindstrom & Bates 1990; Pinheiro & Bates 1996) with observation sites as random effect. Indeed, there may be some site-specific adaptations, which would blur an overall relationship between the temperature indexes and budburst. As temperature index we calculated for each species and each observation site a chilling factor that was defined as the frequency of days with a daily temperature < 5 °C from September 1st to December 31st of the calendar year preceding budburst (Dantec et al., 2014). We also calculated growing degree-days (hereafter GDD) defined as the sum of positive (> 0 °C) daily mean temperature from January 1st to the median date of budburst or flowering observed over the 2007–2014 observation period for a given site. The growing degree-days variable was tested here with two different thresholds (*i.e.* 0 °C and 5 °C). This 0 °C temperature threshold was chosen here instead of the more commonly-used 5-°C threshold because daily mean temperatures between 0 and 5 °C may contribute to trigger budburst events in plants found in mountainous environments, (Körner 1999; Vitasse et al. 2016). We chose Jan 1st as the starting date of accumulation of the growing degree days (GDD) for two reasons. First of all, the ecodormancy phase can begin as early as January in some species like hazel (flowering) or poplar, which requires only 6 weeks of chilling to break endodormancy (Rinne et al., 2011). Second, the beginning of the ecodormancy phase varies a lot between species, years, and sites along the elevation and latitudinal gradients because of very contrasted climatic conditions. By setting the start of the pre-season period to January 1st we could estimate more correctly the GDD at early starting pre-season sites while not affecting the estimation of the GDD at late starting pre-season sites. Temperatures inferior to the threshold temperature indeed do not contribute to the GDD.

We considered models with all combinations of predicting variables, including univariate models. We calculated Akaike's Information Criterion corrected for small sample size (AIC_C) with the R function AIC to select the most parsimonious model (Burnham and Anderson, 2002). We assessed the independent and joint contribution of predicting variables and detected possible interactions between them with variance partitioning using the library Vegan (Oksanen et al., 2013). All models were first calibrated with all observations from sites with meteorological stations, and then compared to models calibrated on the entire dataset including sites with interpolated temperature-based variables.

2.3. Identification of climatically contrasted years

We ran a second type of analyzes by comparing the most different climatic years.

We first aimed at identifying three climatically contrasted years over the observation period: (i) a cold fall and early winter followed by a warm late winter and early spring, called hereafter a typical year; (ii) a warm fall and late winter followed by a warm late winter and early spring, called hereafter a warm year and (iii) a cold fall and early winter followed by a cold warm late winter and early spring, called hereafter a cold year. The period of fall and beginning of winter (called hereafter for the sake of simplicity winter period) corresponds to the development phase of endodormancy, while late winter and early spring (called hereafter for the sake of simplicity "preseason period") corresponds to the development phase of ecodormancy. From our current understanding of the effect of temperature during winter period on endodormancy and of preseason temperature on ecodormancy, the three climatically contrasted years should respectively lead to early, medium and late budburst and flowering dates.

To identify the three climatically contrasted years, we characterized the endodormancy and ecodormancy periods according to temperature-based factors. To rank endodormancy periods, we calculated for each species and each observation sites the chilling as defined above. Similarly, to rank ecodormancy periods, we calculated the GDD as defined above. To identify the three climatically contrasted years, we compared quantile values of chilling and GDD between years for each species.

2.4. Detecting delaying effect of warm winter on budburst and flowering dates along elevation in the Alps

We calibrated for each species linear models of budburst and flowering dates as a function of elevation based on data of the three contrasted climatic years (hereafter called yearly models). Then, we calibrated global models of budburst and flowering dates as a function of elevation based on all available years of the observation period (hereafter called global models).

To estimate the deviation in budburst date between the yearly and the global model along the elevation gradient, we compared yearly models to the global models using the sum of absolute number of days of deviation between the yearly and the global model along the elevation gradient used for the calibration of models. We additionally bootstrapped yearly models (with 999 repetitions) to assess the effect of sampling bias on regression parameters.

We also calibrated linear models of budburst and flowering dates with GDD as a predictor. We then extracted residuals (observed dates – predicted dates) of budburst and flowering date predictions for the three climatically contrasted years. Linear models of the residuals as a function of elevation were finally calibrated to assess whether slopes and intercepts of these models were similar between the three years for a given species and to verify whether residuals of the year with a warm winter were positive at low elevation, suggesting a negative effect of warmer temperature in winter on budburst and flowering.

Finally, we estimated the contribution of warming temperatures during preseason by the average shift in budburst and flowering dates per degree of warming of the preseason between the year with a cold winter and a warm preseason and the year with both a cold winter and preseason. Similarly, we estimated the contribution of warming temperatures during winter by the average shift in budburst and flowering dates per degree of warming of winter between the year with both a warm winter and preseason and the year with a cold winter and a warm preseason.

3. Results

The mixed effects models which explained budburst and flowering dates the best were generally models including growing degree-days with a 0-°C threshold (GDD0) irrespective of the dataset (*i.e.* using either observed temperatures or interpolated temperatures), together with chilling as predicting variables. Budburst and flowering of *Picea* as well as flowering of *Betula* were best explained by growing degree-days with a 5 °C threshold (GDD5) together with chilling (Table 1, Appendix A in Supplementary material). GDD explained the largest amount of variance in either budburst or flowering date for all species. Variance partitioning also indicated an important joint contribution of either GDD0 or GDD5 and chilling in models for all species and the two phenological phases (Table 1, Appendix A in Supplementary material). Thus, over all 8 years and all locations, chilling did not explain much of the variance in spring phenology once forcing temperatures were taken into account except in *Picea*, and in the flowering date of *Larix* and *Fraxinus*.

Because of the widely contrasting climatic conditions from one year to another and along the latitudinal and elevation gradients, the mixed-effects models performed over all years and locations might not be able

Table 1
Linear mixed models of budburst dates as response variables and temperature-based factors as competing predicting variables. Models are calibrated both on observation sites equipped with temperature stations and on all observation sites. Adjusted R-squared (*R2*), AIC, and *P*-value of ANOVA are provided for each model. Var-part = partitions of variance between growing degree-days > 0 °C (GGD0), growing degree-days > 5 °C (GGD5), and chilling. For models with both GDD and chilling, two P values are provided, one for each effect.

		Budburst												
		With temperature stations							All sites					
		N	AIC	R^2	*P-value (anova)*	*Var-part GDD0*	*Var-part chilling*	*Var-part - both*	N	AIC	R^2	*P-value (anova)*	*Var-part GDD0*	*Var-part chilling*	*Var-part - both*
C. avellana		126							319						
	GDD0		929	0.55	***					2377	0.62	***			
	GDD5		940	0.51	***					2404	0.59	***			
	Chilling		967	0.26	*					2502	0.38	***			
	GDD0 + Chilling		**921**	0.54	***/NS	0.30	0.01	0.11		**2373**	0.62	***/NS	0.28	0.0	0.18
	GDD5 + Chilling		932	0.52	***/NS	0.24	0.01	0.12		2392	0.60	***/**	0.23	0.0	0.18
F. excelsior		152							396						
	GDD0		1132	0.65	***					2949	0.70	***			
	GDD5		1133	0.65	***					2958	0.70	***			
	Chilling		1174	0.50	*					3106	0.53	***			
	GDD0 + Chilling		**1126**	0.64	***/NS	0.24	0.0	0.22		**2944**	0.70	***/NS	0.23	0.0	0.33
	GDD5 + Chilling		1127	0.65	***/NS	0.23	0.0	0.22		2953	0.70	***/NS	0.22	0.0	0.33
B. pendula		145							307						
	GDD0		1052	0.72	***					2224	0.76	***			
	GDD5		1049	0.73	***					2227	0.76	***			
	Chilling		1120	0.54	*					2393	0.55	***			
	GDD0 + Chilling		1047	0.72	***/NS	0.34	0.0	0.2		**2220**	0.76	***/NS	0.32	0.0	0.23
	GDD5 + Chilling		**1044**	0.73	***/NS	0.35	0.1	0.3		2222	0.76	***/NS	0.33	0.0	0.23
L. decidua		155							303						
	GDD0		1113	0.68	***					2174	0.74	***			
	GDD5		1109	0.69	***					2180	0.72	***			
	Chilling		1179	0.42	*					2367	0.43	**			
	GDD0 + Chilling		1109	0.68	***/NS	0.29	0.0	0.12		**2171**	0.74	***/NS	0.36	0.0	0.13
	GDD5 + Chilling		**1105**	0.69	***/NS	0.29	0.0	0.12		2176	0.72	***/NS	0.34	0.0	0.13
P. abies		107							248						
	GDD0		752	0.79	***					1757	0.81	***			
	GDD5		743	0.81	***					1738	0.84	***			
	Chilling		833	0.44	**					1949	0.43	***			
	GDD0 + Chilling		745	0.78	***/NS	0.50	0.01	0.15		1752	0.81	***/NS	0.38	0.0	0.28
	GDD5 + Chilling		**733**	0.81	***/*	0.54	0.02	0.14		**1725**	0.84	***/**	0.41	0.01	0.27

to detect the effect of a warmer winter on spring phenology that might have occurred only at some locations and during particular years. We thus analyzed more specifically the spring phenology of the most climatically contrasted years. For all five species, winter and preseason periods were the warmest in 2007 with low chilling and high growing degree-days (Appendix B in Supplementary material). Preseason in 2011 was as warm as in 2007 but chilling was more important during winter (Appendix B in Supplementary material). Winter and preseason were the coldest in 2013 (Appendix B in Supplementary material). We thus used the years 2007, 2011 and 2013 to assess the impact of respectively, a warm winter followed by a warm preseason (2007, referred hereafter as the warm year), a cold winter followed by a warm preseason (2011, referred hereafter as the typical year) and a cold winter followed by a cold preseason (2013, referred hereafter as the cold year) on budburst and flowering. Appendix C (Supplementary material) provides the average temperature of the three years calculated over preseason and over winter. The typical year (2011) and the cold year (2013) differed by the temperature of preseason but had similar winter temperature, while the warm year (2007) and the typical year (2011) differed by the temperature of winter but had similar preseason temperature.

In most species, the coldest year (2013) generated the latest dates, the typical year (2011) generated the earliest dates, and the warmest year (2007) generated intermediate dates of budburst and flowering as expected, with the exception of flowering of *Corylus* and budburst of *Picea* (Fig. 2, Appendix E in Supplementary material). Bootstrapped values of the phenological differences in budburst and flowering dates between the global model and the yearly models were significantly lower in 2007 when compared to 2011 (*P*-values < .05) along the elevation gradient, except for the budburst of *Picea* and the flowering of *Corylus* (Fig. 3). Our results thus suggest that warmer winters delayed budburst for similar preseason temperature conditions along the elevation gradient in most cases.

To estimate the effect of warming temperatures in preseason, we compared the typical year (2011) to the cold year (2013). Both years exhibited similarly cold winter temperatures but differed in preseason temperatures (Table 2, Fig. 4, Appendix C and Appendix D in Supplementary material). Budburst and flowering were similarly advanced (comparing 2011–2013) by a warming of preseason from 15.2 to 24.5 days, which corresponded to a rate of advancement of 5–8 days $°C^{-1}$ depending on the species (average 6.5 day $°C^{-1}$, Table 2).

To estimate the effect of warming temperatures in winter, we compared the warm (2007) year to the typical year (2011). Both years exhibited similarly warm preseason temperatures but differed in winter temperature conditions (Table 2, Fig. 4, Appendix C and Appendix D in Supplementary material). Budburst and flowering dates were both delayed by a warming of fall-winter (with the exception of flowering of *Corylus* and budburst of *Picea*) from 2.1 to 12 days, which corresponded to a rate of delay of 0.5–5.6 days $°C^{-1}$ depending on the species (average + 1.6 day $°C^{-1}$, Table 2).

On average, the effect of a warming of winter was 2.3 times less important than of that of warming of preseason (Table 2, Fig. 4). Although a warming of winter counteracted the effect of a warming of

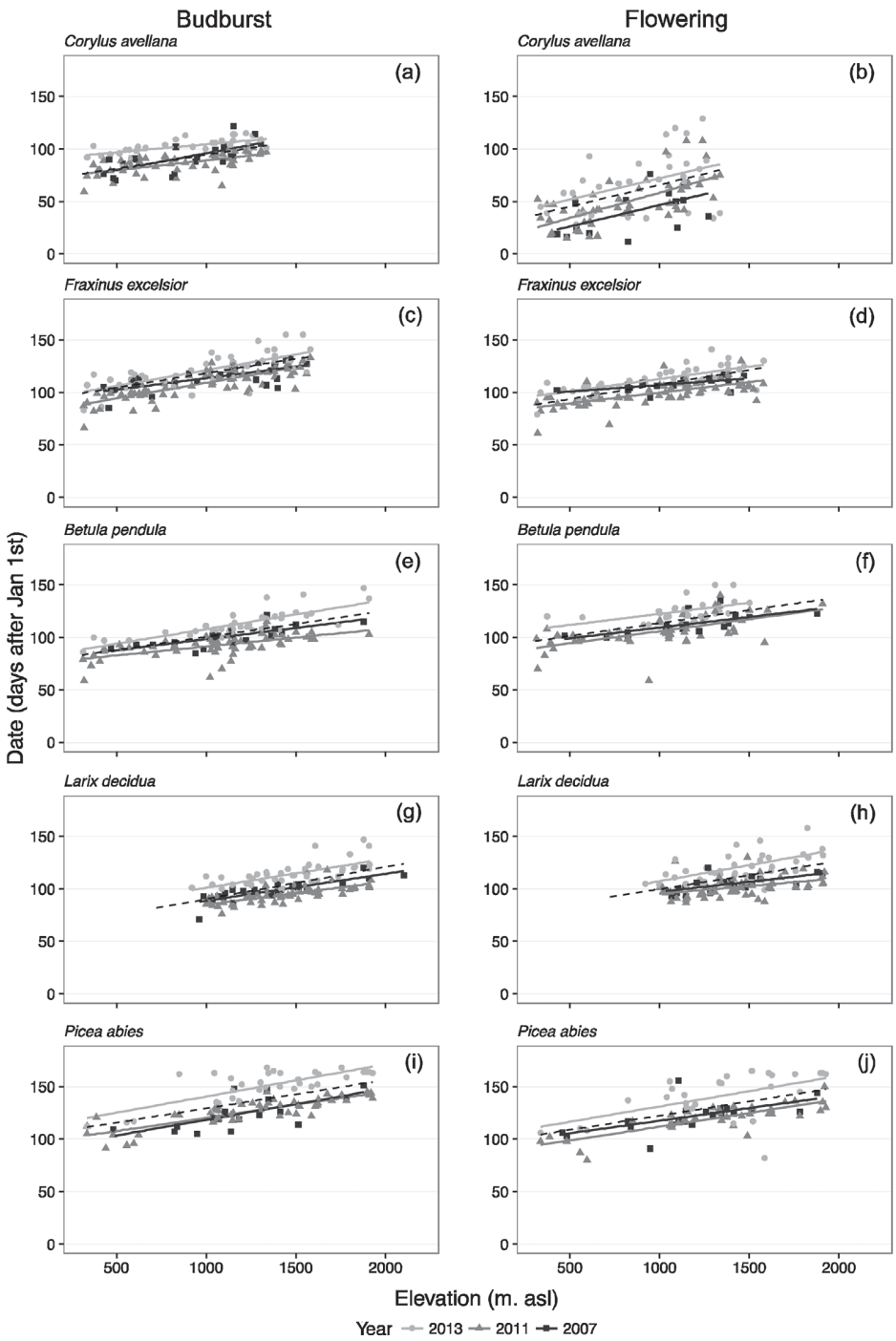


Fig. 2. Relationships between budburst (a, c, e, g, i) and flowering dates (b, d, f, h, j) of years 2007 (dark grey square), 2011 (grey triangle) and 2013 (clear grey dots) and elevation for *Corylus, Fraxinus, Betula, Larix, and Picea*. Linear models of budburst or flowering dates as a function of elevation (superimposed lines) are shown for 2007 (dark grey); 2011 (grey); 2013 (clear grey); the whole period (2007–2014) (dashed line).

preseason, it did not cancel it. Difference among species responses to winter warming was also larger than that to preseason warming, especially for flowering (SE 1.14 *vs* 1.50 days for budburst; 1.09 *vs* 2.94 for flowering, respectively).

Residuals (observed – predicted dates) of the models including solely GDD0 fitted with all observations of the warm year 2007 were always positive at low elevation whatever the species for both budburst of flowering dates, while they tended to be lower and for some cases negative at high elevation (Fig. 5). In other words, residuals were the highest at low elevation during the warm year of 2007 compared to 2013 and 2011, irrespective of species (Appendix F in Supplementary material, Fig. 5), meaning that observed budburst or flowering dates tended to occur later than predicted by GDD alone at low elevation during the warm year of 2007. Conversely, residuals were on average negative irrespective of elevation during the typical year 2011, for both budburst and flowering, and decreased with elevation in most cases, meaning that the observed dates occurred earlier than predicted by GDD and more so at high elevation.

These results suggest that a model that does not take into account the effect of winter temperature underestimates spring events occurrence dates when winter is warmer than usual and overestimate them when winter is colder than usual.

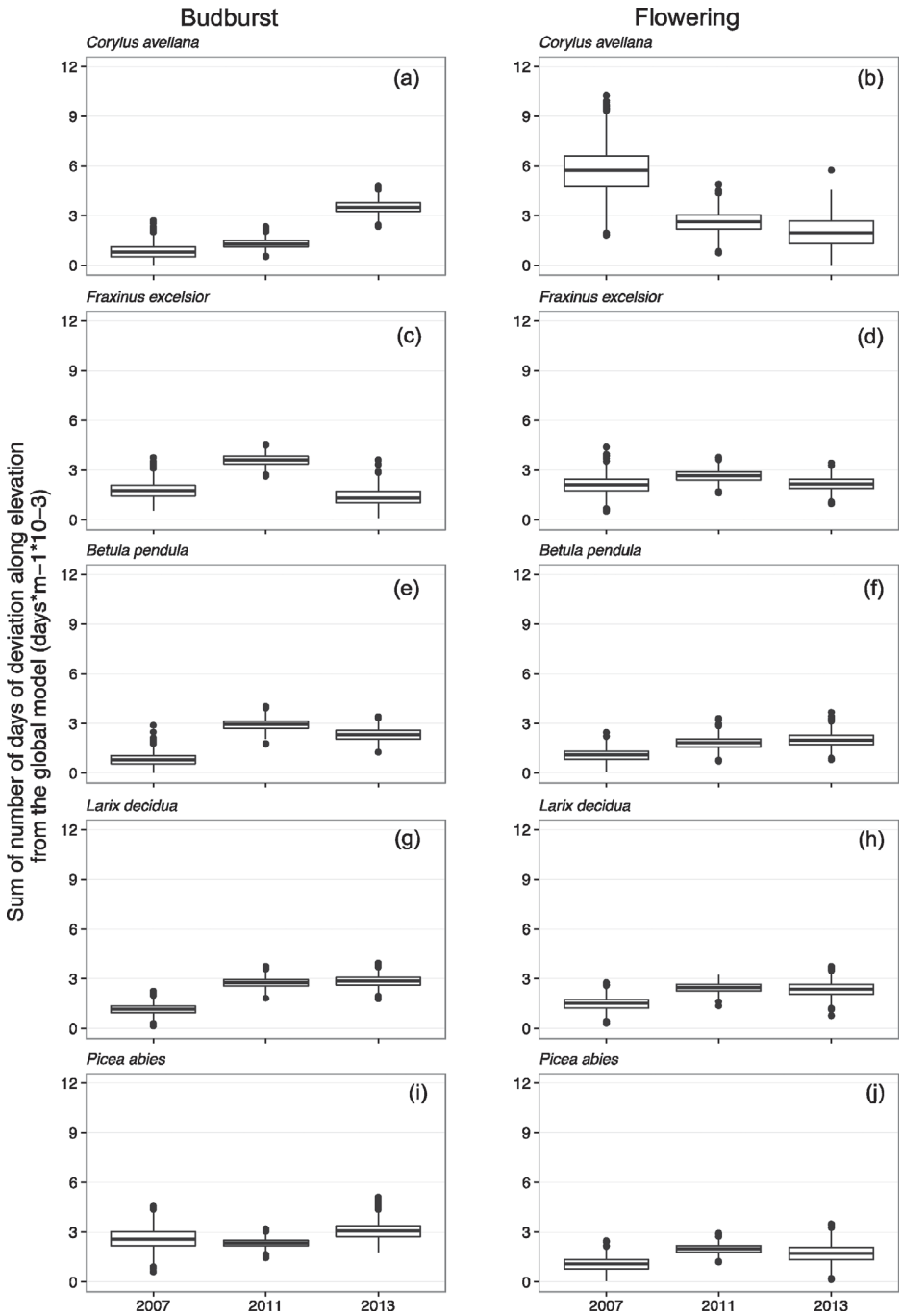


Fig. 3. Boxplots of bootstrapped values of deviation given by the cumulated number of days (days × 10^{-3}) along the elevation gradient between the global and yearly model of budburst date (a, c, e, g, i) and flowering date (b, d, f, h, j) for the three specifics years (2007, 2011 and 2013) for each species. Offsets are significantly different between years for all species and phenological events.

4. Discussion

The results of mixed effects models performed with all observations suggest that except in a few cases, winter conditions in the Alps have not affected spring phenology from 2007 to 2014. However, focusing on particularly warm winters, we showed that for similar winter temperature conditions, warmer preseason significantly advanced budburst and flowering (−5.3 to −8.4 days °C^{-1}); while for similar preseason temperature conditions, warmer winters significantly delayed budburst along the elevation gradient (+0.9 to + 5.6 days °C^{-1}), excepted for the flowering of *Corylus* and the budburst of *Picea* (Table 2). The average difference in leaf-out and flowering dates between the two extreme years 2011 and 2013 across all species was three weeks. More importantly, the shift in budburst in all deciduous species was not constant along the elevation gradient between 2007, the warm year, and the average over the 2007–2014 period with the shift at low elevation being less important than at high elevation, except for the flowering of *Corylus*. In contrast, *Picea* showed overall a constant shift in budburst and flowering dates along the elevation gradient.

4.1. Declining effect of warming on phenological shifts

Previous studies have debated the linearity of the response of budburst and flowering to temperature warming (Chuine, 2010; Luedeling et al. 2013; Chuine et al. 2016; Fu et al. 2015). Linear trends observed so far in budburst and flowering dates were caused principally by two factors: (i) a warming of preseason which accelerates cell elongation almost linearly up to an optimal temperature which has not been

Table 2
Estimation of a preseason warming and a winter warming effect on budburst dates (a) and flowering dates (b). Preseason warming effect is estimated by comparing the typical year (2011) to the cold year (2013), and winter warming effect by comparing the warm year (2007) to the typical year (2011). Δ date: difference in phenological date between the two years. Δ mean winter/preseason temperature: mean temperature difference either on the preseason period or the autumn-winter period between the two years. Note that mean temperatures are different for each species because species do not occur strictly at the same sites. In brackets: confidence intervals. Response: shift in budburst (a) and flowering (b) dates per degree, either calculated relatively to the preseason mean temperature (Jan 1st to median of spring phenological date) or the winter mean temperature (Sept 1st–Dec 31st) (days °C^{-1}).

(a) Budburst	Preseason warming effect		
	Δ date (day)	Δ Mean spring temperature (°C)	Response (day °C^{-1})
C. avellana	−16.7 [+3.9]	2.6 [+0.6]	**−6.5**
F. excelsior	−15.2 [+5.5]	2.9 [+0.7]	**−5.3**
B. pendula	−21.4 [+4.8]	3.5 [+0.7]	**−6.1**
L. decidua	−19.3 [+3.8]	3.1 [+0.5]	**−6.3**
P. abies	−24.5 [+6.3]	2.9 [+0.8]	**−8.4**
Budburst	Winter warming effect		
	Δ date (day)	Δ Mean winter temperature (°C)	Response (day °C^{-1})
C. avellana	6.7 [+6.0]	2.8 [+0.8]	**2.4**
F. excelsior	8.1 [+5.2]	2.8 [+0.7]	**2.9**
B. pendula	9.4 [+4.5]	3.1 [+0.8]	**3.0**
L. decidua	3.9 [+4.4]	4.3 [+0.6]	**0.9**
P. abies	−2.1 [+7.7]	4.2 [+0.7]	**−0.5**
(b) Flowering	Preseason warming effect		
	Δ date (day)	Δ Mean spring temperature (°C)	Response (day °C^{-1})
C. avellana	−17.7 [+10.6]	2.6 [+0.6]	**−6.8**
F. excelsior	−15.4 [+4.8]	2.9 [+0.7]	**−5.3**
B. pendula	−19.6 [+5.7]	3.3 [+0.7]	**−5.9**
L. decidua	−18.7 [+4.8]	2.9 [+0.5]	**−6.4**
P. abies	−20.6 [+9.4]	2.5 [+0.9]	**−8.2**
Flowering	Winter warming effect		
	Δ date (day)	Δ Mean winter temperature (°C)	Response (day °C^{-1})
C. avellana	−6.4 [+11.3]	2.7 [+0.9]	**−2.4**
F. excelsior	12.2 [+4.1]	2.2 [+0.7]	**5.6**
B. pendula	7.1 [+6.3]	2.8 [+0.8]	**2.5**
L. decidua	2.7 [+4.2]	3.9 [+0.6]	**0.7**
P. abies	2.1 [+7.3]	4.2 [+0.8]	**0.5**

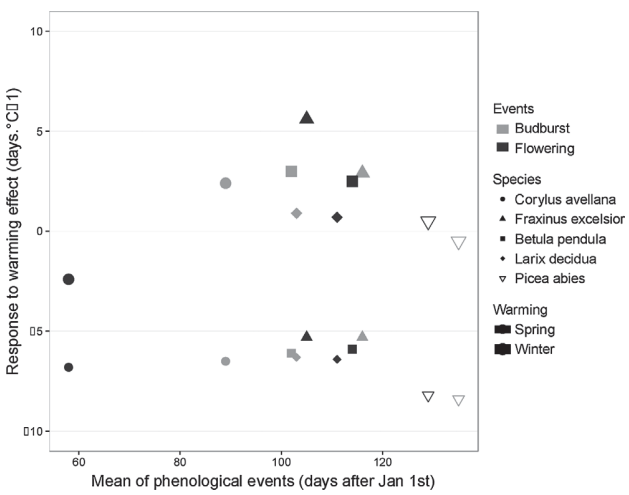


Fig. 4. Relationships between the mean of budburst dates (light grey) or the mean of flowering dates flowering dates (dark grey) during the study period and response of warming preseason (small size symbols) or warming winter (big size symbols) for *Corylus, Fraxinus, Betula, Larix, and Picea.*

reached yet in most temperate regions; (ii) a level of warming of winter which has been so far insufficient to impede endodormancy break. Our results showed that the latter condition may no longer be true during some exceptionally warm winter such as in 2006–2007, especially at lower elevations in the Alps. Additionally, these results were consistent with those of Fu et al. (2015), also suggesting a dampening of the response of budburst to warming temperature over the past 25 years for dominant European tree species at lowlands in central Europe. Here the authors invoked a reduced number of chilling days in winter.

The consequences of warmer winters might actually be positive on a short term. Indeed, delayed budburst and flowering at lower elevations may reduce the risk of exposure of leaves and flowers to late spring frost. Consistently this risk was shown to have increased at higher elevations in the Swiss Alps because spring phenology has advanced at a faster rate than the frost-free period but has remained unchanged at lower elevations because of the reduced phenological advance to spring warming (Vitasse et al., 2018). However, in the long term, warmer winters might impede endodormancy break, ultimately compromising the quality of leaf and flower development (Chuine et al., 2016).

Other factors such as photoperiod have been shown to co-control budburst as well, at least in some species such as European beech (Zohner & Renner 2015; Laube et al. 2014; Körner et al. 2016). The sensitivity of budburst to photoperiod has been seen as an additional

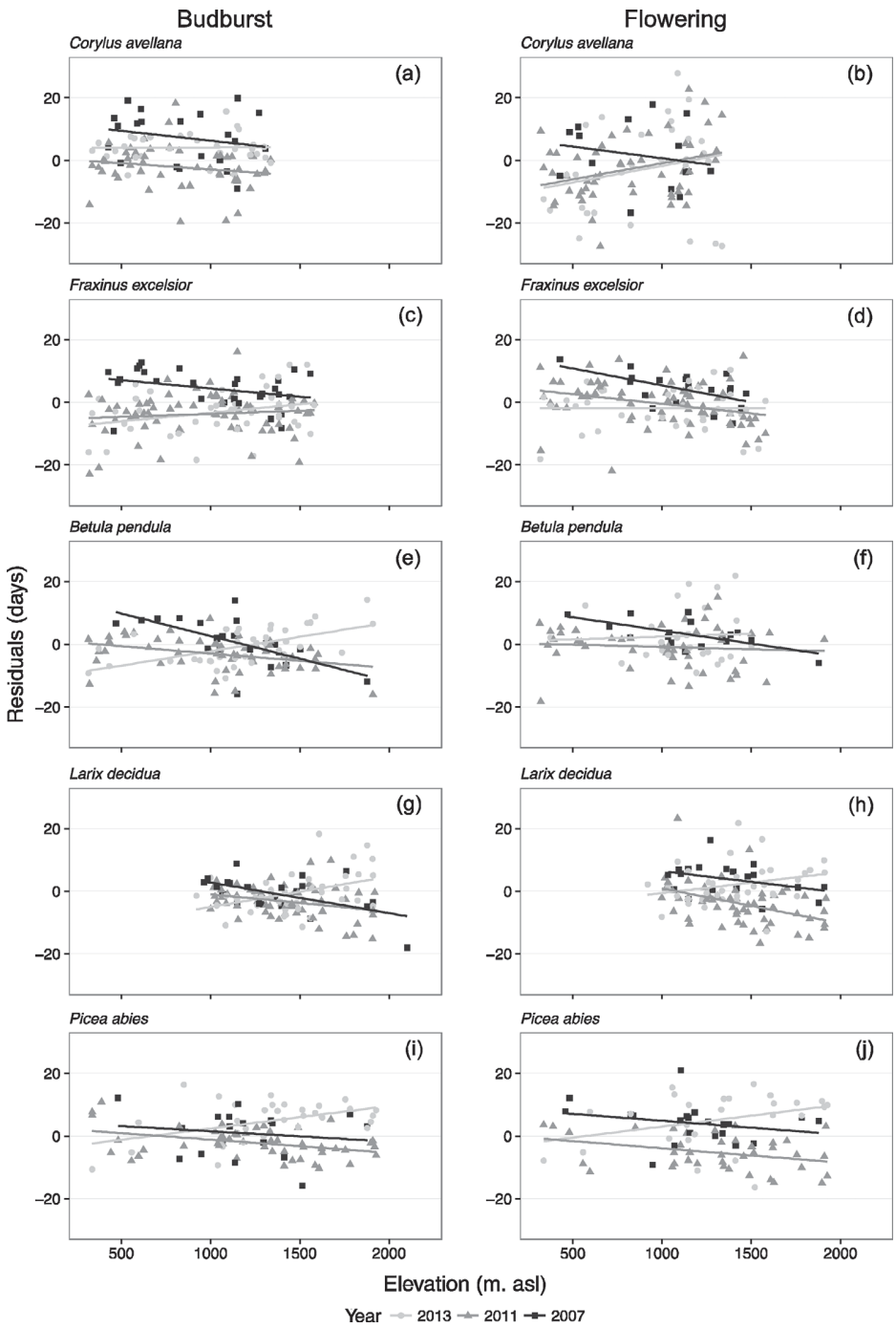


Fig. 5. Residuals of the best model fitted to budburst (a, c, e, g, i) and flowering (b, d, f, h, j) dates of all sites with growing degrees days in 2007, (light grey dots), 2011 (grey triangles) and 2013 (dark grey squares). Superimposed lines are linear regression of residuals on elevation (same color as symbols).

security against frost damages that could slow down or even revert the phenological trends after a certain level of warming because photoperiod might become limiting (Basler and Körner, 2012). However, very few species seem to be photosensitive for budburst or flowering (Zohner & Renner 2015; Laube et al. 2014; Way and Montgomery, 2015), and its effect seems to balance chilling depletion and be much weaker than that of temperature (Caffarra & Eccel 2011; Laube et al. 2014; Zohner et al., 2016).

Our results also suggest that chilling requirements are still met at high elevation during years with warm winter in the four deciduous species *Corylus, Fraxinus, Betula* and *Larix*. Recent studies suggest that at high elevation in the Alps, winters are usually too cold for optimal chilling and that a warming of winter can actually increase the number of chilling days and thus advance spring phenology (Güsewell et al., 2017). Thus, warmer winters can have opposite effects on spring phenology at high compared to low elevation, by advancing or delaying dormancy break respectively, which may partly explain the reduction of the phenological discrepancy across elevations observed in the Swiss Alps over the last decades (Vitasse et al., 2017). However, mountain summits are expected to warm faster than lower elevation sites (Mountain Research Initiative EDW Working Group, 2015). Therefore, chilling reduction might also concern higher elevations at one point.

4.2. Intra-specific and inter-specific variations in phenological shifts

Two phenological events showed contrasted responses to a warming

of winter compared to the others: flowering of *Corylus* and budburst of *Picea*, which were still advanced during the warm year and not delayed, and are respectively the earliest and the latest events. Therefore, it seems that flowering of *Corylus* and budburst of *Picea* were much less affected by a lack of chilling than the other phenological events. In contrast, these two events were the most responsive to a warming of spring as found in a previous study (Basler and Körner, 2012).

It has been suggested that temperature requirements and successional strategy are tightly linked, with late successional species having higher chilling requirements than early successional species (Basler and Körner, 2012; Laube et al., 2014). The hypothesis behind this relationship highlights the trade-off between the length of the growing season and the risk of frost damage, either in early autumn or late spring (Larcher, 2003; Bennie et al., 2010; Chuine, 2010; Lenz et al., 2013). Whereas early-successional species are supposed to adopt a more 'risky' strategy, which would translate in low chilling requirement, late-successional species are supposed to show a more 'conservative' strategy, which would translate in higher chilling requirement. Our results confirm this hypothesis for *Corylus*, which is an early successional species and which flowering date was not delayed during the warmest winter, suggesting low chilling requirement, (note that budburst occurs much later in this species). This hypothesis does not seem to hold true for *Picea* which budburst was also not delayed during the warmest winter but is not considered as an early successional species. However, budburst of *Picea* has been shown to be sensitive to photoperiod, with short photoperiod delaying budburst despite a high degree of chilling (Basler and Körner, 2012). Photoperiod sensitivity is supposed to be, with high chilling requirement, another way to avoid early risky budburst (Basler and Körner, 2012). Our results therefore suggest, along with those of Basler & Körner (2012) that budburst of *Picea* require low chilling but long photoperiod together with high temperature.

5. Conclusions

Using a 8-year dataset from a citizen-science program, we have shown that although not widely visible, the impact of winter warming on budburst and flowering dates is visible at low elevation in the Alps during warmer winters. Our results thus support the hypothesis proposed by Fu et al. (2015) that the global slowing down of spring events advancement might be due to winter warming that counteracts the advancing effect of preseason warming. Up to a certain point, this opposite effect of winter warming might be beneficial in reducing the risk of exposure to late spring frost. However, it is expected to become detrimental if the chilling requirement to break endodormancy is not met anymore, which might occur no later than the end of the 21st century at low elevation. Detecting the effect of winter warming on plants phenology is still difficult because warm winter conditions are still rare in records. However, we can expect that warm winters in the upcoming years should help us to deepen our analyses and strengthen our conclusions.

Acknowledgements

The authors are grateful to all the volunteers and staffs of protected areas involved in the Phenoclim program (initated by Centre de Recherches sur les Ecosystèmes d'Altitude, CREA) for their help and support for collecting data on the study sites. They also thank Geoffrey Klein (University of Neuchatel, Institute of Geography) for having prepared the temperature data used in this study. They thank Glen Charnoski for his proofreading. This research project was funded by Association Nationale de la Recherche et de la Technologie (ANRT). This work is part of the project "Phenoclim" supported by the Rhône-Alpes and PACA Regions, French ministry of Transition écologique et solidaire. Finally, the authors thank the Société Académique Vaudoise SAV for the matching fund.

Appendix A. Supplementary data

Supplementary material related to this article can be found, in the online version, at doi:https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2018.01.030.

References

Alberto, F.J., Aitken, S.N., Alia, R., Gonzalez-Martinez, S.C., Hanninen, H., Kremer, A., Lefevre, F., Lenormand, T., Yeaman, S., Whetten, R., Savolainen, O., 2013. Potential for evolutionary responses to climate change–evidence from tree populations. Glob Chang Biol 19, 1645–1661. http://dx.doi.org/10.1111/gcb.12181.

Barlow, K.E., Briggs, P.A., Haysom, K.A., Hutson, A.M., Lechiara, N.L., Racey, P.A., Walsh, A.L., Langton, S.D., 2015. Citizen science reveals trends in bat populations: the National Bat Monitoring Programme in Great Britain. Biol. Conserv. 182, 14–26. http://dx.doi.org/10.1016/j.biocon.2014.11.022.

Basler, D., Körner, C., 2012. Photoperiod sensitivity of bud burst in 14 temperate forest tree species. Agric. For. Meteorol. 165, 73–81. http://dx.doi.org/10.1016/j.agrformet.2012.06.001.

Bennie, J., Kubin, E., Wiltshire, A., Huntley, B., Baxter, R., 2010. Predicting spatial and temporal patterns of bud-burst and spring frost risk in north-west Europe: the implications of local adaptation to climate. Glob. Change Biol. 16, 1503–1514. http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.02095.x.

Bodin, J., Badeau, V., Bruno, E., Cluzeau, C., Moisselin, J.M., Walther, G.R., Dupouey, J.L., 2013. Shifts of forest species along an elevational gradient in Southeast France: climate change or stand maturation? J. Veg. Sci. 24, 269–283. http://dx.doi.org/10.1111/j.1654-1103.2012.01456.x.

Burnham, K.P., Anderson, D.R., 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. Ecol. Model. http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2003.11.004.

Caffarra, A., Donnelly, A., Chuine, I., 2011. Modelling the timing of Betula pubescens budburst. II. Integrating complex effects of photoperiod into process-based models. Clim. Res. 46, 159–170. http://dx.doi.org/10.3354/cr00983.

Caffarra, A., Eccel, E., 2011. Projecting the impacts of climate change on the phenology of grapevine in a mountain area. Aust. J. Grape Wine Res. 17, 52–61. http://dx.doi.org/10.1111/j.1755-0238.2010.00118.x.

Chevin, L.M., Collins, S., Lefèvre, F., 2013. Phenotypic plasticity and evolutionary demographic responses to climate change: taking theory out to the field. Funct. Ecol. 27, 967–979. http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2435.2012.02043.x.

Chuine, I., 2010. Why does phenology drive species distribution? Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci. 365, 3149–3160. http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2010.0142.

Chuine, I., Beaubien, E.G., 2001. Phenology is a major determinant of tree species range. Ecol. Lett. 4, 500–510. http://dx.doi.org/10.1046/j.1461-0248.2001.00261.x.

Chuine, I., Bonhomme, M., Legave, J.M., Garcia de Cortazar-Atauri, I., Charrier, G., Lacointe, A., Améglio, T., 2016. Can phenological models predict tree phenology accurately in the future? The unrevealed hurdle of endodormancy break. Glob. Change Biol. 22, 3444–3460. http://dx.doi.org/10.1111/gcb.13383.

Chuine, I., Morin, X., Bugmann, H., 2010. Warming, photoperiods, and tree phenology. Science 329 (80-), 277–278. http://dx.doi.org/10.1126/science.329.5989.276-b. The world's leading scientific journal, 1997-Current Issue.

Cianfrani, C., Satizábal, H.F., Randin, C., 2015. A spatial modelling framework for assessing climate change impacts on freshwater ecosystems : response of brown trout (Salmo trutta L.) biomass to warming water temperature. Ecol. Model. 313, 1–12. http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2015.06.023.

Dantec, C.F., Vitasse, Y., Bonhomme, M., Louvet, J.M., Kremer, A., Delzon, S., 2014. Chilling and heat requirements for leaf unfolding in European beech and sessile oak populations at the southern limit of their distribution range. Int. J. Biometeorol. 58, 1853–1864. http://dx.doi.org/10.1007/s00484-014-0787-7.

Davis, M.B., Shaw, R.G., 2001. Range shifts and adaptive responses to quaternary climate change. Science 292 (80-), 673–679. http://dx.doi.org/10.1126/science.292.5517.673.

Defila, C., Clot, B., 2005. Phytophenological trends in the Swiss Alps, 1951–2002. Meteorol. Z. 14, 191–196. http://dx.doi.org/10.1127/0941-2948/2005/0021.

Duputié, A., Rutschmann, A., Ronce, O., Chuine, I., 2015. Phenological plasticity will not help all species adapt to climate change. Glob. Change Biol. 21, 3062–3073. http://dx.doi.org/10.1111/gcb.12914.

Fao, 2011. State of the world's forests. Forestry. http://dx.doi.org/10.1103/PhysRevLett.74.2694.

Franks, S.J., Weber, J.J., Aitken, S.N., 2014. Evolutionary and plastic responses to climate change in terrestrial plant populations. Evol. Appl. 7, 123–139. http://dx.doi.org/10.1111/eva.12112.

Fu, Y.H., Piao, S., Op de Beeck, M., Cong, N., Zhao, H., Zhang, Y., Menzel, A., Janssens, I.A., 2014. Recent spring phenology shifts in western Central Europe based on multiscale observations. Glob. Ecol. Biogeogr. 23, 1255–1263. http://dx.doi.org/10.1111/geb.12210.

Fu, Y.H., Zhao, H., Piao, S., Peaucelle, M., Peng, S., Zhou, G., Ciais, P., Song, Y., Vitasse, Y., Zeng, Z., Janssens, I.a, Huang, M., Menzel, A., Pen, J., 2015. Declining global warming effects on the phenology of spring leaf unfolding. Nature 526, 104–107. http://dx.doi.org/10.1038/nature15402.

Fuccillo, K.K., Crimmins, T.M., de Rivera, C.E., Elder, T.S., 2015. Assessing accuracy in citizen science-based plant phenology monitoring. Int. J. Biometeorol. 59, 917–926. http://dx.doi.org/10.1007/s00484-014-0892-7.

Gaüzere, J., Delzon, S., Davi, H., Bonhomme, M., Garcia de Cortazar-Atauri, I., Chuine, I.,

2017. Integrating interactive effects of chilling and photoperiod in phenological process-based models. A case study with two European tree species: Fagus sylvatica and Quercus petraea. Agric. For. Meteorol. 244-245, 9–20. http://dx.doi.org/10.1016/j.agrformet.2017.05.011.

Güsewell, S., Furrer, R., Gehrig, R., Pietragalla, B., 2017. Changes in temperature sensitivity of spring phenology with recent climate warming in Switzerland are related to shifts of the preseason. Glob. Change Biol. 23, 5189–5202. http://dx.doi.org/10.1111/gcb.13781.

Hand, E., 2010. Citizen science: people power. Nature 466, 685–687. http://dx.doi.org/10.1038/news.2010.106.

Hoch, G., 2005. Fruit-bearing branchlets are carbon autonomous in mature broad-leaved temperate forest trees. Plant Cell Environ. 28, 651–659. http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-3040.2004.01311.x.

Hurlbert, A.H., Liang, Z., 2012. Spatiotemporal variation in avian migration phenology: citizen science reveals effects of climate change. PLoS One 7. http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0031662.

Kollas, C., Randin, C.F., Vitasse, Y., Körner, C., 2014. Agricultural and forest meteorology how accurately can minimum temperatures at the cold limits of tree species be extrapolated from weather station data? Agric. For. Meteorol. 184, 257–266. http://dx.doi.org/10.1016/j.agrformet.2013.10.001.

Körner, C., 1999. Alpine Plant Life: Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems, Alpine Plant Life Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems. http://dx.doi.org/10.1659/0276-4741(2001)021[0202:APLFPE]2.0.CO;2.

Körner, C., Basler, D., 2010. Phenology under global warming. Science 327 (80-), 1461–1462. http://dx.doi.org/10.1126/science.1186473.

Körner, C., Basler, D., Hoch, G., Kollas, C., Lenz, A., Randin, C.F., Vitasse, Y., Zimmermann, N.E., 2016. Where, why and how? Explaining the low temperature range limits of temperate tree species. J. Ecol. http://dx.doi.org/10.1111/1365-2745.12574. n/a–n/a.

Lang, G., Early, J., Martin, G., Darnell, R., 1987. Endo-, para-, and ecodormancy: physiological terminology and classification for dormancy research. HortScience 22, 371–377.

Larcher, W., 2003. The environment of plantst. Physiological Plant Ecology. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, pp. 1–67.

Laube, J., Sparks, T.H., Estrella, N., Höfler, J., Ankerst, D.P., Menzel, A., 2014. Chilling outweighs photoperiod in preventing precocious spring development. Glob. Change Biol. 20, 170–182. http://dx.doi.org/10.1111/gcb.12360.

Lefèvre, F., Boivin, T., Bontemps, A., Courbet, F., Davi, H., Durand-Gillmann, M., Fady, B., Gauzere, J., Gidoin, C., Karam, M.J., Lalagüe, H., Oddou-Muratorio, S., Pichot, C., 2013. Considering evolutionary processes in adaptive forestry. Ann. For. Sci. http://dx.doi.org/10.1007/s13595-013-0272-1.

Lenoir, J., Gégout, J.C., Marquet, P.A., de Ruffray, P., Brisse, H., 2008. A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century. Science 320, 1768–1771. http://dx.doi.org/10.1126/science.1156831.

Lenz, A., Hoch, G., Körner, C., Vitasse, Y., 2016. Convergence of leaf-out towards minimum risk of freezing damage in temperate trees. Funct. Ecol. 30, 1480–1490. http://dx.doi.org/10.1111/1365-2435.12623.

Lenz, A., Hoch, G., Vitasse, Y., Körner, C., 2013. European deciduous trees exhibit similar safety margins against damage by spring freeze events along elevational gradients. New Phytol. 200, 1166–1175. http://dx.doi.org/10.1111/nph.12452.

Lindstrom, M., Bates, D., 1990. Nonlinear mixed effects models for repeated measures data. Biometrics 46, 673–687. http://dx.doi.org/10.2307/2532087.

Luedeling, E., Guo, L., Dai, J., Leslie, C., Blanke, M.M., 2013. Differential responses of trees to temperature variation during the chilling and forcing phases. Agric. For. Meteorol. 181, 33–42. http://dx.doi.org/10.1016/j.agrformet.2013.06.018.

Menzel, A., Sparks, T.H., Estrella, N., Koch, E., Aaasa, A., Ahas, R., Alm-Kübler, K., Bissolli, P., Braslavská, O., Briede, A., Chmielewski, F.M., Crepinsek, Z., Curnel, Y., Dahl, Å., Defila, C., Donnelly, A., Filella, Y., Jatczak, K., Måge, F., Mestre, A., Nordli, Ø., Peñuelas, J., Pirinen, P., Remišová, V., Scheifinger, H., Striz, M., Susnik, A., Van Vliet, A.J.H., Wielgolaski, F.E., Zach, S., Zust, A., 2006. European phenological response to climate change matches the warming pattern. Glob. Change Biol. 12, 1969–1976. http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01193.x.

Mountain Research Initiative EDW Working Group, 2015. Elevation-dependent warming in mountain regions of the world. Nat. Clim. Change 5, 424–430. http://dx.doi.org/10.1038/nclimate2563r. http://www.nature.com/nclimate/journal/v5/n5/abs/nclimate2563.html#supplementary-information.

Murray, M.B., Cannell, M.G.R., Smith, R.I., 1989. Date of budburst of fifteen tree species in Britain following climatic warming. J. Appl. Ecol. 26, 693–700. http://dx.doi.org/10.2307/2404093.

Nogués-Bravo, D., Araújo, M.B., Errea, M.P., Martínez-Rica, J.P., 2007. Exposure of global mountain systems to climate warming during the 21st century. Glob. Environ. Change 17, 420–428. http://dx.doi.org/10.1016/j.gloenvcha.2006.11.007.

Oksanen, J., Blanchet, F.G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P.R., O'Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H.H., Wagner, H., 2013. Package "vegan." R Packag. Ver. 2.0–8 254. http://dx.doi.org/10.4135/9781412971874.n145.

Pellerin, M., Delestrade, A., Yoccoz, N.G., 2012. Spring tree phenology in the Alps : effects of air temperature, altitude and local topography. Eur. J. For. Res. 1957–1965. http://dx.doi.org/10.1007/s10342-012-0646-1.

Piao, S., Tan, J., Chen, A., Fu, Y.H., Ciais, P., Liu, Q., Janssens, I.a, Vicca, S., Zeng, Z., Jeong, S.-J., Li, Y., Myneni, R.B., Peng, S., Shen, M., Peñuelas, J., 2015. Leaf onset in the northern hemisphere triggered by daytime temperature. Nat. Commun. 6, 6911. http://dx.doi.org/10.1038/ncomms7911.

Pinheiro, J.C., Bates, D.M., 1996. Unconstrained parametrizations for variance-covariance matrices. Stat. Comput. 6, 289–296. http://dx.doi.org/10.1007/BF00140873.

Post, E., 2003. Timing of reproduction in large mammals. In: Schwartz, M.D. (Ed.), Phenology: An Integrative Environmental Science. Springer, Netherlands, Dordrecht, pp. 437–449. http://dx.doi.org/10.1007/978-94-007-0632-3_27.

R Core team, 2015. R A Lang. Environ. Stat. Comput. R Found. Stat. Comput. R Core Team, Vienna, Austria3-900051-07-0 URL http//www.R-project.org/.

Rangwala, I., Miller, J.R., 2012. Climate change in mountains: a review of elevation-dependent warming and its possible causes. Clim. Change 114, 527–547. http://dx.doi.org/10.1007/s10584-012-0419-3.

Rebetez, M., Reinhard, M., 2008. Monthly air temperature trends in Switzerland 1901–2000 and 1975–2004. Theor. Appl. Climatol. 91, 27–34. http://dx.doi.org/10.1007/s00704-007-0296-2.

Reed, B.C., Schwartz, M.D., Xiao, X., 2009. Remote sensing phenology. Phenol. Ecosyst. Process 231–246. http://dx.doi.org/10.1007/978-1-4419-0026-5_10.

Richardson, A.D., Keenan, T.F., Migliavacca, M., Ryu, Y., Sonnentag, O., Toomey, M., 2013. Climate change, phenology, and phenological control of vegetation feedbacks to the climate system. Agric. For. Meteorol. 169, 156–173. http://dx.doi.org/10.1016/j.agrformet.2012.09.012.

Rinne, P.L.H., Welling, A., Vahala, J., Ripel, L., Ruonala, R., Kangasjärvi, J., van der Schoot, C., 2011. Chilling of dormant buds hyperinduces *FLOWERING LOCUS T* and recruits GA-inducible 1,3-β-glucanases to reopen signal conduits and release dormancy in populus. Plant Cell 23, 130–146. http://dx.doi.org/10.1105/tpc.110.081307.

Scheifinger, H., Templ, B., 2016. Is citizen science the recipe for the survival of paper-based phenological networks in Europe? Bioscience. http://dx.doi.org/10.1093/biosci/biw069.

Schröter, D., Cramer, W., Leemans, R., Prentice, I.C., Araújo, M.B., Arnell, N.W., Bondeau, A., Bugmann, H., Carter, T.R., Gracia, C.a, de la Vega-Leinert, A.C., Erhard, M., Ewert, F., Glendining, M., House, J.I., Kankaanpää, S., Klein, R.J.T., Lavorel, S., Lindner, M., Metzger, M.J., Meyer, J., Mitchell, T.D., Reginster, I., Rounsevell, M., Sabaté, S., Sitch, S., Smith, B., Smith, J., Smith, P., Sykes, M.T., Thonicke, K., Thuiller, W., Tuck, G., Zaehle, S., Zierl, B., 2005. Ecosystem service supply and vulnerability to global change in Europe. Science 310, 1333–1337. http://dx.doi.org/10.1126/science.1115233.

Sparks, T., Crick, H.Q.P., Dunn, P.O., Sokolov, L.V., 2003. Phenology of selected life-forms: birds. Phenology: An Integrative Environmental Science. Kluwer Academic, London, UK, pp. 421–436.

Vitasse, Y., Bresson, C.C., Kremer, A., Michalet, R., Delzon, S., 2010. Quantifying phenological plasticity to temperature in two temperate tree species. Funct. Ecol. 24, 1211–1218. http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01748.x.

Vitasse, Y., Hoch, G., Randin, C.F., Lenz, A., Kollas, C., Scheepens, J.F., Körner, C., 2013. Elevational adaptation and plasticity in seedling phenology of temperate deciduous tree species. Oecologia 171, 663–678. http://dx.doi.org/10.1007/s00442-012-2580-9.

Vitasse, Y., Rebetez, M., Filippa, G., Cremonese, E., Klein, G., Rixen, C., 2016. Hearing' alpine plants growing after snowmelt: ultrasonic snow sensors provide long-term series of alpine plant phenology. Int. J. Biometeorol. 1–13. http://dx.doi.org/10.1007/s00484-016-1216-x.

Vitasse, Y., Schneider, L., Rixen, C., Christen, D., Rebetez, M., 2018. Increase in the risk of exposure of forest and fruit trees to spring frosts at higher elevations in Switzerland over the last four decades. Agric. For. Meteorol. 248, 60–69. http://dx.doi.org/10.1016/j.agrformet.2017.09.005.

Vitasse, Y., Signarbieux, C., Fu, Y.H., 2017. Global warming leads to more uniform spring phenology across elevations. Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A. http://dx.doi.org/10.1073/pnas.1717342115. 201717342.

Walther, G.R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T.J.C., Fromentin, J.M., Hoegh-Guldberg, O., Bairlein, F., 2002. Ecological responses to recent climate change. Nature 416, 389–395. http://dx.doi.org/10.1038/416389a.

Way, D.A., Montgomery, R.A., 2015. Photoperiod constraints on tree phenology, performance and migration in a warming world. Plant Cell Environ. http://dx.doi.org/10.1111/pce.12431.

Yu, H., Luedeling, E., Xu, J., 2010. Winter and spring warming result in delayed spring phenology on the Tibetan Plateau. Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A. 107, 22151–22156. http://dx.doi.org/10.1073/pnas.1012490107.

Zhang, X., Friedl, M.A., Schaaf, C.B., Strahler, A.H., Hodges, J.C.F., Gao, F., Reed, B.C., Huete, A., 2003. Monitoring vegetation phenology using MODIS. Remote Sens. Environ. 84, 471–475. http://dx.doi.org/10.1016/S0034-4257(02)00135-9.

Zohner, C.M., Benito, B.M., Svenning, J.C., Renner, S.S., 2016. Day length unlikely to constrain climate-driven shifts in leaf-out times of northern woody plants. Nat. Clim. Change 6, 1120–1123. http://dx.doi.org/10.1038/nclimate3138.

Zohner, C.M., Renner, S.S., 2015. Perception of photoperiod in individual buds of mature trees regulates leaf-out. New Phytol. 208, 1023–1030. http://dx.doi.org/10.1111/nph.13510.

Zohner, C.M., Renner, S.S., 2014. Common garden comparison of the leaf-out phenology of woody species from different native climates, combined with herbarium records, forecasts long-term change. Ecol. Lett. 17, 1016–1025. http://dx.doi.org/10.1111/ele.12308.

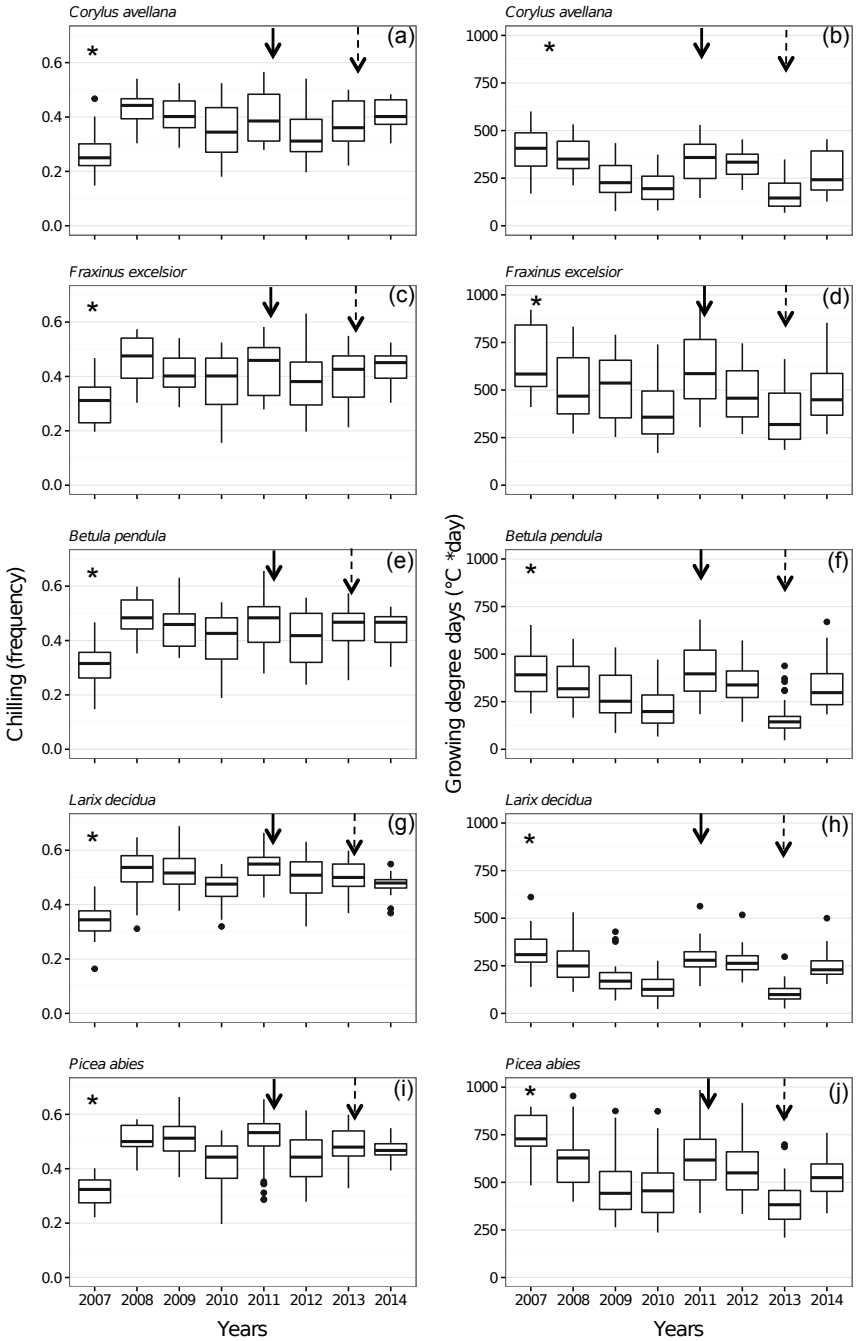
Appendix A

Linear mixed models of flowering dates as response variables and temperature-based factors as competing predicting variables. Models are calibrated both on observation sites equipped with temperature stations and on all observation sites. Adjusted R-squared (R^2), AIC, and *P*-value of ANOVA are provided for each model. Var-part= partitions of variance between growing degree-days > 0°C (GGD0), growing degree-days > 5°C (GGD5), and chilling. For models with both GDD and chilling, two P values are provided, one for each effect.

		Flowering													
		With temperature stations							All sites						
		N	AIC	R^2	*P-value (anova)*	*Var-part GDD0*	*Var-part chilling*	*Var-part - both*	N	AIC	R^2	*P-value (anova)*	*Var-part GDD0*	*Var-part chilling*	*Var-part - both*
C. avellana		127							317						
	GDD0		1050	0.51	***					2623	0.61	***			
	GDD5		1065	0.45	***					2683	0.54	***			
	Chilling		1095	0.28	NS					2759	0.46	*			
	GDD0+Chilling		**1044**	0.51	***/NS	0.33	0.0	0.14		**2617**	0.61	***/NS	0.31	0.01	0.15
	GDD5+Chilling		1059	0.46	***/NS	0.24	0.0	0.14		2678	0.55	***/NS	0.18	0.01	0.14
F. excelsior		137							355						
	GDD0		1037	0.56	***					2704	0.67	***			
	GDD5		1037	0.57	***					2708	0.66	***			
	Chilling		1057	0.46	**					2841	0.53	***			
	GDD0+Chilling		**1031**	0.57	***/NS	0.21	0.0	0.15		**2694**	0.68	***/*	0.27	0.0	0.29
	GDD5+Chilling		1031	0.57	***/NS	0.20	0.0	0.15		2703	0.66	***/NS	0.26	0.0	0.29
B. pendula		99							232						
	GDD0		767	0.54	***					1832	0.60	***			
	GDD5		762	0.56	***					1825	0.62	***			
	Chilling		785	0.36	**					1889	0.42	***			
	GDD0+Chilling		761	0.57	***/NS	0.23	0.0	0.15		1826	0.62	***/NS	0.20	0.0	0.21
	GDD5+Chilling		**756**	0.59	***/NS	0.24	0.0	0.15		**1820**	0.64	***/NS	0.21	0.0	0.21
L. decidua		139							262						
	GDD0		1061	0.55	***					1991	0.57	***			
	GDD5		1062	0.51	***					1994	0.53	***			
	Chilling		1105	0.21	*					2097	0.26	**			
	GDD0+Chilling		**1054**	0.54	***/NS	0.29	0.0	0.05		**1984**	0.57	***/*	0.32	0.0	0.05
	GDD5+Chilling		1055	0.51	***/NS	0.29	0.01	0.05		1985	0.53	***/*	0.31	0.0	0.05
P. abies		88							186						
	GDD0		644	0.82	***					1453	0.76	***			
	GDD5		646	0.82	***					1455	0.77	***			
	Chilling		746	0.31	**					1537	0.46	**			
	GDD0+Chilling		**625**	0.84	***/***	0.51	0.04	0.16		1431	0.77	***/***	0.32	0.02	0.20
	GDD5+Chilling		628	0.84	***/***	0.50	0.03	0.16		**1426**	0.79	***/***	0.33	0.03	0.19

Appendix B

Variation of chilling for each species (frequency of days when the temperature is below 5°C from September 1st to December 31th) over the years (2007 to 2014) (a). Variation of growing degree-days (GDD) for each species (as the sum of daily mean temperature above 0°C from January 1st to the median date of budburst) over the years (2007 to 2014) (b). Stars identify a typical year with low chilling and high GDD; arrows identify a typical year with high chilling and GDD; dashed arrows identify a contrasted year with high chilling and low GDD.



Appendix C

The preseason mean temperature (Jan 1st to median of spring phenological date) and the winter mean temperature (Sept 1st to Dec 31th) (°C^{-1}) calculated for the sites with budburst (a) and flowering (b) observations per species and for the typical year (2011), the cold year (2013) and the warm year (2007). In brackets: confidence intervals.

(a)

Budburst	Mean winter temperature (°C^{-1})		
	2007	2011	2013
C. avellana	9.5 [± 0.9]	6.7 [± 0.4]	7.7 [± 0.6]
F. excelsior	8.9 [± 0.6]	6.1 [± 0.4]	7.0 [± 0.6]
B. pendula	8.6 [± 0.6]	5.4 [± 0.5]	6.1 [± 0.5]
L. decidua	7.9 [± 0.5]	3.7 [± 0.3]	5.0 [± 0.4]
P. abies	8.2 [± 0.5]	4.3 [± 0.5]	5.4 [± 0.6]

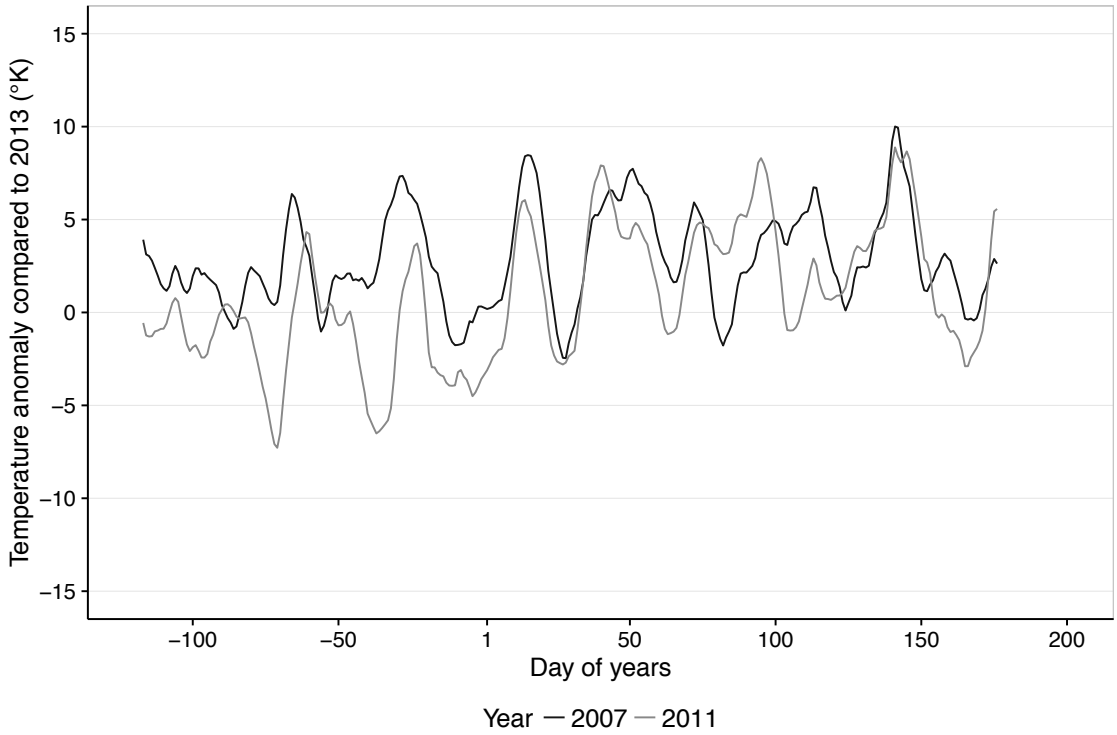
	Mean preseason temperature (°C^{-1})		
	2007	2011	2013
C. avellana	4.0 [± 0.7]	3.4 [± 0.4]	0.9 [± 0.5]
F. excelsior	5.4 [± 0.6]	4.9 [± 0.4]	2.0 [± 0.6]
B. pendula	3.5 [± 0.7]	3.5 [± 0.4]	-0.1 [± 0.5]
L. decidua	2.7 [± 0.6]	1.9 [± 0.3]	-1.2 [± 0.4]
P. abies	5.4 [± 0.7]	4.3 [± 0.5]	1.4 [± 0.6]

Flowering	Mean winter temperature (°C^{-1})		
	2007	2011	2013
C. avellana	9.5 [± 0.9]	6.7 [± 0.4]	7.6 [± 0.5]
F. excelsior	8.3 [± 0.5]	6.1 [± 0.5]	7.1 [± 0.6]
B. pendula	8.4 [± 0.6]	5.5 [± 0.5]	6.4 [± 0.5]
L. decidua	7.8 [± 0.5]	3.7 [± 0.3]	5.1 [± 0.4]
P. abies	8.2 [± 0.6]	4.0 [± 0.6]	5.5 [± 0.7]

	Mean preseason temperature (°C^{-1})		
	2007	2011	2013
C. avellana	3.9 [± 0.8]	3.4 [± 0.4]	0.8 [± 0.5]
F. excelsior	4.7 [± 0.5]	4.9 [± 0.4]	2.1 [± 0.6]
B. pendula	3.3 [± 0.7]	3.6 [± 0.5]	0.3 [± 0.5]
L. decidua	2.6 [± 0.5]	1.8 [± 0.3]	-1.1 [± 0.4]
P. abies	5.5 [± 0.7]	4.0 [± 0.6]	1.5 [± 0.7]

Appendix D

Moving average of temperature anomaly (in Kelvin) for the warm year (2007) and for the typical year (2011) compared to the cold year (2013). The time period ranges from Sept 1st to June 30th. The 10-day moving averages were calculated for the sites equipped with temperature stations.



Appendix E

Coefficients of linear regressions between either budburst or flowering dates and elevation for the years 2007, 2011, 2013 and on all years (2007 to 2014) for each species. *N* = number of phenological sites. Slope is provided in days * 100 m^{-1}. Standard error is indicated after ±.

		Budburst				Flowering			
		2007	2011	2013	All years	2007	2011	2013	All years
C. avellana	*N*	22	60	35	319	16	60	35	317
	slope	0.027 ± 0.008	0.019 ± 0.003	0.019 ± 0.003	0.025 ± 0.002	0.031 ± 0.015	0.038 ± 0.006	0.04 ± 0.012	0.036 ± 0.003
	intercept	69 ± 6.4	71 ± 2.2	85 ± 3.2	70 ± 1.5	16 ± 13.2	20 ± 4.5	32 ± 8.4	30 ± 2.3
	ajusted R2	0.38	0.45	0.54	0.35	0.18	0.39	0.21	0.3
	P-value	**	***	***	***	NS	***	**	***
F. excelsior	*N*	29	82	47	396	19	75	44	355
	slope	0.021 ± 0.004	0.030 ± 0.002	0.028 ± 0.004	0.028 ± 0.001	0.013 ± 0.005	0.024 ± 0.003	0.024 ± 0.004	0.03 ± 0.002
	intercept	93 ± 4.0	80 ± 1.9	93 ± 4.0	90 ± 1.3	94 ± 5.2	75 ± 2.8	89 ± 3.3	77 ± 1.7
	ajusted R2	0.52	0.72	0.54	0.52	0.30	0.57	0.59	0.51
	P-value	***	***	***	***	**	***	***	***
B. pendula	*N*	22	61	38	307	17	50	27	232
	slope	0.021 ± 0.004	0.016 ± 0.002	0.028 ± 0.004	0.025 ± 0.002	0.02 ± 0.005	0.024 ± 0.004	0.021 ± 0.009	0.025 ± 0.003
	intercept	77 ± 4.2	76 ± 2.7	80 ± 4.4	76 ± 1.6	89 ± 5.1	82 ± 4.2	101 ± 9.6	89 ± 2.9
	ajusted R2	0.55	0.37	0.64	0.45	0.44	0.39	0.24	0.31
	P-value	***	***	***	***	**	***	**	***
L. decidua	*N*	23	57	44	303	19	57	37	262
	slope	0.026 ± 0.005	0.022 ± 0.003	0.027 ± 0.005	0.031 ± 0.002	0.019 ± 0.004	0.015 ± 0.004	0.031 ± 0.006	0.027 ± 0.003
	intercept	63 ± 6.9	63 ± 3.7	74 ± 7.0	60 ± 3.3	78 ± 6.0	81 ± 6.2	77 ± 8.2	73 ± 4.0
	ajusted R2	0.68	0.45	0.54	0.41	0.40	0.16	0.38	0.26
	P-value	***	***	***	***	**	**	***	***
P. abies	*N*	18	51	34	248	21	38	27	186
	slope	0.03 ± 0.007	0.025 ± 0.003	0.031 ± 0.005	0.027 ± 0.002	0.024 ± 0.005	0.026 ± 0.004	0.029 ± 0.007	0.027 ± 0.002
	intercept	89 ± 8.1	95 ± 4.3	110 ± 7.7	102 ± 2.2	94 ± 7.1	86 ± 5.2	102 ± 7.8	95 ± 2.5
	ajusted R2	0.42	0.70	0.58	0.48	0.35	0.65	0.28	0.40
	P-value	**	***	***	***	**	***	**	***

Appendix F

Coefficients of linear regressions between residuals of the best model fitted to budburst and flowering dates using growing degrees days and elevation for the years 2007, 2011 and 2013 for each species. *N* = number of phenological sites. Slope is provided in days * 100 m^{-1}.

		Budburst			Flowering		
		2007	2011	2013	2007	2011	2013
C. avellana	*N*	22	60	35	16	60	35
	slope	-0.009	-0.006	0.004	-0.014	0.005	0.01
	intercept	15	3	-0.05	15	-6	-13
	R2	0.06	0.07	0.05	0.09	0.01	0.03
	P-value	NS	*	NS	NS	NS	NS
F. excelsior	*N*	29	82	47	19	75	44
	slope	-0.006	-0.0002	0.004	-0.01	-0.004	0.0001
	intercept	10	-4	-7	16	3	-2
	R2	0.11	-0.01	0.05	0.27	0.05	-0.02
	P-value	*	NS	NS	*	*	NS
B. pendula	*N*	22	61	38	17	50	27
	slope	-0.014	-0.005	0.009	-0.01	-0.001	0.002
	intercept	17	3	-11	13	-1	1
	R2	0.37	0.16	0.33	0.37	0.39	-0.04
	P-value	**	***	***	**	***	NS
L. decidua	*N*	23	57	44	19	57	37
	slope	-0.01	-0.006	0.01	-0.007	-0.01	0.01
	intercept	13	5	-15	13	12	-13
	R2	0.26	0.07	0.16	0.08	0.17	0.10
	P-value	**	*	**	NS	***	*
P. abies	*N*	18	51	34	21	38	27
	slope	-0.003	-0.004	0.007	-0.004	-0.005	0.005
	intercept	5	3	-5	9	1	-2
	R2	-0.04	0.15	0.18	0.01	0.10	-0.008
	P-value	NS	**	**	NS	*	NS

CHAPITRE 2

COMPARAISON DES PERFORMANCES DES MODELES PHENOLOGIQUES CORRELATIFS ET BASES SUR LES PROCESSUS

Fraxinus excelsior L.

Aquarelle de Fabrice Bonne

Process-based models may outcompete correlative models in projecting tree species spring phenology in a future warming climate

Running title: Correlative *vs* process-based phenology models

Authors: Daphné Asse[1,2,3], Christophe F. Randin[2†], Marc Bonhomme[4], Anne Delestrade[1], Isabelle Chuine[3†]

Adresses:

[1] Centre de Recherches sur les Ecosystèmes d'Altitude, Chamonix Mont-Blanc, France

[2] Department of ecology and Evolution, University of Lausanne, Switzerland

[3] Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, UMR 5175, CNRS- Université de Montpellier - Université Paul-Valéry Montpellier – EPHE. 1919 route de Mende, Montpellier F-34293 cedex 05, France

[4] Université Clermont Auvergne, INRA, UMR 547 PIAF, Clermont-Ferrand F-63100, France

[†]Lead author

Corresponding authors:

Isabelle Chuine, tel. +33 467 613 279, fax +33 467 613 336, e-mail: isabelle.chuine@cefe.cnrs.fr, postal address: CEFE, 1919 route de Mende, F-34293 Montpellier cedex 05

Christophe Randin, tel. +41 21 316 99 91, e-mail: christophe.randin@unil.ch, postal address: DEE UNIL, Biophore, CH-1015 Lausanne

ABSTRACT

Many phenology models were developed to explain historical trends in plant phenology and to forecast future ones. Two main types of model can be distinguished and differ in their level of complexity: correlative models, statistically relating descriptors of climate to the date of occurrence of a phenological event, whereas process-based models build upon explicit causal relationships determined experimentally. While process-based models are believed to provide more robust projections in novel conditions, it is still unclear whether this assertion does always hold true and why. In addition, the efficiency and robustness of the two model categories have rarely been compared.

Here we aimed at comparing the efficiency and the robustness of correlative and process-based models with contrasting levels of complexity in both historical and future climatic conditions. Models were calibrated, validated and compared using budburst dates of five tree species across the French Alps collected by a 8-year citizen-science program.

Process-based models were less efficient, yet more robust than correlative model, even when their parameter estimates relied entirely on inverse modelling. Their robustness further increased when their parameter estimates relied on forward estimation using experimental measurements. Robustness of process-based models comes from the fact that they describe causal relationships and that their parameters can be directly measured.

Process-based models projected a reduction in the phenological cline along the elevation gradient for all species, by the end of the 21st century. This was due to a delaying effect of winter warming at low elevations, which will move away from optimal chilling conditions *vs* an advancing effect of spring warming at high elevation where buds will still reach optimal chilling conditions, even under the most pessimistic emissions scenario RCP 8.5.

These results advocate for increasing efforts in developing process-based phenology models as well as forward modelling, in order to provide safer projections.

Key words: *Budburst, elevation gradients, Alps, citizen science, endodormancy break, climate change impact*

1. INTRODUCTION

Phenology is a key aspect of plant and animal life strategies because it determines the timing of growth and reproduction. Life cycle of species must be adjusted to the appropriate weather conditions and resources. As a consequence, phenology is one of the top controls of plant species distribution and ultimately regulates many functions of ecosystems such as productivity (Richardson et al., 2012), ecosystem carbon cycling (Delpierre et al., 2009), water (Hogg et al., 2000) and nutrient cycling (Cooke and Weih, 2005).

Since the 1970s, spring phenology has been reported to occur earlier in response to warming (Walther *et al.* 2002; Parmesan and Yohe, 2003; Menzel *et al.* 2006; Fu *et al.* 2014). For instance, it has been shown that the apparent response of leaf unfolding to temperature was -3.4 days per °C between 1980 and 2013 (Fu et al., 2015). This advance in spring phenology events is due to the warming of springs as bud growth rate is positively and strongly related to temperature (Chuine and Régnière, 2017). However, this trend has been slowing down by about 40% during the last decade (Fu et al., 2015). One of the most likely hypothesis to explain this slowdown is the warming of winters (Asse et al., 2018). Indeed, most of temperate and boreal trees have developed a key adaptation to winter cold: the inability to resume growth despite transient favorable growing conditions in terms of temperature (Howe et al., 2000). This particular physiological state, called endodormancy (Lang et al., 1987), settles in fall and disappear in early to late winter after a certain number of days of exposure to cold temperatures. Effective chilling temperature has been shown to be as high as 12°C in particular species (Malagi et al., 2015). Therefore, the warming of winters is suspected to delay endodormancy break and be responsible for the slowing down of the trend for earlier budburst during the last decade. Ultimately, this lack of chilling temperatures might compromise budburst itself at some point (Chuine et al., 2016). Such a situation is more likely to occur in populations inhabiting the rear-warm edge of a species range and/or at lower elevations in mountain regions, where species are already in suboptimal chilling conditions. More than ever there is thus a need for more accurate projections of tree phenology for the upcoming decades to rule out the large uncertainties that still remains in a warming and novel climate; and all the more since phenology has become a key component in crop (Olesen *et al.,* 2011; Nissanka *et al.,* 2015), Earth systems (Dahlin et al., 2015),

population dynamics (Anderson et al., 2013), species distribution (Chuine, 2010), and evolutionary dynamics (Duputié *et al*., 2015; Burghardt *et al*., 2015) models.

Two main categories of predictive phenology models exist although there is a continuum in-between: correlative and process-based models (for review see (Chuine *et al.,* 2013; Chuine and Régnière, 2017). Correlative models statistically relate descriptors of climate directly to phenological response variables (i.e. usually the occurrence of a phenological phase within a year). In correlative models, parameters have no *a priori* defined ecological meaning and processes can be implicit (process-implicit) (Lebourgeois et al., 2010). In contrast, process-based models are built around explicitly stated mechanisms and parameters have a clear ecological interpretation that is defined *a priori*. In this category of model, response curves are often obtained directly from experiments, contrasting with empirical relationships of correlative models. Consequently, process-based models often require a larger number of parameters to be estimated or measured, with the consequence of a higher level of complexity than correlative models. However, they provide greater insights into how precisely each driver affects the trait, especially in new conditions.

Among the most widely used phenology process-based models, are the so-called 1-phase models that describe solely the ecodormancy phase, which follows the endodormancy phase. During the ecodormancy phase, bud cell elongation can take place whenever temperatures are appropriate. As a consequence, the warmer the temperature, the higher the rate of elongation during this phase. Such category of models has have been shown to be efficient in predicting accurately budburst date under historical climate (Vitasse *et al.,* 2011; Basler, 2016). Another category called 2-phase model describes additionally the endodormancy phase and is considered to provide more accurate projections in future climatic conditions. This is because such models can take into account the possible negative effect of winter temperature warming on endodormancy break (Chuine, 2010; Vitasse *et al.,* 2011). However, it has been shown recently that this second type of models might suffer from flawed parameter estimation when dates of endodormancy break have not been used for their parameterization (Chuine et al., 2016). Unfortunately, observation dates of endodormancy break are very rare because they are very difficult to determine (Jones et al., 2013). Models are thus usually parameterized using solely budbreak dates (Chuine, 2000; Caffarra *et al.,* 2011; Luedeling *et al.,* 2009); but see Chuine *et al.,* 2016). Some other models

go further in the processes by integrating a photoperiod signal (Schaber and Badeck, 2003; Gaüzere *et al.,* 2017). Some studies indeed support the hypothesis that in photosensitive species, which might represent about 10% of the temperature tree species (Zohner et al., 2016), long photoperiod might compensate for insufficient chilling (Caffarra *et al.,* 2011a; Gaüzere *et al.* 2017).

There is thus now a large number of available phenology models that differ in their level of complexity and in the types of response function to environmental cues they use (see for review Chuine *et al.,* 2013; Basler, 2016; Chuine and Régnière, 2017). However, very few studies aimed at comparing their efficiency and the robustness so far (Basler, 2016), especially in future climatic conditions (but see Vitasse *et al.,* 2011; Chuine *et al.,* 2016; Gaüzere *et al.,* 2017). By efficiency, we mean here the quality of the model predictions on a dataset that has been used to parameterize the model; and by robustness, we mean here the property that characterizes how efficient the model is while being used with new climatic conditions (i.e. external evaluation or transferability). In addition, none of them compared specifically correlative to process-based models to our knowledge, while this has been done multiple times for species distribution models for example (e.g. Cheaib *et al.,* 2012; Higgins *et al.,* 2012; Morin and Thuiller, 2009; Kearney *et al.,* 2010) and crop models (Lobell and Burke, 2010). Process-based models are usually expected to provide more accurate projections than correlative models because they describe causal relationships. The effect of each driver identified as determining a particular trait value can be described by a causal relationship, sometimes involving other drivers as well (interaction between drivers). Therefore, process-based models have also greater potential to deal with non-analog situations. However, the putative higher robustness of process-based models could also be due to the fact that parameter values of the relationships, or at least some of them, can be measured directly instead of being inferred statistically through inverse modelling and data assimilation. Yet, there has been no attempt so far to prove this widely accepted expectation.

Here, we aimed at comparing the efficiency and robustness of correlative *vs* process-based phenology models with contrasting levels of complexity, both in space and time. More precisely, we aimed at answering the following questions: (1) Are process-based phenology models more robust than correlative models (i.e. inverse modelling)? (2) If so, is it because they describe causal relationships or because they can be less dependent on statistical

inference and rely more on experimental measurements (i.e. forward parameter estimation)? (3) How will climate change alter the budburst date of alpine species?

Using observations of budburst dates collected over the Western Alps by a 8-year citizen science program and experimental data, we parameterized correlative and process-based phenology models with three levels of complexity for five major tree species: *Corylus avellana* (L.), *Fraxinus excelsior* (L.), *Betula pendula* (Roth), *Larix decidua* (Mill.) and *Picea abies* (L.). We then compared their predictions and projections of budburst dates over the Western Alps in historical climate and in future climate.

The Western Alps are particularly interesting to evaluate phenology models because the elevation gradient provides a wide temperature range on a very short distance. In addition, the southern part of the Western Alps is nearly located at the warmest edge of the geographic range of the five studied species, where it has been shown that winter warming is already affecting endodormancy release and budburst (Asse et al., 2018). Finally, temperature has already increased in the Western Alps twice as fast as in the northern hemisphere during the 20th century (Rebetez and Reinhard, 2008) and recent evidence indicates that the current warming rate increases with increasing elevation (Mountain Research Initiative EDW Working Group, 2015). Consequently, mountain summits might warm faster than lower elevation sites, suggesting that mountain ecosystems might react non-linearly to climate change along elevation gradients.

2. METHODS

2.1. Phenological observations and climate records

We used observations of budburst date of five common tree species covering the entire French Alps over the 2007-2014 time period. The species monitored were three broad-leaved deciduous trees: hazel (*Corylus avellana* L.), ash (*Fraxinus excelsior* L.), birch (*Betula pendula* Roth); one deciduous conifer: larch (*Larix decidua* Mill.), and one evergreen conifer: spruce (*Picea abies* L.). The species cover different elevation ranges with *Corylus* having the lowest and narrowest (150 - 1300 m), and *Larix* the highest and largest (700 - 2100 m). Thus, this set of species allowed us to assess model performance over a large climatic gradient.

Data were extracted from the Phenoclim database of CREA (Centre de Recherches sur les Ecosystèmes d'Altitude, Chamonix, France), a citizen science program initiated in 2004 (www.phenoclim.org), which aims at assessing the long-term effects of climate change on plant phenology over the French Alps. The specificity of this program, compared to other existing citizen science initiatives, lies not only in its large geographic coverage in mountain environments, but also in its simultaneous acquisition of accurate temperature records in addition to phenological observations.

In the Phenoclim protocol, budburst is defined as the first day at which 10% of vegetative buds of the crown on a given individual are opened (BBCH 07). At each site, observers survey at least two individuals per species. These individuals are chosen to be adult and dominant trees taller than 7 m, sharing similar environmental conditions (i.e. soil, slope and aspect) and at a maximum horizontal distance of 100 m from each other. Phenological observations were recorded weekly. For each species, yearly budburst dates were calculated as the average date of individuals observed at a given site. The five surveyed species do not occur simultaneously at all sites, therefore, the number of years surveyed varies for a given site (Fig. S1). In total, and irrespective of species, 242 sites for budburst were surveyed between 2007 and 2014.

Additionally, temperature was monitored on sixty sites ranging from 372 to 1919 m a.s.l using weather stations (Fig. S1). These stations measured air temperature at a standard 2-

m height every 15 minutes with a DA8B20 digital thermometer placed in a white ventilated plastic shelter (Dallas Semiconductor MAXIM, www.maxime-ic.com). The temperature sensors have an operating range of -55 to 125°C and an accuracy of ± 0.5°C over the range of -10 to 85°C. The 2-m air temperature recorded by the stations are highly correlated with standard temperature obtained from national meteorological stations (Pellerin et al., 2012).

We used records from the 2-m air temperature sensors of the Phenoclim stations (1) to calculate daily mean air temperature at sites equipped with stations and (2) to interpolate these daily measurements at observation sites without meteorological stations. Daily-interpolated temperatures were generated by first calibrating linear models of daily temperature as a function of elevation. These models were then used to spatially predict temperature at observation sites without temperature stations, using pixels of a 25-m digital elevation model (DEM). Each daily projection of this fitted temperature model as a function of elevation was adjusted by interpolating residuals of the regression from the calibrations points over the whole valley according to the inverse distance weighted algorithm (IDW; see also: Kollas *et al.,* 2014; Cianfrani *et al.,* 2015, for further details).

In addition to Phenoclim data, we used data from a field experiment on *Larix decidua* realized at INRA UMR PIAF in Clermont-Ferrand (France) during winter 2010-2011. The aim of this experiment was to determine the date of endodormancy break, the chilling required to break endodormancy and the response of bud growth to temperature during the ecodormancy phase of *Larix decidua* Mill. In a first experiment, 60 twigs of 30 to 40 cm, were sampled on 4 sites (Saulzet, Orcival, Lamartine, Laqueuille) on February 2nd and bring immediately to the laboratory. Twigs were recut under water and put in flasks filled up with water. Water was subsequently changed twice a week. Twigs were divided into six sub-sets that were placed in growth chambers (Sanyo MLR 351H) which were set to either: 25, 20, 15, 10, 5, 2°C with 16h photoperiod and around 50 µE/m2/s, RH 70%, except for the 5°C and 2°C chambers which received 20 µE/m2/s and RH 50%. This experiment was designed to investigate the response to temperature of bud growth during the ecodormancy phase. In a second experiment, 5 twigs were sampled on 5 trees of *Larix decidua* Mill. from the end of September to early February on the same 4 sites at ten different dates :27 Sep; 18 Oct; 17 Nov; 14 Dec; 29 Dec; 04 Jan; 11 Jan; 18 Jan; 24 Jan; 02 Feb. Twigs were recut under water and put in flasks filled up with water. Water was subsequently changed twice a week. Twigs were placed in growth chambers (Sanyo MLR 351H) at 20°C, 16h photoperiod, 50 µE/m2/s,

RH 70%. This experiment was designed to determine the endodormancy break date and the chilling required to break dormancy. In the two experiments, each bud of each twig was monitored every second day to determine the date of budburst (BBCH 07).

2.2. Correlative phenology model

Similar to Asse *et al.* (2018), we calibrated mixed-effects models for each of the five species with budburst dates as response variables and with growing degree-days and chilling as predicting variables. We defined chilling for each species and each observation site as the frequency of days with a daily temperature < 5°C from September 1st to December 31st of the calendar year preceding budburst (Dantec et al., 2014). We then calculated for each species and each observation site growing degree-days (hereafter designated as GDD) defined as the sum of positive (> 0°C) daily mean temperature from January 1st to the median date of budburst observed over the 2007-2014 observation period. GDD was calculated with two different temperature thresholds: 0°C and 5°C. This 0°C temperature threshold was chosen here in addition to the more commonly-used 5-°C threshold because daily mean temperatures between 0 and 5°C may contribute to trigger budburst events in plants found in mountainous environments (Körner 1999; Vitasse et al. 2016). Mixed effects models were performed in R (version 3.3.2; R Core Team, 2016) using the library nlme (Lindstrom & Bates 1990; Pinheiro & Bates 1996) with observation sites as random effect. Indeed, there may be some site-specific adaptations, which would blur an overall relationship between the temperature-based predicting variables (i.e chilling, GDD) and budburst. We considered models with all combinations of the two predicting variables (i.e. chilling and GDD), including also univariate models. GDD with two different thresholds were tested separately but in combination with chilling in multivariate models.

2.3. Process-based phenology models

We used different process-based phenology models to simulate the budburst dates of each species.

The first type of models used are 1-phase models, that describe the ecodormancy phase only and assumes that endodormancy-break always occurs before temperature can trigger cell elongation and that there is no effects of chilling on forcing requirement (Chuine

et al., 2013). Budburst (t_f) occurs when the sum of the daily rates of development (R_f) responding to forcing temperatures (T_d) from a starting date (t_0), reaches the critical value F^*:

$$\sum_{t_0}^{t_f} R_f(T_d) \geq F^*$$

We used several versions of the model that differed by the response function to temperature (R_f):

the GDD function,

$$R_f(T_d) = Max(0;\ T_d - T_b) \tag{2}$$

with T_b the threshold temperature;

the sigmoid function,

$$R_f(T_d) = \frac{1}{1 + e^{-d_T(T_d - T_{50})}} \tag{3}$$

with d_T the sharpness of the response and T_{50} the mid-response temperature of the sigmoid function;

the Wang function (Wang and Engel, 1998)

$$R_f = Max\left[\left(2(T_d - T_{min})^{\alpha}\left(T_{opt} - T_{min}\right)^{\alpha} - \frac{(T_d - T_{min})^{2\alpha}}{\left(T_{opt} - T_{min}\right)^{2\alpha}}\right), 0\right] \tag{4}$$

with $\alpha = \ln(2) / \ln\left(\frac{T_{max} - T_{min}}{T_{opt} - T_{min}}\right)$

These models have 3 to 5 parameters (see Table S2) that were adjusted to the phenology data.

The second type of models used is sequential 2-phase model. The sequential model (Hanninen, 1987) takes into account the chilling requirements during the endodormancy phase (first phase) and the forcing requirements during the ecodormancy phase (second phase; Chuine et al., 1999). The endodormancy phase ends at t_c when R_c, the rate of dormancy release, reaches a critical sum of chilling, C^*.

$$\sum_{t_0}^{t_c} R_c(T_d) \geq C^* \quad (5)$$

from t_c to t_f, forcing units are then accumulated as:

$$\sum_{t_c}^{t_f} R_f(T_d) \geq F^* \quad (6)$$

We used several version of the model that differed by the response function to temperature for the endodormancy phase:

a simple threshold function,

$$R_c(T_d) = \begin{cases} 1 & if\ T_d < T_b \\ 0 & if\ T_d \geq T_b \end{cases} \quad (7)$$

with T_b the threshold temperature also called base temperature) of the function;

the Wang function (Eq 4).

For the ecodormancy phase we used the best function find for 1-phase model by species. These models have 6 to 8 parameters (see Table S2) that were adjusted to the phenology data.

Finally, we used the experimental observations on *Larix* to constrain the parameterization of the best 2-phase model. Using the results of the first experiment, we were able to estimate a critical sum of chilling during the endodormancy phase (C^*), the response function to temperature and the critical value F^* of the ecodormancy phase. We thus fixed C^* in the first phase and the parameter values of the R_f function and F^* to those measured with the experimental data. This model is called hereafter "2-phase calibrated model".

The models were parameterized using the Phenology Modelling Platform software (PMP5; http://www.cefe.cnrs.fr/fr/recherche/ef/forecast/phenology-modelling-platform) (Chuine et al., 2013).

2.4. Models comparison

Models were compared using the following performance indices:

Akaike's Information Criterion corrected for small sample size (AIC_C) with the R function

(8)

AIC to select the most parsimonious model (Burnham and Anderson, 2002):

$$AICc = N \times ln\left(\frac{\sum_{i=1}^{n}(O_i - P_i)^2}{N}\right) + 2k + \left(\frac{2k(k+1)}{N-K-1}\right)$$

the efficiency (EFF) (Nash and Sutcliffe, 1970):

$$EFF = 1 - \frac{\sum_{i=1}^{n}(O_i - P_i)^2}{\sum_{i=1}^{n}(O_i - \bar{O}_i)^2} \tag{9}$$

the root mean square error for the calibration (RMSE) and validation ($RMSE_S$) data sets respectively:

$$RMSE = \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^{n}(O_i - P_i)^2}{n}} \tag{10}$$

the systematic root mean square error (RMSEs) that estimate the models linear error (or bias)

$$RMSEs = \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^{n}\left(O_i - \hat{P}_i\right)^2}{n}} \tag{11}$$

where O_i represents observed dates, P_i represents projected dates, $\hat{P}_i$ represents regressed prediction dates and *N* or *n* is the number of observations and *k* is the number of parameters.

Based on the AICc, EFF, RMSE, RMSEs and R^2 (adjusted R-squared), we first selected the best correlative model, the best 1-phase and 2-phase models. For each, we additionally bootstrapped models (with 999 repetitions) to assess the effect of sampling bias on RMSE indices, a good overall measure of model performance. We then calibrated linear regressions of the model residuals (observed dates – predicted dates) as a function of elevation.

We also aimed at testing the performance of the two types of process-based model in usual *vs* unusual climatic conditions. We identified two climatically contrasted years over the observation period. First, a typical year with a cold fall and early winter (called hereafter for the sake of simplicity winter period) followed by a warm late winter and early spring (called

hereafter for the sake of simplicity "preseason period"). Second, an unusual warm year with a warm winter followed by a warm preseason. Winter period corresponds to the development phase of endodormancy and preseason period corresponds to the development phase of ecodormancy. For this database these climatically contrasted years are previous identify for each species with a characterization of the endodormancy and ecodormancy periods according to temperature-based factors (Asse et al., 2018). To rank endodormancy periods, we calculated for each species and each observation sites the chilling as defined above. Similarly, we calculated the GDD as defined above to rank ecodormancy periods. To identify the three climatically contrasted years, we compared quantile values of chilling and GDD between years for each species.

2.5. Model projections

Following Bray & Storch (2009), we use the term "prediction" to refer to outputs of models calibrated with observed climatic data; and the term "projection" to refer to outputs of models obtained with simulated climatic data. The term "prediction" conveys a sense of certainty, while the term "projection" conveys a sense of possibility.

2.5.1. Projections across space on sites without weather stations

We spatially projected the budburst date at each observation site without weather stations using the best correlative, 1-phase and 2-phase models respectively interpolated 2-m temperature for the 2007-2014 time period. Here we aimed assessing the transferability of each modeler geographic areas. Projections accuracy was estimated using RMSE, RMSEs and R^2. We additionally bootstrapped models (with 999 repetitions) to assess the effect of sampling bias on RMSE indices. To assess whether RMSEs obtained for each model and each species could be used as an average error estimate of the models, we tested whether model residuals (observed dates – projected dates) were independent of the mean temperature of the period September 1st - 2007-2014 median date of budburst. We finally calibrated linear regressions of the model residuals (observed dates – projected dates) as a function of elevation.

2.5.2. Projections across time using climate scenarios

We compared the projections of the best models in historical (1950-2000) and future climatic conditions (2001 to 2100). We used the climatic data generated by the ALADIN-Climat v5 RCM model (CNRM) for the CMIP5 experiment at a 12-km resolution and downscaled at 8-km resolution using quantile-quantile method (http://drias-climat.fr/). Daily minimum and maximum temperatures of RPC8.5 scenarios were extracted on the grid points of a rectangle area covering the French Alps (43°48'N to 46°47'N, 5°59'E to 7°09'E). We compared the projected budburst dates of the best models for two elevation ranges, which limits depended on the species distribution according to the CBNA (Conservatoire Botanique National Alpin) database.

The annual shift of projected budburst dates was calculated as the Sen's estimator of the slope of regressions (Sen, 1968) between projected budburst dates and years over the period 1950 to 2100. The shift of budburst date over this period was also calculated.

Projected budburst dates by each model over the 1950-2100 time period were plotted with the associated confidence interval derived from the external validation (see section *2.5.1.*). The annual / decadal shift of projected budburst dates from Sen's estimator of slope was additionally provided for each model type and each of the 8-km cells in the French Alps for the same 1950-2100 period.

3. RESULTS

3.1. Models performance on the calibration dataset – internal validation

Mixed effects models which best explained budburst dates were generally models including growing degree-days with a 5-°C threshold (GDD5), together with chilling as predicting variables (Table S3). However, budburst dates of *Corylus* and *Fraxinus* were best explained by growing degree-days with a 0°C threshold (GDD0) together with chilling. Variance partitioning also indicated an important joint contribution of GDD0 or GDD5 and chilling for all species (Table S3). However chilling did not explain much of the variance in spring phenology once forcing temperatures were taken into account except in *Picea* (Table S3).

The best response function to temperature during the ecodormancy phase was for all species the sigmoid function (Table S2). The best response function to temperature during the endodormancy phase was the threshold inferior function for *Fraxinus* and *Picea*, and the Wang function for the three other species. However, because the differences in efficiency and AICc were very small between models using the Wang function or the threshold function, we selected the threshold inferior function for all species, which is simpler (Table S2).

All performance indices showed that correlative models predicted more accurately budburst dates than process-based models on the calibration dataset for all species (Table 1). This result was confirmed by bootstrapped values of RMSE that were significantly lower for correlative models than process-based models for all species (Fig. 1). Performance indices were only slightly better for 2-phase models than 1-phase models (Table 1, Fig. 1). However, comparing the performances for unusual warm year with warm winter and warm preseason, we showed that 2-phase process-based models were better for *Corylus* and *Picea* (Fig. S4). For the other species, model performance was similar between the one- and 2-phase process-based models. For a typical year with a cold winter and a warm preseason, performance indices were similar between the two types of process-based model for all species (Fig. S4).

Models performed the best for *Picea* and *Betula* (Table 1, Figs S5 and S6). However, models error increased with the distance to the mean of observations of budburst dates and

temperatures, irrespective of the model and the species, with overestimation of early dates and underestimation of late dates (Figs S5 and S6).

We found no trend in model residuals (observed – predicted dates) along elevation, except for *Larix* when using the process-based models: observed budburst dates tended to occur earlier than predicted by the models at low elevation and reversely at high elevation (Figs S7 and S8).

Species	Model	AICc	EFF	R^2	RMSE	RMSEs	N
C. avellana	*Correlative*	879.9	0.60	0.60	7.81	7.75	126
	Process-based 1-phase	902.2	0.51	0.52	8.58	8.47	126
	Process-based 2-phase	886.0	0.58	0.58	7.98	7.94	126
F. excelsior	*Correlative*	1045.9	0.73	0.73	7.46	7.40	152
	Process-based 1-phase	1137.7	0.51	0.51	10.12	10.0	152
	Process-based 2-phase	1130.0	0.54	0.54	9.82	9.76	152
B. pendula	*Correlative*	964.1	0.80	0.80	6.62	6.58	145
	Process-based 1-phase	999.7	0.74	0.74	7.46	7.44	145
	Process-based 2-phase	995.4	0.75	0.75	7.36	7.33	145
L. decidua	*Correlative*	1016.1	0.74	0.74	6.47	6.42	154
	Process-based 1-phase	1088.4	0.58	0.59	8.16	8.12	154
	Process-based 2-phase	1088.1	0.59	0.59	8.15	8.12	154
	Process-based parameterized	1127.5	0.38	0.47	9.95	9.22	154
P. abies	*Correlative*	681.4	0.83	0.83	5.70	5.68	107
	Process-based 1-phase	702.0	0.80	0.80	6.29	6.25	107
	Process-based 2-phase	695.6	0.82	0.81	6.08	6.06	107

Table 1: Performance of the different models in predicting budburst date with the calibration dataset. Correlative refers to the linear mixed model with GDD and chilling as variables. Process-based 1-phase uses a sigmoid function of temperature for the ecodormancy phase. Process-based 2-phase uses a threshold inferior function of temperature for the endodormancy phase and a sigmoid function of temperature for the ecodormancy phase. Process-based parameterized refers to the 2-phase model which parameter estimates have been derived from experimental results. AICc, corrected Akaike criterion; EFF, model efficiency; R^2, adjusted R-squared; RMSE, roots-mean-squared error (days); RMSEs, systematic root mean square error (days); N, number of data used to fit the model.

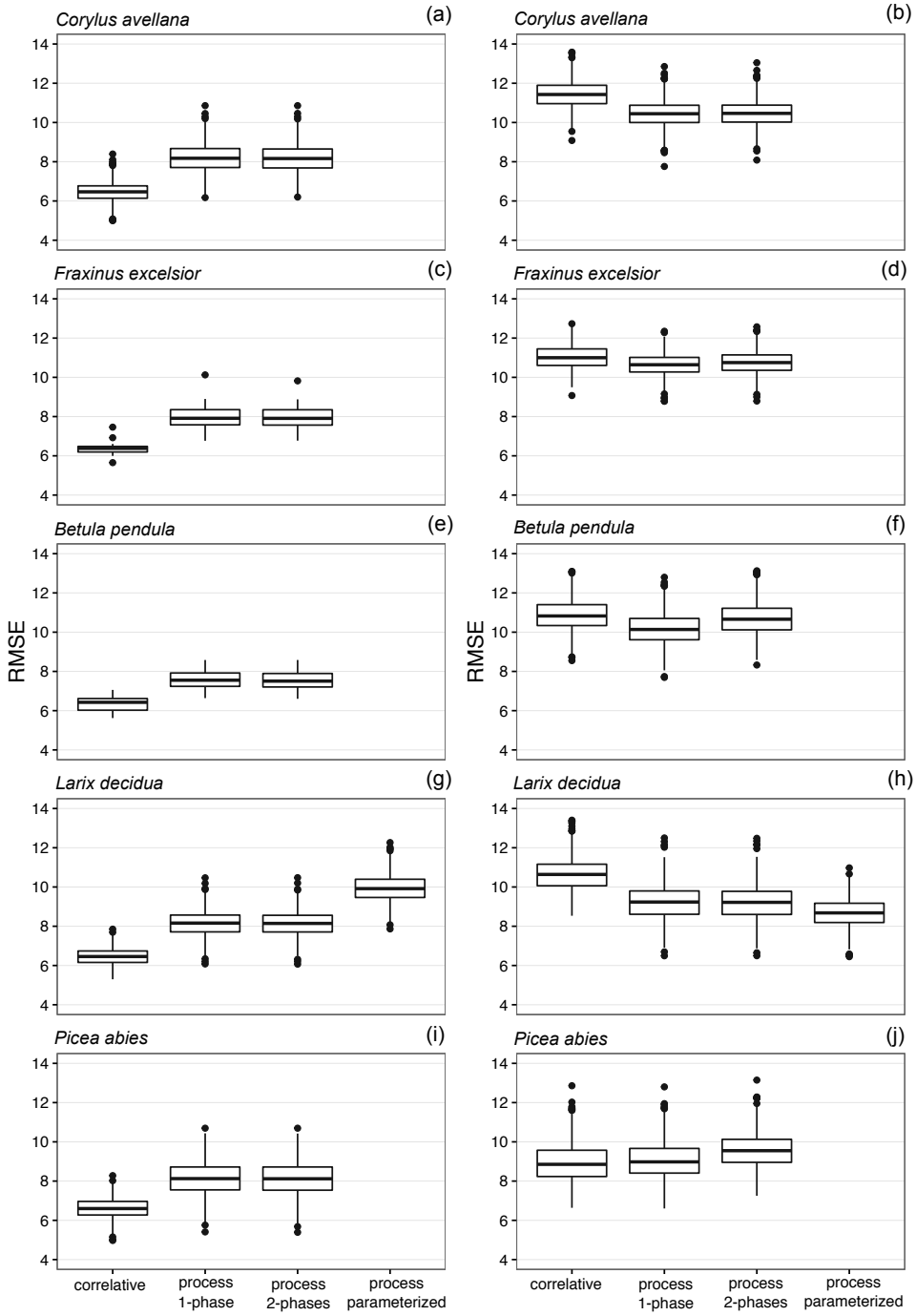


Fig. 1: Boxplots of bootstrapped values of RMSE (days). Performance of the best models in predicting (using the calibration dataset) (a, c, e, g, i) and projecting budburst date (using validation dataset over the Alps) (b, d, f, h, j).

3.2. Models performance on the validation dataset and spatial transferability – external validation

Process-based models provided more accurate projections of budburst dates than correlative models on sites without temperature stations across the Alps, except for *Picea abies* for which models' performance were similar (Table 2). Performances were similar between 2-phase models and 1-phase models. Models performed the best for *Picea* and *Larix* (Table 2). Similarly to the predicted dates, error in projected dates increased with the distance to the mean of the observation domain, irrespective of the model and the species (Figs S5 and S6) with underestimation of late dates and overestimation of early dates. We did not find relationship between model residuals related to mean temperature during endodormancy and ecodormancy period for all species and the dispersion of model residuals stay homogeneous (Fig. S9). We can assume that RMSE values can represent the model uncertainty in number of day.

Model residuals were linearly related to elevation for *Corylus* and *Fraxinus* (correlative models only), and *Larix* (all models), with projected dates slightly overestimated at low elevation and underestimated at high elevation (Figs S7 and S8).

Species	Model	R^2	RMSE	RMSEs	N
C. avellana	*Correlative*	0.44	11.44	10.94	193
	Process-based 1-phase	0.50	10.45	10.32	193
	Process-based 2-phase	0.51	10.46	10.25	193
F. excelsior	*Correlative*	0.60	11.03	10.42	244
	Process-based 1-phase	0.58	10.66	10.62	244
	Process-based 2-phase	0.59	10.77	10.59	244
B. pendula	*Correlative*	0.48	10.86	10.19	162
	Process-based 1-phase	0.53	10.16	9.70	162
	Process-based 2-phase	0.55	10.69	9.55	162
L. decidua	*Correlative*	0.55	10.69	10.09	148
	Process-based 1-phase	0.62	9.28	9.21	148
	Process-based 2-phase	0.62	9.26	9.21	148
	Process-based parameterized	0.67	8.68	8.64	148
P. abies	*Correlative*	0.66	9.01	8.80	140
	Process-based 1-phase	0.65	9.10	8.98	140
	Process-based 2-phase	0.63	9.63	9.27	140

Table 2: Performance of the different models in projecting budburst date with the validation dataset over the Alps. Legend as in Table 1.

3.3. Projections of budburst for the future

Evolution across time

We compared the projections of the budburst date of the five species by the best correlative model and the best process-based 1-phase and 2-phase model over the historical period and the 21st century in the French Alps, using climatic data simulated by the ALADIN-Climat RCM. Uncertainties of the climatic data (minimal temperatures, maximal temperatures) were similar along the period and should not therefore add a bias across time in the model projections (Fig. S10).

Model projections differed substantially according to elevation and time period.

At low elevation, up to 2050, correlative models and 1-phase models projected a continuous trend for earlier budburst dates (-8 to -16 days and -9 to -11 days respectively; Fig. 2 & 3, Table S11) while 2-phase models showed a much weaker trend for earlier budburst dates (-5 to -7 days; Fig. 2, Table S11). Models projections diverged substantially after 2050. While correlative models projected still earlier budburst dates (-14 days to -24 days; Fig. 2, Table S11), trend weakened in 1-phase models projections (-1 days to -9 days; Fig. 3, Table S11); and vanished or reverted in 2-phase models projections (-0.5 days to +8 days; Fig. 2, Table S11). Standard deviation of projected budburst dates was greater for correlative models than for process-based models and increased with time (Fig. S12).

At high elevation, correlative models provided astonishing projections with very low interannual variability of budburst dates, a slight trend towards earlier date from 1950 to 2050 (-0.5 to -7 days; Fig. 2, Table S11) that steepened after 2050 (-7 to -15 days; Fig. 2, Table S11). The two process-based models projected a remarkably similar trend towards earlier budburst dates all along the historical period and until 2050 (-16 to -20 days; Fig. 3, Table S11). After 2050, the trend towards earlier budburst dates remained similar between the two process-based models for *Larix* (-21 days) and *Picea* (-16 days) but weakened in the 2-phase model for the other species (Fig. 3, Table S11). Standard deviation of process-based model projections was greater at high elevation than at low elevation (Figs S12 and S13).

For *Fraxinus*, *Betula* and *Picea,* 2-phase model episodically projected budburst failure due to endodormancy break failure because of lack of chilling. This situation

happened especially at low elevation and with increasing frequency under climate simulations for the 21th century (Fig. 4).

Variation across space

Correlative models projected earlier budburst dates over the French Alps at a 8-km resolution with a trend more pronounced in the external and southern Alps than in the central Alps where the elevation is higher on average. The contrast between external and central Alps was the most pronounced for *Betula*, *Larix* and *Picea* (Fig. 5). Reversely, 1-phase and 2-phase models projected a steeper trend towards earlier budburst dates in the central Alps than the external Alps. However, contrary to 1-phase models, 2-phase models projected later dates in the Southern Alps for all species, and also in the north of the external Alps for *Larix* and *Picea* (Fig. 5). The contrasted projections between the external and central Alps were more pronounced for *Larix* (Fig. 6).

3.4. Performance of parameterized models

The 2-phase model parameterized for *Larix* with experimental data performed the worst compared to other models with the calibration dataset (Table 1, Fig. 1), but provided more accurate predictions especially of early dates than process-based 2-phase (Fig. S14). The model residuals showed no trend with elevation (Fig. S15). The model however provided the most accurate projections across space compared to other models (Table 2, Fig.1), and especially more accurate projections of early dates than 2-phase model (Fig. S14). Residuals of the model were linearly related to elevation, with projected dates tending to be overestimated at low elevation and underestimated at high elevation (Fig. S15).

Over the climatic conditions of the historical period and the projected climatic conditions of the 21st century, budburst dates projected by the 2-phase model and the parameterized model were very similar at low and at high elevations (Fig. 7, Fig. S16). However, the parameterized model showed much more frequent budburst failures due to endodormancy break failures than the 2-phase model. For the same reason, we could not represent the deviation of budburst date projected by the parameterized model over the French Alps for the period 1950-2100.

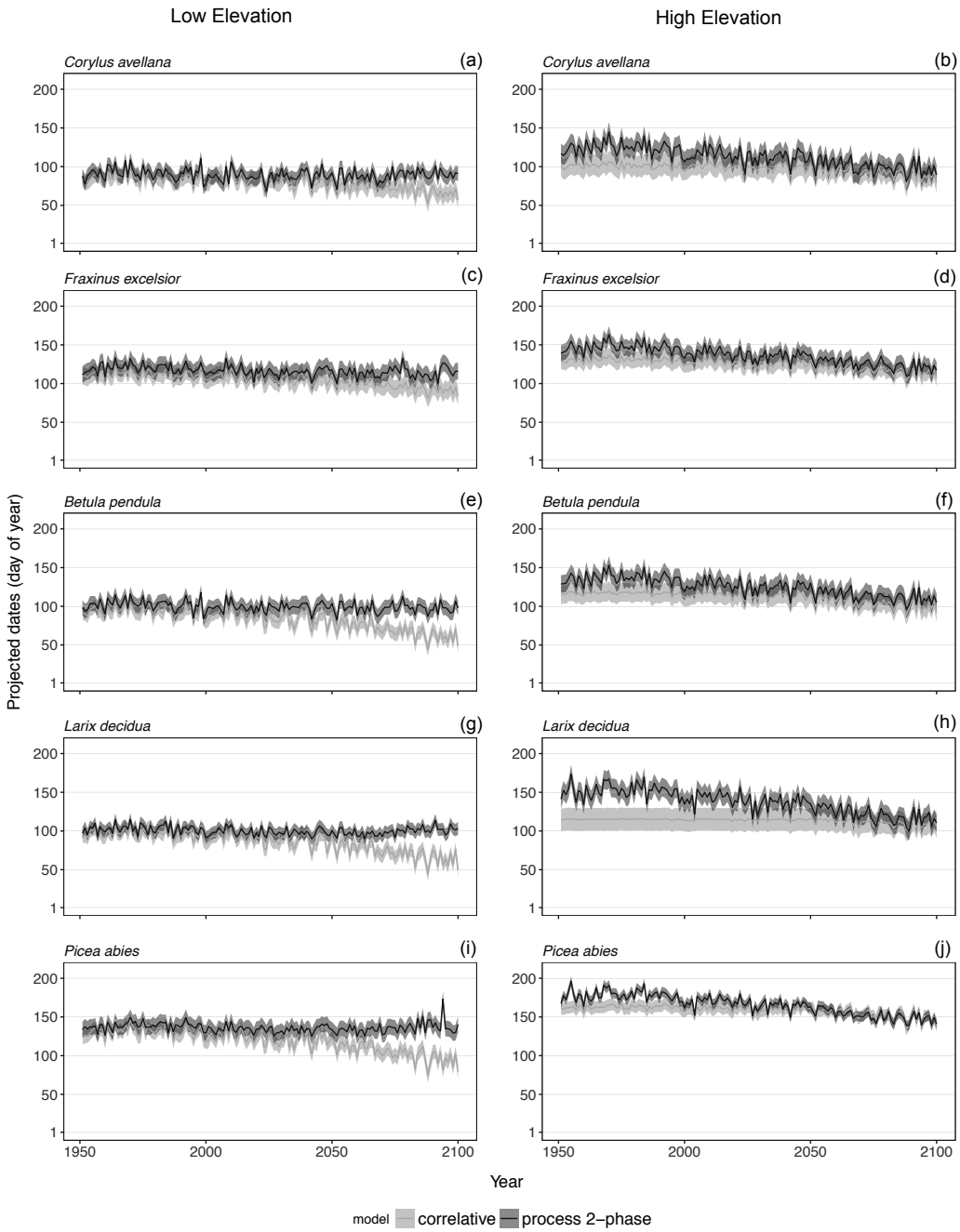


Fig. 2: Budburst date projected by the correlative models and the process-based 2-phase model in historical climate and future climate according to scenario RCP8.5, in the Alps at low elevation (a, c, e, g, i) and high elevation (b, d, f, h, j). Elevational limits depend on the species. Low elevation: *Corylus*= 100 to 1000m asl.; *Fraxinus*= 100 to 1000 m asl.; *Betula*= 100 to 1000 m asl.; *Larix*= 400 to 1500 m asl. and *Picea*= 100 to 1500 m asl.. For high elevation: *Corylus*= 1001 to 2000m asl.; *Fraxinus*= 1001 to 2000 m asl.; *Betula*= 1001 to 2300 m asl.; *Larix*= 1501 to 2700 m asl. and *Picea*= 1001 to 2500 m asl.. Light grey curves indicate the mean date projected by the correlative model and light grey areas indicate the confidence interval of the model. Dark grey curves indicate the mean date projected by the process-based 2-phase model and dark grey areas indicate the confidence interval of the model.

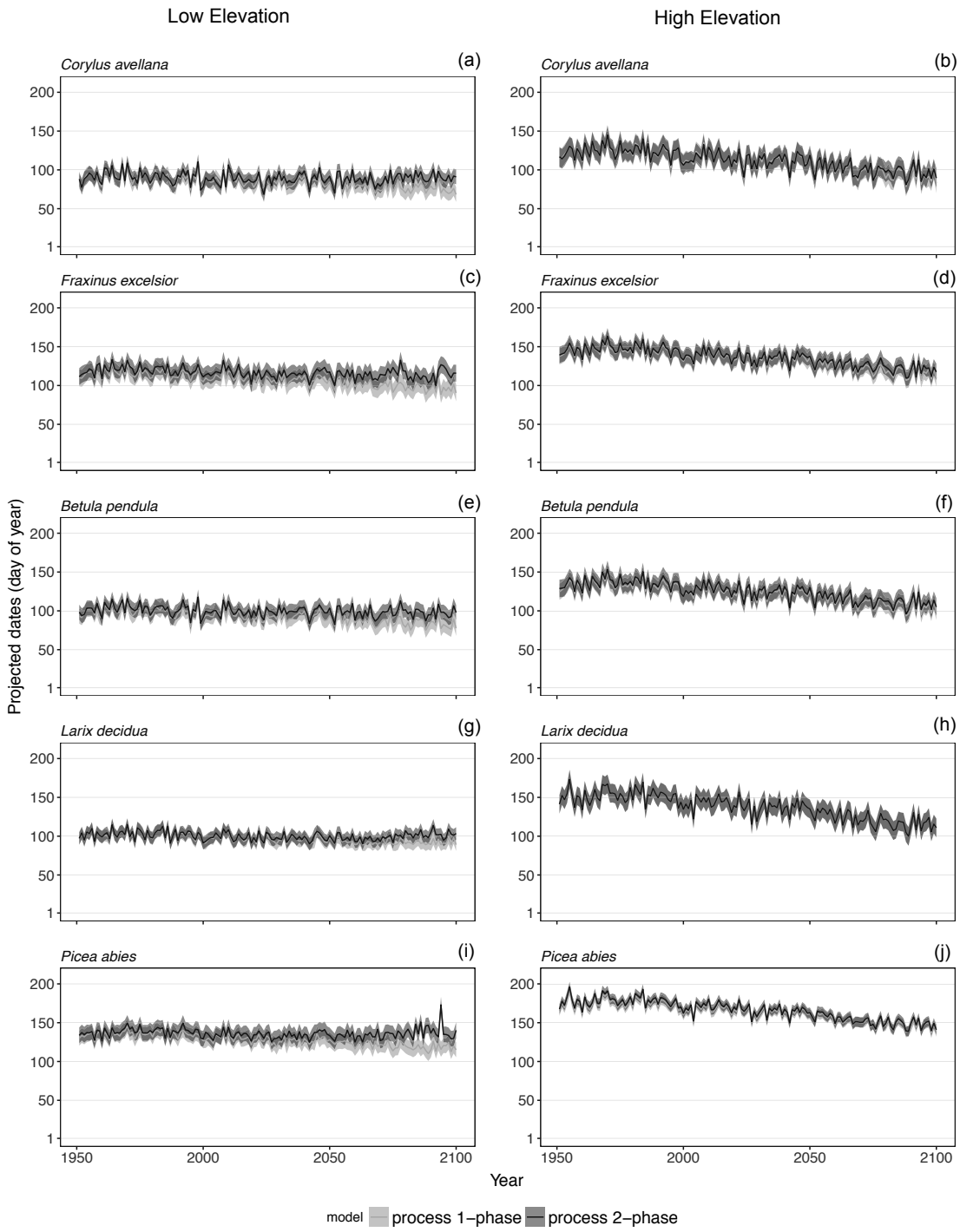


Fig. 3: Budburst date projected by the process-based 1-phase model and the 2-phase model in historical climate and future climate according to climate scenario RCP8.5 in the Alps at low elevation (a, c, e, g, i) and high elevation (b, d, f, h, j). The elevational limits depend on species (Fig. 5 for elevation ranges). Light grey curves indicate the mean date projected by the process-based 1-phase model and light grey areas indicate the confidence interval of the model. Dark grey curves indicate the mean date projected by the process-based 2-phase model and dark grey areas indicate the confidence interval of the model.

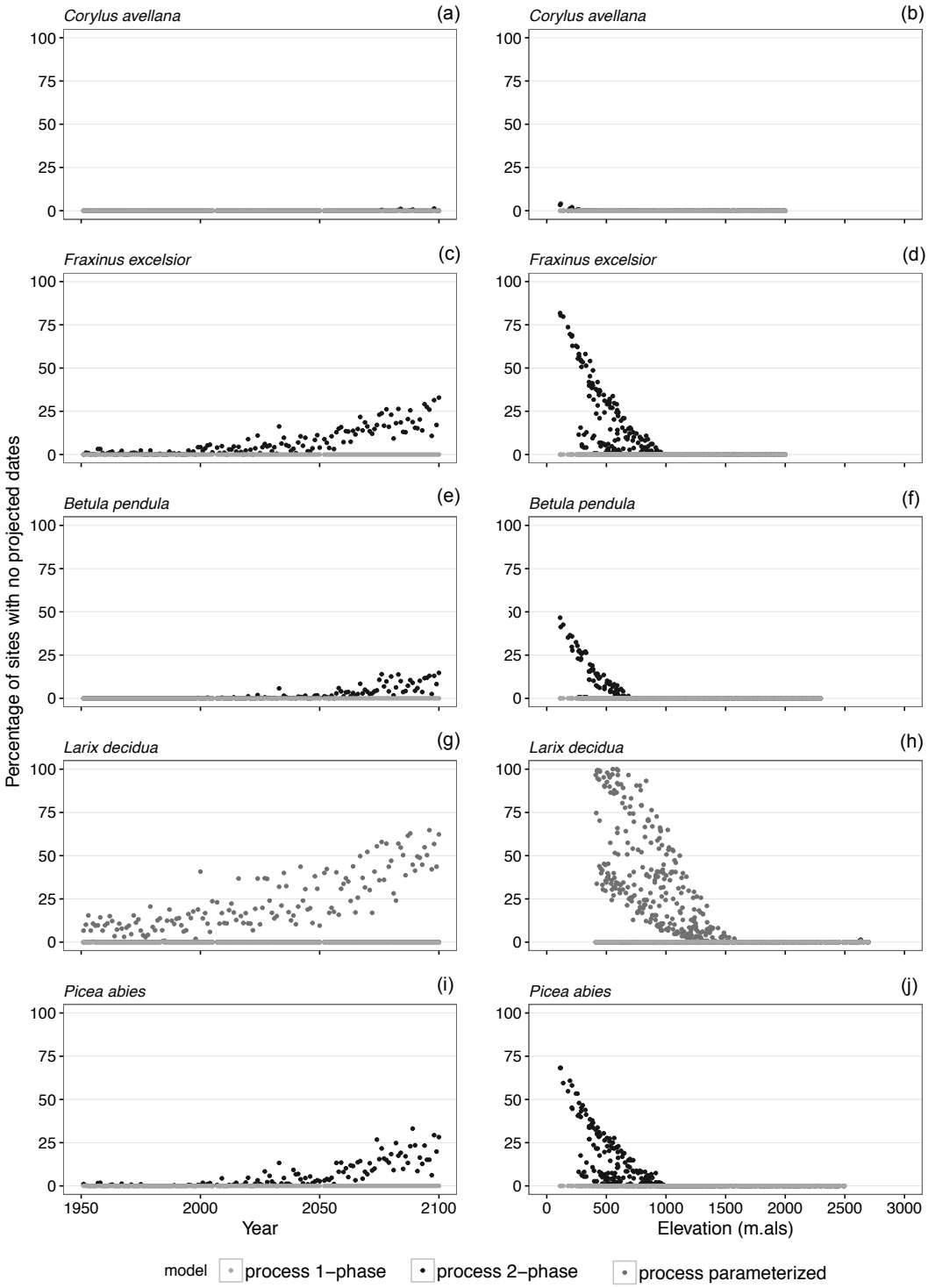


Fig. 4: Percentage of sites showing dormancy break failure under climate scenario RCP8.5 in the Alps along the years (a, c, e, g, i) and along the elevation gradient (b, d, f, h, j). Light grey dots indicate values for the process-based 1-phase model; dark grey square indicate values for the process-based 2-phase model and grey triangle indicate values for the parameterized process-based 2-phase model.

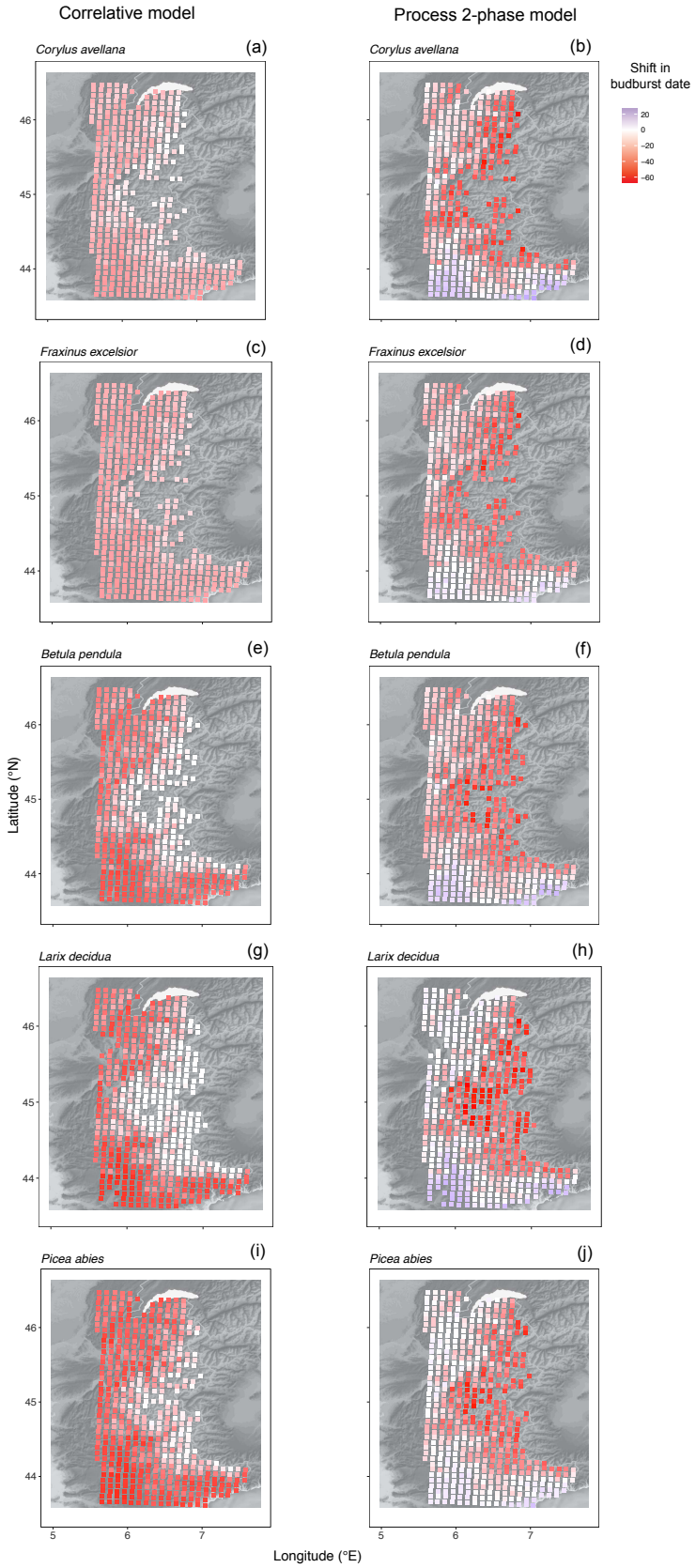


Fig. 5: Shift in budburst date projected by the correlative (a, c, e, g, i) and process-based 2-phase models (b, d, f, h, j) in the French Alps (spatial resolution: 8 km) between 1950 and 2100 (scenario RCP8.5). Shift was calculated as the Sen's estimator of the slope of regressions between projected budburst dates and years over the period 1950 to 2100.

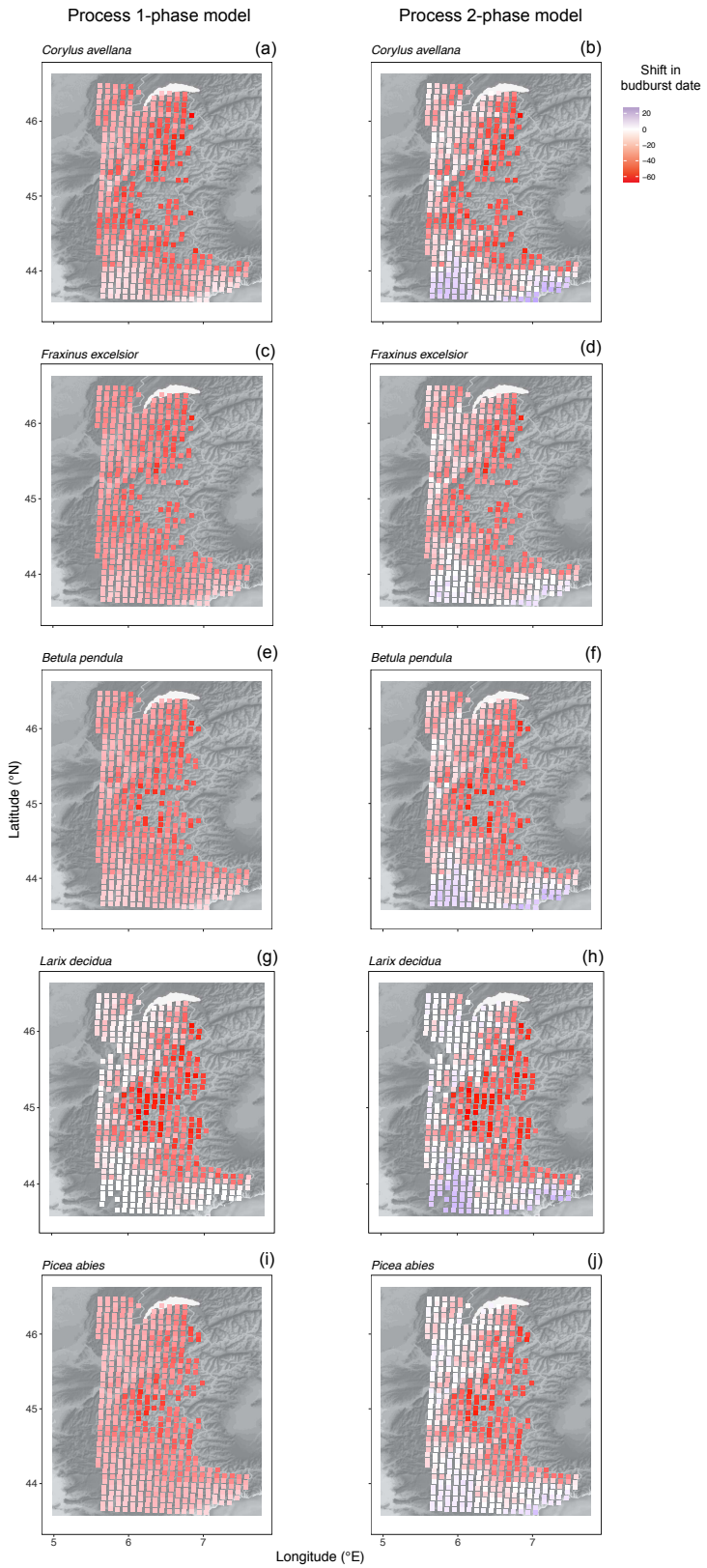


Fig. 6: Shift in budburst date projected by the process-based 1-phase (a, c, e, g, i) and 2-phase models (b, d, f, h, j) in the French Alps (spatial resolution: 8 km) between 1950 and 2100 (scenario RCP8.5). Shift was calculated as the Sen's estimator of the slope of regressions between projected budburst dates and years over the period 1950 to 2100

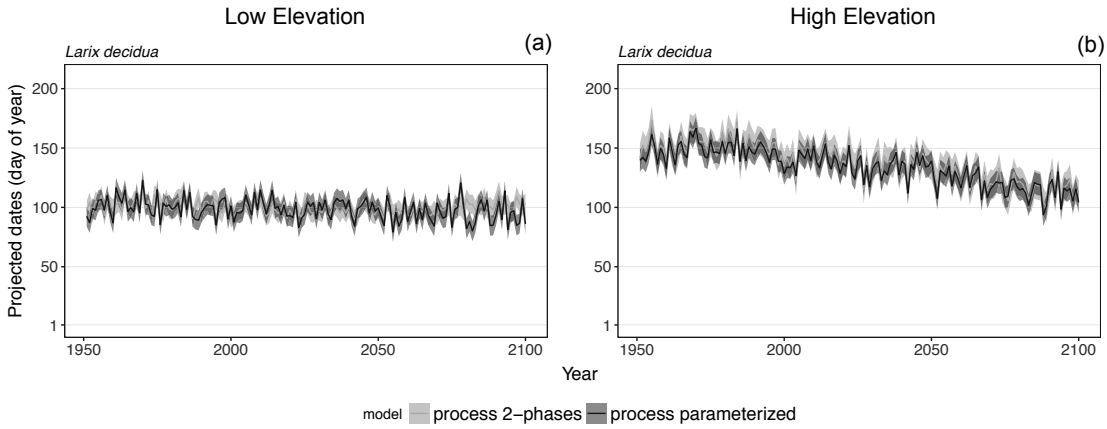


Fig. 7: Budburst date of *Larix decidua* projected by the 2-phase parameterized model and 2-phase parameterized model in historical and future climate (scenario RCP8.5) in the Alps at low elevation (400 to 1500 m asl.) (a) and high elevation (1501 to 2700 m asl.) (b). Light grey curves indicate the mean date projected by the 2-phase calibrated model and light grey areas indicate the confidence interval of the model. Dark grey curves indicate the mean date projected by the parameterized model and dark grey areas indicate the confidence interval of the model. Because the parameterized model showed much more frequent budburst failures due to endodormancy break failures than the 2-phase model, we could not represent the deviation of budburst date projected by the parameterized model over the French Alps for the period 1950-2100.

4. DISCUSSION

4.1. Process-based models provide more robust projections than correlative models because they both formalize causal relationships and can use forward parameter estimation

Linear mixed models using chilling days and growing degree days (GDD) were more efficient than process-based models to predict budburst date (prediction *sensu* Randin *et al.*, 2006; i.e. when budburst dates were predicted on the same dataset models were parameterized on). However, process-based models were more efficient than correlative models to project budburst date in external conditions through space (except for *Picea* for which the three model types revealed similar performance). Error in projected dates increased with the distance to the mean of observations from the calibration dataset, irrespective of the model and the species. This error inflation at the edge of the calibration range leads to the underestimation of late dates and overestimation of early dates. However, errors were lower for process-based models probably because they formalize causal relationships between the dependent variable and the independent variables across the range of projection.

Projections of the 2-phase model partly parameterized with experimental data were more accurate than those of the 2-phase model. Increasing accuracy was mainly expressed as a reduced overestimation of early dates. This result is consistent with the recent study of Chuine et al., 2016, which highlights the importance of having information on endodormancy break dates to fit 2-phase models correctly. Because phenological observation datasets often lack long time series, statistical inference of parameter estimates might be biased, and usually requires an additional expert knowledge based on experimental grounds (see for review Chuine and Régnière, 2017). Therefore, robustness of process-based models comes additionally from the possibility of forward parameter estimation.

Whether the ideal solution lies in being able to measure parameters instead of inferring them statistically, is however not straightforward. Realizing forward estimation of phenology model's parameters can be difficult and requires equipment such as greenhouses or growth chambers for which temperature and light conditions can be controlled. Realistic and accurate response curves of phenological phase as a function of climate might actually require a combination of inverse modelling and forward estimation. Recent studies have indeed compared the phenology of plants and animals under controlled and *in natura*

conditions and found sometimes substantial differences (Nagano *et al.,* 2012; but see Satake *et al.,* 2013), so that models calibrated by forward estimation might perform worse in nature and *vice versa*. This suggests that either the effect of some abiotic factors and their interactions or the daily variation of these factors in nature might be poorly represented under controlled conditions, and that epigenetic or acclimation effects might interfere. Besides this, results from experiments can sometimes be biased by ontogenetic effects when young cohorts of individuals are used (Vitasse, 2013). Therefore, a combination of both the experimental approach (forward estimation) and the statistical approach (inverse modelling) is probably the best solution to obtain robust and realistic models.

4.2. Model transferability through time and space

Divergence between projections of correlative and 2-phase models were striking. At high elevation, over the 1950-2050 period, correlative models projected earlier dates than 2-phase models, while after 2050, projections were similar for all species. Standard deviations of the projected dates before 2050 for correlative models were also surprisingly small, particularly for *Larix.* This might be due to the fact that the GDD variable was calculated over the same period of the year along the elevation gradient. At high elevation, GDD remains low for every year, yielding a low variation in the projected budburst dates, which was particularly marked during the historical period. Because *Larix* is the species that reaches tree line, variations of GDD are even lower for this species compared to the four other species. These results highlight the limitations of correlative models to simulate budburst dates when transferred to another spatially domain.

Performance indices were similar between 1-phase models and 2-phase models for predictions and projections in external conditions, suggesting that under the historical climatic conditions, chilling temperatures had not a major effect on budburst date because it was sufficient to fully release endodormancy. Consequently 1-phase model are complex enough to predict and project budburst dates accurately in historical climatic conditions (Chuine *et al.,* 1999 ; Linkosalo *et al.,* 2008 ; Vitasse *et al.,* 2011). However, 2-phase models provided more accurate predictions of budburst dates for particular recent years with warm winter. This was especially marked for *Corylus* and *Picea*. Thus, a certain level of winter warming might have been reached in the Alps, sometimes leading to non-optimal chilling

conditions and later dormancy break date compared to colder years. In such situation, the integration of an endodormancy phase in the phenology model clearly increases the projections accuracy. The effect of winter warming on endodormancy break has also been proposed as an explanation of the dampening of the response of budburst to warming temperature over the past 25 years for dominant European tree species (Fu et al., 2015). Although warm winter conditions are still rare in our past temperature records, they will become more frequent in the upcoming decades especially after 2050 according to climate projections, and they are expected to delay dormancy break and ultimately delay or even prevent budburst (Fig. 3 & 4). In this context, it becomes essential and urgent that robust 2-phase models be available for the most important tree species.

Divergence between projections of correlative and process-based models for the 21st century is likely to be caused by a progressive lack of chilling temperatures because of warmer winters. Although chilling was taken into account in the correlative models, they did not project a negative effect of a lack of chilling on budburst date. A potential reason could be that correlative models were calibrated with height years of observations while during that period, the delaying effect of winter warming on budburst was observed only one year in the Alps during the exceptionally warm winter of 2006-2007 (Asse et al., 2018). Consequently, mixed effects models probably could not estimate the effect of warm winters. This result points out the difficulty for such model to provide accurate predictions for the future because they cannot be trained on conditions similar to future conditions.

4.3. Evolution of budburst dates over the 21st century in the Alps

At low elevation, our results showed that projections of the budburst dates were similar until around 2050 for all models and for all species, with a weak linear trend towards earlier dates (Fig 5 & 6). This linear trend is due to the warming of spring which accelerates cell elongation while the warming of winter will not affect chilling accumulation in the future according to climate projections until 2050 (Vitasse *et al.,* 2011 ; Chuine *et al*., 2016). However, after 2050, projections at low elevation diverged between correlative models and 1-phase models on one hand and 2-phase model on the other hand. While the linear trend towards earlier dates continues and accelerates in correlative and 1-phase models (although less in the latter and especially for *Larix*), this trend progressively vanished in 2-phase model.

At high elevation, projection of the budburst dates were similar for all species over the 21st century between 1-phase and 2-phase model, suggesting that at high elevation chilling requirements could be fulfilled until the end of the 21st century. Process-based models showed a trend for earlier budburst dates (-32 to -46 days) all along the 1950-2100 period. This result is consistent with a recent study that showed that at high elevations spring phenology advanced at a faster rate than at low elevation (Vitasse et al., 2018). During endodormancy bud requires from a few weeks to several months of cold temperature (varying from 0 to 12°C depending on the species) to be broken (Lang et al., 1987; Caffarra et al., 2011a; Malagi et al., 2015). A recent study by Vitasse *et al.*, (2017) suggests that at high elevation and close to the treeline in the Alps, winter temperatures are actually colder than the optimal chilling temperature so that a warming of winter may actually increase the number of chilling days and advance endodormancy break, and consequently budburst. In this case, trees might be at higher risk of late spring frost damage at high elevation compared to low elevation in the upcoming decades. Thus, our results suggest that warmer winters might have opposite effects on spring phenology at high compared to low elevation, by advancing *vs* delaying dormancy break respectively, and consequently reducing the phenological shift across the elevation gradient. Premises of such a situation have actually already been observed in the Swiss Alps over the last decades (Vitasse et al., 2017). Considering that phenological traits have been shown to be primary determinants of species range (Chuine & Beaubien, 2001; Chuine *et al.*, 2013), a reduced phenological shift across the elevation gradient might in the mid-term translate into a reduced altitudinal structuration of the vegetation.

From 1950 to2100, 2-phase model projected a trend for earlier budburst date in the internal Alps (higher elevation), while they projected either very weak trend for earlier dates or a trend for later dates in the external Alps (particularly for *Larix* and *Picea*), and a trend for later dates also in the Southern Alps whatever the species.

The Southern Alps matches or approaches of the southern range limit of our species. On a short term, delaying effect of winter warming on budburst date might be beneficial to trees by reducing the risk of exposure to late spring frost. But on a longer term, it is expected to lead to partial dormancy break at low elevation and at species southern range limit (Fig. 4) leading to leaf and flower malformation and erratic bud break (Bonhomme *et al*., 2005; Erez, 2000; Petri & Leite, 2004; Zguigal *et al*., 2006; Caffarra *et al*., 2011b; Laube *et al*., 2014).

Additionally to temperature, photoperiod have been shown to co-control budburst in about 10% of temperate tree species (Caffarra et al., 2011; Basler and Körner, 2012; Laube et al., 2014; Zohner and Renner, 2015), with long photoperiod compensating for a lack of chilling. Integration of this compensatory effect in the models might change substantially the projections of budburst dates for the end of the 21st century for photosensitive species (Blümel & Chmielewski, 2012; Gauzere *et al.*, 2017).

CONCLUSION

Our results showed that phenology process-based models are more robust than correlative model even when they rely entirely on inverse modelling to estimate their parameter values. We also demonstrated that the robustness of process-based models increases when they can rely also on forward estimation. In line with recent studies based on historical data (Vitasse et al., 2017), we highlighted a divergent effect of temperature on bud development along elevation, suggesting that using linear relationships to provide projections for the second part of the 21st century would be vain, especially at low elevation and at species southern range limits. Projections of process-based 2-phase model also revealed that warmer winters might have opposite effects on spring phenology at high compared to low elevation after 2050, by advancing and delaying dormancy break date respectively, and consequently reducing the phenological shift across the elevation gradient.

Acknowledgements

The authors are grateful to all the volunteers and staffs of protected areas involved in the Phenoclim program for their help and support for collecting data on the study sites. They also thank Geoffrey Klein (Centre de Recherches sur les Ecosystèmes d'Altitude CREA, Chamonix-Mont-Blanc) for having prepared the temperature data used in this study. This research project was funded by Association Nationale de la Recherche et de la Technologie (ANRT). This work is part of the project ''Phenoclim'' supported by the Rhône-Alpes and PACA Regions, French ministry of Transition écologique et solidaire. Finally, the authors thank the Société Académique Vaudoise (SAV) for having kindly provided matching funds.

REFERENCES

Anderson, J.J., Gurarie, E., Bracis, C., Burke, B.J., Laidre, K.L., 2013. Modeling climate change impacts on phenology and population dynamics of migratory marine species. Ecol. Modell. 264, 83–97. doi:10.1016/j.ecolmodel.2013.03.009

Asse, D., Chuine, I., Vitasse, Y., Yoccoz, N.G., Delpierre, N., Badeau, V., Delestrade, A., Randin, C.F., 2018. Warmer winters reduce the advance of tree spring phenology induced by warmer springs in the Alps. Agric. For. Meteorol. 252, 220–230. doi:10.1016/j.agrformet.2018.01.030

Basler, D., 2016. Evaluating phenological models for the prediction of leaf-out dates in six temperate tree species across central Europe. Agric. For. Meteorol. 217, 10–21. doi:10.1016/j.agrformet.2015.11.007

Basler, D., Körner, C., 2012. Photoperiod sensitivity of bud burst in 14 temperate forest tree species. Agric. For. Meteorol. 165, 73–81. doi:10.1016/j.agrformet.2012.06.001

Blümel, K., Chmielewski, F.M., 2012. Shortcomings of classical phenological forcing models and a way to overcome them. Agric. For. Meteorol. 164, 10–19. doi:10.1016/j.agrformet.2012.05.001

Bonhomme, M., Rageau, R., Lacointe, A., Gendraud, M., 2005. Influences of cold deprivation during dormancy on carbohydrate contents of vegetative and floral primordia and nearby structures of peach buds (Prunus persica L. Batch). Sci. Hortic. (Amsterdam). 105, 223–240. doi:10.1016/j.scienta.2005.01.015

Bray, D., Storch, H. Von, 2009. “Prediction” or “Projection”? 534–543.

Burghardt, L.T., Metcalf, C.J.E., Wilczek, A.M., Schmitt, J., Donohue, K., 2015. Modeling the Influence of Genetic and Environmental Variation on the Expression of Plant Life Cycles across Landscapes. Am. Nat. 185, 212–227. doi:10.1086/679439

Burnham, K.P., Anderson, D.R., 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach, Ecological Modelling. doi:10.1016/j.ecolmodel.2003.11.004

Caffarra, A., Donnelly, A., Chuine, I., 2011a. Modelling the timing of Betula pubescens budburst. II. Integrating complex effects of photoperiod into process-based models. Clim. Res. 46, 159–170. doi:10.3354/cr00983

Caffarra, A., Donnelly, A., Chuine, I., Jones, M.B., 2011b. Modelling the timing of Betula pubescens budburst. I. Temperature and photoperiod: A conceptual model. Clim. Res. 46, 147–157. doi:10.3354/cr00980

Cheaib, A., Badeau, V., Boe, J., Chuine, I., Delire, C., Dufrêne, E., François, C., Gritti, E.S., Legay, M., Pagé, C., Thuiller, W., Viovy, N., Leadley, P., 2012. Climate change impacts on tree ranges: Model intercomparison facilitates understanding and quantification of uncertainty. Ecol. Lett. 15, 533–544. doi:10.1111/j.1461-0248.2012.01764.x

Chuine, I., 2010. Why does phenology drive species distribution? Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci. 365, 3149–3160. doi:10.1098/rstb.2010.0142

Chuine, I., 2000. A Unified Model for Budburst of Trees. J. Theor. Biol. 207, 337–347. doi:10.1006/jtbi.2000.2178

Chuine, I., Beaubien, E.G., 2001. Phenology is a major determinant of tree species range. Ecol. Lett. 4, 500–510. doi:10.1046/j.1461-0248.2001.00261.x

Chuine, I., Bonhomme, M., Legave, J.M., Garcia de Cortazar-Atauri, I., Charrier, G., Lacointe, A., Améglio, T., 2016. Can phenological models predict tree phenology accurately in the future? The unrevealed hurdle of endodormancy break. Glob. Chang. Biol. 22, 3444–3460. doi:10.1111/gcb.13383

Chuine, I., Cour, P., Rousseau, D.D., 1999. Selecting models to predict the timing of flowering of temperate trees: Implications for tree phenology modelling. Plant, Cell Environ. 22, 1–13. doi:10.1046/j.1365-3040.1999.00395.x

Chuine, I., De Cortazar-Atauri, I.G., Kramer, K., Hänninen, H., 2013. Plant development models, in: Phenology: An Integrative Environmental Science. pp. 275–293. doi:10.1007/978-94-007-6925-0_15

Chuine, I., Régnière, J., 2017. Process-Based Models of Phenology for Plants and Animals. Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 48, 159–182. doi:10.1146/annurev-ecolsys-110316-022706

Cianfrani, C., Satizábal, H.F., Randin, C., 2015. A spatial modelling framework for assessing climate change impacts on freshwater ecosystems : Response of brown trout (Salmo trutta L .) biomass to warming water temperature. Ecol. Modell. 313, 1–12. doi:10.1016/j.ecolmodel.2015.06.023

Cooke, J.E.K., Weih, M., 2005. Nitrogen storage and seasonal nitrogen cycling in Populus: Bridging molecular physiology and ecophysiology. New Phytol. doi:10.1111/j.1469-8137.2005.01451.x

Dahlin, K.M., Fisher, R.A., Lawrence, P.J., 2015. Environmental drivers of drought deciduous phenology in the Community Land Model. Biogeosciences 12, 5061–5074. doi:10.5194/bg-12-5061-2015

Dantec, C.F., Vitasse, Y., Bonhomme, M., Louvet, J.M., Kremer, A., Delzon, S., 2014. Chilling and heat requirements for leaf unfolding in European beech and sessile oak populations at the southern limit of their distribution range. Int. J. Biometeorol. 58, 1853–1864. doi:10.1007/s00484-014-0787-7

Delpierre, N., Soudani, K., François, C., Köstner, B., Pontailler, J.Y., Nikinmaa, E., Misson, L., Aubinet, M., Bernhofer, C., Granier, A., Grünwald, T., Heinesch, B., Longdoz, B., Ourcival, J.M., Rambal, S., Vesala, T., Dufrêne, E., 2009. Exceptional carbon uptake in European forests during the warm spring of 2007: A data-model analysis. Glob. Chang. Biol. 15, 1455–1474. doi:10.1111/j.1365-2486.2008.01835.x

Duputié, A., Rutschmann, A., Ronce, O., Chuine, I., 2015. Phenological plasticity will not help all species adapt to climate change. Glob. Chang. Biol. 21, 3062–3073. doi:10.1111/gcb.12914

Erez, A., 2000. Bud Dormancy; Phenomenon, Problems and Solutions in the Tropics and Subtropics. Temp. Fruit Crop. Warm Clim. 17–48. doi:10.1007/978-94-017-3215-4_2

Fu, Y.H., Piao, S., Op de Beeck, M., Cong, N., Zhao, H., Zhang, Y., Menzel, A., Janssens, I.A., 2014. Recent spring phenology shifts in western Central Europe based on multiscale observations. Glob. Ecol. Biogeogr. 23, 1255–1263. doi:10.1111/geb.12210

Fu, Y.H., Zhao, H., Piao, S., Peaucelle, M., Peng, S., Zhou, G., Ciais, P., Song, Y., Vitasse, Y., Zeng, Z., Janssens, I. a, Huang, M., Menzel, A., Pen, J., 2015. Declining global warming effects on the phenology of spring leaf unfolding. Nature 526, 104–107. doi:10.1038/nature15402

Gauzere, J., Delzon, S., Davi, H., Bonhomme, M., Garcia de Cortazar-Atauri, I., Chuine, I., 2017. Integrating interactive effects of chilling and photoperiod in phenological process-based models. A case study with two European tree species: Fagus sylvatica and Quercus petraea. Agric. For. Meteorol. 244–245, 9–20. doi:10.1016/j.agrformet.2017.05.011

Hanninen, H., 1987. Effects of temperature on dormancy release in woody plants: implications of prevailing models. Silva Fenn.

Higgins, S.I., O'Hara, R.B., Römermann, C., 2012. A niche for biology in species distribution models. J. Biogeogr. 39, 2091–2095. doi:10.1111/jbi.12029

Hogg, E.H., Price, D.T., Black, T.A., 2000. Postulated feedbacks of deciduous forest phenology on seasonal climate patterns in the Western Canadian interior. J. Clim. 13, 4229–4243. doi:10.1175/1520-0442(2000)013<4229:PFODFP>2.0.CO;2

Howe, G.T., Saruul, P., Davis, J., Chen, T.H.H., 2000. Quantitative genetics of bud phenology, frost damage, and winter survival in an F 2 family of hybrid poplars. TAG Theor. Appl. Genet. 101, 632–642. doi:10.1007/s001220051525

Jones, H.G., Hillis, R.M., Gordon, S.L., Brennan, R.M., 2013. An approach to the determination of winter chill requirements for different Ribes cultivars. Plant Biol. 15, 18–27. doi:10.1111/j.1438-8677.2012.00590.x

Kearney, M.R., Wintle, B.A., Porter, W.P., 2010. Correlative and mechanistic models of species distribution provide congruent forecasts under climate change. Conserv. Lett. 3, 203–213. doi:10.1111/j.1755-263X.2010.00097.x

Kollas, C., Randin, C.F., Vitasse, Y., Körner, C., 2014. Agricultural and Forest Meteorology How accurately can minimum temperatures at the cold limits of tree species be extrapolated from weather station data ? Agric. For. Meteorol. 184, 257–266. doi:10.1016/j.agrformet.2013.10.001

Körner, C., 1999. Alpine plant life: functional plant ecology of high mountain ecosystems, Alpine plant life functional plant ecology of high mountain ecosystems. doi:10.1659/0276-4741(2001)021[0202:APLFPE]2.0.CO;2

Lang, G., Early, J., Martin, G., Darnell, R., 1987. Endo-, para-, and ecodormancy: physiological terminology and classification for dormancy research. HortScience.

Laube, J., Sparks, T.H., Estrella, N., Höfler, J., Ankerst, D.P., Menzel, A., 2014. Chilling outweighs photoperiod in preventing precocious spring development. Glob. Chang. Biol. 20, 170–182. doi:10.1111/gcb.12360

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. Int. J. Biometeorol. 54, 563–581. doi:10.1007/s00484-010-0305-5

Lindstrom, M., Bates, D., 1990. Nonlinear mixed effects models for repeated measures data. Biometrics. doi:10.2307/2532087

Linkosalo, T., Lappalainen, H.K., Hari, P., 2008. A comparison of phenological models of leaf bud burst and flowering of boreal trees using independent observations. Tree Physiol. 28, 1873–1882. doi:10.1093/treephys/28.12.1873

Lobell, D.B., Burke, M.B., 2010. On the use of statistical models to predict crop yield responses to climate change. Agric. For. Meteorol. 150, 1443–1452. doi:10.1016/j.agrformet.2010.07.008

Luedeling, E., Zhang, M., McGranahan, G., Leslie, C., 2009. Validation of winter chill models using historic records of walnut phenology. Agric. For. Meteorol. 149, 1854–1864. doi:10.1016/j.agrformet.2009.06.013

Malagi, G., Sachet, M.R., Citadin, I., Herter, F.G., Bonhomme, M., Regnard, J.L., Legave, J.M., 2015. The comparison of dormancy dynamics in apple trees grown under temperate and mild winter climates imposes a renewal of classical approaches. Trees - Struct. Funct. 29, 1365–1380. doi:10.1007/s00468-015-1214-3

Menzel, A., Sparks, T.H., Estrella, N., Koch, E., Aaasa, A., Ahas, R., Alm-Kübler, K., Bissolli, P., Braslavská, O., Briede, A., Chmielewski, F.M., Crepinsek, Z., Curnel, Y., Dahl, Å., Defila, C., Donnelly, A., Filella, Y., Jatczak, K., Måge, F., Mestre, A., Nordli, Ø., Peñuelas, J., Pirinen, P., Remišová, V., Scheifinger, H., Striz, M., Susnik, A., Van Vliet, A.J.H., Wielgolaski, F.E., Zach, S., Zust, A., 2006. European phenological response to climate change matches the warming pattern. Glob. Chang. Biol. 12, 1969–1976. doi:10.1111/j.1365-2486.2006.01193.x

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. doi:10.1890/08-0134.1

Mountain Research Initiative EDW Working Group, 2015. Elevation-dependent warming in mountain regions of the world. Nat. Clim. Chang. 5, 424–430. doi:10.1038/nclimate2563\rhttp://www.nature.com/nclimate/journal/v5/n5/abs/nclimate2563.html#supplementary-information

Nagano, A.J., Sato, Y., Mihara, M., Antonio, B.A., Motoyama, R., Itoh, H., Nagamura, Y., Izawa, T., 2012. Deciphering and prediction of transcriptome dynamics under fluctuating field conditions. Cell 151, 1358–1369. doi:10.1016/j.cell.2012.10.048

Nash, J.E., Sutcliffe, J. V., 1970. River flow forecasting through conceptual models part I - A discussion of principles. J. Hydrol. 10, 282–290. doi:10.1016/0022-1694(70)90255-6

Nissanka, S.P., Karunaratne, A.S., Perera, R., Weerakoon, W.M.W., Thorburn, P.J., Wallach, D., 2015. Calibration of the phenology sub-model of APSIM-Oryza: Going beyond goodness of fit. Environ. Model. Softw. 70, 128–137. doi:10.1016/j.envsoft.2015.04.007

Olesen, J.E., Trnka, M., Kersebaum, K.C., Skjelvåg, A.O., Seguin, B., Peltonen-Sainio, P., Rossi, F., Kozyra, J., Micale, F., 2011. Impacts and adaptation of European crop production systems to climate change. Eur. J. Agron. 34, 96–112. doi:10.1016/j.eja.2010.11.003

Parmesan, C., Yohe, G., 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. Nature 421, 37–42. doi:10.1038/nature01286

Pellerin, M., Delestrade, A., Yoccoz, N.G., 2012. Spring tree phenology in the Alps : effects of air temperature , altitude and local topography. Eur. J. For. Res. 1957–1965. doi:10.1007/s10342-012-0646-1

Petri, J.L., Leite, G.B., 2004. Consequences of insufficient winter chilling on apple tree bud-break, in: Acta Horticulturae. pp. 53–60. doi:10.17660/ActaHortic.2004.662.4

Pinheiro, J.C., Bates, D.M., 1996. Unconstrained parametrizations for variance-covariance matrices. Stat. Comput. 6, 289–296. doi:10.1007/BF00140873

R Core Team, 2016. R: A language and environment for statistical computing. Version 3.3.2. R Found. Stat. Comput. Vienna, Austria. doi:10.1017/CBO9781107415324.004

Randin, C.F., Dirnböck, T., Dullinger, S., Zimmermann, N.E., Zappa, M., Guisan, A., 2006. Are niche-based species distribution models transferable in space? J. Biogeogr. 33, 1689–1703. doi:10.1111/j.1365-2699.2006.01466.x

Rebetez, M., Reinhard, M., 2008. Monthly air temperature trends in Switzerland 1901-2000 and 1975-2004. Theor. Appl. Climatol. 91, 27–34. doi:10.1007/s00704-007-0296-2

Richardson, A.D., Anderson, R.S., Arain, M.A., Barr, A.G., Bohrer, G., Chen, G., Chen, J.M., Ciais, P., Davis, K.J., Desai, A.R., Dietze, M.C., Dragoni, D., Garrity, S.R., Gough, C.M., Grant, R., Hollinger, D.Y., Margolis, H.A., Mccaughey, H., Migliavacca, M., Monson, R.K., Munger, J.W., Poulter, B., Raczka, B.M., Ricciuto, D.M., Sahoo, A.K., Schaefer, K., Tian, H., Vargas, R., Verbeeck, H., Xiao, J., Xue, Y., 2012. Terrestrial biosphere models need better representation of vegetation phenology: Results from the North American Carbon Program Site Synthesis. Glob. Chang. Biol. 18, 566–584. doi:10.1111/j.1365-2486.2011.02562.x

Satake, A., Kawagoe, T., Saburi, Y., Chiba, Y., Sakurai, G., Kudoh, H., 2013. Forecasting flowering phenology under climate warming by modelling the regulatory dynamics of flowering-time genes. Nat. Commun. 4. doi:10.1038/ncomms3303

Schaber, J., Badeck, F.W., 2003. Physiology-based phenology models for forest tree species in Germany. Int. J. Biometeorol. 47, 193–201. doi:10.1007/s00484-003-0171-5

Sen, P.K., 1968. Estimates of the Regression Coefficient Based on Kendall's Tau. J. Am. Stat. Assoc. 63, 1379–1389. doi:10.1080/01621459.1968.10480934

Vitasse, Y., 2013. Ontogenic changes rather than difference in temperature cause understory trees to leaf out earlier. New Phytol. 198, 149–155. doi:10.1111/nph.12130

Vitasse, Y., François, C., Delpierre, N., Dufrêne, E., Kremer, A., Chuine, I., Delzon, S., 2011. Assessing the effects of climate change on the phenology of European temperate trees. Agric. For. Meteorol. 151, 969–980. doi:10.1016/j.agrformet.2011.03.003

Vitasse, Y., Rebetez, M., Filippa, G., Cremonese, E., Klein, G., Rixen, C., 2016. `Hearing' alpine plants growing after snowmelt: ultrasonic snow sensors provide long-term series of alpine plant phenology. Int. J. Biometeorol. 1–13. doi:10.1007/s00484-016-1216-x

Vitasse, Y., Schneider, L., Rixen, C., Christen, D., Rebetez, M., 2018. Increase in the risk of exposure of forest and fruit trees to spring frosts at higher elevations in Switzerland over the last four decades. Agric. For. Meteorol. 248, 60–69. doi:10.1016/j.agrformet.2017.09.005

Vitasse, Y., Signarbieux, C., Fu, Y.H., 2017. Global warming leads to more uniform spring phenology across elevations. Proc. Natl. Acad. Sci. . doi:10.1073/pnas.1717342115

Walther, G.R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T.J.C., Fromentin, J.M., Hoegh-Guldberg, O., Bairlein, F., 2002. Ecological responses to recent climate change. Nature 416, 389–395. doi:10.1038/416389a

Wang, E., Engel, T., 1998. Simulation of phenological development of wheat crops. Agric. Syst. 58, 1–24. doi:10.1016/S0308-521X(98)00028-6

Zguigal, A., Chahbar, A., Loudiyi, D.E.M.W., Crabbé, J., 2006. Caractéristiques de la dormance des bourgeons du pommier dans les régions à hiver doux. Biotechnol. Agron. Soc. Environ. 10, 131–137.

Zohner, C.M., Benito, B.M., Svenning, J.C., Renner, S.S., 2016. Day length unlikely to constrain climate-driven shifts in leaf-out times of northern woody plants. Nat. Clim. Chang. 6, 1120–1123. doi:10.1038/nclimate3138

Zohner, C.M., Renner, S.S., 2015. Perception of photoperiod in individual buds of mature trees regulates leaf-out. New Phytol. 208, 1023–1030. doi:10.1111/nph.13510

Zohner, C.M., Renner, S.S., 2014. Common garden comparison of the leaf-out phenology of woody species from different native climates, combined with herbarium records, forecasts long-term change. Ecol. Lett. 17, 1016–1025. doi:10.1111/ele.12308

Fig. S1

Map showing the location of the study area (western part of the Alps) at the scale of Europe (a). Maps showing the locations of sites with phenological records for the five species in the Western Alps (b-f): *Corylus avellana* (hazel) (b), *Fraxinus excelsior* (ash) (c), *Betula pendula* (birch) (d), *Larix decidua* (larch) (e), *Picea abies* (spruce) (f). Sites with phenological records only are shown with filled white circle and with black triangle when equipped with temperature stations.

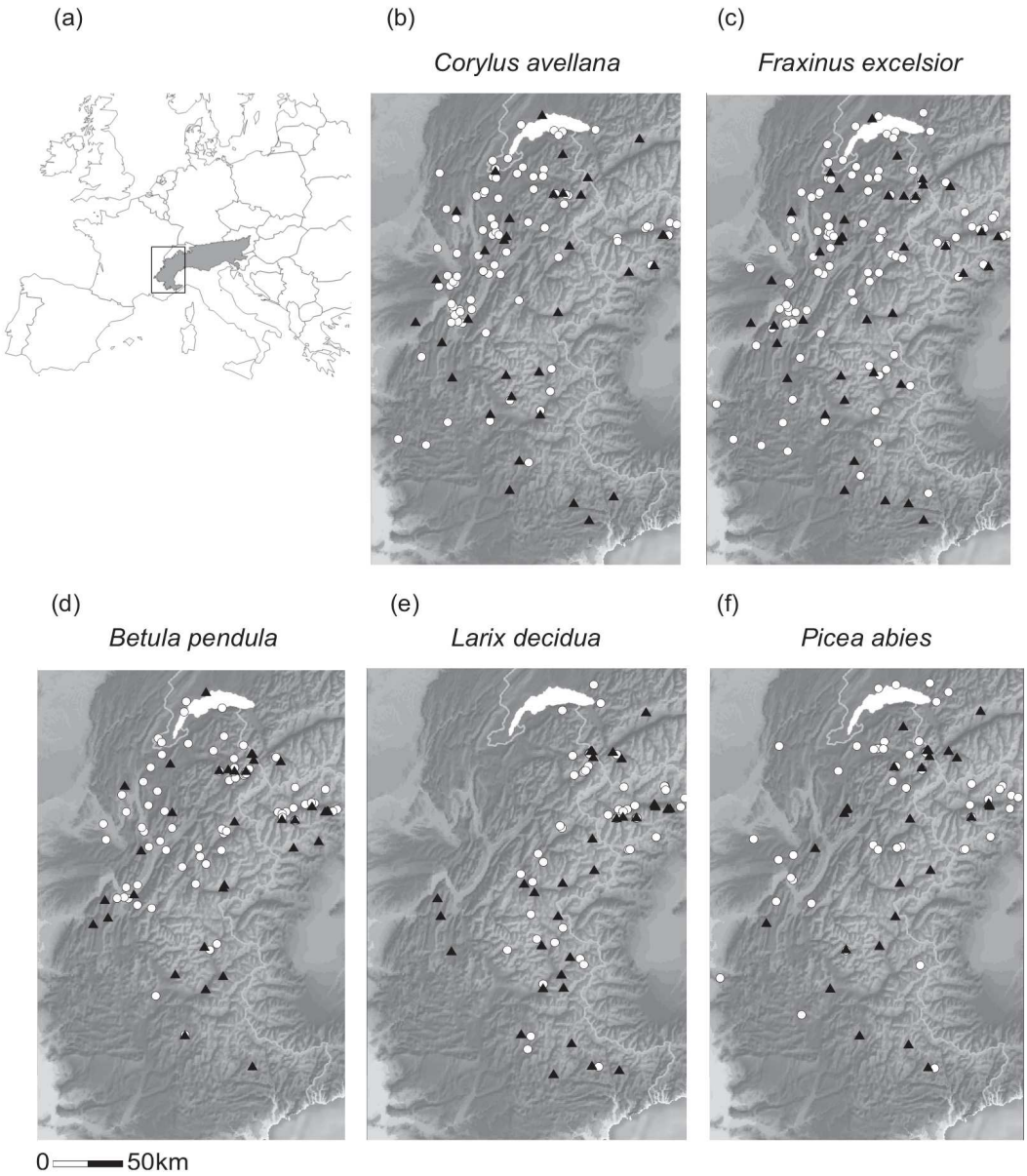


Table S2

Parameter estimates obtained for each model with the calibration dataset and performances indices. *N*: number of observations; *k*: number of parameters.

		1-phase model			2-phase model	
Species		GDD	Sigmoïd	Wang	Threshold inferior/sigmoïd	Wang/sigmoïd
C. avellana	*Parameters*	$t_0 = 1$ $F^* = 21$ $T_b = 7.12$	$t_0 = 57$ $F^* = 8$ $d_T = -0.45$ $T_{50} = 8.44$	$t_0 = 51$ $F^* = 6$ $T_{opt} = 27.95$ $T_{min} = -2.94$ $T_{max} = 41.13$	$t_0 = -115$ $C^* = 145$ $F^* = 11$ $T_b = 16$ $d_T = -0.38$ $T_{50} = 8.61$	$t_0 = -119$ $C^* = 150$ $F^* = 4$ $T_{opt} = 5.07$ $T_{min} = -4.47$ $T_{max} = 22.07$ $d_T = -1.71$ $T_{50} = 7.91$
	Calibration performances					
	N	128	128	128	128	128
	k	3	4	5	6	8
	SStot	22262	19743	19743	19743	19743
	SSres	16559	9815	9796	8564	7470
	RMSE	10.91	8.76	8.75	8.18	7.64
	EFF	0.26	0.5	0.5	0.57	0.62
	AICc	626.51	563.80	565.72	550.72	537.74
F. excelsior	*Parameters*	$t_0 = 1$ $F^* = 121$ $T_b = 5.68$	$t_0 = 54.7$ $F^* = 17$ $d_T = -0.22$ $T_{50} = 12.25$	$t_0 = 55$ $F^* = 23$ $T_{opt} = 16.2$ $T_{min} = -38.8$ $T_{max} = 20.8$	$t_0 = -77$ $C^* = 125$ $F^* = 9$ $T_b = 10.6$ $d_T = -0.2$ $T_{50} = 16.2$	$t_0 = -78$ $C^* =125$ $F^* = 9$ $T_{opt} = 0.1$ $T_{min} = -36.6$ $T_{max} = 21.3$ $d_T = -0.24$ $T_{50} = 10.41$
	Calibration performances					
	N	149	149	149	149	149
	k	3	4	5	6	8
	SStot	34545	31275	31275	31275	31275
	SSres	19787	12559	12650	11958	12430
	RMSE	10.98	9.22	9.21	8.96	9.13
	EFF	0.43	0.59	0.60	0.62	0.60
	AICc	732.52	670.37	672.20	665.98	676.19
B. pendula	*Parameters*	$t_0 = 1$ $F^* = 72$ $T_b = 4.9$	$t_0 = 60$ $F^* = 1$ $d_T = -0.2$ $T_{50} = 24.5$	$t_0 = 62$ $F^* = 9$ $T_{opt} = 17.4$ $T_{min} = -37.5$ $T_{max} = 21.5$	$t_0 = -101$ $C^* = 127$ $F^* = 5$ $T_b = 12.2$ $d_T = -0.2$ $T_{50} = 16.97$	$t_0 = -108$ $C^* = 157$ $F^* = 5$ $T_{opt} = 3.4$ $T_{min} = -9.9$ $T_{max} = 26.2$ $d_T = -0.2$ $T_{50} = 14.7$
	Calibration performances					
	N	146	146	146	146	146
	k	3	4	5	6	8
	SStot	30844	30313	30313	30313	30313
	SSres	14743	8425	8440	8298	7720
	RMSE	9.69	7.6	7.6	7.5	7.27
	EFF	0.52	0.72	0.72	0.73	0.75
	AICc	677.86	600.36	601.89	602.46	596.38
		1-phase model			2-phase model	

Species		GDD	Sigmoïd	Wang	Threshold inferior/sigmoïd	Wang/sigmoïd
L. decidua	*Parameters*	$t_0 = 1$ $F^* = 3$ $T_b = 9.6$	$t_0 = 83$ $F^* = 6$ $d_T = -37$ $T_{50} = 6.2$	$t_0 = 83$ $F^* = 6$ $T_{opt} = 10.1$ $T_{min} = 5.9$ $T_{max} = 37.7$	$t_0 = -100.8$ $C^* = 184$ $F^* = 6$ $T_b = 18.3$ $d_T = -37.4$ $T_{50} = 6.2$	$t_0 = 66$ $C^* = 134$ $F^* = 6$ $T_{opt} = 9$ $T_{min} = -38.9$ $T_{max} = 34.2$ $d_T = -7.1$ $T_{50} = 6.2$
	Calibration performances					
	N	159	159	159	159	159
	k	3	4	5	6	8
	SStot	27728	26275	26275	26275	26275
	SSres	54044	11328	11240	11297	10911
	RMSE	17.83	8.44	8.41	8.43	8.28
	EFF	-0.95	0.57	0.57	0.57	0.58
	AICc	930.83	686.58	687.47	690.43	689.31
P. abies	*Parameters*	$t_0 = 1$ $F^* = 290$ $T_b = 2.96$	$t_0 = 83$ $F^* = 5$ $d_T = -0.1$ $T_{50} = 24.2$	$t_0 = 84$ $F^* = 8$ $T_{opt} = 29.9$ $T_{min} = -36.3$ $T_{max} = 37.6$	$t_0 = -100$ $C^* = 174$ $F^* = 8$ $T_b = 13.9$ $d_T = -0.2$ $T_{50} = 18.1$	$t_0 = -107$ $C^* = 176$ $F^* = 3$ $T_{opt} = 0.01$ $T_{min} = -39.8$ $T_{max} = 24.9$ $d_T = -0.2$ $T_{50} = 27.6$
	Calibration performances					
	N	112	112	112	112	112
	k	3	4	5	6	8
	SStot	22158	21453	21453	21453	21453
	SSres	10623	4989	4984	4660	4753
	RMSE	9.29	6.67	6.67	6.45	6.51
	EFF	0.52	0.77	0.77	0.78	0.78
	AICc	513.97	433.58	435.66	430.36	437.18

Table S3

Linear mixed models of budburst dates as response variables and temperature-based factors as competing predicting variables. Models are calibrated both on observation sites equipped with temperature stations and on all observation sites. Adjusted R-squared (R^2), AIC, and *P*-value of ANOVA are provided for each model. Var-part= partitions of variance between growing degree-days > 0°C (GGD0), growing degree-days > 5°C (GGD5), and chilling. For models with both GDD and chilling, two P values are provided, one for each effect.

		Budburst													
		With temperature stations							All sites						
		N	AIC	R^2	*P-value (anova)*	*Var-part GDD0*	*Var-part chilling*	*Var-part - both*	N	AIC	R^2	*P-value (anova)*	*Var-part GDD0*	*Var-part chilling*	*Var-part - both*
C. avellana		126							319						
	GDD0		929	0.55	***					2377	0.62	***			
	GDD5		940	0.51	***					2404	0.59	***			
	Chilling		967	0.26	*					2502	0.38	***			
	GDD0+Chilling		**921**	0.54	***/NS	0.30	0.01	0.11		**2373**	0.62	***/NS	0.28	0.0	0.18
	GDD5+Chilling		932	0.52	***/NS	0.24	0.01	0.12		2392	0.60	***/**	0.23	0.0	0.18
F. excelsior		152							396						
	GDD0		1132	0.65	***					2949	0.70	***			
	GDD5		1133	0.65	***					2958	0.70	***			
	Chilling		1174	0.50	*					3106	0.53	***			
	GDD0+Chilling		**1126**	0.64	***/NS	0.24	0.0	0.22		**2944**	0.70	***/NS	0.23	0.0	0.33
	GDD5+Chilling		1127	0.65	***/NS	0.23	0.0	0.22		2953	0.70	***/NS	0.22	0.0	0.33
B. pendula		145							307						
	GDD0		1052	0.72	***					2224	0.76	***			
	GDD5		1049	0.73	***					2227	0.76	***			
	Chilling		1120	0.54	*					2393	0.55	***			
	GDD0+Chilling		1047	0.72	***/NS	0.34	0.0	0.2		**2220**	0.76	***/NS	0.32	0.0	0.23
	GDD5+Chilling		**1044**	0.73	***/NS	0.35	0.1	0.3		2222	0.76	***/NS	0.33	0.0	0.23
L. decidua		155							303						
	GDD0		1113	0.68	***					2174	0.74	***			
	GDD5		1109	0.69	***					2180	0.72	***			
	Chilling		1179	0.42	*					2367	0.43	**			
	GDD0+Chilling		1109	0.68	***/NS	0.29	0.0	0.12		**2171**	0.74	***/NS	0.36	0.0	0.13
	GDD5+Chilling		**1105**	0.69	***/NS	0.29	0.0	0.12		2176	0.72	***/NS	0.34	0.0	0.13
P. abies		107							248						
	GDD0		752	0.79	***					1757	0.81	***			
	GDD5		743	0.81	***					1738	0.84	***			
	Chilling		833	0.44	**					1949	0.43	***			
	GDD0+Chilling		745	0.78	***/NS	0.50	0.01	0.15		1752	0.81	***/NS	0.38	0.0	0.28
	GDD5+Chilling		**733**	0.81	***/*	0.54	0.02	0.14		**1725**	0.84	***/**	0.41	0.01	0.27

Fig. S4

Performance of the different budburst date models in predicting budburst date with the calibration dataset for a year with a warm winter followed by a warm preseason (a, c) and a year with a cold winter followed by a warm preseason (b, d). Correlative refers to the linear mixed model with GDD and chilling as variables. Process-based 1-phase uses a sigmoid function of temperature for the ecodormancy phase. Process-based 2-phase uses a threshold inferior function of temperature for the endodormancy phase and a sigmoid function of temperature for the ecodormancy phase. EFF, model efficiency; RMSE, roots-mean-squared error (days).

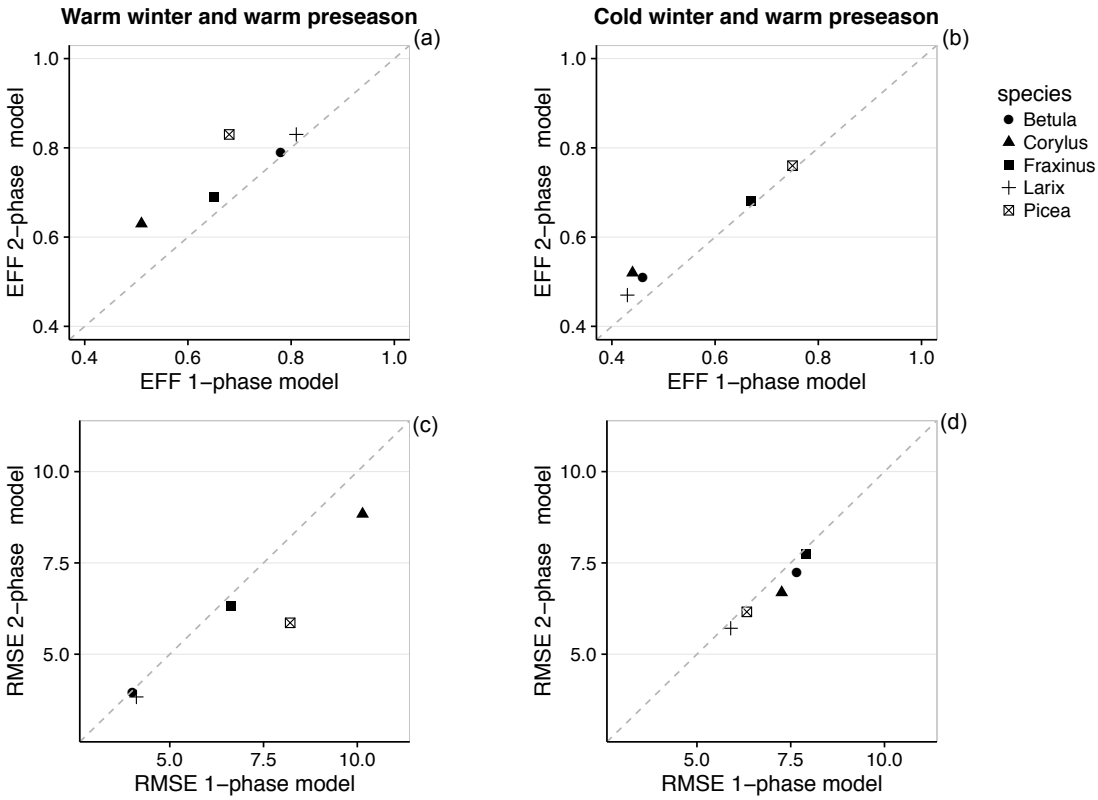


Fig. S5

Comparison of predicted (a, c, e, g, i) and projected (b, d, f, h, j) budburst dates by the correlative model (light grey triangles) and the process-based 2-phase model (dark grey dots) *versus* observed budburst dates for each species. . Linear regression of predicted/projected dates on observed dates (superimposed lines) are shown for correlative model (light grey) and process 2-phase model (dark grey). Light grey area= ± .95 confidence interval of dates predicted/projected by the correlative model. Dark grey area= ± .95 confidence interval of dates predicted/projected by the 2-phase model.

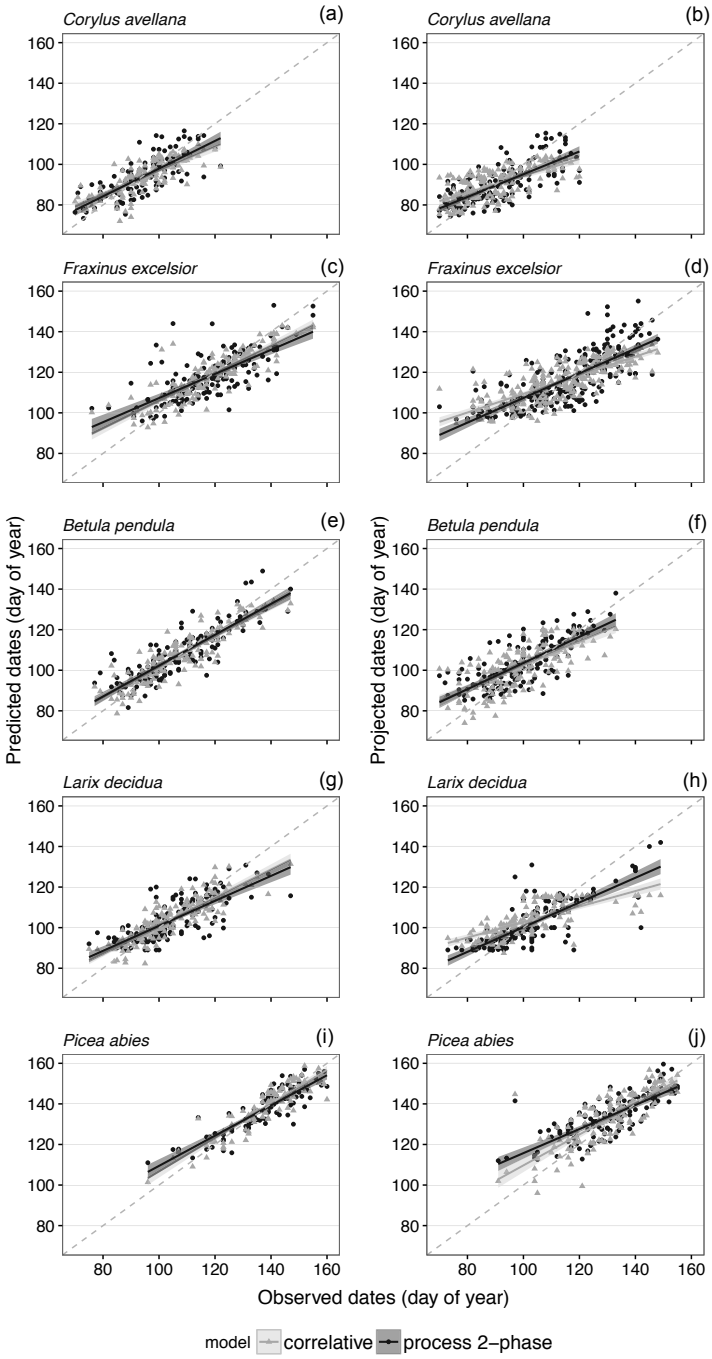


Fig. S6

Comparison of predicted (a, c, e, g, i) and projected (b, d, f, h, j) budburst dates by the process 1-phase model (light grey dots) and the process 2-phase model (dark grey dots) versus observed budburst dates for each species. Linear regression of predicted/projected budburst dates on observed dates (superimposed lines) are shown for process 1-phase model (light grey) and process 2-phase model (dark grey). Light grey area= ± .95 confidence interval of dates predicted/projected by the 1-phase model. Dark grey area= ± .95 confidence interval of dates predicted/projected by the 2-phase model.

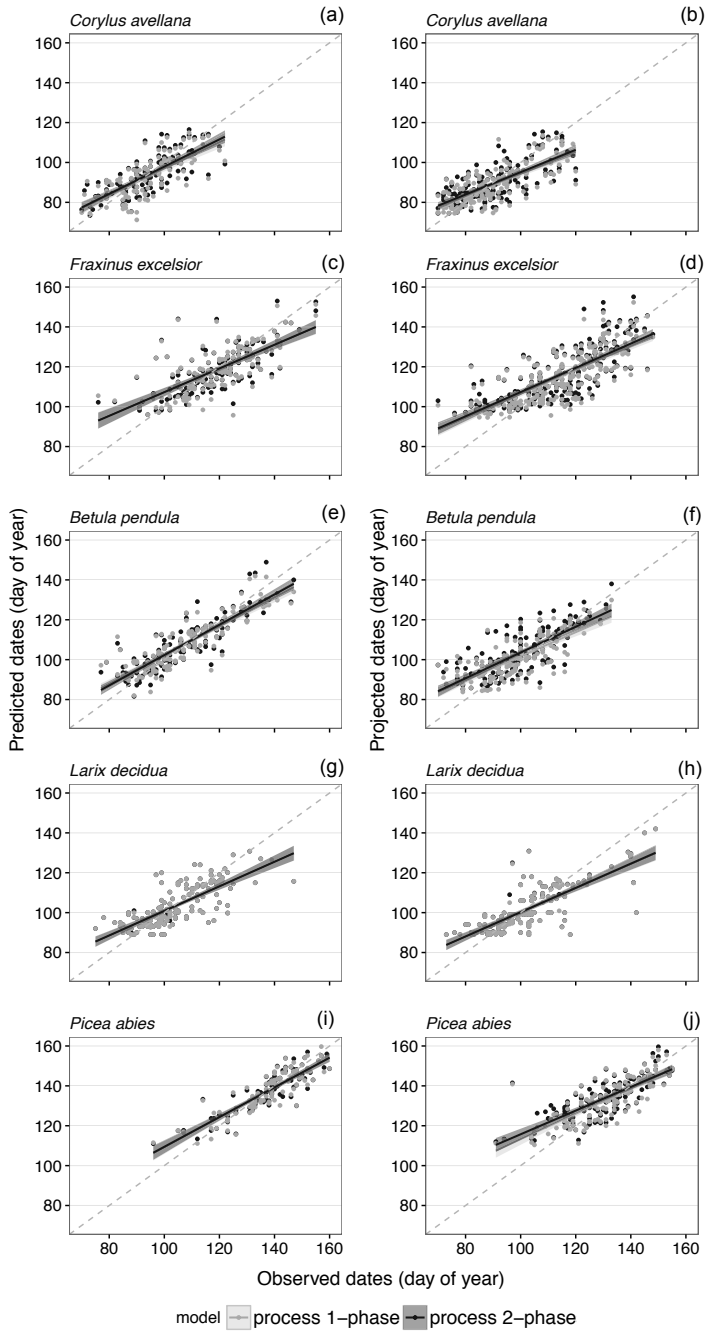


Fig. S7

Residuals of correlative model (light grey triangles) and process-based model with two phases (black dots) fitted to budburst dates, with predictions models (a, c, e, g, i) and projections models (b, d, f, h, j). Superimposed lines are linear regression of residuals on elevation (same color as symbols).

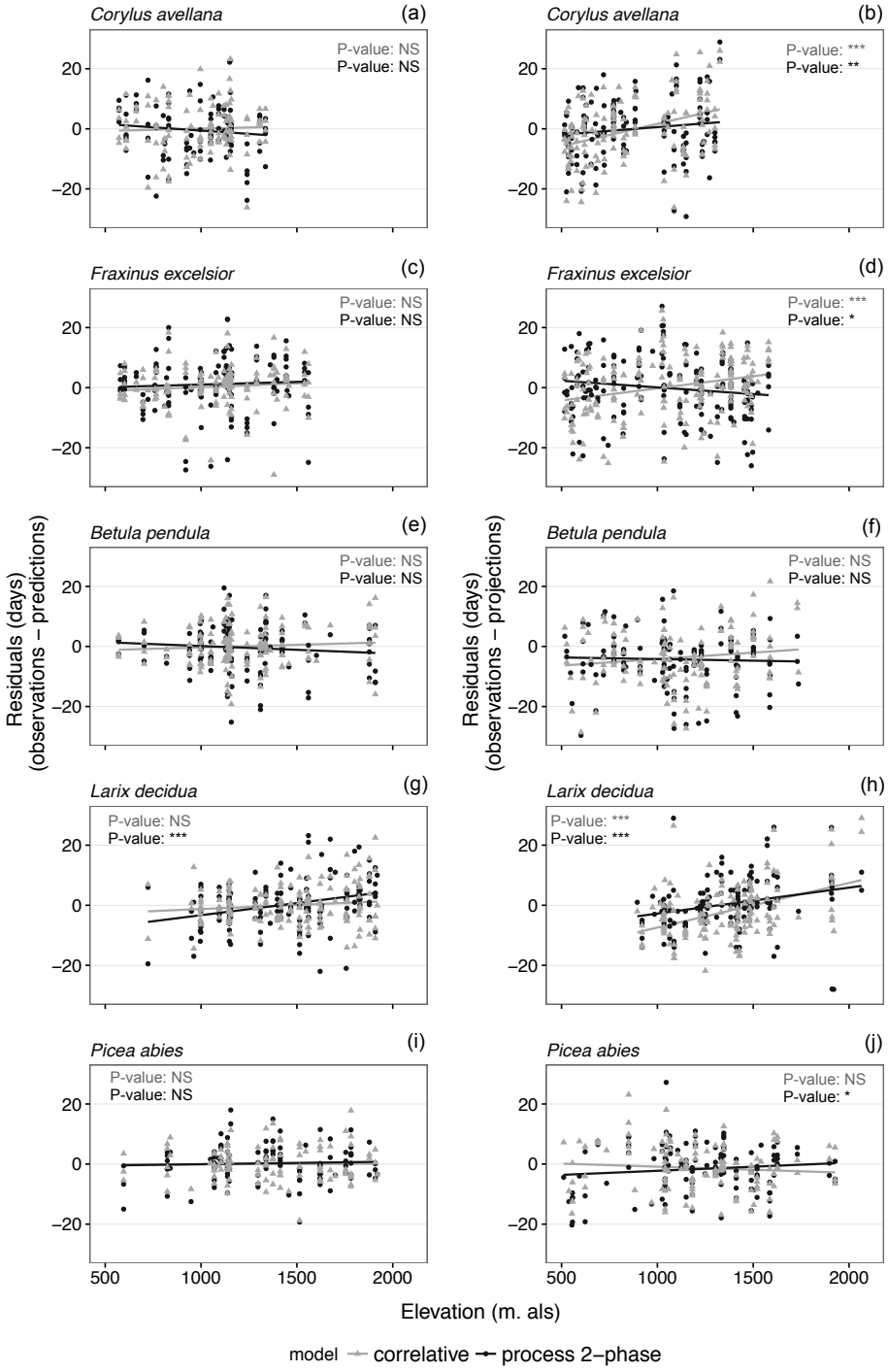


Fig. S8

Residuals of process-based model with one phase (light grey dots) and process-based model with two phases (black dots) fitted to budburst dates, with predictions models (a, c, e, g, i) and projections models (b, d, f, h, j). Superimposed lines are linear regression of residuals on elevation (same color as symbols).

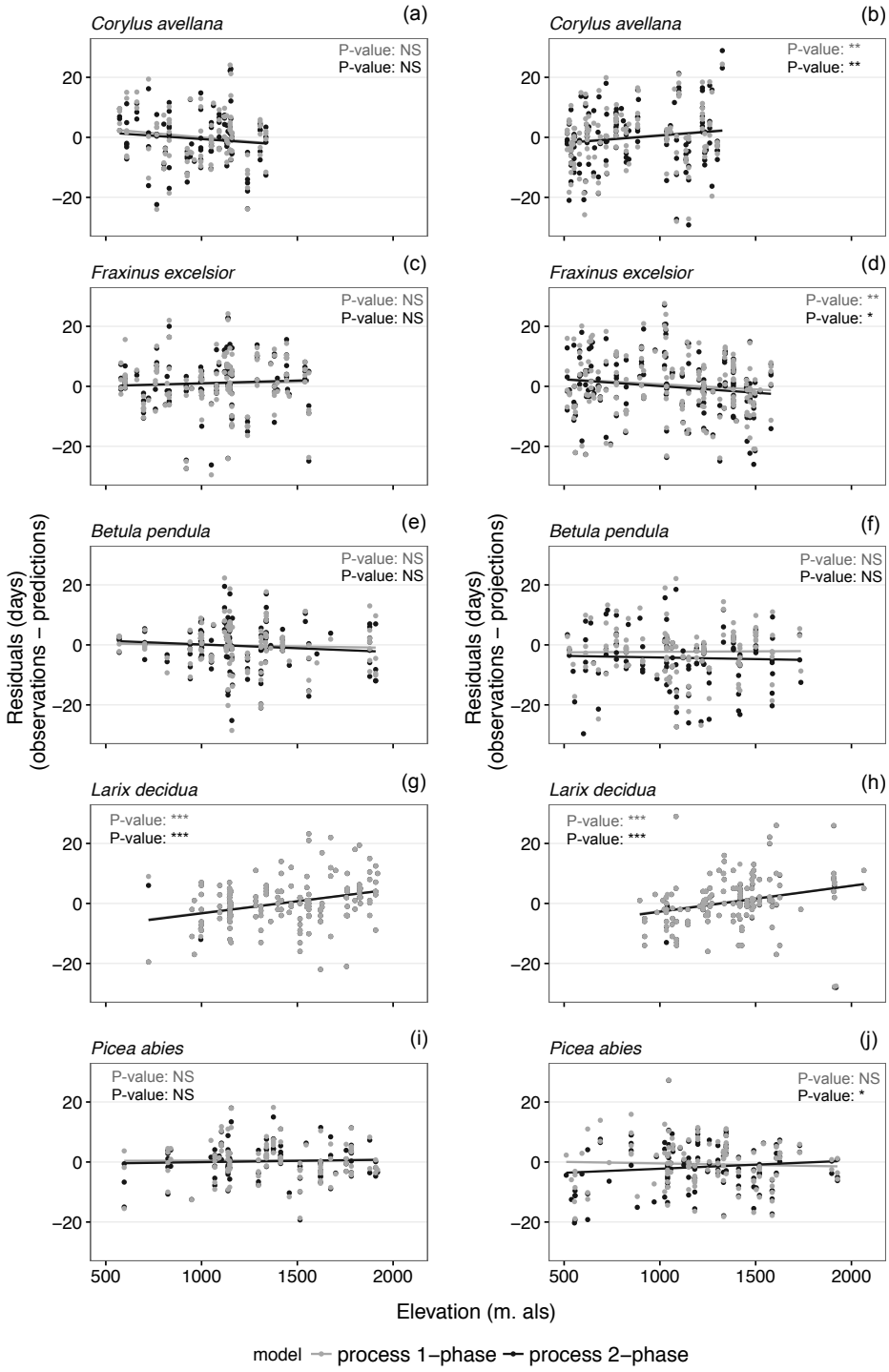


Fig. S9

Residuals of correlative model (light grey dots), process-based model with one phase (light grey triangles), process-based model with two phases (black squares) and parameterized 2-phase process-based model (black triangles no full) fitted to budburst dates, with projections models. Superimposed lines are linear regression of residuals on mean temperature during the period cover 1th September to the median date of budburst observed over the 2007-2014 observation period for a given site by species (same color as symbols).

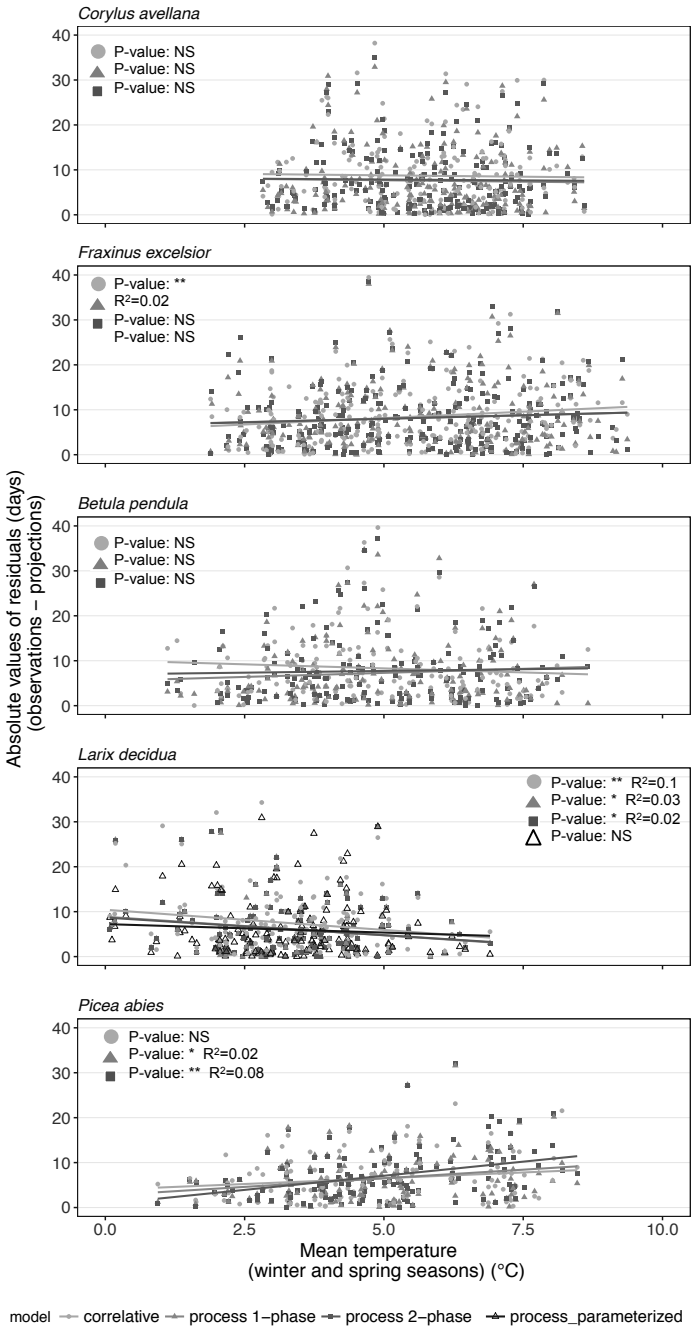


Fig. S10

Evolution and uncertainties of the climatic data generated by the ALADIN-Climat v5 RCM model (CNRM) for the CMIP5 experiment at a 12-km resolution, downscaled at 8-km resolution using quantile-quantile method (http://drias-climat.fr/). Daily minimum and maximum temperatures of RPC8.5 scenarios were extracted on the grid points of a rectangle area covering French Alps (43°48'N to 46°47'N, 5°59'E to 7°09'E). Black curve indicate the mean of annual mean temperature on the all region (a), the mean of annual mean of minimal temperature on all the region (b), the mean of annual mean of maximal temperature on all the region (d), and dark grey areas indicate the standard deviation.

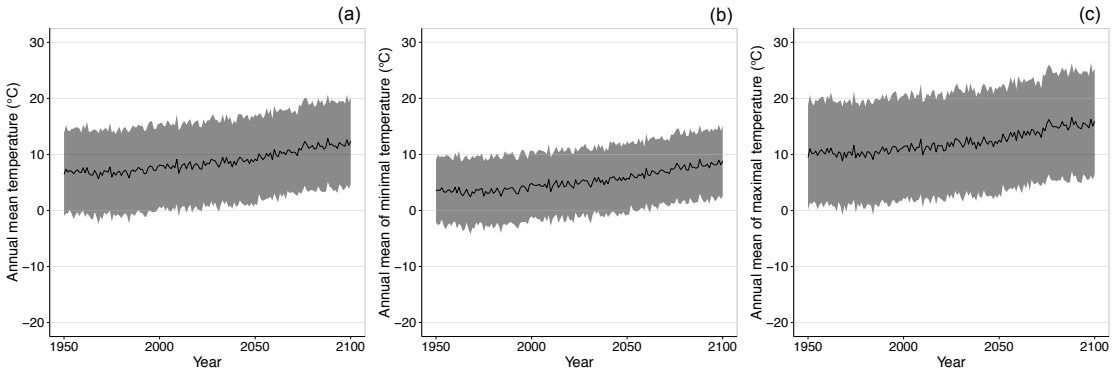


Table S11

Deviation of budburst dates projected on the period 1950 to 2100 ; 1950 to 2050 and 2050 to 2100 in the French Alps at low elevation and high elevation. The annual linear shift of budburst date corresponds to the total of budburst date from Sen's estimator of a slope. Future climate data are according to scenario RCP8.5, in the in the Alps. Correlative refers to the linear mixed model with GDD and chilling as variables. Process-based 1-phase uses a sigmoid function of temperature for the ecodormancy phase. Process-based 2-phase uses a threshold inferior function of temperature for the endodormancy phase and a sigmoid function of temperature for the ecodormancy phase. Process-based parameterized refers to the 2-phase model which parameter estimates have been derived from experimentations in controlled conditions. The elevation limits depend on species (Fig. 2 for elevation ranges). Trend values indicate the Sen's slope (trend) per year and trendp values indicate the Sen's slope over the time period.

		Low elevation						High elevation					
Species	Model	1950-2100		1950-2050		2050-2100		1950-2100		1950-2050		2050-2100	
		trend	trendp	trend	trendp	trend	trendp	trend	trendp	trend	trendp	trend	trendp
C. avellana	*Correlative*	-0.15	-22.9	-0.08	-7.5	-0.27	-13.9	-0.08	-12.0	-0.03	-3.2	-0.2	-10.4
	Process-based 1-phase	-0.13	-19.3	-0.10	-9.3	-0.17	-8.7	-0.26	-37.8	-0.17	-16.8	-0.37	-18.5
	Process-based 2-phase	-0.02	-2.5	-0.05	-4.6	0.08	3.9	-0.23	-34.4	-0.17	-16.5	-0.29	-14.5
F. excelsior	*Correlative*	-0.16	-24.3	-0.1	-10.1	-0.27	-13.8	-0.12	-17.7	-0.07	-6.6	-0.25	-12.6
	Process-based 1-phase	-0.16	-23.1	-0.12	-11.3	-0.20	-10.0	-0.23	-34.6	-0.16	-15.8	-0.32	-16.2
	Process-based 2-phase	-0.05	-7.9	-0.07	-6.8	0.02	0.8	-0.21	-31.8	-0.16	-15.3	-0.27	-13.6
B. pendula	*Correlative*	-0.25	-37.7	-0.15	-14.6	-0.45	-23.1	-0.1	-15.2	-0.05	-4.5	-0.28	-14.5
	Process-based 1-phase	-0.14	-20.1	-0.10	-9.5	-0.19	-9.4	-0.23	-34.0	-0.16	-15.5	-0.33	-16.5
	Process-based 2-phase	-0.04	-5.7	-0.05	-4.6	-0.01	-0.5	-0.22	-32.6	-0.16	-15.6	-0.28	-13.8
L. decidua	*Correlative*	-0.24	-35.7	-0.13	-13.1	-0.47	-24.2	-0.02	-3.6	-0.005	-0.5	-0.13	-6.9
	Process-based 1-phase	-0.09	-13.0	-0.09	-9.3	-0.03	-1.3	-0.31	-46.2	-0.20	-19.7	-0.42	-20.9
	Process-based 2-phase	-0.02	-3.3	-0.07	-7.1	0.16	8.2	-0.31	-46.6	-0.21	-20.1	-0.21	-20.8
	Process-based parameterized	-0.05	-8.1	-0.01	-1.1	-0.02	-1.1	-0.29	-43.4	-0.20	-19.6	-0.38	-19.1
P. abies	*Correlative*	-0.27	-40.6	-0.16	-16.3	-0.48	-24.4	-0.08	-12.7	-0.03	-3.0	-0.25	-12.8
	Process-based 1-phase	-0.14	-21.2	-0.11	-11.1	-0.19	-9.7	-0.25	-37.3	-0.17	-17.0	-0.32	-16.0
	Process-based 2-phase	-0.03	-3.8	-0.05	-5.3	0.10	5.1	-0.26	-38.8	-0.18	-18.0	-0.32	-15.8

Fig. S12

Budburst date projected by the correlative model and the process-based 2-phase model in historical climate and future climate according to scenario RCP8.5, in the Alps at low elevation (a, c, e, g, i) and high elevation (b, d, f, h, j). Elevation limits depend on the species. Low elevation: *Corylus*= 100 to 1000m asl.; *Fraxinus*= 100 to 1000 m asl.; *Betula*= 100 to 1000 m asl.; *Larix*= 400 to 1500 m asl. and *Picea*= 100 to 1500 m asl.. For high elevation: *Corylus*= 1001 to 2000m asl.; *Fraxinus*= 1001 to 2000 m asl.; *Betula*= 1001 to 2300 m asl.; *Larix*= 1501 to 2700 m asl. and *Picea*= 1001 to 2500 m asl.. Light grey curves indicate the mean date projected by the correlative model and light grey areas indicate the standard deviation. Dark grey curves indicate the mean date projected by the process-based 2-phase model and dark grey areas indicate the standard deviation.

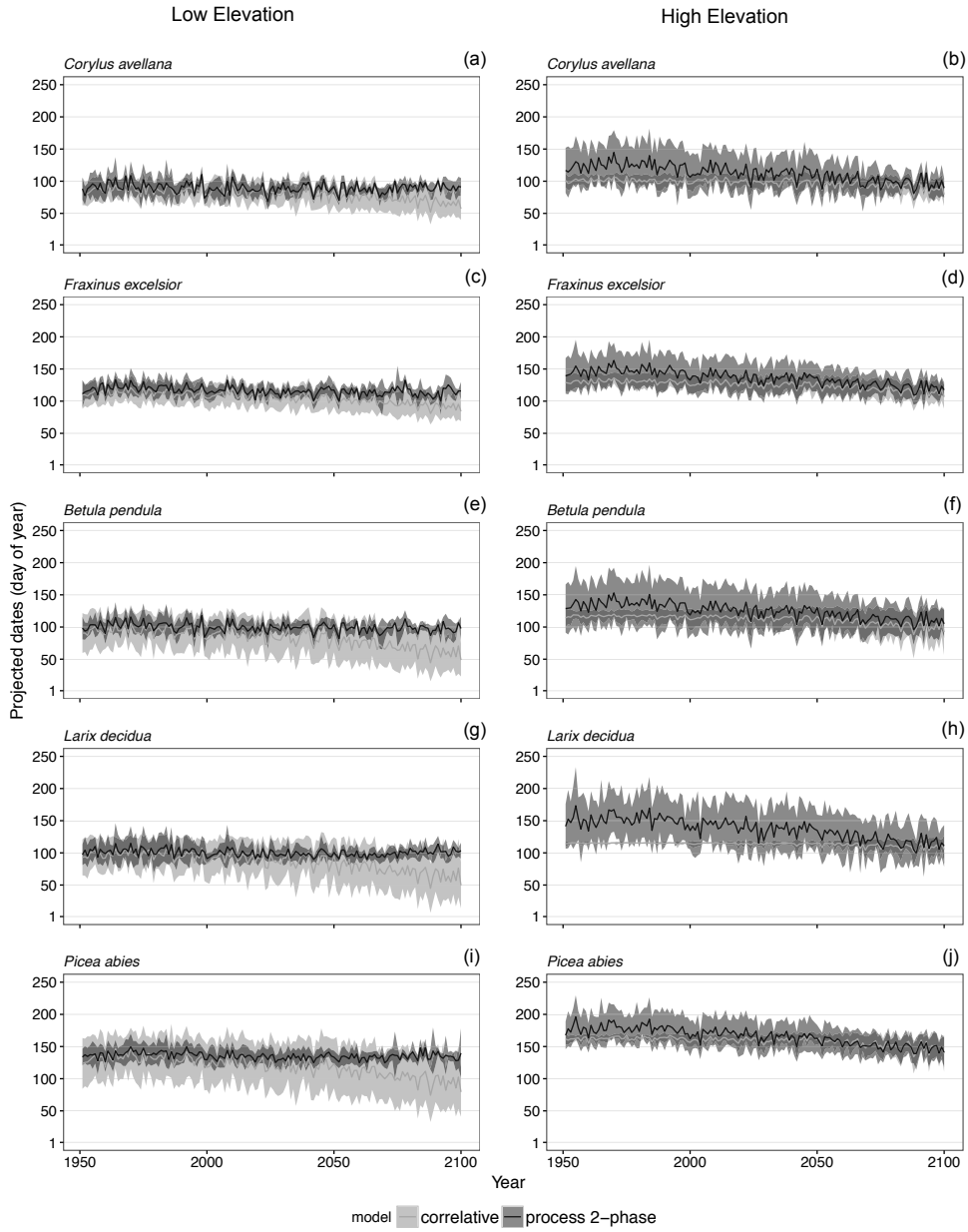


Fig. S13

Budburst date projected by the process-based 1-phase model and 2-phase model in historical climate and future climate according to climate scenario RCP8.5 in the Alps at low elevation (a, c, e, g, i) and high elevation (b, d, f, h, j). The elevation limits depend on species (Fig. 5 for elevation ranges). Light grey curves indicate the mean date projected by the process-based 1-phase model and light grey areas indicate the standard deviation. Dark grey curves indicate the mean date projected by the process-based 2-phase model and dark grey areas indicate the standard deviation.

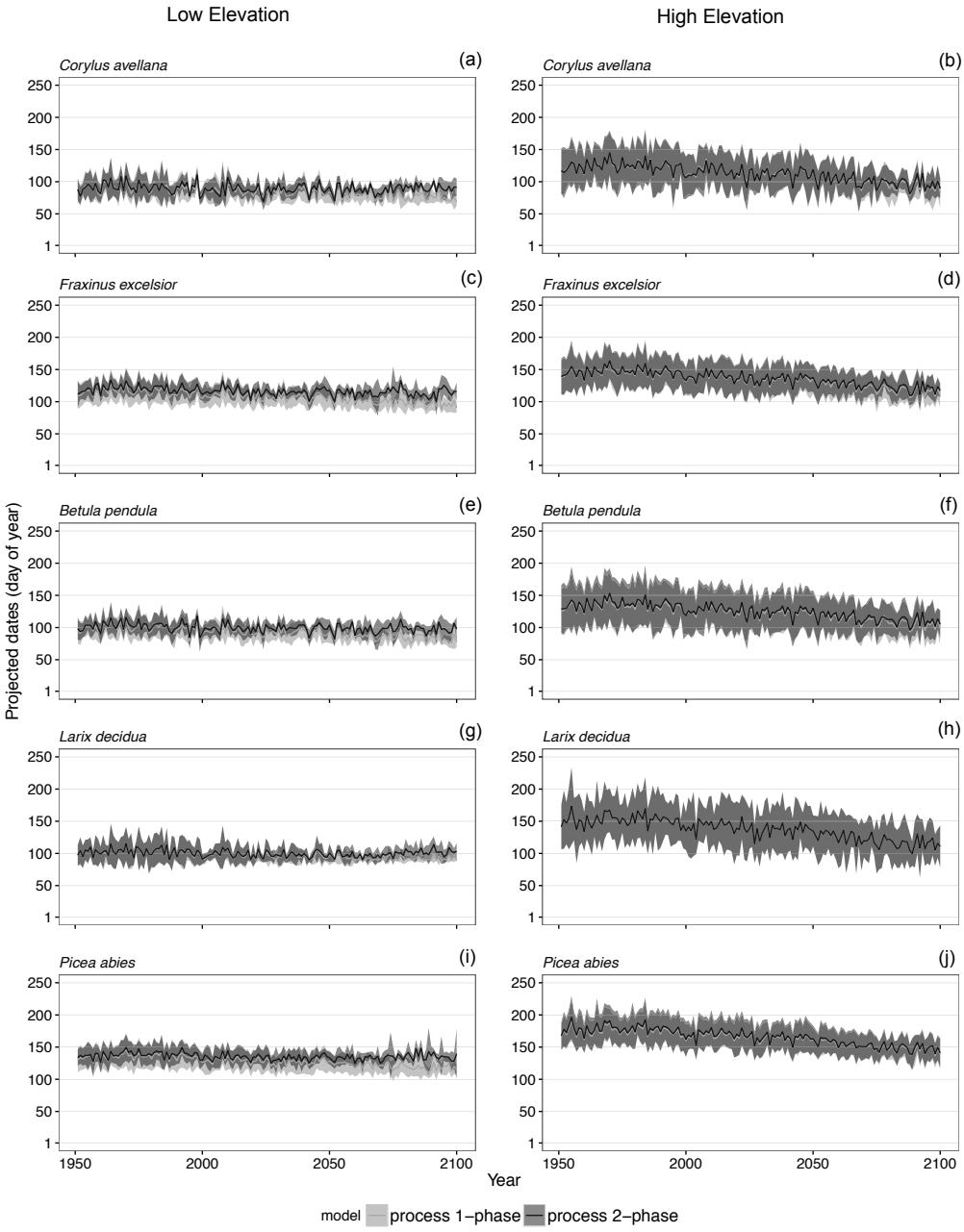


Fig. S14

Comparison of predicted (a) and projected (b) budburst dates of *Larix decidua* by the process-based 2-phase model (dark grey dots) and the process-based 2-phase model parameterized with experimental data (light grey squares) *versus* observed budburst dates. . Linear regression of predicted/projected budburst dates on observed dates (superimposed lines) are shown for the 2-phase parameterized model (light grey) and the 2-phase model (dark grey). Light grey area= ± .95 confidence interval of dates predicted/projected by the parameterized 2-phase model. Dark grey area= ± .95 confidence interval of dates predicted/projected by the 2-phase model.

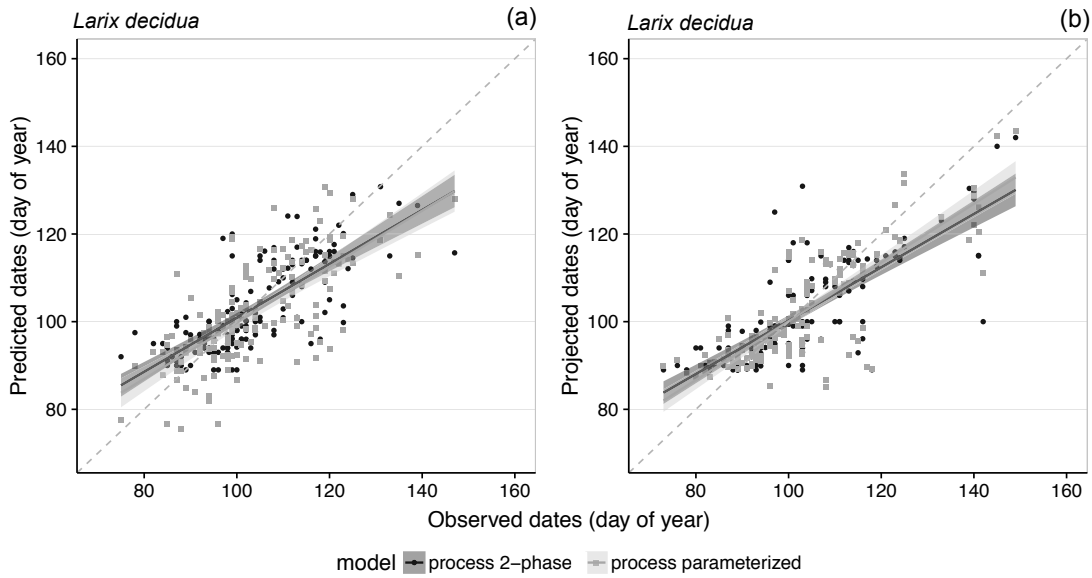


Fig. S15

Residuals of process-based model with two phases (black dots) and process-based model with two phases and a parameterization with endodormancy break date (light grey squares) fitted to budburst dates, with predictions models (a) and projections models (b). Superimposed lines are linear regression of residuals on elevation (same color as symbols).

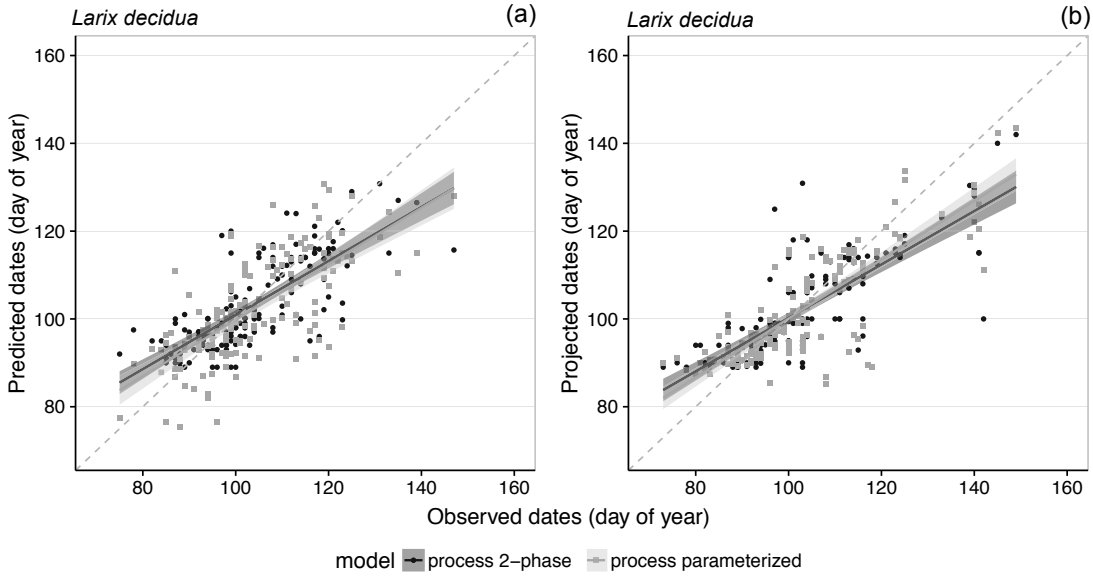
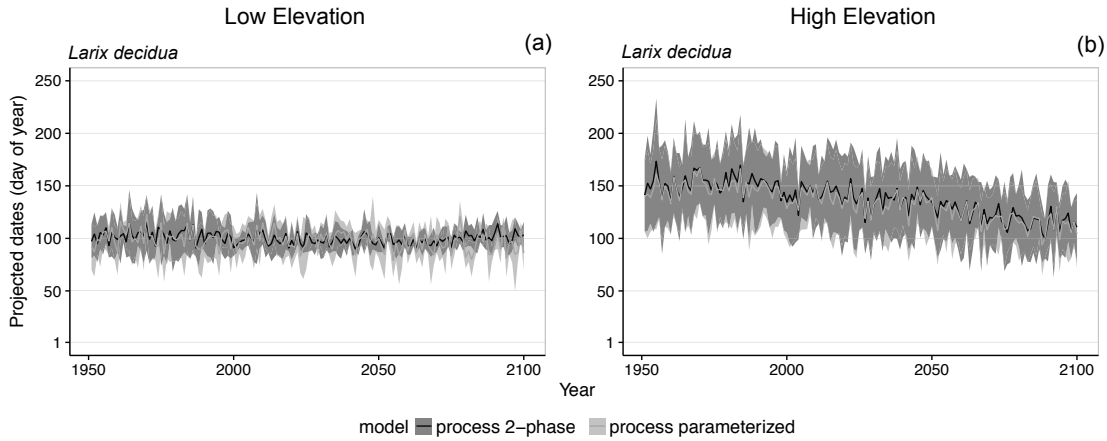


Fig. S16

Budburst date of *Larix decidua* projected by the adjusted 2-phase model and the parameterized 2-phase model in historical climate and future climate according to climate scenario RCP8.5 in the Alps at low elevation (400 to 1500 m asl.) (a) and high elevation (1501 to 2700 m asl.) (b). Dark grey curves indicate the mean date projected by the process-based 2-phase model and dark grey areas indicate the standard deviation. Light grey curves indicate the mean date projected by the parameterized process-based 2-phase model and light grey areas indicate the standard deviation.



CHAPITRE 3

AMELIORATION DES MODELES DE DEBOURREMENT BASES SUR LES PROCESSUS

Betula pendula Roth

Aquarelle de Fabrice Bonne

Increasing the realism of process-based phenology models

Authors: Daphné Asse[1,2,3], Christophe F. Randin[2†], Geoffrey Klein[1,4], Anne Delestrade[1], Isabelle Chuine[3†]

Adresses:

[1] Centre de Recherches sur les Ecosystèmes d'Altitude, Chamonix Mont-Blanc, France

[2] Department of ecology and Evolution, University of Lausanne, Switzerland

[3] Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, UMR 5175, CNRS- Université de Montpellier - Université Paul-Valéry Montpellier – EPHE. 1919 route de Mende, Montpellier F-34293 cedex 05, France

[4] University of Neuchatel, Institute of Geography, Neuchatel, Switzerland

[†]Lead author

Corresponding authors:

Isabelle Chuine, tel. +33 467 613 279, fax +33 467 613 336, e-mail: isabelle.chuine@cefe.cnrs.fr, postal address: CEFE, 1919 route de Mende, F-34293 Montpellier cedex 05

Christophe Randin, tel. +41 21 316 99 91, e-mail: christophe.randin@unil.ch, postal address: DEE UNIL, Biophore, CH-1015 Lausanne

ABSTRACT

Several models dedicated to predict the date of burburst of tree species have been developped in the last decades. Phenology process-based models are built upon explicitly stated causal relationships between environmental drivers and phenological event dates. However, their degree of realism might still be insufficient to provide accurate projections for the future.

In this study, we aimed at incorporating in process-based phenology models new hypotheses on the effect of temperature on bud cell elongation in order to increase their degree of realism. We test whether this improves their efficiency as well as their robustness in new climatic conditions. We tested the potential effects of soil temperature, daytime temperature, daily temperature amplitude, and sunrise temperature, which have been shown to determine the budburst date of different species in several experimental studies. We tested these hypotheses using 8 years of budburst date observations of five tree species across the French Alps.

Among these hypotheses, only the effect of soil temperature improved slightly the models' efficiency although not significantly. Statistical compensatory effects between explanatory variables might explain this result. An experimental testing is necessary to determine whether these hypotheses hold true for these species and might improve the models efficiency and robustness in particular climatic conditions.

Key words: *Budburst, ecodormancy, elevation gradients, Alps, citizen science*

1. INTRODUCTION

In temperate climates, spring phenological events of plants are strongly responsive to temperature (Claudio Defila & Clot 2005). In this context and because phenotypic plasticity often prevails over adaptation (Vitasse et al. 2013), spring phenology of plant species has been reported to occur earlier by 2.3 days per decade during the last 40 years due to climate warming (Root et al., 2003; Parmesan and Yohe, 2003; Menzel *et al.* 2006; Fu *et al.* 2014). However, recent studies have shown that this trend has been slowing down by about 40% during the last decade (Fu et al., 2015) which might be caused by warmer winters (Asse *et al.*, 2018).

The effect of temperature on plant bud development is indeed complex. During the endodormancy period (Lang et al. 1987; mid-autumn to midwinter), bud cell growth is inhibited by internal factors, which might be ruled out by the exposition to low temperature for a certain number of days. During that period, buds cannot develop even though temperature and light conditions are optimal for growth. Endodormancy is classically assumed to be an adaptive process that evolved to avoid leaf development during the unfavorable season (Howe *et al.*, 2000). Once endodormancy has been broken, the ecodormancy phase (midwinter to midspring) starts, and bud's cell elongation can take place whenever temperature and, for some species, light conditions are appropriate (Körner & Basler, 2010). During this state, the warmer the temperature, the higher the rate of elongation, and the shorter the ecodormancy phase is.

A large uncertainty remains whether the warming of winters could counteract the advancing effect that spring warming has on spring phenological events, and at which time deadline and spatial coverage this counteracting effect might take place in the future (Fu et al., 2015). Consequently, large uncertainties remain as well on the projections provided by process-based phenology models (Chuine *et al.*, 2016), which are nowadays a key component of crop (Olesen *et al.,* 2011; Nissanka *et al.,* 2015), Earth systems (Dahlin *et al.*, 2015), population dynamics (Anderson *et al.*, 2013), species distribution (Chuine, 2010), and evolutionary dynamics (Duputié *et al.,* 2015; Burghardt *et al.,* 2015) models.

Phenology process-based models are built upon explicitly stated causal relationships between environmental drivers and phenological event dates. Among the models commonly used for tree species, so-called one-phase models describe solely the ecodormancy phase with a cumulative effect of forcing temperature on bud development. Other models, called two-phase models, describe additionally the endodormancy phase with a cumulative effect of chilling temperature on bud endodormancy break. Even if one-phase models integrate less biological realism, they have been shown to be efficient in predicting accurately budburst date under historical climate, because chilling temperatures have always been sufficient to release endodormancy break so far (Vitasse *et al.,* 2011; Basler, 2016). However, recent observations suggest that we might have now reach the limits of robustness of one-phase models because of the warming of winters, and that more realistic two-phase models should now be used (Asse et al. 2018). Although, process-based phenology models describe causal relationships, their degree of realism might still be insufficient to provide accurate projections for the future. In this study, we aimed at incorporating in process-based phenology models effects of environmental factors on budburst date in order to increase their degree of realism and test whether it improves their efficiency (the quality of the model predictions on a dataset that has been used for the parameterization) and their robustness (the quality of the models projections with new climatic conditions (i.e. external evaluation or transferability)).

Some experimental studies bring to question, for example, the use of daily mean temperature in phenology models (Piao *et al.*, 2015). Rossi and Isabel, (2017) have shown that budburst in *Picea mariana* was more sensitive to daytime temperature than nighttime temperature. Anterior studies have also shown that cell elongation in bud was more affected by the daily amplitude of temperature (difference between day and night temperature, called DIF in the literature) than daily mean temperature (Went, 1957; Erwin et al., 1994). Went (1944) introduced the term 'thermoperiodism' to describe this effect. The effect of day *vs* night temperature, and daily thermal amplitude has been observed in several species: *Fuchsia xhybrida* (Hort.) (Tangeras, 1979), *Triticum aestivum* (L.) (Pinthus & Meiri, 1979), *Lilium longiflorum* (Thunb.) (Erwin & Heins, 1990), *Arabidopsis thaliana* (L.) (Thingnaes et al., 2003). Cell elongation rate in plants is actually not constant and varies according to the circadian clock. (Erwin et al., 1989; Erwin, 1998). The rate of cell elongation decreases from the start to the end of the photoperiod (day period) and increases from the start to the end of the scotoperiod (night period) with an optimum at the end of the scotoperiod and the

beginning of the photoperiod, i.e. at sunrise (Went, 1953; Erwin and Heins, 1995). Sidaway-Lee et al. (2010) have shown that this circadian variation of cell elongation rate was related to the circadian variation of the concentration of the transcription factor SPATULA (SPT), which interacts with phytochrome B (a protein that detects light) and represses cell elongation. Light and phytochrome B regulate SPT concentration variation over 24h: SPT concentration is the highest at dusk and the lowest at sunrise, which explains that elongation rate is the lowest at dusk and the highest at sunrise. However, the maximum daily concentration of SPT is regulated by the temperature at sunrise: SPT is down regulated when day temperature is warm, and especially at sunrise: warm temperature inhibits the accumulation of SPT, so that cell elongation is not repressed. One could therefore question whether the DIF effect formerly reported might be explained by the downregulation of SPT by high sunrise temperature.

Other studies have questioned the role of soil temperature on bud development. Using eddy covariance data from 30 FLUXNET sites of broadleaf deciduous vegetation, Baldocchi *et al.* (2005) found that 64% of variance in the timing when net carbon uptake started was explained by the date when soil temperature matched the mean annual air temperature. Greer *et al.* (2006) showed that increased root zone temperature advanced bud break in apple tree. They additionally found that apple trees growing in regions where root zone temperatures are < 15 °C have delayed bud break. Former experimental studies on Douglas-Fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.)) have shown that soil temperature below ~ 5°C delays budburst (Lavender and Service, 1973; Lopushinsky and Max, 1990), and that warming of soil advances the onset of ecodormancy while warming of air increases subsequently the rate of bud growth (Sorenson and Campbell, 1978). This threshold of ~5°C for soil temperature has also been found for seven broad-leaf tree species (Schenker *et al.*, 2014). Other studies suggest also that a long photoperiod can have a compensatory effect on bud growth if the soil temperature is too cold (Lavender, 1981; Lopushinsky and Max, 1990). More recent experiments on Walnut trees (*Juglans regia* (L.)) have shown that rehydration of aboveground tissues occurs when soil temperature is above 8°C (Améglio *et al.*, 2002). Low soil temperature decreases root growth (Alvarez-Uria & Körner, 2007) and water absorption by roots because of decreased membrane permeability of the root cells (Wan *et al.*, 1999; Wan et al., 2001; Lee et al., 2012). Water absorption by root is a pre-requisite for aboveground organs rehydration and for

optimal cell elongation rate which requires high turgor pressure (Turcotte et al., 2009; Ewers et al., 2001). Water transport from the roots to the buds also requires functional xylem. Soil temperature has been shown to advance xylogenesis in the stems of *Picea mariana* (Mill.) (Lupi *et al.*, 2012). Budburst is a phenophase that is the consequence of cell elongation in buds. The rate at which cell elongation occurs is controlled by bud temperature, which is very close to air temperature. Thus, a decoupling between soil and air temperature in Spring might slow down bud cell growth and elongation and delay budburst because a relatively high air (and consequently bud) temperature would trigger cell elongation whereas relatively low soil temperature (below 5-8°C depending on the species) would hamper water uptake at the same time.

In this study, we aimed at incorporating the abovementioned effects of soil and day vs night air temperature on budburst date in process-based phenology models. More precisely, we aimed at answering the following questions: (1) Is the difference between day and night temperature (DIF) a better predictor of cell elongation rate during the ecodormancy phase than daily mean temperature? (2) Is sunrise temperature a better predictor of cell elongation rate during the ecodormancy phase than daily mean temperature? (3) Does the integration of a soil temperature effect on budburst date improve model efficiency? For that purpose, we used observations of budburst dates collected over the Western Alps by a citizen science program. We parameterized a set of process-based phenology models for five major tree species: *Corylus avellana* (L.), *Fraxinus excelsior* (L.), *Betula pendula* (Roth.), *Larix decidua* (Mill.) and *Picea abies* (L.). Models differed by their assumptions regarding the effect or not of day *vs* night temperature and soil temperature on budburst. We then compared the efficiency of the models and their predictions in external conditions. The Western Alps are particularly interesting to evaluate phenology models because the elevation gradient provides a wide temperature range on a very short distance. Mountain regions are appropriate study systems to test these hypotheses because a large difference between daily and night temperatures can be observed. Also, the snow cover, which usually persist until early spring or longer in high elevation allows to have situations where the air temperature would be sufficient for buds to growth but with soil temperature around zero degree.

2. METHODS

2.1. Phenological data

We used observations of budburst and flowering dates of five common tree species covering the entire French Alps and the time period 2007- 2014. The study species were three broad-leaved deciduous trees: hazel (*Corylus avellana* L.), ash (*Fraxinus excelsior* L.), birch (*Betula pendula* Roth); one deciduous coniferous tree: larch (*Larix decidua* Mill.), and one evergreen coniferous tree: spruce (*Picea abies* L.) Karst. The species cover different elevation gradients with *Corylus* having the lowest and narrowest range (150 - 1300 m), and *Larix* the highest and largest (700 - 2100 m). Thus, this set of species allowed us to assess model performance over a broad elevation and therefore climatic gradient.

Data were extracted from the Phenoclim database of CREA (Centre de Recherches sur les Ecosystèmes d'Altitude, Chamonix, France). Phenoclim is a citizen science program initiated in 2004 (www.phenoclim.org) which aims at assessing the long-term effects of climate changes on plant phenology over the French Alps. The specificity of this program, compared to other existing citizen science initiatives, lies not only in its geographic coverage in mountain environments, but also in its simultaneous acquisition of accurate temperature records in addition to phenological observations.

In the Phenoclim protocol, budburst is defined as the first day at which 10% of vegetative buds of the crown on a given individual are opened (BBCH 07). At each site, observers survey at least two individuals per species. These individuals are chosen to be adult and dominant trees taller than 7 m, sharing similar environmental conditions (i.e. soil, slope and aspect) and at a maximum horizontal distance of 100 m from each other. Phenological observations are recorded weekly. For each species and at each site, yearly budburst or flowering dates were calculated as the average date of the individuals observed at the site. Species do not occur at all sites, therefore at each site, the number of years surveyed varies (Fig. S1). In total, and irrespective of species, 242 sites for budburst were surveyed between 2007 and 2014.

2.2. Air temperature data

Temperature was monitored on sixty sites covering a large elevation gradient ranging from 372 to 1919 m a.s.l using weather stations (Fig. S1). These stations measured air temperature at a standard 2-m height every 15 minutes with a DA8B20 digital thermometer placed in a white ventilated plastic shelter (Dallas Semiconductor MAXIM, www.maxim-ic.com). The temperature sensors have an operating range of -55 to 125°C and an accuracy of ± 0.5°C over the range of -10 to 85°C. The 2-m air temperature recorded by the stations are highly correlated with standard temperature obtained from national meteorological stations (Pellerin *et al.*, 2012).

We used records from the 2-m air temperature sensors of the Phenoclim stations (1) to calculate daily mean air temperature at sites equipped with stations and (2) to interpolate these daily measurements at observation sites without meteorological stations. Daily-interpolated temperatures were generated by first calibrating linear models of daily temperature as a function of elevation. These models were then used to spatially predict temperature at observation sites without temperature stations, using pixels of a 25-m digital elevation model (DEM). Each daily projection of this fitted temperature model as a function of elevation was adjusted by interpolating residuals of the regression from the calibrations points over the whole valley according to the inverse distance weighted algorithm (IDW) (see also: Kollas et al., 2014; Cianfrani et al., 2015, for further details).

2.3. Soil temperature data

Similar to the 2-m air temperatures, we used records from soil temperature sensors of the Phenoclim stations to calculate daily mean soil temperature at sites equipped with stations. These data have required a reconstruction because some stations had missing values during years. We have used the same methods than for the interpolation of daily air temperature measurements at observation sites without meteorological stations. Daily-interpolated soil temperatures were generated by first calibrating linear models of daily soil temperature as a function of elevation. These models were then used to predict soil temperature on days without temperature observations, using pixels of a 25-m digital elevation model (DEM). Each daily projection of this fitted temperature model as a function

of elevation was adjusted by interpolating residuals of the regression from the calibrations points over the whole valley according to the inverse distance weighted algorithm (IDW) (see also: Kollas et al., 2014; Cianfrani et al., 2015, for further details). We have not interpolated these daily soil measurements at observation sites without meteorological stations because at the difference of air temperature, soil temperature depends of snow cover.

During winter, soil temperature was stable around 0-2°C, and air temperature was more variable and on average lower (Fig. S2). During early spring, soil temperature remained stable around 0-2°C, and air temperature increased became higher than soil temperature (Fig. S2). To detect a potential effect of soil temperature on budburst date, we selected three subsets of the data differing in their temperature conditions of soil and air. Because of the variability reported in the literature in effective soil temperature for aboveground tissue rehydration, we selected in the dataset years with at least one day showing both daily mean soil temperature (Tsoil) below 5°C and mean air temperature (Tair) above 10°C; Tsoil <8°C and Tair > 12°C from February 1st to April 30th. We verified that these particular days were sufficiently numerous by site and year; and occurred within 45 days before budburst.

2.4. Process-based phenology models

2.4.1. Best classical phenology model selection

First of all, we selected among widely used process-based phenological models, the model that explained best our data.

The first type of models used are 1-phase models, that describe the ecodormancy phase only and assumes that endodormancy-break always occurs before temperature can trigger cell elongation and that there is no effects of chilling on forcing requirement (Chuine *et al.*, 2013). Budburst (t_f) occurs when the sum of the daily rates of development (R_f) responding to forcing air temperatures (T_a) from a starting date (t_0), reaches the critical value F^*:

$$\sum_{t_0}^{t_f} R_f(T_a) \geq F^*$$

We used several versions of the model that differed by the response function to temperature (R_f):

the GDD function,

$$R_f(T_a) = Max(0;\ T_a - T_b)$$

with T_b the threshold temperature;

the sigmoid function,

$$R_f(T_a) = \frac{1}{1+ e^{-d_T(T_a - T_{50})}}$$

with d_T the sharpness of the response and T_{50} the mid-response temperature of the sigmoid function;

the Wang function (Wang & Engel, 1998)

$$R_f = Max\left[\left(2(T_a - T_{min})^{\alpha}\left(T_{opt} - T_{min}\right)^{\alpha} - \frac{(T_a - T_{min})^{2\alpha}}{\left(T_{opt} - T_{min}\right)^{2\alpha}}\right), 0\right]$$

with $\alpha = \ln(2) / \ln\left(\frac{T_{max} - T_{min}}{T_{opt} - T_{min}}\right)$

These models have 3 to 5 parameters (see Table S2) that were adjusted to the phenology data.

The second type of models used is sequential 2-phase model. The sequential model (Hanninen, 1987) takes into account the chilling requirements during the endodormancy phase (first phase) and the forcing requirements during the ecodormancy phase (second phase; Chuine et al., 1999). The endodormancy phase ends at t_c when R_c, the rate of dormancy release, reaches a critical sum of chilling, C^*.

$$\sum_{t_0}^{t_c} R_c(T_a) \geq C^*$$

from t_c to t_f, forcing units are then accumulated as:

$\sum_{t_c}^{t_f} R_f(T_a) \geq F^*$

We used several version of the model that differed by the response function to temperature for the endodormancy phase:

a simple threshold function,

$$R_c(T_a) = \begin{cases} 1 & if\ T_a < T_b \\ 0 & if\ T_a \geq T_b \end{cases}$$

with T_b the threshold temperature also called base temperature of the function;

the Wang function.

For the ecodormancy phase we used the best function find for 1-phase model by species. These models have 6 to 8 parameters (see Table S3) that were adjusted to the phenology data.

The comparison of the different models showed that the best model was a sequential two-phases model (see Table S3) with a simple threshold function for the response to temperature of the endodormancy phase (because the Wang function looked like to the threshold function) and the sigmoid function for the response to temperature of the ecodormancy phase. We call hereafter this model, the Unichill model. It has 5 parameters (see Table S3).

2.3.2. Testing new hypotheses

Four hypotheses on the regulation of the ecodormancy phase were tested leading to three different versions of the Unichill model.

The first hypothesis postulates that budburst would be more sensitive to daytime temperature than nighttime temperature. To test whether this hypothesis might hold true for the five species we monitored, we replaced the average daily temperature in the R_f function of the Unichill model by the maximum daily temperature. We call hereafter this version of the Unichill model, the Daytime model. It has exactly the same 5 parameters as the Unichill model (see Table S4).

The second hypothesis postulates that cell elongation rate would be determined by the difference between minimum and maximum daily temperature (DIF) rather than the daily mean temperature (Fig. S5). To test whether this hypothesis might hold true for the five species we monitored, we replaced the average daily temperature in the R_f function of the Unichill model by the difference between maximum and minimum daily temperature. We call hereafter this version of the Unichill model, the DIF model. It has exactly the same 5 parameters as the Unichill model (see Table S4).

The third hypothesis postulates that cell elongation rate would be determined by the temperature at sunrise rather than average daily temperature. To test whether this hypothesis might hold true for the five species we monitored, we replaced the daily mea temperature in the R_f function of the Unichill model by the minimum daily temperature, which is very close to the temperature at sunrise. We call this model hereafter the Sunrise model. It has exactly the same 5 parameters than the Unichill model (see Table S4).

The fourth hypothesis postulates that a minimal soil temperature is necessary to activate roots water uptake, generate substantial sap flow to bud and sustain cell elongation rate. To test whether this hypothesis might hold true for the five species we monitored, we added a function of soil temperature that multiplies the sigmoid function of daily mean air temperature. This function is a threshold superior function, which yields 0 below a critical soil temperature and 1 above it. In another words, forcing units are accumulated only during days when soil temperature (T_s) is superior to the critical temperature (T_{b2}) and air temperature is sufficiently high.

$$R_f(T_d) = \frac{1}{1 + e^{-d_T(T_a - T_{50})}} \times \begin{cases} 1 & if\ T_s > T_{b2} \\ 0 & if\ T_s \leq T_{b2} \end{cases}$$

We call this model hereafter the Tsoil model. It has 6 parameters (see Table S4).

These new models were parameterized with the same budburst dataset and compared to the Unichill model. The Unichill and Tsoil models were also compared with the two sub datasets for soil and air temperature decoupling.

Parameters of all models were parameterized using the Phenology Modeling Platform software using the simulated annealing Metropolis algorithm for parameter optimization

(PMP5; http://www.cefe.cnrs.fr/fr/recherche/ef/forecast/phenology-modelling-platform) (Chuine *et al.*, 2013).

2.4. Models comparison

Models were compared using the following performance indices:

Akaike's Information Criterion corrected for small sample size (AIC_C) with the R function AIC to select the most parsimonious model (Burnham & Anderson, 2002):

$$AICc = N \times ln\left(\frac{\sum_{i=1}^{n}(O_i - P_i)^2}{N}\right) + 2k + \left(\frac{2k(k+1)}{N-K-1}\right)$$

the efficiency (EFF) (Nash & Sutcliffe, 1970):

$$EFF = 1 - \frac{\sum_{i=1}^{n}(O_i - P_i)^2}{\sum_{i=1}^{n}(O_i - \bar{O}_i)^2}$$

the root mean square error for the calibration (RMSE) and validation ($RMSE_S$) data sets respectively:

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

the systematic root mean square error (RMSEs) that estimate the models linear error (or bias)

$$RMSEs = \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^{n}\left(O_i - \hat{P}_i\right)^2}{n}}$$

where O_i represents observed dates, P_i represents projected dates, $\hat{P}_i$ represents regressed prediction dates and *N* or *n* is the number of observations and *k* is the number of parameters.

2.5. Models performance on the validation dataset and spatial transferability

Following Bray & Storch (2009), we use the term "prediction" to refer to outputs of models calibrated with observed climatic data; and the term "projection" to refer to outputs of

models obtained with simulated (and extrapolated) climatic data. The term “prediction” conveys a sense of certainty, while the term “projection” conveys a sense of possibility.

Models were first compared with the calibration dataset, then with the validation dataset to assess their transferability to other geographic areas. We did not perform an external validation of the DIF model because it showed very poor performances whatever the species. We could not project the budburst date with the Soil model because the soil temperatures could not be interpolated on sites without weather stations. We spatially projected the budburst date at each observation site without weather stations using the Unichill, Daytime, Sunrise models respectively interpolated 2-m temperature for the 2007-2014 time period.

Projections accuracy was estimated using RMSE, RMSEs and R^2.

3. RESULTS

Performance indices with the calibration dataset of the different models for the five species are provided in Table 1. The DIF model showed very poor performances whatever the species compared to the other models. Similarly, the Daytime model showed poor performances whatever the species compared to the other models, except for *Picea* for whom this model is the second best after the Unichill model (Table 1). The Sunrise model showed better performance than the other models only for *Betula pendula*, and lower performances than the Unichill and Tsoil models for the other species. The Tsoil model showed higher efficiency and lower RMSE than the other models, but the AICc was lower than that of the Unichill model only for *Fraxinus excelsior* and *Betula pendula*, because of its supplementary degree of freedom. However, in both cases the estimated threshold soil temperature (T_{b2}) was negative (Table S4) while soil temperature was never inferior to 0°C (Fig. S2). Therefore the response function to soil temperature was actually useless in the model. Daily mean temperature was highly correlated with minimum daily temperature (Pearson's correlation coefficient (corr)= 0.96); with maximal daily temperature (corr= 0.94) and soil temperature (corr= 0.91) in this dataset. Whereas the difference between minimum and maximum daily temperature (DIF) differed from other factors (corr between 0.09 and 0.63).

Across all sites and all years, the total number of days when a decoupling between soil and air temperature may had arisen, i.e. Tsoil < 5°C/8°C and Tair > 10°C/12°C were respectively 55 and 43 (Fig. S6) and they were not significantly related to elevation. These particular days were in general within 10 to 20 days before budburst (Fig. S7, S8), i.e. during the ecodormancy phase. The difference between the soil and the air temperatures was on average higher than 5°C for the dataset «Tsoil<8°C & Tair> 10°C » (Fig. S9).

The Tsoil models parameterized with the sub dataset Tsoil<5°C & Tair> 10°C showed higher performance (RMSE and EFF) than the Unichill model for *Corylus*, *Betula* and *Larix* (Table 2, Table S10), but had a higher AICc. Tsoil models parameterized with the Tsoil<8°C & Tair> 12°C subdataset showed higher performance (RMSE and EFF) than the Unichill model for *Corylus* and *Larix* but had also a higher AICc (Table 2, Table S10).

The Unichill model provided more accurate projections of the budburst date than the Sunrise and Daytime models on sites without temperature stations across the Alps except for *Picea for which*, the Daytime model performed the best (Table 3).

Species	Model	AICc	EFF	R^2	RMSE	RMSEs	N	k
C. avellana	Unichill	356.04	0.65	0.65	7.35	7.32	86	6
	Daytime	413.57	0.32	0.31	10.26	10.26	86	6
	DIF	430.77	0.17	0.16	11.34	11.31	86	6
	Sunrise	374.36	0.57	0.57	8.17	8.07	86	6
	Tsoil	357.30	0.66	0.65	7.30	7.28	86	7
F. excelsior	Unichill	454.07	0.60	0.60	9.49	9.44	98	6
	Daytime	493.74	0.41	0.40	11.63	11.60	98	6
	DIF	524.77	0.18	0.19	13.62	13.52	98	6
	Sunrise	488.26	0.44	0.43	11.30	11.28	98	6
	Tsoil	452.69	0.62	0.62	9.32	9.29	98	7
B. pendula	Unichill	449.11	0.71	0.74	7.98	7.68	105	6
	Daytime	527.31	0.40	0.45	11.59	11.10	105	6
	DIF	576.86	0.04	0.03	14.67	14.74	105	6
	Sunrise	436.27	0.75	0.78	7.51	7.07	105	6
	Tsoil	439.33	0.75	0.77	7.54	7.25	105	7
L. decidua	Unichill	501.39	0.61	0.64	7.93	7.59	118	6
	Daytime	569.0	0.30	0.33	10.56	10.33	118	6
	DIF	599.26	0.10	0.10	12.0	11.91	118	6
	Sunrise	552.32	0.39	0.40	9.84	9.73	118	6
	Tsoil	503.84	0.61	0.63	7.94	7.61	118	7
P. abies	Unichill	299.00	0.82	0.84	5.97	5.59	80	6
	Daytime	330.46	0.73	0.76	7.27	6.81	80	6
	DIF	403.04	0.33	0.33	11.44	11.40	80	6
	Sunrise	372.72	0.54	0.56	9.46	9.21	80	6
	Tsoil	300.79	0.82	0.84	5.95	5.50	80	7

Table 1: Performance of the different budburst date models (Unichill model, Daytime model, DIF model, Sunrise model (Sunrise) and soil temperature model (Tsoil) in predicting budburst date with the calibration dataset. AICc, corrected Akaike criterion (is lowest for the best model); EFF, model efficiency; R^2, adjusted R-squared; RMSE, roots-mean-squared error (days); RMSEs, systematic root mean square error (days); N, number of data used to fit the model; k, number of parameters.

Species		Model	AICc	EFF	RMSE	N	k
C. avellana	Tsol<5°C & Tave> 10°C	Unichill	93.15	0.71	5.98	21	6
		Tsoil	95.83	0.74	5.72	21	7
	Tsol<8°C & Tave> 12°C	Unichill	91.96	0.69	8.20	17	6
		Tsoil	94.75	0.74	7.46	17	7
F. excelsior	Tsol<5°C & Tave> 10°C	Unichill	118.28	0.72	8.99	23	6
		Tsoil	122.73	0.72	9.04	23	7
	Tsol<8°C & Tave> 12°C	Unichill	100.04	0.80	6.51	22	6
		Tsoil	104.57	0.80	6.53	22	7
B. pendula	Tsol<5°C & Tave> 10°C	Unichill	118.95	0.87	6.70	27	6
		Tsoil	121.53	0.88	6.57	27	7
	Tsol<8°C & Tave> 12°C	Unichill	87.49	0.90	3.92	26	6
		Tsoil	91.13	0.90	3.91	26	7
L. decidua	Tsol<5°C & Tave> 10°C	Unichill	111.83	0.78	5.20	29	6
		Tsoil	113.85	0.79	5.10	29	7
	Tsol<8°C & Tave> 12°C	Unichill	90.99	0.68	5.30	22	6
		Tsoil	93.34	0.71	5.10	22	7
P. abies	Tsol<5°C & Tave> 10°C	Unichill	80.04	0.88	4.66	20	6
		Tsoil	87.33	0.87	4.95	20	7
	Tsol<8°C & Tave> 12°C	Unichill	73.77	0.84	3.77	21	6
		Tsoil	78.16	0.84	3.75	21	7

Table 2: Performance of the different budburst date models (Unichill model, soil temperature model (Tsoil) in predicting budburst date with three different calibration datasets. For the dataset «Tsoil<5°C & Tair> 10°C » at least one day have the mean sol temperature (Tsoil) is below 5°C and the mean air temperature (Tair) is above 10°C during the period from February to March. For the dataset «Tsoil<8°C & Tair> 12°C » at least one day have Tsoil is below 8°C and Tair is above 12°C during the period from February to March. Legend as in Table 1.

Species	Model	R^2	RMSE	RMSEs	N	k
C. avellana	Unichill	0.47	10.76	10.63	193	6
	Daytime	0.34	13.01	11.81	193	6
	Sunrise	0.40	11.68	11.24	193	6
F. excelsior	Unichill	0.54	11.71	11.17	244	6
	Daytime	0.56	12.30	10.93	244	6
	Sunrise	0.53	13.11	11.25	244	6
B. pendula	Unichill	0.52	10.02	9.78	162	6
	Daytime	0.36	12.29	11.29	162	6
	Sunrise	0.56	11.16	9.42	162	6
L. decidua	Unichill	0.70	8.33	8.23	148	6
	Daytime	0.57	13.79	9.84	148	6
	Sunrise	0.68	9.60	8.54	148	6
P. abies	Unichill	0.52	10.78	10.56	141	6
	Daytime	0.60	10.23	9.61	141	6
	Sunrise	0.49	10.99	10.84	141	6

Table 3: Performance of the different models in projecting budburst date with the validation dataset over the Alps. Legend as in Table 1.

4. DISCUSSION

In this study, we aimed at testing new hypotheses on the environmental determinism of the budburst date. We tested the potential effect of soil temperature, daytime temperature, daily temperature amplitude, and sunrise temperature on the budburst date. These hypotheses have been suggested by several experimental studies. Using the daytime, the daily amplitude or the sunrise temperature instead of the daily mean temperature did not improve the efficiency of the models in predicting the budburst date of the five tree species across the French Alps. Incorporating the effect of soil temperature improved the efficiency of the models but not enough relatively to the increase in the number of parameters. An external validation showed that the classical model using the daily mean temperature provided more accurate projections of budburst dates than the other models, except for *Picea* where the daytime temperature would be a better predictor.

There are several possible explanations why we observed no significant improvement in models' predictive accuracy by adding the effect of soil temperature. First, pooling the site-year data across diverse soil and climatic conditions may have masked subtle improvements. However, models efficiency did not improve when models were parameterized using the subdatasets containing only site-years showing a decoupling of air and soil temperatures. Second, we assumed that the effect of soil temperature would be an on/off type as we assumed that bud cells growth could not be sustained without water uptake from the roots, which can occur only when soil temperature is above a certain threshold temperature. The effect of soil temperature might however be more complex, for example involving a more complex response such as a linear or sigmoid type response. Soil temperature might also have an impact on budburst through an increased mobilization of root reserves, or transport of auxin or ABA to the bud cells (Greer *et al.*, 2006; Beikircher *et al.*, 2016). However, the increase in the number of parameters of the model induced by the use of more complex response function might yield insignificant increase in model efficiency. Third, soil temperature effect on bud break might be too subtle to be detected at the scale of our study. The Phenoclim protocol proposes to visit sites every week to record the budburst date, which might be not frequent enough to detect the effect of a decoupling between air and soil temperature. In most site-years, the number of days showing a decoupling of soil and air

temperature was indeed lower than 5 days in total (Tsoil<8°C; Tair > 12°C), and they were rarely consecutive days.

Using the minimum daily temperature as a surrogate of the sunrise temperature, and the maximum temperature as a surrogate of daytime temperature did not improve the models efficiency. However, the daily minimum and maximum temperatures appeared strongly correlated to the daily mean temperature. Because of the statistical dependency between the parameters of the response function to temperature (especially T_{50}, which determines the mid-response temperature) and the critical amount of forcing units (F^*) required to break bud, using either the daily minimum, maximum or mean temperature generates changes in the adjusted parameter estimates without changes in the model efficiency.

Using the daily amplitude of temperature instead of the daily mean temperature decreased strongly the models efficiency. Contrary to the minimum temperature, the thermal amplitude was not correlated to the mean temperature, so that statistical compensatory effects cannot be invoked as a possible explanation. Other potential explanations might be that effect of the daily amplitude of temperature might not apply to the five tree species included in our study. The effect has indeed been shown experimentally in herbaceous species only so far. However, another possible explanation might also be that day and night temperatures interact in a more complex way in tree species and that the effect of the daily amplitude also depends on the day or the night temperature as it has been found for example for budset in *Picea abies* L. (Karst) (Olsen et al. 2014).

Finally, models performed the worst for *Fraxinus* and *Larix* compared to *Betula*, *Corylus* and *Picea* (Table 1). This result cannot be explained by a lower quality of the budburst dates for *Fraxinus* and *Larix*, which are not more difficult to observe than for *Corylus* or *Betula*. Actually, this observation is more complex for *Picea* because it is an evergreen species and yet the performance of the models is the best for this species. Busetto et al. (2010) evaluated a spring warming phenology model (one-phase model) for *Larix decidua* in the Alpine region, and found that they provided erroneous predictions during years with anomalous warm temperatures. A previous study by the same authors proposed that a combined effects of others ecological factors such as soil temperature and snow cover may improve the accuracy of phenology model predictions in alpine areas (Migliavacca *et*

al., 2008). We show here that taking into account the effect of soil temperature does not improve the model significantly.

Another reason why models perform worse for *Larix decidua* (Mill.) might also be because in the Alps another *Larix* species that can hybridize with *L. decidua* and produce *Larix x eurolepis* (Henry) is present and is called, *Larix kaempferi* (Lamb.). It is actually difficult to visually differentiate the three species (Pâques *et al.*, 2009). Therefore, it might be that the phenological data collected by the Phenoclim participants mix observations from three different species, which might impact the estimation of the model parameters and the predictions accuracy. It might be worth setting up a survey of the taxonomic identity of the Larix trees monitored in the Phenoclim network.

CONCLUSION

As a conclusion, we failed improving significantly the models efficiency by incorporating new hypotheses on the effect of air and soil temperature on bud cell elongation during the ecodormancy phase that had been previously revealed experimentally in some species. Among these hypotheses though, the effect of a decoupling between soil and air temperature, improved slightly the models' efficiency although not significantly. Statistical compensatory effects between explanatory variables might be responsible for these results. Although a real effect of soil temperature and sunrise temperature on bud cell elongation cannot be ruled out, it does help improving bud burst date models for *Betula pendula*, *Corylus avellana*, *Fraxinus excelsior*, *Larix decidua*, and *Picea abies*. Experimental testing of these hypotheses for these species is required to decide whether it might be worth incorporating them in models to provide accurate projections in certain climatic conditions.

Acknowledgements

The authors are grateful to all the volunteers and staffs of protected areas involved in the Phenoclim program for their help and support for collecting data on the study sites. This research project was funded by Association Nationale de la Recherche et de la Technologie (ANRT). This work is part of the project ''Phenoclim'' supported by the Rhône-Alpes and PACA Regions, French ministry of Transition écologique et solidaire. Finally, the authors thank the Société Académique Vaudoise SAV for the matching fund.

REFERENCES

Alvarez-Uria P. & Körner C. (2007). Low temperature limits of root growth in deciduous and evergreen temperate tree species. *Functional Ecology*, *21*(2), 211–218. https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2007.01231.x.

Améglio T., Bodet C., Lacointe A. & Cochard H. (2002). Winter embolism, mechanisms of xylem hydraulic conductivity recovery and springtime growth patterns in walnut and peach trees. *Tree Physiology*, *22*(17), 1211–1220. https://doi.org/10.1093/treephys/22.17.1211.

Anderson J. J., Gurarie E., Bracis C., Burke B. J. & Laidre K. L. (2013). Modeling climate change impacts on phenology and population dynamics of migratory marine species. *Ecological Modelling*, *264*, 83–97. https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2013.03.009.

Asse D., Chuine I., Vitasse Y., Yoccoz N. G., Delpierre N., Badeau V., … Randin C. F. (2018). Warmer winters reduce the advance of tree spring phenology induced by warmer springs in the Alps. *Agricultural and Forest Meteorology*, *252*, 220–230. https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2018.01.030.

Baldocchi D. D., Black T. A., Curtis P. S., Falge E., Fuentes J. D., Granier A., … Yamamoto S. (2005). Predicting the onset of net carbon uptake by deciduous forests with soil temperature and climate data: A synthesis of FLUXNET data. *International Journal of Biometeorology*, *49*(6), 377–387. https://doi.org/10.1007/s00484-005-0256-4.

Basler D. (2016). Evaluating phenological models for the prediction of leaf-out dates in six temperate tree species across central Europe. *Agricultural and Forest Meteorology*, *217*(February), 10–21. https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2015.11.007.

Beikircher B., Mittmann C. & Mayr S. (2016). Prolonged Soil Frost Affects Hydraulics and Phenology of Apple Trees. *Frontiers in Plant Science*, *7*. https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00867.

Bray D. & Storch H. Von (2009). “Prediction” or “Projection”? 534–543.

Burghardt L. T., Metcalf C. J. E., Wilczek A. M., Schmitt J. & Donohue K. (2015). Modeling the Influence of Genetic and Environmental Variation on the Expression of Plant Life Cycles across Landscapes. *The American Naturalist*, *185*(2), 212–227. https://doi.org/10.1086/679439.

Burnham K. P. & Anderson D. R. (2002). *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*, Vol. 172. 488 pp.

Busetto L., Colombo R., Migliavacca M., Cremonese E., Meroni M., Galvagno M., … Pari E. (2010). Remote sensing of larch phenological cycle and analysis of relationships with climate in the Alpine region. *Global Change Biology*, *16*(9), 2504–2517. https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02189.x.

Chuine I. (2010). Why does phenology drive species distribution? *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *365*(1555), 3149–3160. https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0142.

Chuine I., Bonhomme M., Legave J. M., Garcia de Cortazar-Atauri I., Charrier G., Lacointe A. & Améglio T. (2016). Can phenological models predict tree phenology accurately in the future? The unrevealed hurdle of endodormancy break. *Global Change Biology*, *22*(10), 3444–3460. https://doi.org/10.1111/gcb.13383.

Chuine I., De Cortazar-Atauri I. G., Kramer K. & Hänninen H. (2013). Plant development models. In: *Phenology: An Integrative Environmental Science*, pp. 275–293.

Chuine I., Cour P. & Rousseau D. D. (1999). Selecting models to predict the timing of flowering of temperate trees: Implications for tree phenology modelling. *Plant, Cell and Environment*, *22*(1), 1–13. https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.1999.00395.x.

Cianfrani C., Satizábal H. F. & Randin C. (2015). A spatial modelling framework for assessing climate change impacts on freshwater ecosystems : Response of brown trout (Salmo trutta L .) biomass to warming water temperature. *Ecological Modelling*, *313*, 1–12. https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2015.06.023.

Dahlin K. M., Fisher R. A. & Lawrence P. J. (2015). Environmental drivers of drought deciduous phenology in the Community Land Model. *Biogeosciences*, *12*(16), 5061–5074. https://doi.org/10.5194/bg-12-5061-2015.

Defila C. & Clot B. (2005). Phytophenological trends in the Swiss Alps, 1951-2002. *Meteorologische Zeitschrift*, *14*(2), 191–196. https://doi.org/10.1127/0941-2948/2005/0021.

Duputié A., Rutschmann A., Ronce O. & Chuine I. (2015). Phenological plasticity will not help all species adapt to climate change. *Global Change Biology*, *21*(8), 3062–3073. https://doi.org/10.1111/gcb.12914.

Erwin J. E. (1998). Temperature and light effects on stem elongation. *Journal of the Japanese Society for Horticultural Science*, *67*(6), 1113–1120.

Erwin J. E. & Heins R. D. (1990). Temperature effects of lily development rate and morphology from the visible bud stage until anthesis. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, *115*(4), 644.

Erwin J. E. & Heins R. D. (1995). Themomorphogenic Responses in Stem and Leaf Development. *Hort. Sci.*, *30*(5), 940–949.

Erwin J., Velguth P. & Heins R. (1994). Day/night temperature environment affects cell elongation but not division in lilium longiflorum thunb. *Journal of Experimental Botany*, *45*(7), 1019–1025. https://doi.org/10.1093/jxb/45.7.1019.

Erwin J. E., Heins R. D. & Karlsson M. G. (1989). Thermomorphogenesis in Lilium Longiflorum'. *American Journal of Botany*, *76*(1), 47–52.

Ewers F. W., Améglio T., Cochard H., Beaujard F., Martignac M., Vandame M., … Cruiziat P. (2001). Seasonal variation in xylem pressure of walnut trees: root and stem pressures. *Tree physiology*, *21*(15), 1123–32. https://doi.org/10.1093/aob/mch040.

Fu Y. H., Piao S., Op de Beeck M., Cong N., Zhao H., Zhang Y., … Janssens I. A. (2014). Recent spring phenology shifts in western Central Europe based on multiscale observations. *Global Ecology and Biogeography*, *23*(11), 1255–1263. https://doi.org/10.1111/geb.12210.

Fu Y. H., Zhao H., Piao S., Peaucelle M., Peng S., Zhou G., … Pen J. (2015). Declining global warming effects on the phenology of spring leaf unfolding. *Nature*, *526*, 104–107. https://doi.org/10.1038/nature15402.

Greer D. H., Wünsche J. N., Norling C. L. & Wiggins H. N. (2006). Root-zone temperatures affect phenology of bud break, flower cluster development, shoot extension growth and gas exchange of "Braeburn" (Malus domestica) apple trees. *Tree Physiology*, *26*(1), 105–111. https://doi.org/10.1093/treephys/26.1.105.

Hanninen H. (1987). Effects of temperature on dormancy release in woody plants: implications of prevailing models. *Silva Fennica*, *21*(3), 279–299.

Howe G. T., Saruul P., Davis J. & Chen T. H. H. (2000). Quantitative genetics of bud phenology, frost damage, and winter survival in an F 2 family of hybrid poplars. *TAG Theoretical and Applied Genetics*, *101*(4), 632–642. https://doi.org/10.1007/s001220051525.

Kollas C., Randin C. F., Vitasse Y. & Körner C. (2014). Agricultural and Forest Meteorology How accurately can minimum temperatures at the cold limits of tree species be extrapolated from weather station data ? *Agricultural and Forest Meteorology*, *184*, 257–266. https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2013.10.001.

Körner C. & Basler D. (2010). Phenology Under Global Warming. *Science*, *327*(5972), 1461–1462. https://doi.org/10.1126/science.1186473.

Lavender D. P. (1981). Environment and Shoot Growth of Woody Plants. *Oregon Res. Pap.*, *45*(December), 47.

Lavender D. P. & Service N. Z. F. (1973). *Spring Shoot Growth in Douglas-fir May be Initiated by Gibberellins Exported from the Roots*. New Zealand Forest Service.

Lee S. H., Chung G. C., Jang J. Y., Ahn S. J. & Zwiazek J. J. (2012). Overexpression of PIP2;5 Aquaporin Alleviates Effects of Low Root Temperature on Cell Hydraulic Conductivity and Growth in Arabidopsis. *PLANT PHYSIOLOGY*, *159*(1), 479–488. https://doi.org/10.1104/pp.112.194506.

Lopushinsky W. & Max T. . (1990). Effect of soil temperature on root and shoot growth and on budburst timing in conifer seedlings. 107–124.

Lupi C., Morin H., Deslauriers A., Rossi S. & Houle D. (2012). Increasing nitrogen availability and soil temperature: effects on xylem phenology and anatomy of mature black spruce [1] [1] This article is one of a selection of papers from the 7th International Conference on Disturbance Dynamics in Bo. *Canadian Journal of Forest Research*, *42*(7), 1277–1288. https://doi.org/10.1139/x2012-055.

Menzel A., Sparks T. H., Estrella N., Koch E., Aaasa A., Ahas R., … Zust A. (2006). European phenological response to climate change matches the warming pattern. *Global Change Biology*, *12*(10), 1969–1976. https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01193.x.

Migliavacca M., Cremonese E., Colombo R., Busetto L., Galvagno M., Ganis L., … Morra Di Cella U. (2008). European larch phenology in the Alps: Can we grasp the role of ecological factors by combining field observations and inverse modelling? *International Journal of Biometeorology*, *52*(7), 587–605. https://doi.org/10.1007/s00484-008-0152-9.

Nash J. E. & Sutcliffe J. V. (1970). River flow forecasting through conceptual models part I - A discussion of principles. *Journal of Hydrology*, *10*(3), 282–290. https://doi.org/10.1016/0022-1694(70)90255-6.

Nissanka S. P., Karunaratne A. S., Perera R., Weerakoon W. M. W., Thorburn P. J. & Wallach D. (2015). Calibration of the phenology sub-model of APSIM-Oryza: Going beyond goodness of fit. *Environmental Modelling and Software*, *70*, 128–137. https://doi.org/10.1016/j.envsoft.2015.04.007.

Olesen J. E., Trnka M., Kersebaum K. C., Skjelvåg A. O., Seguin B., Peltonen-Sainio P., … Micale F. (2011). Impacts and adaptation of European crop production systems to climate change. *European Journal of Agronomy*, *34*(2), 96–112. https://doi.org/10.1016/j.eja.2010.11.003.

Pâques L. E., Millier F. & Rozenberg P. (2009). Selection perspectives for genetic improvement of wood stiffness in hybrid larch (Larix x eurolepis Henry). *Tree Genetics and Genomes*, *6*(1), 83–92. https://doi.org/10.1007/s11295-009-0230-0.

Parmesan C. & Yohe G. (2003). A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, *421*(6918), 37–42. https://doi.org/10.1038/nature01286.

Pellerin M., Delestrade A. & Yoccoz N. G. (2012). Spring tree phenology in the Alps : effects of air temperature , altitude and local topography. *European Journal of Forest Research*, 1957–1965. https://doi.org/10.1007/s10342-012-0646-1.

Piao S., Tan J., Chen A., Fu Y. H., Ciais P., Liu Q., … Peñuelas J. (2015). Leaf onset in the northern hemisphere triggered by daytime temperature. *Nature communications*, *6*(APRIL), 6911. https://doi.org/10.1038/ncomms7911.

Pinthus M. J. & Meiri J. (1979). Effects of the reversal of day and night temperatures on tillering and on the elongation of stems and leaf blades of wheat. *Journal of Experimental Botany*, *30*(2), 319–326. https://doi.org/10.1093/jxb/30.2.319.

Root T., Price J., Hall K. & Schneider S. (2003). Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature*, *421*(6918), 57–60. https://doi.org/10.1038/nature01309.1.

Rossi S. & Isabel N. (2017). Bud break responds more strongly to daytime than night-time temperature under asymmetric experimental warming. *Global Change Biology*, *23*(1), 446–454. https://doi.org/10.1111/gcb.13360.

Schenker G., Lenz A., Körner C. & Hoch G. (2014). Physiological minimum temperatures for root growth in seven common European broad-leaved tree species. *Tree Physiology*, *34*(3), 302–313. https://doi.org/10.1093/treephys/tpu003.

Sidaway-Lee K., Josse E. M., Brown A., Gan Y., Halliday K. J., Graham I. A. & Penfield S. (2010). SPATULA links daytime temperature and plant growth rate. *Current Biology*, *20*(16), 1493–1497. https://doi.org/10.1016/j.cub.2010.07.028.

Sorenson F. C. & Campbell R. K. (1978). Comparative roles of soil and air temperatures in the timing of spring bud flush in seedling Douglas-fir. *Can. Jour. Bot.*, *56*, 2307–2308.

Tangeras H. (1979). Modifing effects of ancymidol and gibberellings on temperature induced elongation in Fuchsia xhybrida. In: *Acta Horticulturae*, pp. 411–418. International Society for Horticultural Science (ISHS), Leuven, Belgium.

Thingnaes E., Torre S., Ernstsen A. & Moe R. (2003). Day and night temperature responses in Arabidopsis: Effects on gibberellin and auxin content, cell size, morphology and flowering time. *Annals of Botany*, *92*(4), 601–612. https://doi.org/10.1093/aob/mcg176.

Turcotte A., Morin H., Krause C., Deslauriers A. & Thibeault-Martel M. (2009). The timing of spring rehydration and its relation with the onset of wood formation in black spruce. *Agricultural and Forest Meteorology*, *149*(9), 1403–1409. https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2009.03.010.

Vitasse Y., François C., Delpierre N., Dufrêne 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*(7), 969–980. https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2011.03.003.

Wan X., Zwaizek J. J., Lieffers V. J. & Landhäusser S. M. (2001). Hydraulic conductance in Apsen (Populus tremuloides) seedlings exposed to low root temperatures. *Tree Physiology*, *21*(Epstein 1972), 691–696.

Wan X., Landhäusser S. M., Zwiazek J. J. & Lieffers V. J. (1999). Root water flow and growth of aspen (Populus tremuloides) at low root temperatures. *Tree Physiology*, *19*(13), 879–884. https://doi.org/10.1093/treephys/19.13.879.

Wang E. & Engel T. (1998). Simulation of phenological development of wheat crops. *Agricultural Systems*, *58*(1), 1–24. https://doi.org/10.1016/S0308-521X(98)00028-6.

Went F. W. (1944). Plant Growth Under Controlled Conditions. II. Thermoperiodicity in Growth and Fruiting of the Tomato. *American Journal of Botany*, *31*(3), 135–150.

Went F. W. (1953). The Effect of Temperature on Plant Growth. *Annual Review of Plant Physiology*, *4*(1), 347–362. https://doi.org/10.1146/annurev.pp.04.060153.002023.

Went F. W. (1957). *The Experimental Control of Plant Growth*. Chronica Botanica Company.

Fig. S1

Map showing the location of the study area (western part of the Alps) at the scale of Europe (a). Maps showing the locations of sites with phenological records for the five species in the Western Alps (b-f): *Corylus avellana* (hazel) (b), *Fraxinus excelsior* (ash) (c), *Betula pendula* (birch) (d), *Larix decidua* (larch) (e), *Picea abies* (spruce) (f). Sites with phenological records only are shown with filled white circle and with black triangle when equipped with temperature stations.

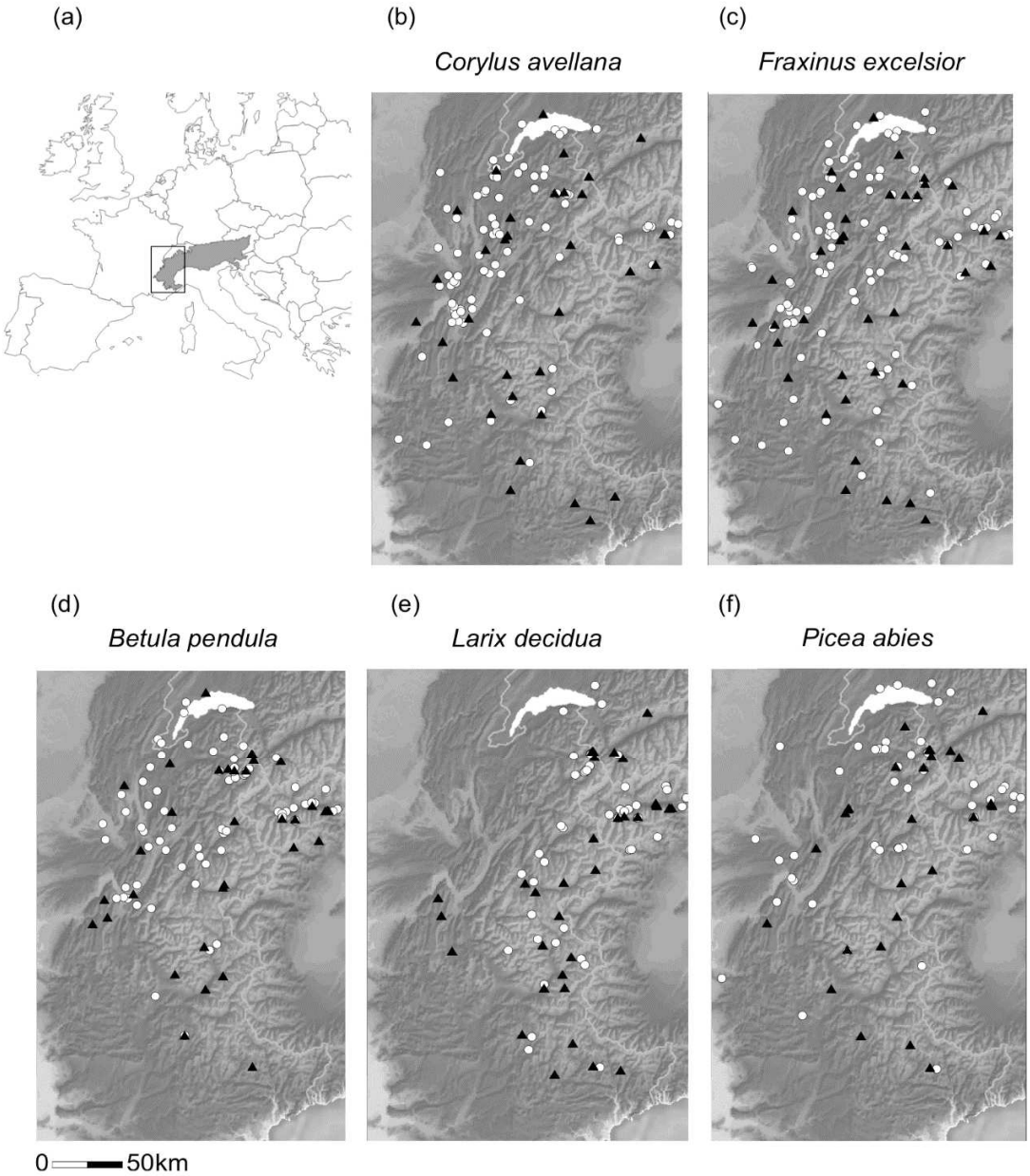


Fig. S2

Variations of average daily air temperature (Tair) and soil temperature (Tsoil), on all the phenological sites and the study period, at low elevation (a, c, e, g, i) and high elevation (b, d, f, h, j). Clear grey curves indicate the mean of daily mean of air temperature and clear grey areas indicate the standard deviation. Dark grey curves indicate the mean of daily mean of soil temperature and dark grey areas indicate the standard deviation.

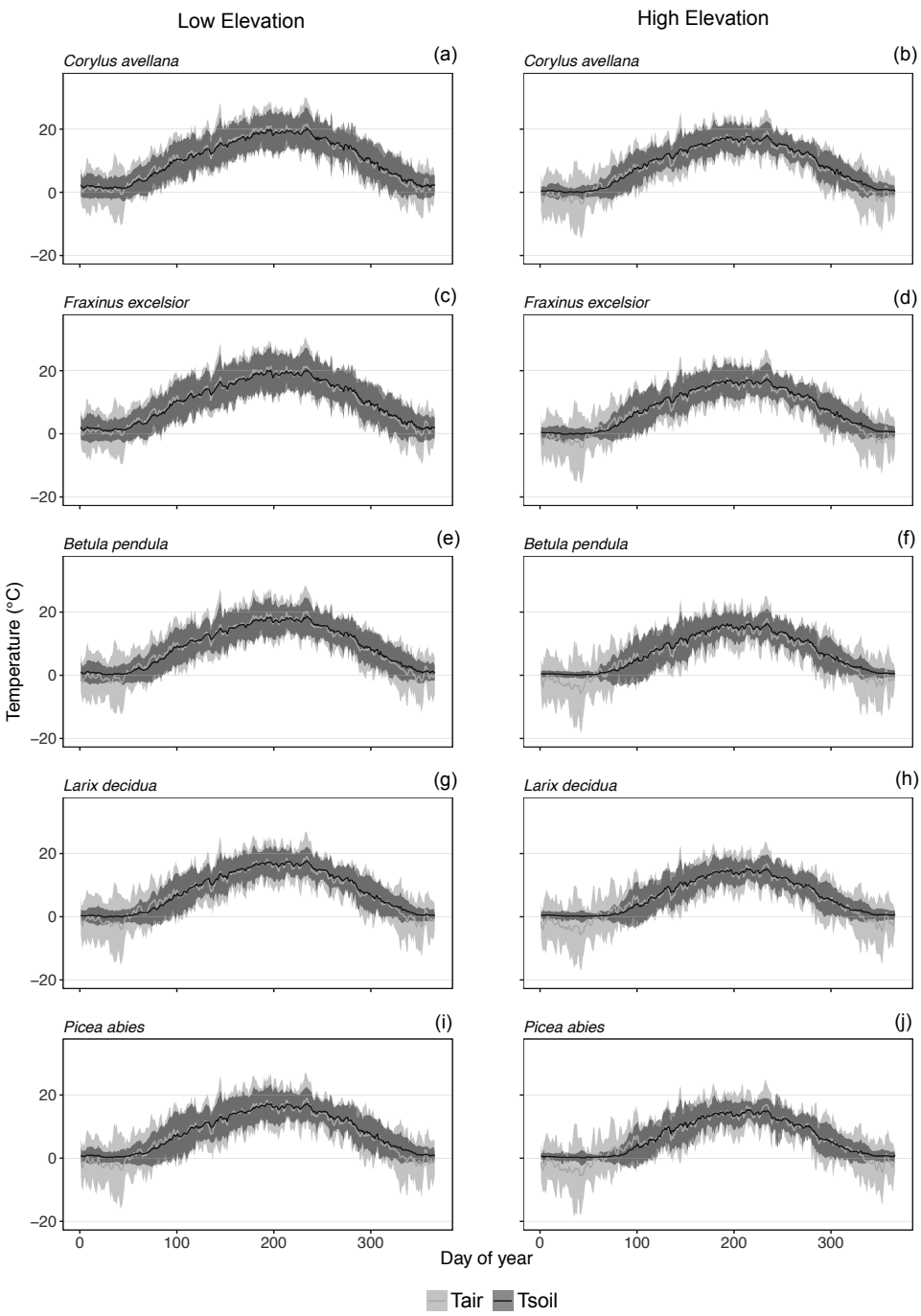


Table S3

Parameter estimates obtained for each model with the calibration dataset and performances indices. *N*: number of observations; *k*: number of parameters.

		1-phase model			2-phases model	
Species		GDD	Sigmoïd	Wang	Threshold inferior/sigmoïd	Wang/sigmoïd
C. avellana	*Parameters*	$t_0 = 1$ $F^* = 21$ $T_b = 7.12$	$t_0 = 57$ $F^* = 8$ $d_T = -0.45$ $T_{50} = 8.44$	$t_0 = 51$ $F^* = 6$ $T_{opt} = 27.95$ $T_{min} = -2.94$ $T_{max} = 41.13$	$t_0 = -115$ $C^* = 145$ $F^* = 11$ $T_b = 16$ $d_T = -0.38$ $T_{50} = 8.61$	$t_0 = -119$ $C^* = 150$ $F^* = 4$ $T_{opt} = 5.07$ $T_{min} = -4.47$ $T_{max} = 22.07$ $d_T = -1.71$ $T_{50} = 7.91$
	Calibration performances					
	N	128	128	128	128	128
	k	3	4	5	6	8
	SStot	22262	19743	19743	19743	19743
	SSres	16559	9815	9796	8564	7470
	RMSE	10.91	8.76	8.75	8.18	7.64
	EFF	0.26	0.5	0.5	0.57	0.62
	AICc	626.51	563.80	565.72	550.72	537.74
F. excelsior	*Parameters*	$t_0 = 1$ $F^* = 121$ $T_b = 5.68$	$t_0 = 54.7$ $F^* = 17$ $d_T = -0.22$ $T_{50} = 12.25$	$t_0 = 55$ $F^* = 23$ $T_{opt} = 16.2$ $T_{min} = -38.8$ $T_{max} = 20.8$	$t_0 = -77$ $C^* = 125$ $F^* = 9$ $T_b = 10.6$ $d_T = -0.2$ $T_{50} = 16.2$	$t_0 = -78$ $C^* =125$ $F^* = 9$ $T_{opt} = 0.1$ $T_{min} = -36.6$ $T_{max} = 21.3$ $d_T = -0.24$ $T_{50} = 10.41$
	Calibration performances					
	N	149	149	149	149	149
	k	3	4	5	6	8
	SStot	34545	31275	31275	31275	31275
	SSres	19787	12559	12650	11958	12430
	RMSE	10.98	9.22	9.21	8.96	9.13
	EFF	0.43	0.59	0.60	0.62	0.60
	AICc	732.52	670.37	672.20	665.98	676.19
B. pendula	*Parameters*	$t_0 = 1$ $F^* = 72$ $T_b = 4.9$	$t_0 = 60$ $F^* = 1$ $d_T = -0.2$ $T_{50} = 24.5$	$t_0 = 62$ $F^* = 9$ $T_{opt} = 17.4$ $T_{min} = -37.5$ $T_{max} = 21.5$	$t_0 = -101$ $C^* = 127$ $F^* = 5$ $T_b = 12.2$ $d_T = -0.2$ $T_{50} = 16.97$	$t_0 = -108$ $C^* = 157$ $F^* = 5$ $T_{opt} = 3.4$ $T_{min} = -9.9$ $T_{max} = 26.2$ $d_T = -0.2$ $T_{50} = 14.7$
	Calibration performances					
	N	146	146	146	146	146
	k	3	4	5	6	8
	SStot	30844	30313	30313	30313	30313
	SSres	14743	8425	8440	8298	7720
	RMSE	9.69	7.6	7.6	7.5	7.27
	EFF	0.52	0.72	0.72	0.73	0.75
	AICc	677.86	600.36	601.89	602.46	596.38
		1-phase model			2-phases model	

Species		GDD	Sigmoïd	Wang	Threshold inferior/sigmoïd	Wang/sigmoïd
L. decidua	*Parameters*	$t_0 = 1$ $F^* = 3$ $T_b = 9.6$	$t_0 = 83$ $F^* = 6$ $d_T = -37$ $T_{50} = 6.2$	$t_0 = 83$ $F^* = 6$ $T_{opt} = 10.1$ $T_{min} = 5.9$ $T_{max} = 37.7$	$t_0 = -100.8$ $C^* = 184$ $F^* = 6$ $T_b = 18.3$ $d_T = -37.4$ $T_{50} = 6.2$	$t_0 = 66$ $C^* = 134$ $F^* = 6$ $T_{opt} = 9$ $T_{min} = -38.9$ $T_{max} = 34.2$ $d_T = -7.1$ $T_{50} = 6.2$
	Calibration performances					
	N	159	159	159	159	159
	k	3	4	5	6	8
	SStot	27728	26275	26275	26275	26275
	SSres	54044	11328	11240	11297	10911
	RMSE	17.83	8.44	8.41	8.43	8.28
	EFF	-0.95	0.57	0.57	0.57	0.58
	AICc	930.83	686.58	687.47	690.43	689.31
P. abies	*Parameters*	$t_0 = 1$ $F^* = 290$ $T_b = 2.96$	$t_0 = 83$ $F^* = 5$ $d_T = -0.1$ $T_{50} = 24.2$	$t_0 = 84$ $F^* = 8$ $T_{opt} = 29.9$ $T_{min} = -36.3$ $T_{max} = 37.6$	$t_0 = -100$ $C^* = 174$ $F^* = 8$ $T_b = 13.9$ $d_T = -0.2$ $T_{50} = 18.1$	$t_0 = -107$ $C^* = 176$ $F^* = 3$ $T_{opt} = 0.01$ $T_{min} = -39.8$ $T_{max} = 24.9$ $d_T = -0.2$ $T_{50} = 27.6$
	Calibration performances					
	N	112	112	112	112	112
	k	3	4	5	6	8
	SStot	22158	21453	21453	21453	21453
	SSres	10623	4989	4984	4660	4753
	RMSE	9.29	6.67	6.67	6.45	6.51
	EFF	0.52	0.77	0.77	0.78	0.78
	AICc	513.97	433.58	435.66	430.36	437.18

Table S4

Parameter estimates obtained for each model with the calibration dataset and performances indices. *N*: number of observations; *k*: number of parameters.

		Models				
Species		Unichill	Daytime	DIF	Sunrise	Tsoil
C. avellana	*Parameters*	t_0 = -110	t_0 = -80	t_0 = -120	t_0 = -103	t_0 = -109
		C^* = 111	C^* = 145	C^* = 182	C^* = 149	C^* = 111
		F^* = 11	F^* = 17	F^* = 24	F^* = 29	F^* = 13
		T_b = 14	T_b = 21	T_b = 26	T_b = 18	T_b = 14
		d_T = -0.2	d_T = -0.4	d_T = -40	d_T = -1.2	d_T = -0.2
		T_{50} = 11.3	T_{50} = 10.9	T_{50} = 8.8	T_{50} = -2.4	T_{50} = 9.8
						T_{b2} = -1.1
	Calibration performances					
	N	86	86	86	86	86
	k	6	6	6	6	7
	SStot	13293	13293	13293	13293	13293
	SSres	4640	9058	11064	5742	4580
	RMSE	7.35	10.26	11.34	8.17	7.30
	EFF	0.65	0.32	0.17	0.57	0.66
	AICc	356.04	413.57	430.77	374.36	357.30
F. excelsior	*Parameters*	t_0 = -73	t_0 = -121	t_0 = -71	t_0 = -73	t_0 = -73
		C^* = 145	C^* = 202	C^* = 179	C^* = 102	C^* = 145
		F^* = 6	F^* = 8	F^* = 7	F^* = 26	F^* = 2
		T_b = 12.0	T_b = 22.6	T_b = 33.9	T_b = 12.2	T_b = 12.0
		d_T = -0.2	d_T = -0.1	d_T = -17.3	d_T = -0.1	d_T = -0.2
		T_{50} = 17.2	T_{50} = 27.3	T_{50} = 10.9	T_{50} = 6.3	T_{50} = 26.4
						T_{b2} = -0.1
	Calibration performances					
	N	98	98	98	98	98
	k	6	6	6	6	7
	SStot	22282	22282	22282	22282	22282
	SSres	8835	13244	18177	12524	8507
	RMSE	9.49	11.63	13.62	11.30	9.32
	EFF	0.60	0.41	0.18	0.44	0.62
	AICc	454.07	493.74	524.77	488.26	452.69
B. pendula	*Parameters*	t_0 = -101	t_0 = -66	t_0 = -89	t_0 = -103	t_0 = -100
		C^* = 73	C^* = 151	C^* = 127	C^* = 136	C^* = 72
		F^* = 10	F^* = 10	F^* = 68	F^* = 20	F^* = 2
		T_b = 5.8	T_b = 13.5	T_b = 19.8	T_b = 14.8	T_b = 5.8
		d_T = -0.2	d_T = -40.0	d_T = -40.0	d_T = -0.3	d_T = -0.2
		T_{50} = 14.0	T_{50} = 13.5	T_{50} = 2.0	T_{50} = 2.3	T_{50} = 24.5
						T_{b2} = -0.3
	Calibration performances					
	N	105	105	105	105	105
	k	6	6	6	6	7
	SStot	23480	23480	23480	23480	23480
	SSres	6693	14094	22593	5922	5965
	RMSE	7.98	11.59	14.67	7.51	7.54
	EFF	0.71	0.40	0.04	0.75	0.75
	AICc	449.11	527.31	576.86	436.27	439.33

Species		Unichill	Daytime	DIF	Sunrise	Tsoil
L. decidua	*Parameters*	t_0 = -107	t_0 = -118	t_0 = -77	t_0 = -102	t_0 = -108
		C^* = 175	C^* = 201	C^* = 159	C^* = 147	C^* = 175
		F^* = 8	F^* = 2	F^* = 5	F^* = 41	F^* = 8
		T_b = 17.4	T_b = 23.1	T_b = 33.7	T_b = 18.3	T_b = 17.4
		d_T = -0.6	d_T = -0.1	d_T = -0.1	d_T = -1.0	d_T = -0.6
		T_{50} = 7.7	T_{50} = 28.9	T_{50} = 29.5	T_{50} = -5.0	T_{50} = 7.6
						T_{b2} = -4.5
	Calibration performances					
	N	118	118	118	118	118
	k	6	6	6	6	7
	SStot	18854	18854	18854	18854	18854
	SSres	7418	13156	17002	11421	7430
	RMSE	7.93	10.56	12.0	9.84	7.94
	EFF	0.61	0.30	0.10	0.39	0.61
	AICc	501.39	569.00	599.26	552.32	503.84
P. abies	*Parameters*	t_0 = -76	t_0 = -76	t_0 = -65	t_0 = -72	t_0 = -103
		C^* = 148	C^* = 167	C^* = 173	C^* = 159	C^* = 178
		F^* = 18	F^* = 8	F^* = 5	F^* = 35	F^* = 17
		T_b = 10.7	T_b = 14.2	T_b = 35.1	T_b = 14.2	T_b = 14.8
		d_T = -0.2	d_T = -0.1	d_T = -0.1	d_T = -40.0	d_T = -0.2
		T_{50} = 11.7	T_{50} = 29.9	T_{50} = 26.4	T_{50} = 0.3	T_{50} = 11.6
						T_{b2} = -7.3
	Calibration performances					
	N	80	80	80	80	80
	k	6	6	6	6	7
	SStot	15504	15504	15504	15504	15504
	SSres	2850	4223	10464	7162	2828
	RMSE	5.97	7.27	11.44	9.46	5.95
	EFF	0.82	0.73	0.33	0.54	0.82
	AICc	299.00	330.46	403.04	372.72	300.79

Fig. S5

Variations of average daily temperature amplitude (Tmin -Tmax) on all the phenological sites and the study period. Dark grey curves indicate the mean of daily mean of temperature amplitude and dark grey areas indicate the standard deviation.

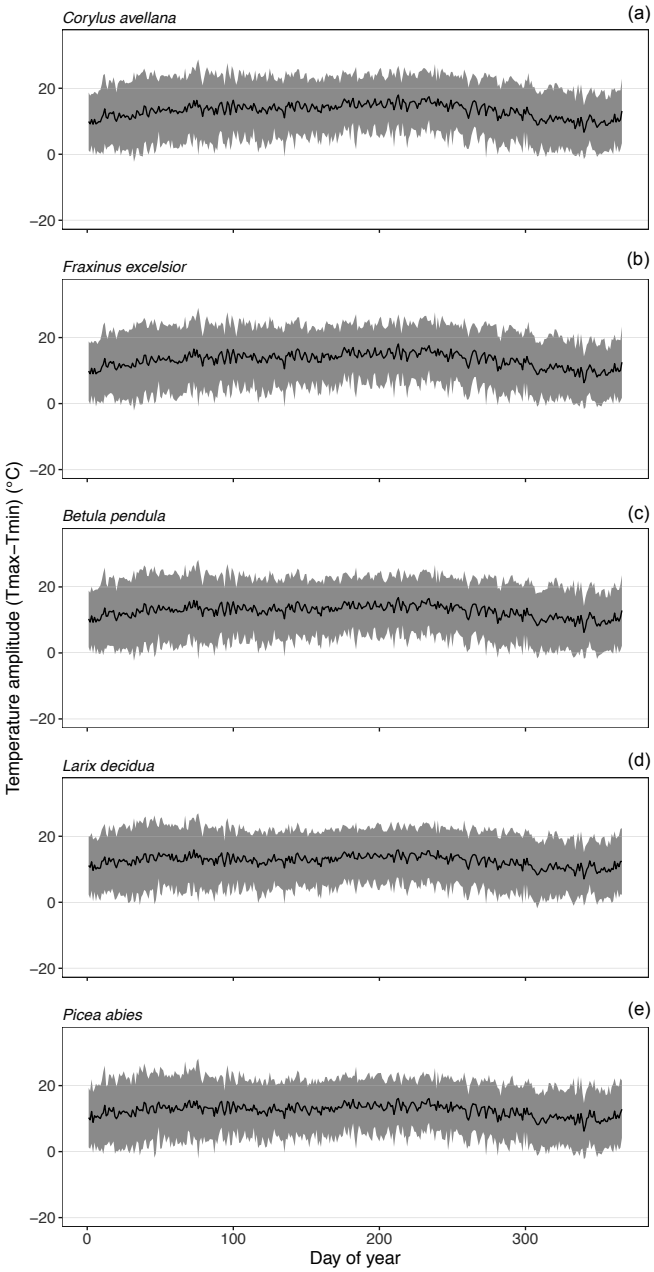


Fig. S6

Number of days in each site and each year when the mean soil temperature (Tsoil) is below 5°C and the mean air temperature (Tair) is above 10°C (a, d, g, j, m) and when Tsoil is below 8°C and Tair is above 12°C (b, e, h, k, n) during the period 1st February to 30th April

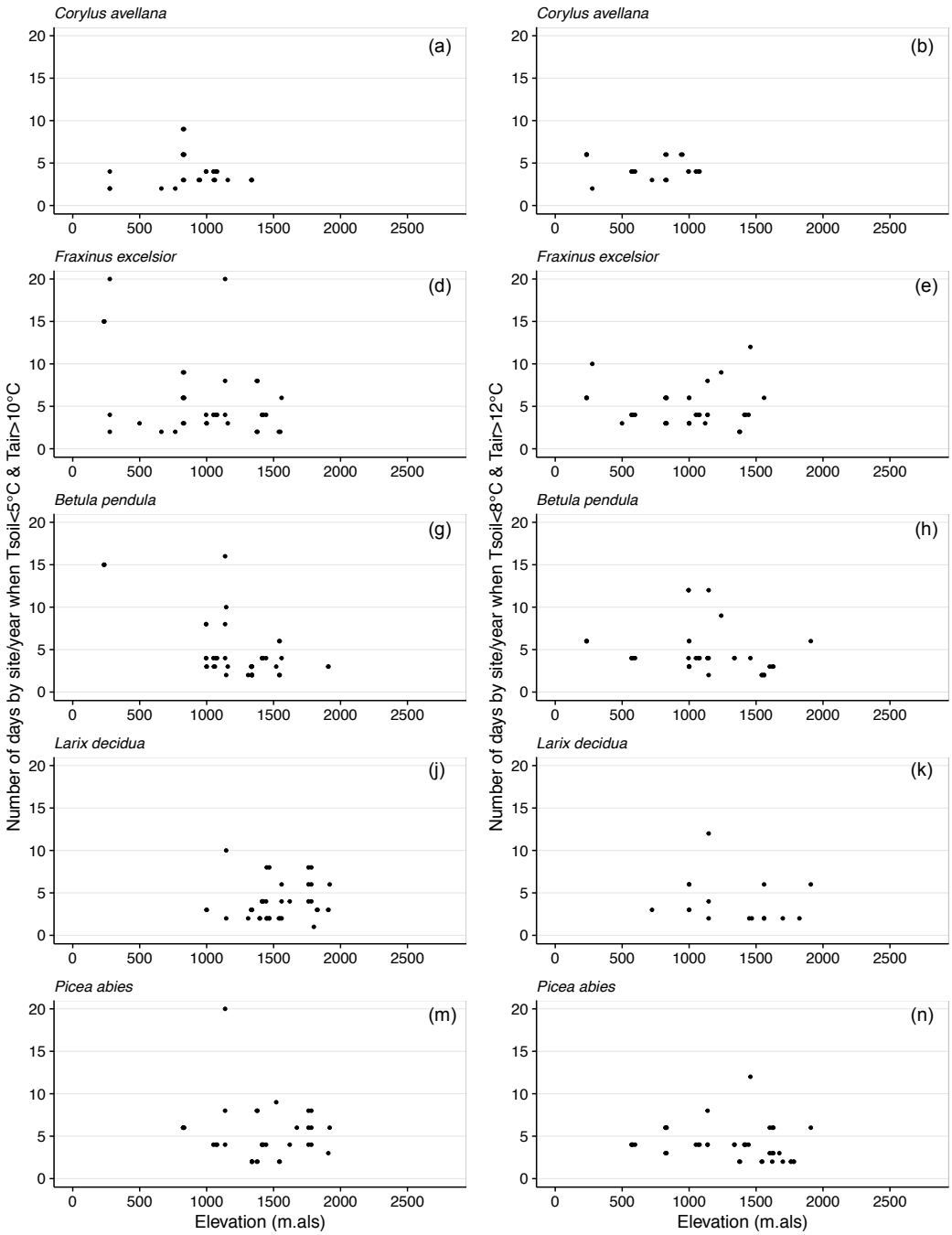


Fig. S7

Day of year for each site and each year when the mean sol temperature (Tsoil) is below 5°C and the mean air temperature (Tair) is above 10°C (a, d, g, j, m) and when Tsoil is below 8°C and Tair is above 12°C (b, e, h, k, n) during the period from February to April.

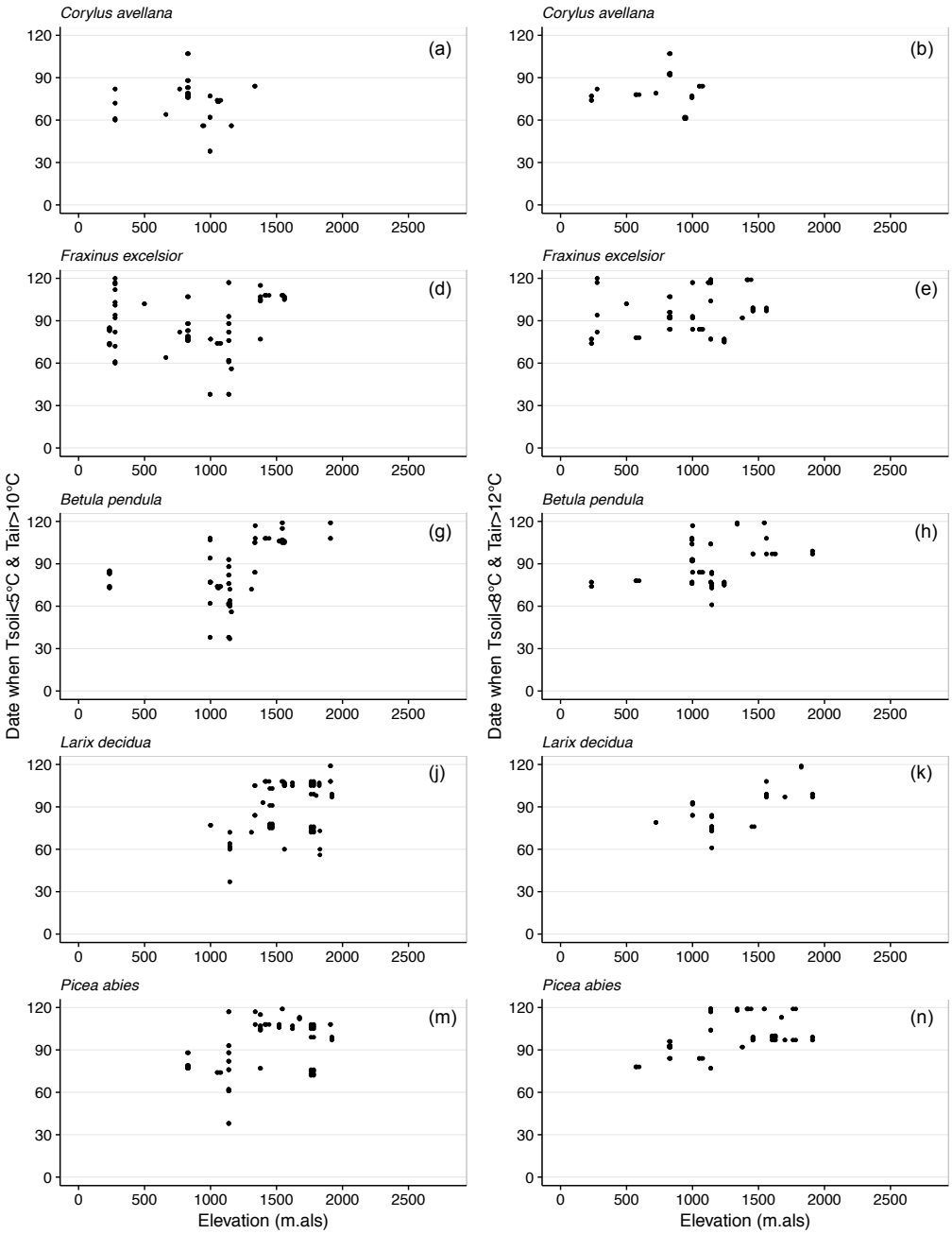


Fig. S8

For each site and each year, number of days between budburst date and each day when the mean soil temperature (Tsoil) is below 5°C and the mean air temperature (Tair) is above 10°C (a, d, g, j, m) and when Tsoil is below 8°C and Tair is above 12°C (b, e, h, k, n) during the period from February to April.

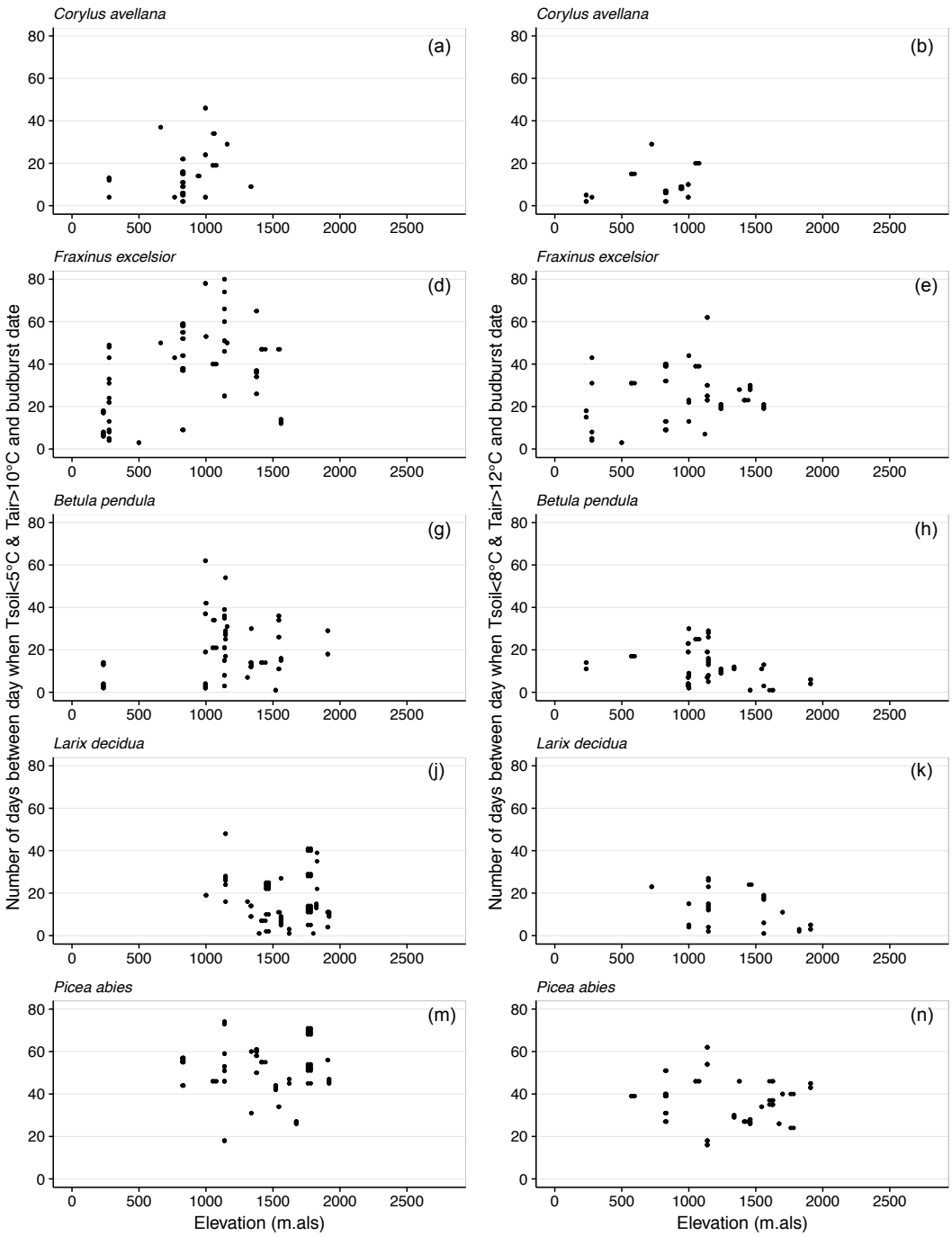


Fig. S9

For each site and each year, difference in degree between the mean air temperature (Tair) and the mean sol temperature (Tsoil) when Tsoil is below 5°C and Tair is above 10°C (a, d, g, j, m); when Tsoil is below 8°C and Tair is above 10°C (b, e, h, k, n) and when Tsoil is below 8°C and Tair is above 12°C (c, f, i, l, o) during the period from February to April.

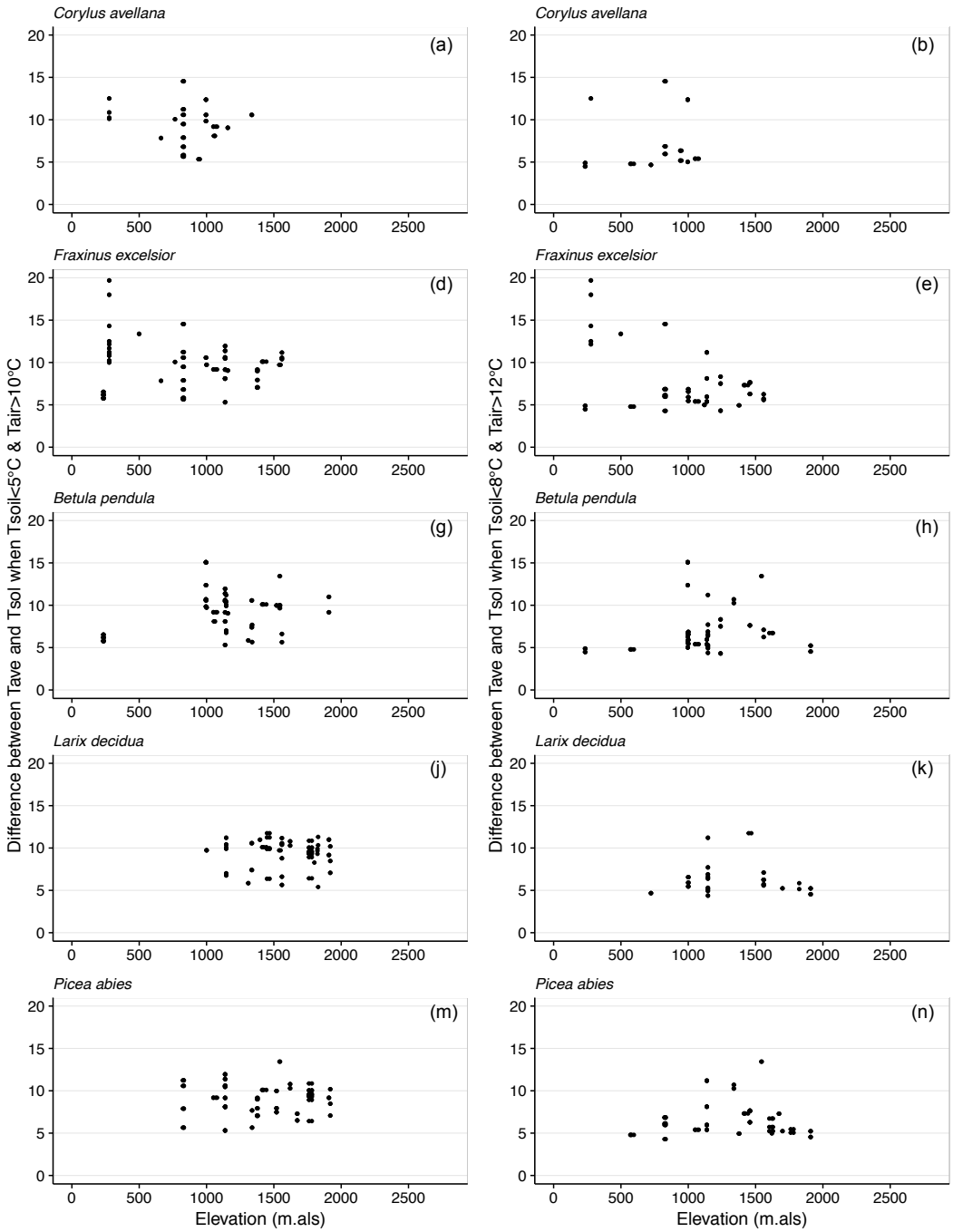


Table S10

Parameter estimates obtained for each model with the calibration dataset and performances indices. *N*: number of observations; *k*: number of parameters.

		Models			
		Tsol<5°C & Tave> 10°C		Tsol<8°C & Tave> 12°C	
Species		Unichill	Tsol	Unichill	Tsol
C. avellana	*Parameters*	t_0 = -74	t_0 = -64	t_0 = -103	t_0 = -81
		C^* = 143	C^* = 129	C^* = 93	C^* = 28
		F^* = 5	F^* = 3	F^* = 25	F^* = 20
		T_b = 13	T_b = 11	T_b = 11	T_b = 3
		d_T = -9.6	d_T = -1.8	d_T = -40.0	d_T = -40.0
		T_{50} = 8.3	T_{50} = 8.8	T_{50} = 3.6	T_{50} = 3.6
			T_{b2} = 2.3		T_{b2} = 0.2
	Calibration performances				
	N	21	21	17	17
	k	6	7	6	7
	SStot	2605	2605	3675	3675
	SSres	752	686	1144	945
	RMSE	5.98	5.72	8.20	7.46
	EFF	0.71	0.74	0.69	0.74
	AICc	93.15	95.83	91.96	94.75
F. excelsior	*Parameters*	t_0 = -121	t_0 = -102	t_0 = -98	t_0 = -98
		C^* = 219	C^* = 201	C^* = 176	C^* = 181
		F^* = 8	F^* = 8	F^* = 12	F^* = 12
		T_b = 21.2	T_b = 32.6	T_b = 12.5	T_b = 13.3
		d_T = -30.6	d_T = -30.9	d_T = -5.5	d_T = -2.3
		T_{50} = 9.9	T_{50} = 9.9	T_{50} = 8.6	T_{50} = 8.6
			T_{b2} = -8.6		T_{b2} = 4.1
	Calibration performances				
	N	23	23	22	22
	k	6	7	6	7
	SStot	6751	6751	4760	4760
	SSres	1859	1879	933	938
	RMSE	8.99	9.04	6.51	6.53
	EFF	0.72	0.72	0.80	0.80
	AICc	118.28	122.73	100.04	104.57
B. pendula	*Parameters*	t_0 = -82	t_0 = -122	t_0 = -65	t_0 = -120
		C^* = 45	C^* = 57	C^* = 150	C^* = 205
		F^* = 22	F^* = 17	F^* = 3	F^* = 3
		T_b = 2.4	T_b = 3.7	T_b = 13.7	T_b = 22.4
		d_T = -0.3	d_T = -0.3	d_T = -0.8	d_T = -1.0
		T_{50} = 7.0	T_{50} = 8.9	T_{50} = 10.6	T_{50} = 10.3
			T_{b2} = -0.9		T_{b2} = 0.0
	Calibration performances				
	N	27	27	26	26
	k	6	7	6	7
	SStot	9473	9473	4075	4075
	SSres	1214	1165	400	398
	RMSE	6.70	6.57	3.92	3.91
	EFF	0.87	0.88	0.90	0.90
	AICc	118.95	121.53	87.49	91.13

		Models			
		Tsol<5°C & Tave> 10°C		Tsol<8°C & Tave> 12°C	
Species		Unichill	Tsol	Unichill	Tsol
L. decidua	*Parameters*	t_0 = -78	t_0 = -79	t_0 = -76	t_0 = -76
		C^* = 151	C^* = 154	C^* = 153	C^* = 151
		F^* = 9	F^* = 8	F^* = 7	F^* = 7
		T_b = 11.3	T_b = 11.5	T_b = 11.7	T_b = 10.8
		d_T = -11.4	d_T = -18.5	d_T = -1.1	d_T = -0.8
		T_{50} = 6.2	T_{50} = 6.2	T_{50} = 7.3	T_{50} = 7.5
			T_{b2} = -0.3		T_{b2} = -3.1
	Calibration performances				
	N	29	29	22	22
	k	6	7	6	7
	SStot	3645	3645	1934	1934
	SSres	795	755	618	563
	RMSE	5.20	5.10	5.30	5.10
	EFF	0.78	0.79	0.68	0.71
	AICc	111.83	113.85	90.99	93.34
P. abies	*Parameters*	t_0 = -74	t_0 = -78	t_0 = -76	t_0 = -78
		C^* = 160	C^* = 158	C^* = 153	C^* = 155
		F^* = 30	F^* = 44	F^* = 43	F^* = 44
		T_b = 11.5	T_b = 13.9	T_b = 12.7	T_b = 12.8
		d_T = -0.8	d_T = -40.0	d_T = -1.1	d_T = -1.2
		T_{50} = 6.1	T_{50} = 4.2	T_{50} = 4.2	T_{50} = 4.1
			T_{b2} = -7.0		T_{b2} = -9.4
	Calibration performances				
	N	20	20	21	21
	k	6	7	6	7
	SStot	8425	8425	1899	1899
	SSres	1541	1627	299	296
	RMSE	4.66	4.95	3.77	3.75
	EFF	0.88	0.87	0.84	0.84
	AICc	80.04	87.33	73.77	78.16

CHAPITRE 4

ETUDE DE LA REPARTITION POTENTIELLE ACTUELLE ET FUTURE DES ESPECES ARBOREES DANS LES ECRINS

Larix decidua Mill.

Aquarelle de Fabrice Bonne

Projections de la répartition actuelle et future d'espèces arborées et identification des processus impliquées le long du gradient d'altitude à fine résolution spatiale dans les Ecrins. Approche par une modélisation basée sur les processus.

Auteurs : Daphné Asse[1,2,3], Christophe F. Randin[2], Florent Mouillot[3], Vincent Badeau[4], Isabelle Chuine[3]

Adresses:

[1] Centre de Recherches sur les Ecosystèmes d'Altitude, Chamonix Mont-Blanc, France

[2] Department of ecology and Evolution, University of Lausanne, Switzerland

[3] Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, UMR 5175, CNRS- Université de Montpellier - Université Paul-Valéry Montpellier – EPHE. 1919 route de Mende, Montpellier F-34293 cedex 05, France

[4] INRA-Nancy University, UMR 1137, Forest Ecology & Ecophysiology, Champenoux, France

RESUME

Dans les Alpes, l'impact du réchauffement climatique sur les limites altitudinales des espèces arborées est déjà visible. Si les capacités adaptatives des arbres suscitent des incertitudes, la plasticité phénotypique pourrait alors jouer un rôle clé chez ces espèces face aux changements climatiques. Le long des gradients d'altitude, la plasticité des traits phénologiques pourrait tout aussi bien s'avérer bénéfique pour la valeur sélective d'un individu que compromettre son succès de reproduction et sa valeur sélective en climat changeant. Le modèle PHENOFIT est un modèle basé sur les processus qui intègre entre autre le fonctionnement du cycle annuel de développement des espèces. A ce jour, il n'a jamais été utilisé pour étudier la répartition d'une espèce le long de gradients altitudinaux à fine résolution.

Dans cette étude nous avons réalisé des projections de l'aire de répartition potentielle du frêne (*Fraxinus excelsior* L.), du bouleau (*Betula pendula* Roth) et du mélèze (*Larix decidua* Mill.), sur le massif des Ecrins et à fine résolution spatiale (50 m) afin (1) d'étudier les variations de leurs limites altitudinale de 1950 à 2100 selon deux scenarios climatiques, et (2) de déterminer les raisons de ces variations.

Nous avons montré que les simulations du modèle PHENOFIT parviennent à prédire la répartition actuelle de chaque espèce à fine résolution et dans un paysage complexe avec une erreur acceptable. Pour les trois espèces et selon les deux scénarios climatiques, les projections indiquent une colonisation vers les sommets. Toujours selon les projections dans le futur, le réchauffement climatique diminuera le risque actuel qu'exerce le gel sur les fleurs du frêne qui limite la migration de l'espèce en altitude. Chez le bouleau et le mélèze, la limite altitudinale supérieure est contrôlée essentiellement par le temps disponible pour que les fruits puissent arriver à maturité. Cependant, cette quantification de la remontée altitudinale des trois espèces concerne la répartition potentielle déterminée par le climat car le modèle n'intègre pas les capacités de dispersion, les interactions biotiques, les perturbations et la fragmentation du paysage. Les simulations réalisées avec le scénario climatique le plus pessimiste prédisent pour le bouleau et le mélèze des phénomènes d'extinction en fond de vallée, dus à des dates de floraison trop tardives par manque de froid hivernal qui compromettraient leur succès de reproduction. PHENOFIT a montré qu'il peut fournir un patron global des variations futures de la répartition potentielle à l'échelle d'un massif, mais il

serait nécessaire d'intégrer les facteurs déterminant la niche réalisée afin de pouvoir affiner les prédictions.

1. INTRODUCTION

Les aires de répartition de nombreuses espèces ont déjà évolué en réponse aux changements climatiques (Walther et al., 2002). Dans les Alpes où le réchauffement climatique est particulièrement marqué (Rebetez and Reinhard, 2008), ces évolutions sont visibles. La limite forestière a remontée en altitude en moyenne de 70 mètres (Lenoir et al., 2008 ; Bodin *et al.*, 2013 ; Vitasse et al., 2012). Cependant, les capacités adaptatives des arbres suscitent des incertitudes (Savolainen et al., 2007 ; Alberto et al., 2013). Leur longévité, leur maturation tardive, et la faible capacité de dispersion de certaines espèces le long du gradient latitudinal (Svenning & Skov, 2004; Randin et al., 2013) suggèrent une vulnérabilité face à des changements climatiques rapides. Inversement, la plasticité phénotypique pourrait jouer un rôle clé chez ces espèces face aux changements climatiques. Les traits phénologiques, qui sont très plastiques vis-à-vis des conditions de température montrent de fortes réponses aux changements climatiques actuels et de grandes variations génétiques intra- et inter-populations (Chuine, 2010). La plasticité des traits phénologiques peut s'avérer bénéfique pour la valeur sélective d'un individu mais peut également montrer ses limites pour sa persistance en climat changeant (Duputié et al., 2015).

En montagne, la résistance aux gels tardifs, l'occurrence des événements phénologiques ou encore le temps requis pour la maturation des tissus, apparaissent comme les facteurs clés qui déterminent les limites altitudinales de répartition des arbres (Chuine and Beaubien, 2001 ; Morin et al., 2007 ; Kollas et al., 2014 ; Körner et al., 2016). Cependant il y a encore beaucoup de zones d'ombre quant au déterminisme des événements phénologiques particulièrement dans les conditions climatiques futures (Chuine et al., 2016).

L'occurrence des événements phénologiques a beaucoup changé ces dernières décennies. Depuis les années 1970, les évènements de printemps sont plus précoces en réponse au réchauffement climatique (Walther et al., 2002 ; Parmesan & Yohe, 2003 ; Menzel et al., 2006 ; Fu et al., 2014). L'occurrence des événements d'automne montrent également une tendance à être plus tardifs (en moyenne de un jour par décennie) (Parmesan & Yohe, 2003 ; Root et al., 2003 ; Menzel et al., 2006). La réponse des événements phénologiques au réchauffement climatique n'est cependant pas linéaire le long des gradients d'altitude (Chuine, 2010 ; Chuine et al., 2016 ; Fu et al., 2015 ; Asse et al., 2018). L'avancement de la phénologie de printemps des arbres serait plus important à haute altitude car l'augmentation

des températures conduirait à des conditions plus favorables pour une accumulation plus rapide de froid durant l'endodormance (Güsewell et al., 2017 ; Vitasse et al., 2017). Cet avancement implique un risque plus important de dommage des feuilles et fleurs dû au gèle tardif (Lenz et al., 2013). Les températures maximales augmentent plus rapidement que les températures minimales, ainsi la phénologie de printemps chez les arbres avance plus vite que les dates de gels tardifs. Les risques d'exposition aux gels tardifs augmentent à haute altitude alors qu'il reste inchangé à basse altitude (Vitasse et al., 2018). *A contrario*, à basse altitude l'augmentation des températures hivernales retarderait les dates de débourrement et de floraison à cause d'une durée plus longue d'accumulation de froid pour levée la dormance (Fu et al., 2015 ; Asse et al., 2018). Le débourrement ou la floraison plus tardifs peuvent s'avérer bénéfique pour diminuer le risque d'exposition aux événements de gel printanier. Cependant la diminution du temps de la saison de végétation pourrait compromettre le succès de reproduction de l'individu et sa valeur sélective. Ainsi les variations des événements saisonniers et les risques qui leurs sont liés auront des conséquences directes sur la répartition future des espèces le long des gradients d'altitude. La prise en compte de ces processus dans les modèles d'aire de répartition apparaît comme essentiel pour prédire au mieux l'évolution des limites altitudinales des espèces.

Deux grands types de modèles d'aire de répartition peuvent être distingués actuellement (Dormann et al., 2012). D'une part, les modèles corrélatifs (modèles d'enveloppes) qui cherchent à prédire les présences/absences et l'abondance des espèces en fonction de différentes variables du milieu (principalement le climat et la topographie) à l'aide de divers modèles statistiques. D'autre part, les modèles basés sur les processus qui estiment la survie et le succès de reproduction annuel d'individus moyens d'une population en fonction des conditions du milieu dont principalement la température, la photopériode et les précipitations. Contrairement aux modèles corrélatifs, cette approche attribue aux paramètres des modèles une signification biologique, ce qui leur permet de s'affranchir de la répartition géographique de l'espèce pour leur calibration. Parmi ce type de modèle, le modèle PHENOFIT (Chuine and Beaubien, 2001) est le seul à ce jour qui ait été développé pour les arbres. Le modèle PHENOFIT a été utilisé pour prédire la répartition des espèces sur l'ensemble de leur aire : à l'échelle de l'Amérique du Nord à une résolution spatiale de 56 km (Morin et al., 2007) ; à l'échelle de l'Europe à des résolutions de 5 km à 10 km (Saltré et al., 2015 ; Duputié et al., 2015), à l'échelle de la France à une résolution de 8 km (Cheaib et al., 2012), à l'échelle des

Alpes du Sud à une résolution de 1km (Leys et al. non publié). Pour étudier les variations potentielles des limites latitudinales, une résolution spatiale plus fine n'apportera que très peu d'informations supplémentaires si on travaille à l'échelle de la répartition de l'espèce. En revanche, pour étudier des variations des limites altitudinales de répartition des espèces une haute résolution spatiale est primordiale. Les études de la répartition des espèces le long des gradients en montagne sont essentiellement réalisées à partir de modèles corrélatifs qui, moins gourmands en temps de calcul, arrivent à descendre à des résolutions spatiales fines de l'ordre de 25 mètres (Randin et al., 2006 ; Randin et al., 2009) voir même plus bas à la résolution du mètre (Pradervand et al., 2014 ; Van Ewijk et al., 2014).

Dans cette étude nous avons utilisé le modèle PHENOFIT à une résolution spatiale de 50 mètres afin d'étudier les variations des limites altitudinales du frêne (*Fraxinus excelsior* L.), du bouleau (*Betula pendula* Roth) et du mélèze (*Larix decidua* Mill.), dans le massif des Ecrins situé dans les Alpes françaises, entre 1950 et 2100. Nous avons cherché à répondre aux questions suivantes :

(i) Le modèle basé sur les processus PHENOFIT est-il capable de simuler l'aire de répartition potentielle actuelle des espèces à haute résolution spatiale et le long de gradients d'altitude avec une erreur acceptable ?

(ii) Comment ont varié et varieront les limites altitudinales potentielles des espèces sur la période 1950-2100 ?

(iii) Quels sont les traits ou les processus biologiques clés qui contribuent le plus à ces variations ?

2. MATERIEL & METHODES

2.1. Le modèle d'aire de distribution basé sur les processus PHENOFIT

PHENOFIT (Chuine and Beaubien, 2001) est un modèle d'aire de distribution basé sur les processus développé pour les espèces tempérées. Ce modèle estime une probabilité annuelle de survie et un succès annuel de reproduction qui dépendent étroitement de la réalisation du cycle annuel de développement par rapport à l'occurrence de différents stress hydriques et thermiques. Le produit de la probabilité de survie et de la probabilité de produire des graines viables permet de définir une probabilité de présence pour un individu moyen d'une espèce ou population donnée. PHENOFIT est composé de plusieurs sous-modèles également basés sur les processus :

- des modèles phénologiques pour le débourrement, la floraison (Chuine, 2000), la maturation des fruits, et la senescence foliaire (Chuine and Beaubien, 2001) ;
- un modèle de résistance au gel (Leinonen, 1996) ;
- un modèle de survie (Chuine and Beaubien, 2001) ;
- un modèle de succès reproducteur (Chuine and Beaubien, 2001).

Tous les paramètres de ces modèles sont ajustés à partir d'observations des différents traits modélisés. La répartition actuelle des espèces n'intervient pas dans l'ajustement des paramètres, excepté pour le modèle de survie à la sécheresse dans la version du modèle utilisé pour cette étude, dont les valeurs de paramètres sont issues des données d'autécologie de l'IFN basées sur la répartition. Les modèles de résistance au gel, de survie et de succès reproducteur sont liés au cycle annuel de développement de l'espèce. Par exemple, la survie est réduite si une forte sécheresse intervient entre le débourrement et la coloration des feuilles et le succès reproducteur est réduit si un gel intervient pendant la floraison. Une description détaillée du modèle PHENOFIT se trouve en Annexe 1 du manuscrit.

Pour le frêne (*Fraxinus excelsior* L.), le bouleau (*Betula pendula* Roth) et le mélèze (*Larix decidua* Mill.), le modèle PHENOFIT a été utilisé pour obtenir des simulations annuelles de la valeur sélective (*fitness*), des dates des différents évènements phénologiques, du succès reproducteur, de l'indice foliaire et de la survie dans une zone des Ecrins dans les Alpes françaises (44°79'N à 44°82'N ; 6°10'E à 6°57'E) (Fig. S1). Plusieurs critères sont intervenus dans le choix de la zone d'étude. Afin de limiter les effets de l'homme sur la

répartition actuelle des espèces, notamment via la gestion sylvicole ou agro-pastorale, nous avons sélectionné les territoires couverts par un Parc Naturel National. Nous avons ensuite recherché une zone où le gradient d'altitude est suffisamment prononcé pour obtenir des observations de présence des espèces en basse vallée et à leur limite supérieure altitudinale. La zone sélectionnée est couverte en grande partie par le Parc Naturel National des Ecrins, dont son cœur. L'altitude varie de 794 mètres à 3 452 mètres. Les simulations ont été réalisées à la résolution spatiale de 50 mètres sur la période historique 1950 – 2005 et sur la période future 2006 – 2100 selon deux scenarios climatiques : RPC 4.5 (stabilisation des émissions des gaz à effet de serre avant la fin du 21ème siècle à un niveau faible) et le RPC 8.5 (le plus pessimiste, les émissions de gaz à effet de serre continuent d'augmenter au rythme actuel).

2.2. Calibration des différents sous-modèles de PHENOFIT

Chaque modèle phénologique implémenté dans PHENOPHIT suppose des normes de réactions des tissus à la température. Les valeurs des paramètres des modèles phénologiques ont été obtenus grâce à la version 4 du logiciel Phenology Modelling Platform software (PMP 4) (http://www.cefe.cnrs.fr/biodiversite-flux-et-changements-globaux/pmp) (Chuine et al., 2013).

Les chapitres 2 et 3 ont permis d'obtenir le meilleur modèle de débourrement pour nos espèces dans les Alpes. C'est un modèle séquentiel à deux phases qui prend en compte la notion d'accumulation de froid (*chilling units*) pendant la période d'endodormance (phase d'inaptitude à la croissance, liée aux propriétés des tissus des bourgeons eux-mêmes, en l'absence de toutes inhibitions corrélatives et lorsque tous les facteurs externes sont favorables) et qui a un effet sur la levée de dormance du bourgeon. Une fois cette dormance levée, le forçage des températures (*forcing units*) pendant l'écodormance (phase d'inhibition de croissance imposée par un facteur externe défavorable à la plante, le plus souvent dû aux températures trop basses) est pris en compte. Ce modèle a été calibré à partir des observations phénologiques issues de la base de données Phénoclim sur la période 2007-2014. La fonction de réponse à la température au cours de l'endodormance est une fonction à seuil inférieur. La fonction de réponse à la température décrivant l'écodormance est une fonction sigmoïde. Ce modèle comporte six paramètres (Table S1).

Nous avons utilisé le même modèle pour simuler la date de floraison. La calibration du modèle a été réalisée à partir de la base de données Phénoclim sur la période 2007-2014 (Table S1).

Les observations de date de maturation des fruits sont très rares et parfois inexistantes pour certaines espèces. Pour ces raisons, en 2016 et 2017 nous avons fait appel au réseau d'observateurs Phénoclim pour acquérir des données sur les dates de maturation des fruits des espèces. Le protocole consistait à relever la date où 50 % des fruits du houppier deviennent complétement bruns, sur les individus où la date de floraison avait été observée et sur les sites d'observation possédant une station de température. La fiche du protocole proposée aux observateurs Phénoclim est présente en annexe 3 du manuscrit. En complément des données récoltées *via* ce réseau, nous avons utilisé pour calibrer le modèle du frêne et du bouleau des observations issues de l'arborétum d'Amance de l'INRA-Nancy (Champenoux). Chez l'épicéa et le noisetier, l'observation de cette phase est très difficile car les fruits changent de couleur de façon graduelle. Pour cette raison aucune donnée n'a été collectée pour ces deux espèces. N'ayant pas de possibilité de calibrer le modèle de fructification du noisetier et de l'épicéa, l'utilisation du modèle PHENOFIT a été restreinte aux autres espèces : frêne, bouleau et mélèze. La fonction de réponse à la température utilisée dans le modèle de fructification est une fonction Wang (Wang and Engel, 1998), débutant à la date de floraison. Ce modèle comporte quatre paramètres (Table S1).

Le phénomène de sénescence foliaire n'est pas encore bien compris pour de nombreuses espèces d'arbres. La qualité des données est souvent assez mauvaise car elles sont essentiellement basées sur une appréciation visuelle d'un changement progressif de couleur et non de forme. De ce fait, très peu de modèles prédictifs de la date de sénescence foliaire existent (Delpierre et al., 2009 ; Vitasse et al., 2011). Pour simuler la date de coloration foliaire à l'automne nous avons utilisé le modèle de Delpierre et al., (2009), qui à ce jour décrit le mieux les mécanismes physiologiques sous-jacents. Cette fonction utilise les températures moyennes journalières et la photopériode. Pour le mélèze et le bouleau, ce modèle a été calibré à partir des observations Phénoclim de la date de moitié de coloration des feuilles. Pour le frêne, le protocole Phénoclim ne proposant pas l'observation de cette phase, nous avons utilisé les données de l'arborétum d'Amance de l'INRA-Nancy. Ce modèle comporte six paramètres (Table S1).

Les données de températures qui ont été utilisées pour la calibration des modèles phénologiques sont issues des stations du réseau Phénoclim et de l'interpolation de ces données sur les sites de suivi non équipés de station température selon la méthode décrite dans les chapitres 1, 2 et 3. L'arboretum d'Amance possédant une station de température, les observations phénologiques ont pu être utilisées dans les modèles.

Pour chaque espèce, une étude de la bibliographie a permis d'obtenir des paramètres de résistance au froid et à la sécheresse qui interviennent dans le modèle de résistance au gel, le modèle de survie et le modèle de succès reproducteur (Table S2).

Les détails de l'ensemble de ces sous-modèles sont présentés dans l'annexe 1 du manuscrit.

2.3. Construction de la base de données climatiques par des approches de downscaling

Le modèle PHENOFIT utilise les données journalières des paramètres climatiques suivants : La température moyenne (°C), la température minimale (°C), la température maximale (°C), la somme journalière des précipitations (mm), la vitesse moyenne du vent (m * s^{-1}), l'humidité relative (%) et rayonnement global (MJ * day^{-1}).

Les données climatiques historiques (1950 – 2005) et des deux scénarios futurs RPC 4.5 et RPC 8.5 (2006 – 2100) proviennent du modèle ALADIN-Climat v5 RCM (CNRM 2014) (http://drias-climat.fr). Ces données sont fournies à un pas de temps journalier et à l'échelle de 8 km. Nous avons utilisé deux méthodes de descente d'échelle statistique (downscaling) pour obtenir ces données journalières à l'échelle de 50 mètres sur notre zone, ce qui représente 426'343 pixels.

La première méthode de downscaling statistique a été appliquée pour les paramètres suivants : la température moyenne, minimale, maximale, la précipitation moyenne, la vitesse moyenne du vent et l'humidité relative moyenne. Les interceptes et les coefficients des régressions locales de chacun des paramètres en fonction de l'altitude ont été calculés pour chaque pixel de 8 km dans un rayon de 25 km. Interceptes et coefficients de variations ont ensuite été interpolés pour prédire spatialement les données journalières sur les 426'343 pixels en utilisant les pixels d'un modèle numérique d'altitude (Digital elevation model : DEM) à 50 m de résolution. Chaque projection journalière de ces modèles générée en fonction de l'altitude a été ajustée en interpolant l'intercepte et les résidus de la régression

linéaire ainsi que la pente à partir des points de calibration des modèles, par la méthode d'interpolation bilinéaire. Cette méthode a été validée et utilisée par plusieurs études dont Maiorano et al., (2013) et Normand et al., (2013).

Pour le downscaling du rayonnement global, une autre méthode a été appliquée. En montagne la topographie a un impact important sur la radiation solaire reçue. Le rayonnement solaire reçu par ciel clair c'est-à-dire sans nébulosité (*clear-sky shortwave solar radiation*), varie selon l'altitude, la pente, l'orientation des versants et la réflectance due à la position par rapport aux surfaces voisines (Kondratyev, 1965). Selon le modèle de Kumar et al., (1997), utilisé par la suite dans de nombreuses études (p. ex., Hirzel et al., 2006 ; Bookhagen and Burbank, 2010 ; Austin and Van Niel, 2010), nous avons calculé au pas de temps journalier pour une année, sur notre zone d'étude et à la résolution spatiale de 50 mètres, le rayonnement solaire potentiel direct et diffus par temps clair en intégrant les effets des différentes variables topographiques. Nous avons ensuite estimé la part de rayonnement direct et diffus dans la composition du rayonnement global à partir de l'étude de Roderick, (1999). Enfin nous avons intégré le facteur de nébulosité au modèle afin d'obtenir le rayonnement global journalier sur l'ensemble de la période d'étude. La nébulosité a été calculée selon l'équation FAO-56 Hargreaves (Hargreaves and Samani, 1985 ; Allen et al., 1998) qui utilise les valeurs de températures minimales et maximales journalière.

2.4. Analyses des simulations

Le modèle PHENOFIT permet d'obtenir des données annuelles de la valeur sélective (*fitness*) en chaque point. Pour chaque espèce, à partir des observations de présence et d'absence issues de la base de données Flore-SILENE du Conservatoire Botanique National Alpin (CBNA) et des valeurs moyennes de fitness sur la période historique 1950-2005, la courbe ROC (*Receiving Operator Characteristic*) a été tracée. Cette courbe représente pour tous les seuils de classification le taux de sensibilité (observations de présence correctement prédites par le modèle) estimé en fonction du taux de spécificité (observations d'absence correctement prédites par le modèle). L'aire sous la courbe AUC (*Area Under the Curve*) de la courbe ROC (*Receiving operating characteristic*) permet d'estimer la qualité des prédictions du modèle quel que soit le seuil de classification de probabilités continues sélectionné (par une intégration des performances pour tous les seuils de classification possibles). Les valeurs d'AUC sont comprises entre 0 et 1, avec 1 lorsque toutes les

prédictions sont correctes, 0.5 pour des prédictions aléatoires et 0 lorsque toutes les prédictions sont erronées. A partir de la courbe ROC, un seuil de classification a été calculé pour transformer les valeurs de fitness du modèle en valeurs binomiales (présence/absence). Ce seuil est classiquement définit à partir de la valeur de maximisation de l'AUC qui correspond au seuil de classification où le modèle optimise les prédictions des observations de présence et d'absence. Dans notre étude, les points d'absence de l'espèce X ont été définis à partir des points de présence des autres espèces étudiées ainsi que *Acer pseudoplatanus* L., *Corylus avellana* L., *Pies abies* (L.) Karst., *Abies alba* Mill., *Pinus uncinata* Mill., *Pinus cembra* L., *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn., *Pinus sylvestris* L., *Fagus sylvatica* L., *Rhododendron ferrugenium* L., *Vaccinium myrtillus* L. La répartition des observations d'absence est donc sous-estimée car elle ne couvre pas la totalité des zones où l'espèce est absente. Le seuil utilisé pour la classification binomiale est le True Skill Statistic (TSS) qui minimise le taux moyen des erreurs pour les observations de présence et pour les observations d'absence.

A partir des valeurs binomiales de la fitness, nous avons défini en chaque point pour les quatre périodes futures 2006-2025, 2026-2050, 2051-2075, 2076-2100 et selon les deux scenarios climatiques RCP 4.5 et 8.5, quatre cas de figure différents en comparaison à la période historique: (1) persistance, (2) absence, (3) apparition ou (4) disparition. De la même façon, à partir des valeurs de fitness simulées par le modèle nous avons calculé les gains ou les pertes de fitness par rapport à la période historique.

Les valeurs de fitness ont été moyennées en chaque point par décennie depuis 1950 jusqu'à 2100 afin d'étudier l'évolution de la présence de l'espèce le long du gradient d'altitude. La fitness est composée d'un indice de survie qui prend en compte la probabilité de survivre au gel et à la sécheresse, d'un indice de fructification qui représente le pourcentage de fruits non endommagés par le gel, et d'un indice de maturation qui correspond à la probabilité qu'a un fruit d'arriver à maturité. Nous avons recherché à partir de ces indices, les traits ou les processus physiologiques qui sont impliqués dans les limites de l'aire de répartition de l'espèce au cours de la période historique et à la fin du 21e siècle selon le scénario climatique future RCP 8.5.

Les analyses ont été réalisées sous R (version 3.1.1 ; R Core Team, 2016) ainsi que sous Quantum GIS (version 2.18.15 ; Quantum GIS Development Team, 2017).

3. RESULTATS

3.1. Simulations de l'aire de répartition actuelle

Les valeurs d'AUC sont proche pour le frêne (AUC = 0.80) et le bouleau (AUC = 0.84). Ces espèces possèdent plus d'observations d'absence (6613 observations pour le frêne ; 5690 observations pour le bouleau) que de présence (496 observations pour le frêne ; 1419 observations pour le bouleau) (Fig. S4 ; Fig. 1). La valeur d'AUC pour le mélèze est de 0.48 avec un nombre proche d'observations d'absence (3470 observations) et de présence (3639 observations) (Fig. S4 ; Fig. 1). La valeur de seuil de fitness correspondant au TSS est de 0.53 pour le frêne, 0.81 pour le bouleau et 0.84 pour le mélèze. La catégorisation en données de présence/absence des valeurs de fitness obtenues sur la période historique *via* ces seuils de fitness représente correctement l'absence des espèces à haute altitude (Fig. 1). Les limites altitudinales supérieures simulées des espèces, correspondent bien aux limites altitudinales où les espèces ont été observées (Fig. 1).

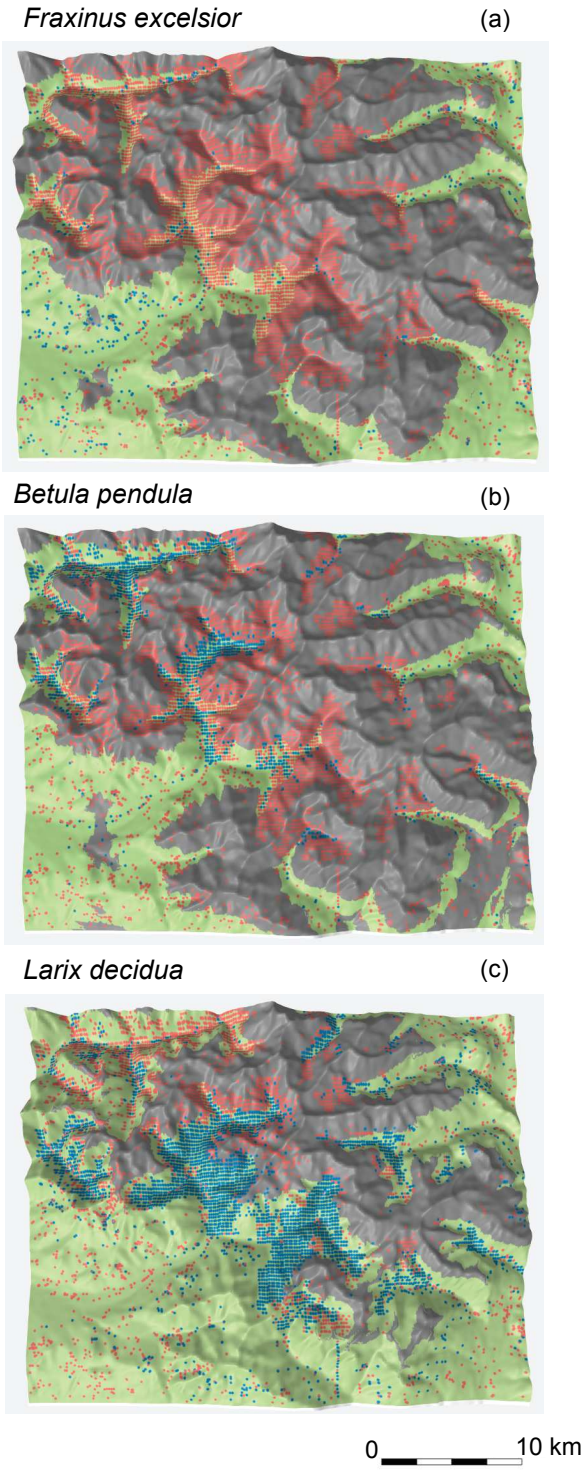


Figure 1: Projections des présence (vert) et absence (gris) potentielles pour la période historique (1950-2005) définie par l'application du seuil TSS aux valeurs de fitness obtenues par le modèle PHENOFIT. Les points bleus représentent les sites d'observation de présence de l'espèce et les points rouges les sites où l'espèce a été observée absente.

3.2. Simulations de l'aire de répartition future

Pour les trois espèces, en comparant les simulations de présence et d'absence des périodes futures (2006-2025, 2026-2050, 2051-2075, 2076-2100) avec les simulations de la période historique (1950-2005), on constate une extension progressive de l'aire de répartition vers les sommets (Fig. 2, Fig. 3, Fig. 4). Les deux scénarios climatiques montrent une surface de colonisation différente entre les deux scénarios chez le mélèze (Fig. 4, Table S5) alors qu'elle est similaire jusque 2025 chez le frêne (Fig. 2) et jusque 2050 pour le bouleau (Fig. 3). La surface de colonisation et les gains en fitness deviennent ensuite plus importants dans le scénario 8.5 par rapport au scenario 4.5 (Fig. 2, Fig. 3, Table S5) avec une colonisation de l'ensemble des sommets d'ici 2100 pour le frêne et 2075 pour le mélèze. Le scénario 4.5 ne génère pas de colonisation générale des sommets à la fin du siècle quelque soit l'espèce.

Si aucun scénario ne prédit d'extinction locale dans le futur pour le frêne, au sud de la zone d'étude, on observe en fond de vallée une légère diminution de sa fitness avec le scénario 8.5 en 2100 (Fig. 2, Table S5). Chez le bouleau et le mélèze, et toujours dans les fonds de vallée, on observe une fluctuation de légères pertes ou gains de fitness en fonction des périodes futures pour les deux scénarios climatiques (Fig. 3, Fig. 4, Table S5). Pour le bouleau, les deux scénarios prédisent des extinctions en fonds de vallées au sud de la zone d'étude à partir de la période 2051-2075 (Fig. 3, Table S5). Le scénario 8.5 prédit des phénomènes d'extinction possible de l'espèce dans l'ensemble des fonds de vallée de la zone d'étude pour la fin du siècle. Pour le mélèze, les projections issues du scénario 8.5 prédisent des extinctions dans deux fonds de vallée au sud de la zone d'étude dès la période 2051-2075 et dans quatre fonds de vallée à la fin 2100 (Fig. 4, Table S5).

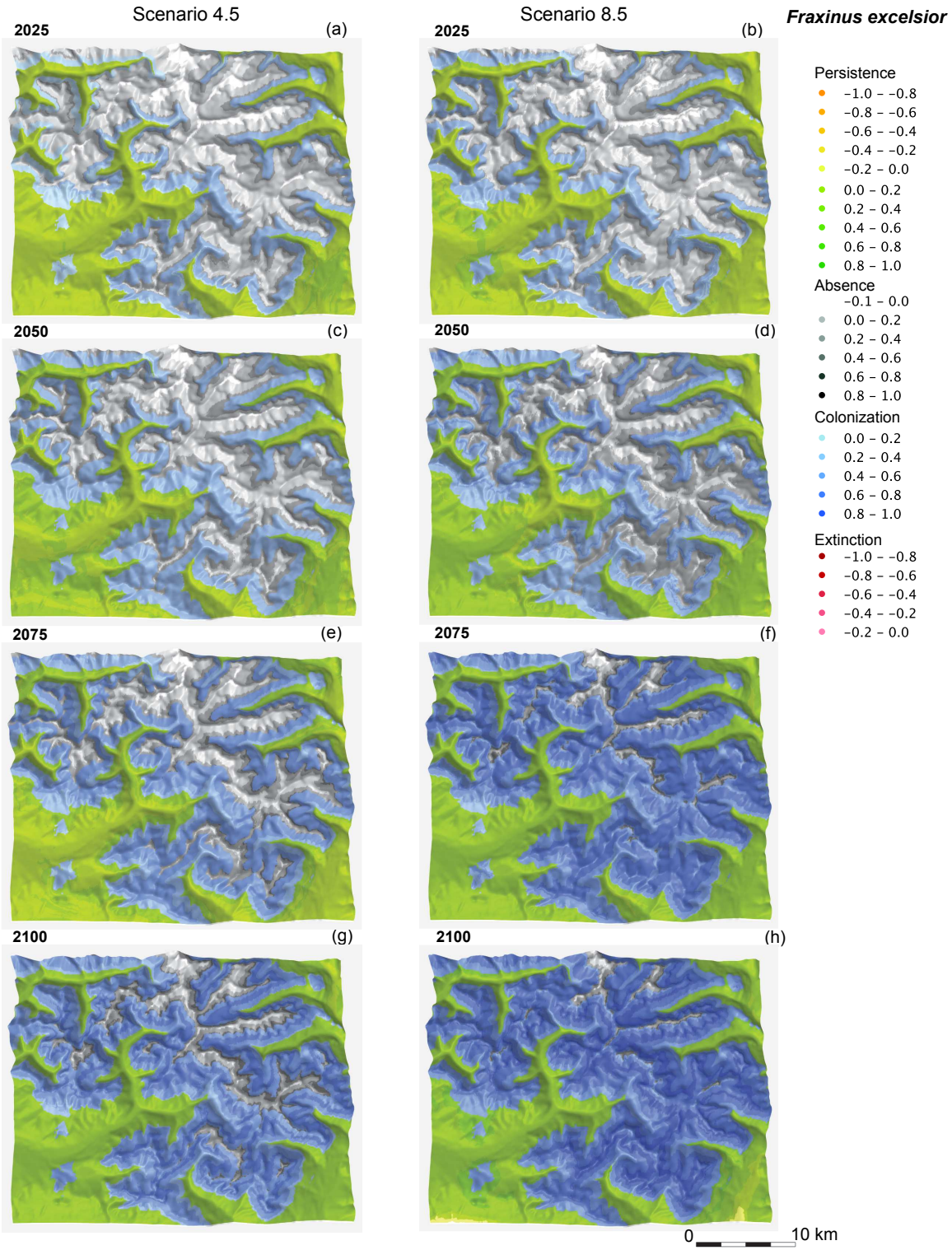


Figure 2: Probabilités de gains ou des pertes de fitness moyenne du frêne (*Fraxinus excelsior*) dans les Ecrins à l'échelle de 50 mètres, pour les périodes futures 2006 - 2025 (a, b), 2026 - 2050 (c, d), 2051 - 2075 (e, f), 2076 – 2100 (g, h), par rapport à la période historique (1950-2005) selon les scénarios climatiques 4.5 (a, c, e, g,) et 8.5 (b, d, f, h). Pour chaque point de la zone, il a été déduit si l'espèce a persisté («persistence », dégradé du jaune au vert), est restée absente (« absence », dégradé de gris), est apparue (« colonization », dégradé de bleu), ou n'est plus présente par rapport à sa répartition au cours de la période historique (« extinction », dégradé de rouge).

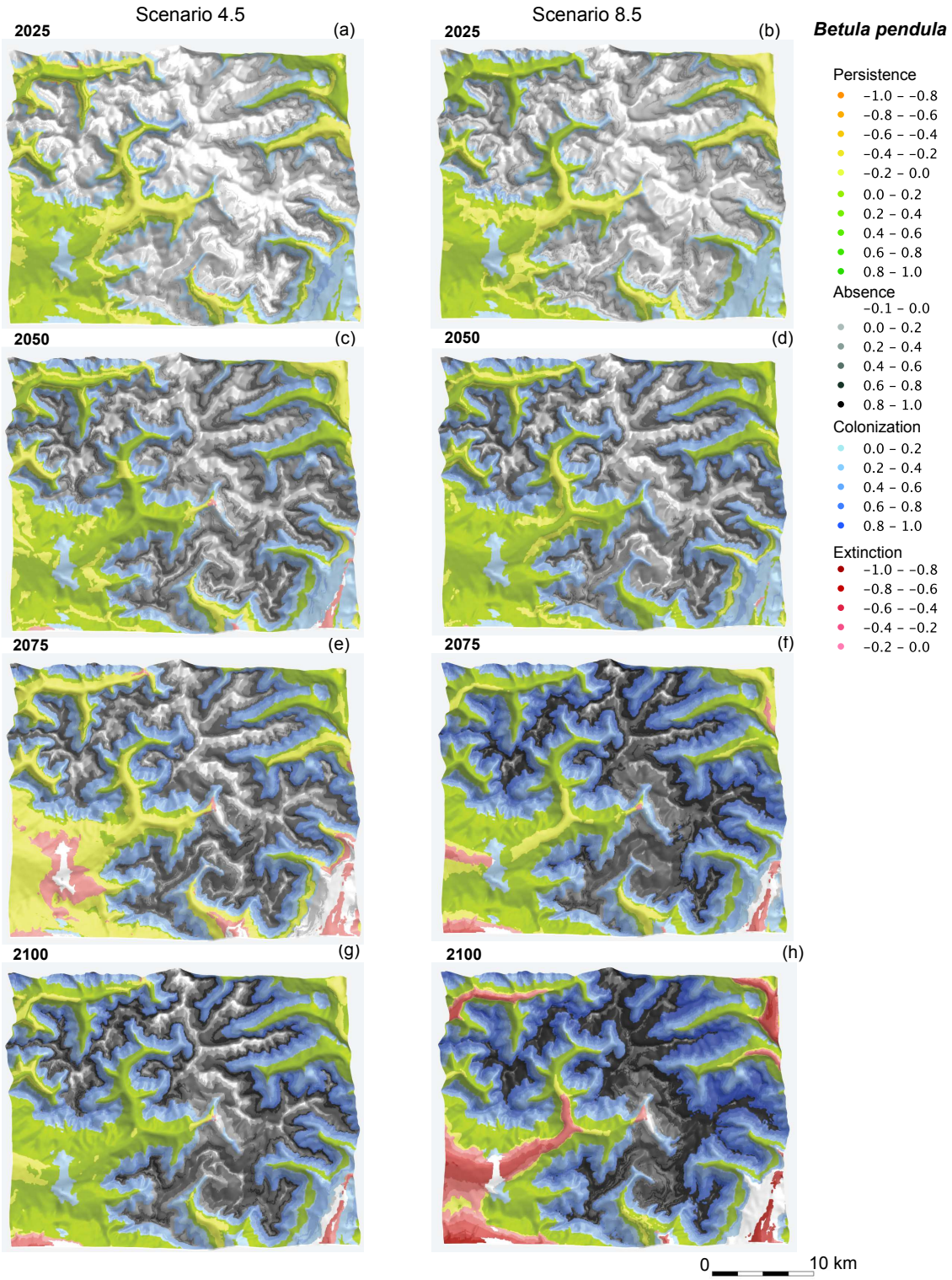


Figure 3: Probabilités de gains ou pertes de fitness moyenne du bouleau (*Betula pendula*) dans les Ecrins à l'échelle de 50 mètres, pour les périodes futures 2006 - 2025 (a, b), 2026 - 2050 (c, d), 2051 - 2075 (e, f), 2076 – 2100 (g, h), par rapport à la période historique (1950-2005) selon les scénarios climatiques 4.5 (a, c, e, g,) et 8.5 (b, d, f, h). Pour chaque point de la zone, il a été déduit si l'espèce a persisté («persistence », dégradé du jaune au vert), est restée absente (« absence », dégradé de gris), est apparue (« colonization », dégradé de bleu), ou n'est plus présente par rapport à sa répartition au cours de la période historique (« extinction », dégradé de rouge).

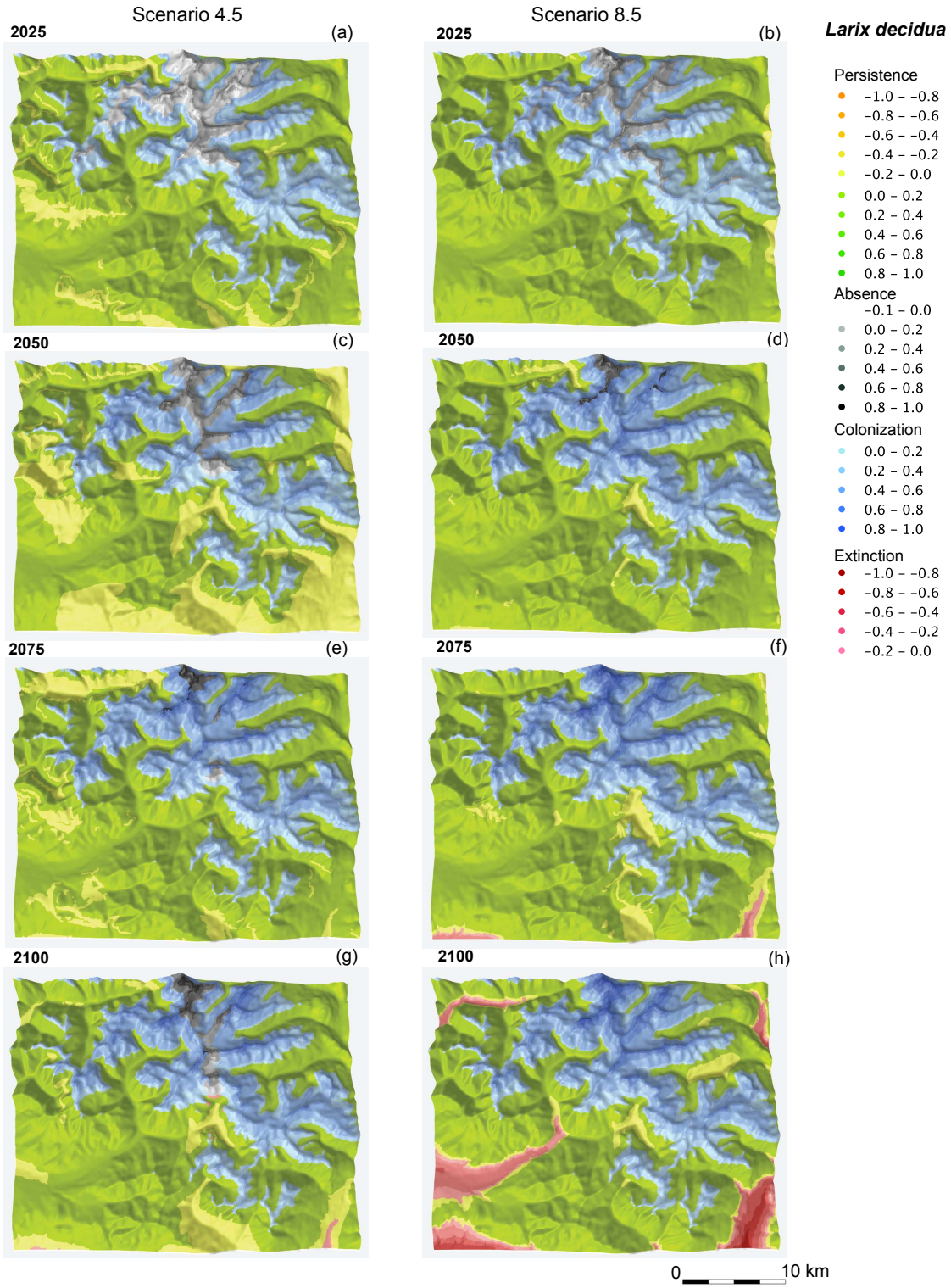


Figure 4: Probabilités de gains ou des pertes de fitness moyenne du mélèze (*Larix decidua*) dans les Ecrins à l'échelle de 50 mètres, pour les périodes futures 2006 - 2025 (a, b), 2026 - 2050 (c, d), 2051 - 2075 (e, f), 2076 - 2100 (g, h), par rapport à la période historique (1950-2005) selon les scénarios climatiques 4.5 (a, c, e, g,) et 8.5 (b, d, f, h). Pour chaque point de la zone, il a été déduit si l'espèce a persisté («persistence », dégradé du jaune au vert), est restée absente (« absence », dégradé de gris), est apparue (« colonization », dégradé de bleu), ou n'est plus présente par rapport à sa répartition au cours de la période historique (« extinction », dégradé de rouge).

3.3. Evolution des limites altitudinales des espèces

L'extension de l'aire de répartition potentielle des espèces dans le futur se traduit par une augmentation de l'altitude moyenne de présence au fil des décennies (Fig. 5, Fig. S6). Au cours de la période historique et pour toutes les espèces, l'altitude potentielle moyenne et maximale sont les plus élevées durant la décennie 1951-1960 et les plus faibles durant la décennie 1961-1970, hormis pour le mélèze où la décennie 1991-2000 présente les valeurs les plus faibles (Fig. 5.).

Chez le frêne, les simulations sur la période future montrent une légère diminution des altitudes moyennes et maximales jusqu'en 2030 avec le scénario 4.5 et jusqu'en 2020 avec le scénario 8.5. On constate ensuite une augmentation progressive de la valeur moyenne jusqu'à la fin du siècle pour les deux scénarios (Fig. 5). L'altitude maximale de présence augmente de façon plus importante à partir de la décennie 2071-2080 avec le scénario 4.5 et à partir de la décennie 2061-2070 avec le scénario 8.5 (Fig. 5). Chez le bouleau et le mélèze, l'augmentation de la valeur de l'altitude maximale de présence augmente progressivement au cours de la période future avec les deux scénarios climatiques (Fig. 5).

Le mélèze recouvre l'emble des sommets à partir des années 2061-2070 avec le scénario 8.5 (Fig. 5). En 2100, les remontés de l'altitude supérieure des espèces par rapport à la moyenne de la période historique s'évaluent selon le scénario 4.5 à +779 mètres pour le frêne, +533 mètres pour le bouleau et +562 mètres pour le mélèze ; selon le scénario 8.5 à +1022 mètres pour le frêne, +867 mètres pour le bouleau et enfin +628 mètres pour le mélèze.

Pour le frêne, les deux scénarios climatiques ne prédisent pas de variation de la valeur de l'altitude minimale sur l'ensemble de la période. *A contrario*, la limite inférieure du bouleau remonterait à la fin du 21ème siècle de 129 mètres (selon le scénario 4.5) à 356 mètres (selon le scénario 8.5), par rapport à la moyenne de la période historique (Fig. 5). La limite inférieure du mélèze remonterait à la fin du 21ème siècle de 8 mètres (selon le scénario 4.5) à 241 mètres (selon le scénario 8.5) (Fig. 5). Cette remontée peut être reliée aux prédictions des phénomènes d'extinction en fond de vallée (Fig. 4 ; Fig. S6).

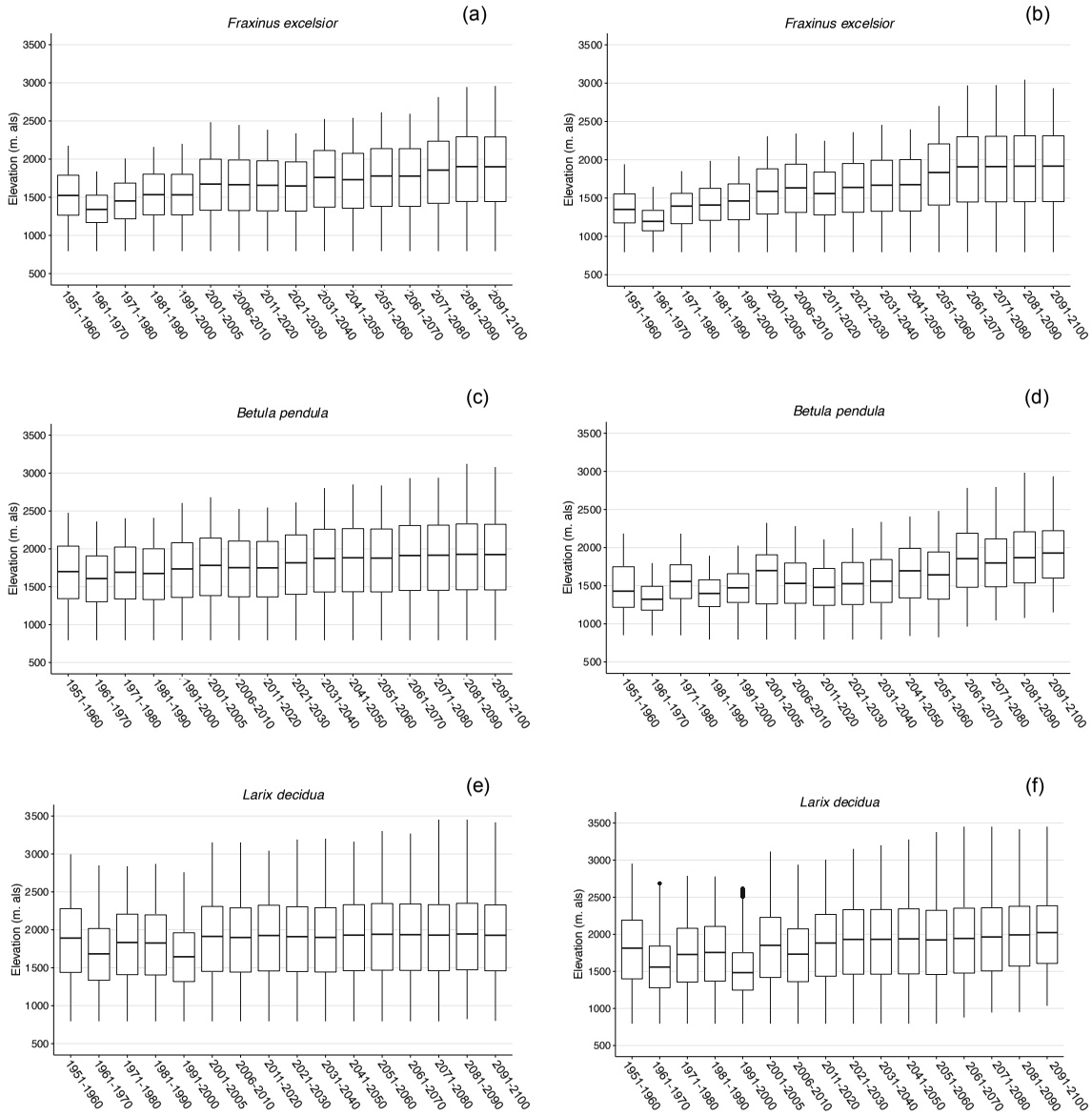


Figure 5: Boxplot représentant l'évolution de l'altitude des sites où le frêne (*Fraxinus excelsior*, (a, b)), le bouleau (*Betula pendula*, (c, d)) et le mélèze (*Larix decidua*, (e, f)) sont potentiellement présents d'après les valeurs de fitness sur la période 1951 – 2100 dans les Ecrins.

3.4. Identification des processus impliqués dans les variations des limites altitudinales

Nous avons ensuite recherché pour chaque espèce les traits ou processus biologiques représentés dans PHENOFIT qui contribuent le plus à expliquer les variations des limites altitudinales. Au cours de la période historique, la limite altitudinale supérieure du frêne est surtout contrainte par des dommages du gel sur les fleurs ou les fruits (indice de fructification) (Fig. 6). A la fin du siècle selon le scénario 8.5, les risques de dommages sur les fleurs ou les fruits causés par le gel diminueront presque totalement sur la zone d'étude hormis sur les plus hauts sommets (Fig. 6). Au cours de la période historique, mais à plus haute altitude que la limite où l'indice de fructification apparaît comme limitant, la survie au gel (indice de survie), la probabilité d'arriver à maturation (indice de maturation) et la probabilité d'avoir des dommages sur les feuilles causés par le gel (indice de feuillaison) sont limitant. A la fin du siècle, ces indices n'apparaissent plus comme limitant pour l'espèce sur l'ensemble de la zone d'étude (Fig. 6).

Au cours de la période historique, la limite altitudinale supérieures du bouleau est contrainte par l'indice de maturation et dans une moindre mesure par l'indice de feuillaison (Fig. 7). L'indice de survie et l'indice de fructification sont limitant à très haute altitude. A la fin du siècle, l'ensemble des indices n'apparaissent plus comme limitant à haute altitude. Dans les fonds de vallée où des phénomènes d'extinction pourraient avoir lieu (Fig. 3), la probabilité que les fruits arrivent à maturité diminuerait fortement à cause de dates de floraison trop tardives du fait d'hivers trop doux (Fig. 7, Fig. 9). En effet, contrairement aux dates de débourrement et de sénescence qui continueront de suivre la dynamique actuelle d'occurrence le long du gradient, les dates prédites de floraison dans les fonds de vallées seront plus tardives qu'à haute altitude (Fig. 9).

Le mélèze présente une autre dynamique. Au cours de la période historique, la limite altitudinale supérieure pourrait être expliquée par sa capacité de résistance à la sécheresse (indice de survie). Les autres indices montrent un effet limitant uniquement sur les plus hauts sommets (Fig. 8). A la fin du siècle, aucun indice apparaît comme limitant pour l'espèce à haute altitude. Cependant, les phénomènes d'extinction qui pourraient avoir lieu dans les fonds de vallée (Fig. 4), seraient expliqués par des problèmes de maturation des fruits liés, comme pour le bouleau, à des floraisons trop tardives du fait d'hivers trop doux (Fig. 8 ; Fig. 9).

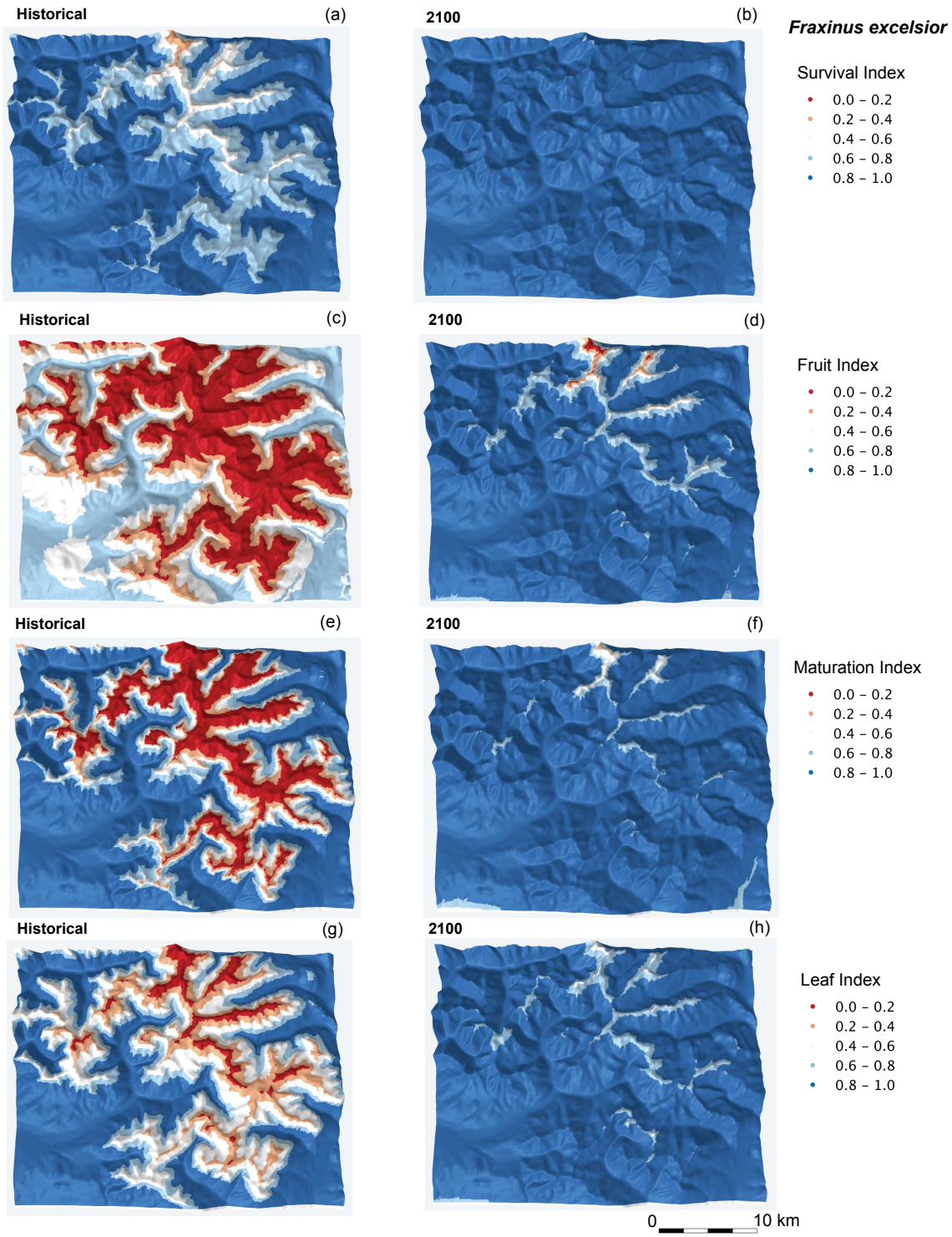


Figure 6: Indice de survie (« survival index », (a, b)), Indice de fructification (« fruit index », (c, d)), Indice de maturation (« maturation index », (e, f)), Indice de feuillaison (« leaf index », (g, h)) pour le frêne (*Fraxinus excelsior*) sur la période historique, 1950-2005 (a, c, e, g) et sur la période future, 1976-2100 selon le scenario climatique 8.5 (b, d, f, h), dans les Ecrins à l'échelle de 50 mètres.

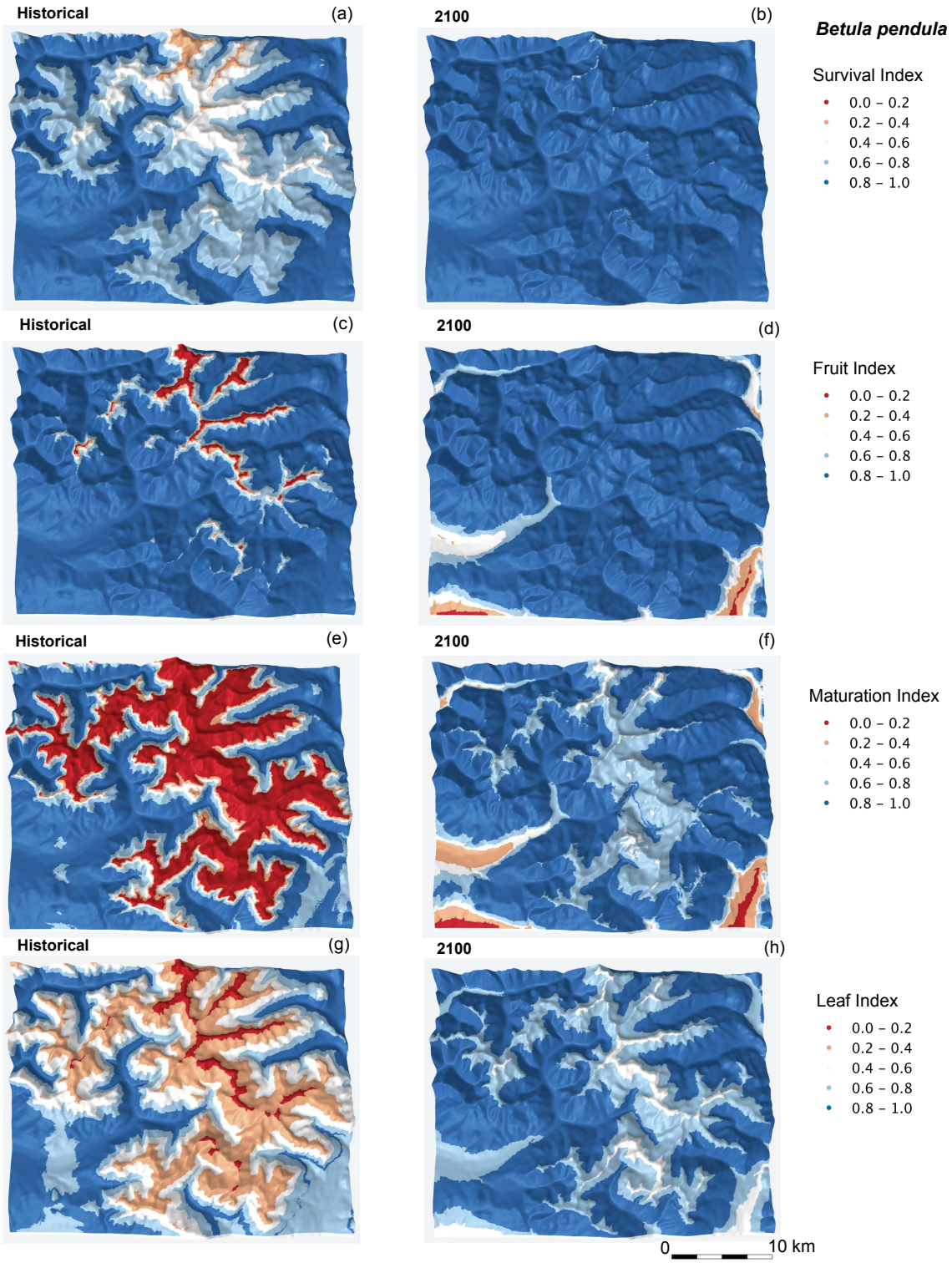


Figure 7: Indice de survie (« survival index », (a, b)), Indice de fructification (« fruit index », (c, d)), Indice de maturation (« maturation index », (e, f)), Indice de feuillaison (« leaf index », (g, h)) pour le bouleau (*Betula pendula*) sur la période historique, 1950-2005 (a, c, e, g) et sur la période future, 1976-2100 selon le scenario climatique 8.5 (b, d, f, h), dans les Ecrins à l'échelle de 50 mètres.

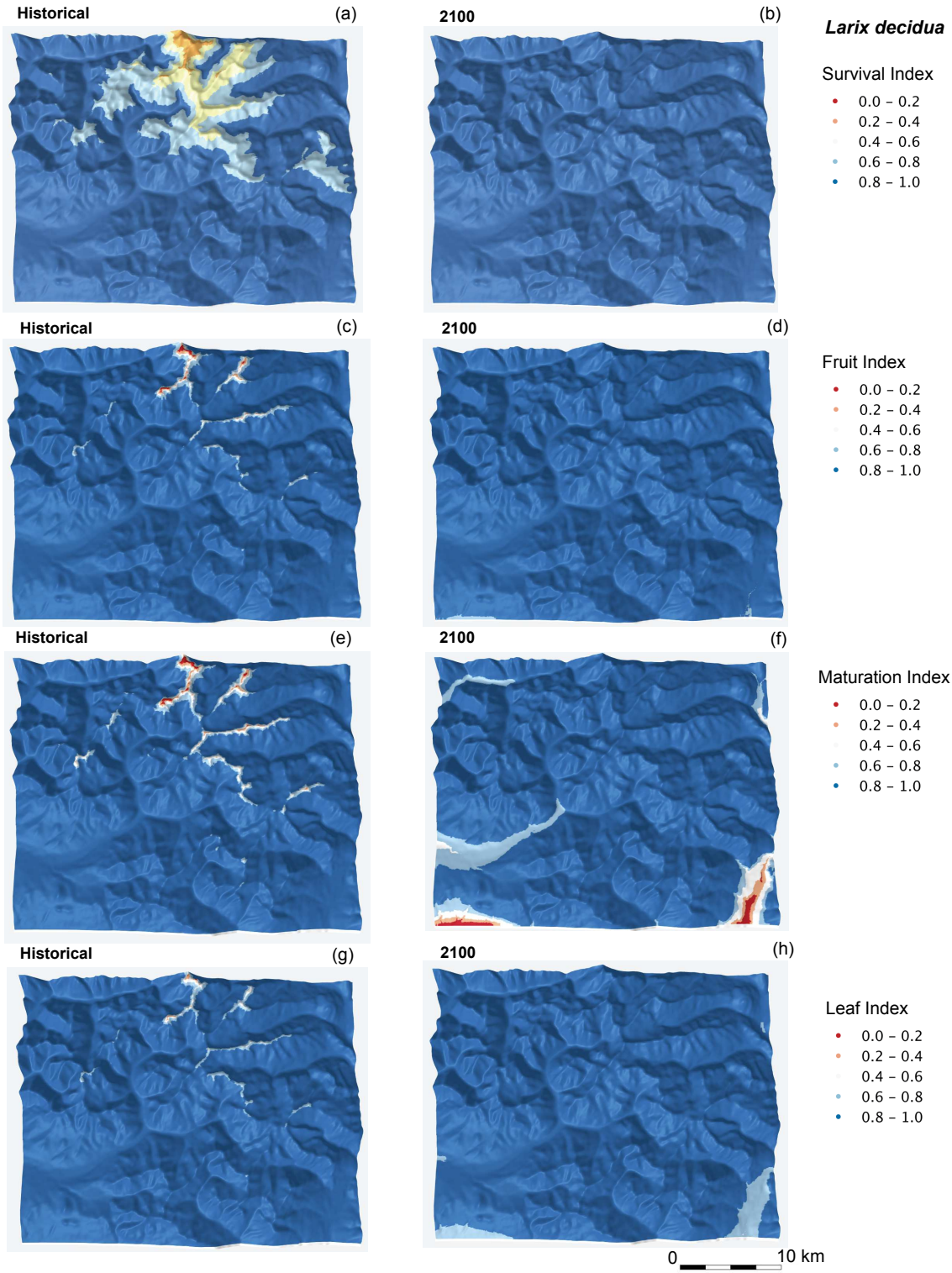


Figure 8: Indice de survie (« survival index », (a, b)), Indice de fructification (« fruit index », (c, d)), Indice de maturation (« maturation index », (e, f)), Indice de feuillaison (« leaf index », (g, h)) pour le mélèze (*Larix decidua*) sur la période historique, 1950-2005 (a, c, e, g) et sur la période future, 1976-2100 selon le scenario climatique 8.5 (b, d, f, h), dans les Ecrins à l'échelle de 50 mètres.

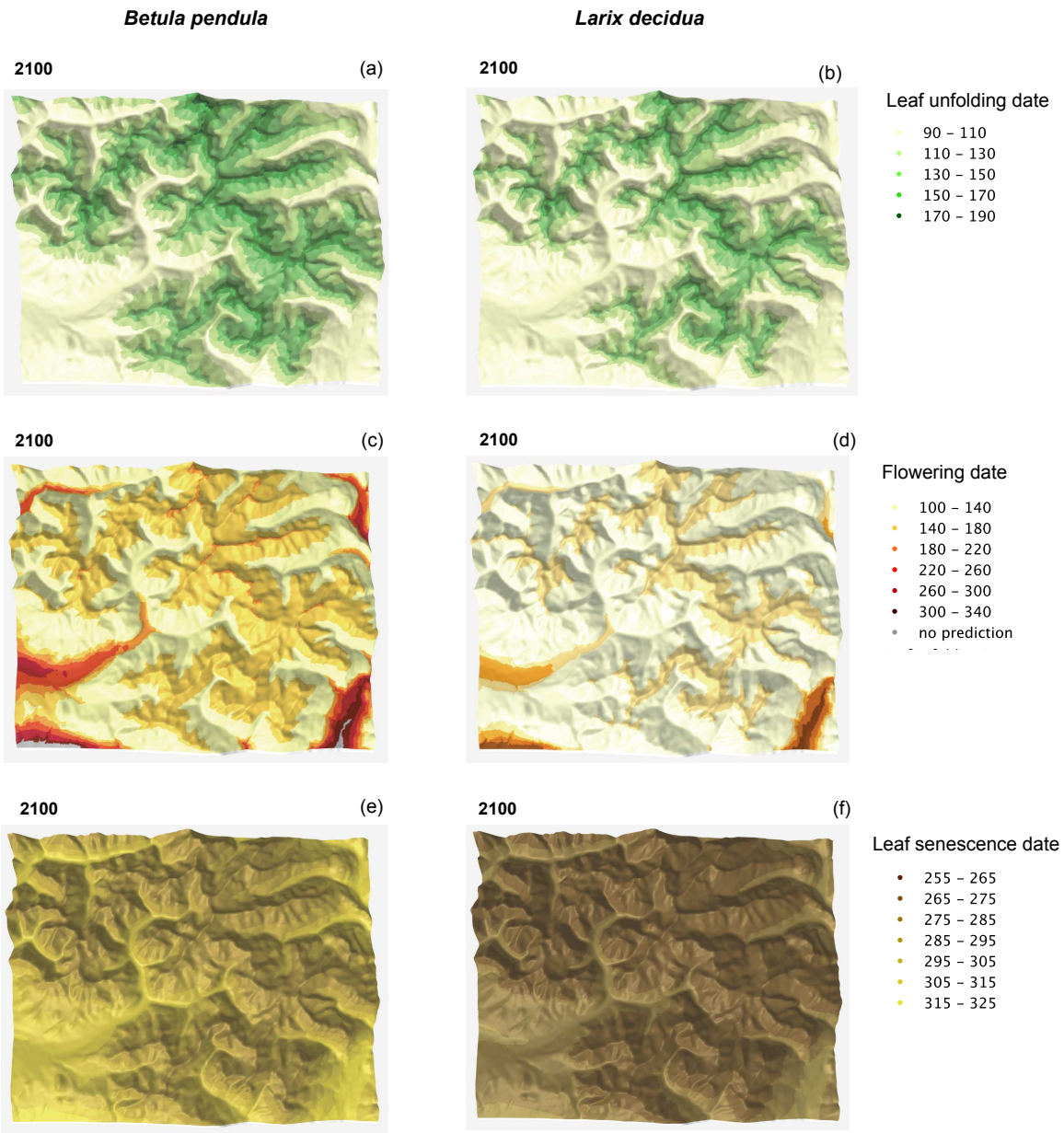


Figure 9: Projections des dates moyennes (en jour de l'année) de débourrement (« leaf unfolding date », (a, b)), de floraison (« flowering date », (d, e)) et de senescence foliaire (« leaf senescence date », (e, f)) (les composantes de l'indice de maturation), pour le bouleau (*Betula pendula*), (a, c, e) et le mélèze (*Larix decidua*), (b, d, f) sur la période 1976-2100 selon le scénario climatique 8.5.

4. DISCUSSION

Nos résultats montrent que le modèle PHENOFIT parvient à simuler l'aire de répartition potentielle actuelle des espèces à haute résolution spatiale le long de gradients d'altitude de façon satisfaisante, c'est-à-dire avec un niveau de concordance similaire à ce que les modèles de niche corrélatifs fournissent en général. La comparaison des simulations réalisées pour le frêne, le bouleau et le mélèze, montre que PHENOFIT parvient à capturer à l'échelle de 50 mètres et dans un paysage complexe les caractéristiques spécifiques de chaque espèce.

L'aire de répartition potentielle des espèces simulée fluctue en altitude au cours de la période historique en fonction des décennies. En France, les températures moyennes annuelles de la décennie 1950-1960 ont été beaucoup plus élevées que celles des décennies 1961-1970 et 1971-1980 (informations de Météo-France[1]) ce qui peut expliquer les variations des limites moyennes et supérieures de présence simulées par le modèle.

Nos simulations prédisent que le réchauffement climatique dans les Alpes provoquera, malgré des fluctuations, une tendance à l'extension de l'aire de répartition potentielle de nos espèces vers les sommets. Ces résultats sont en accord avec la littérature (Lenoir et al., 2008 ; Vitasse et al., 2012 ; Bodin et al., 2013). A partir de la seconde moitié du 21ème siècle, nos simulations prédisent que la vitesse de l'extension de l'aire de répartition serait plus élevée selon le scénario 8.5 pour le frêne et le bouleau (fig. S6). Le mélèze quant à lui pourrait potentiellement recouvrir tous les sommets de la zone de projections (i.e. > 3'500 m) à partir de la décennie 2050' selon le scénario climatique 8.5. Un effet plus marqué du réchauffement climatique sur la physiologie des espèces après 2050 a également été noté dans des études précédentes sur d'autres espèces et d'autres régions françaises (Vitasse et al., 2011 ; Chuine et al., 2016 ; cf. résultats du Chapitre 2).

Les processus biologiques impliqués dans le contrôle de la limite supérieure de l'aire de répartition sont différents selon les espèces. La limite supérieure actuelle du frêne serait contrainte par un taux élevé de dommages causés par le gel sur les fleurs. Le frêne est une espèce collinéo-montagnarde. La sensibilité de ses organes floraux au froid paraît cohérente.

[1] http://www.meteofrance.fr/climat-passe-et-futur/le-rechauffement-observe-a-l-echelle-du-globe-et-en-france

Sa limite actuelle étant à plus basse altitude que le bouleau et le mélèze, on peut supposer que la contrainte sur le temps de maturation des fruits n'est pas encore rencontrée pour l'espèce. Chez le bouleau, la durée de la saison de végétation durant laquelle les conditions de température sont favorables pour que les fruits puissent arriver à maturité, serait trop courte au delà de la limite supérieure de l'espèce. Le bouleau est une espèce collinéo-montagnarde à subalpine. Contrairement au frêne, la résistance de ses organes au froid est plus élevées (Sakai and Larcher, 1987). La durée trop courte de la saison de végétation apparaît dans de nombreuses études comme étant l'un des facteurs explicatifs des limites altitudinales des espèces en montagne (Paulsen et al., 2000 ; Kollas et al., 2014 ; Körner et al., 2016). Le mélèze quant à lui serait limité par sa capacité de résistance à la sécheresse. C'est une espèce des étages montagnards et subalpins, caractéristique de la *treeline* (l'altitude limite de présence des espèces arborée en montagne). Elle est ainsi présente à des altitudes bien plus élevées que les deux autres espèces et elle est confrontée à des températures plus extrêmes mais également à une quantité et durée d'enneigement plus importantes. Dans nos simulations seules les précipitations sous forme liquide ont été prises en compte. L'apport en eau des précipitations sous forme neigeuse est non négligeable à haute altitude et il faut donc les prendre en compte. Cependant nous devons réfléchir à la bonne méthode pour les intégrer afin d'écarter la quantité d'eau sublimée. La contrainte liée à la survie à la sécheresse est donc probablement surestimée sur la période actuelle, bien que des études démontrent un effet du stress hydrique dans les climats continentaux et à la limite supérieure de la forêt (Vittoz et al., 2008). Le second processus impliqué dans la limite altitudinale supérieure du mélèze est comme pour le bouleau, la maturation des fruits. Enfin, le risque dû au dommage du gel tardif sur les feuilles, qui est souvent cité comme étant le facteur contrôlant la limite altitudinale supérieure des espèces (Kollas et al., 2014 ; Körner et al., 2016), n'apparaît pas comme le premier facteur explicatif dans nos simulations. Le même constat a été fait avec d'autres simulations réalisées avec PHENOFIT (Morin et al., 2007).

Les simulations nous montrent que l'augmentation des températures nécessaires pour lever la barrière climatique qui limite l'aire de répartition vers les sommets, est moins importante pour le mélèze que pour le frêne et bouleau. La différence entre les valeurs de la limite altitudinale supérieure pour la fin du siècle obtenue avec les deux scénarios climatiques est assez faible pour le mélèze (66 mètres). Ce n'est pas le cas pour les autres espèces où l'on

constate une différence de 243 mètres pour le frêne et de 334 mètres pour le bouleau entre les simulations du scénario 4.5 et 8.5.

Nos simulations projettent des baisses importantes de fitness et même des extinctions locales à basse altitude à la fin du siècle avec les scénarios climatiques pour le bouleau et le mélèze. Le trait impliqué dans la diminution de la fitness des individus est la floraison. Le réchauffement hivernal retarderait la levée de dormance des bourgeons floraux et la date de floraison arriverait trop tardivement pour que le processus de maturation puisse arriver à terme malgré le réchauffement du printemps. Dans le cas le plus extrême, la dormance ne serait plus levée et la floraison pourrait ne pas se produire. Ce phénomène, bien connu chez les espèces fruitières tempérées cultivées en région subtropicale (Petri and Leite, 2004 ; Zguigal et al., 2006), commence à être observé en France chez certaines espèces, certaines années (Legave et al., 2015). Dans notre étude, le retard de la levée de dormance des bourgeons floraux lié à des températures bien plus élevées que la normale durant la période d'endodormance, semblerait expliquer le retard de floraison (cf. Chapitre 1) (Asse et al., 2018). Le retard de la date de levée de dormance des bourgeons végétatifs et floraux est un phénomène qui devrait s'accentuer dans la seconde moitié du 21ème siècle particulièrement à basse altitude et aux marges sud des aires de répartition des espèces (Fu et al., 2015 ; Chuine et al., 2016 ; Vitasse et al., 2017 ; Chapitre 2).

Dans notre étude, les bourgeons végétatifs ne subissent pas de retard de levée de dormance à la fin du 21ème siècle. Cette phase phénologique n'est pas impliquée dans la diminution de la fitness des individus de fond de vallée. Chez les deux espèces, bouleau et mélèze, la phase d'endodormance des bourgeons floraux débute après celle des bourgeons végétatifs (Table S2). Les besoins en froid durant l'endodormance sont équivalents entre les deux types de bourgeons pour le bouleau et plus faibles pour les bourgeons floraux chez le mélèze (Table S2). On peut supposer que les températures de fin d'automne permettent une accumulation de chilling suffisante pour ne pas retarder la levée de dormance des bourgeons végétatifs. Cependant, les résultats du Chapitre 1 (Asse et al., 2018) nous montre que la réponse au réchauffement hivernal est un peu plus faible pour la floraison que pour le débourrement : chez le bouleau le débourrement est retardé de 3 jour°C^{-1} et la floraison de 2.5 jour°C^{-1} ; chez le mélèze le débourrement est retardé de 0.9 jour°C^{-1} et la floraison de 0.7 jour°C^{-1}. Ce travail basé sur une comparaison des dates phénologiques uniquement entre deux années spécifiques n'exprime pas une réelle tendance, ce qui peut expliquer cette différence

entre les deux études. Une perspective de ce travail serait de définir la date de floraison la plus tardive pour laquelle le processus de maturation pourrait encore arriver à terme en moyenne. Finalement, nos simulations indiquent que les arbres sur pied en basse altitude ne pourront plus assurer une régénération en limite supérieure. Il serait intéressant de déterminer avec des manipulations *in situ* si les arbres situés à plus haute altitude seront capables d'une part de produire des propagules, et d'autre part de disperser vers ces altitudes. Si une dispersion non-assistée est possible, il serait également intéressant de déterminer sur le long terme, si des génotypes disponibles sont capables de produire des arbres adaptés à ces nouvelles conditions en limite inférieure.

La définition du seuil de fitness dépend de la précision des données de présence et d'absence de l'espèce étudiée et est l'étape qui conditionne les résultats des prédictions de la répartition potentielle future. La base floristique du CBNA rassemble des données ponctuelles de différents observateurs depuis les années 1900. Les zones sans observations ne peuvent pas être considérées comme des absences réelles puisqu'il peut y avoir des absences d'observation ou bien une réelle absence de l'espèce. Si l'on opte pour un seuil trop bas, il est fortement possible que l'on sous-estime l'aire potentielle projetée où des phénomènes d'extinction pourraient avoir lieu à la fin du siècle et inversement que l'on surestime les espaces colonisés particulièrement au début de la période future. Une autre contrainte rencontrée également par les modèles corrélatifs est que la répartition actuelle n'est sans doute plus en équilibre avec le climat ce qui complique encore plus la comparaison entre les valeurs de fitness et les données de présence/absence. En effet si les espèces remontent déjà actuellement en altitude, cette remontée reste en dessous de leur potentielle climatique. Si les données d'observations sont récentes (décennie en cours), le seuil de fitness obtenu aura tendance à être surestimé. Dans notre étude la période historique pour calculer le seuil de fitness s'étend de 1950 à 2005 et nos observations de présence couvrent la période 1900 à 2016. On peut donc considérer cette contrainte comme ayant un faible impact sur le choix du seuil de fitness. Le calcul des seuils de fitness est tout de même à redéfinir.

Bien que nos projections concernent la répartition potentielle des espèces, les zones d'extinction sont néanmoins probablement plus proches d'une situation réalisée que les zones de colonisation. En effet, la migration est un phénomène lent qui intègre de multiples facteurs qui n'ont pas été pris en compte ici tandis que l'extinction locale de l'espèce dans nos simulations traduit les limites à court terme de la plasticité phénotypique des traits (ici de la

date de floraison) exprimés. Ce phénomène a également été observé dans une étude précédente utilisant le modèle PHENOFIT chez le pin sylvestre (Duputié et al., 2015). On peut se demander si la prise en compte de l'évolution génétique des traits dans le modèle pourrait atténuer ou ralentir des phénomènes d'extinction. Les traits phénologiques ont en effet un potentiel d'évolution rapide en cas de pression de sélection forte. Cependant, il a été montré chez d'autres espèces d'arbres que la vitesse d'évolution serait insuffisante face à la vitesse des changements climatiques (Savolainen et al., 2004) ; (Jump and Peñuelas, 2005).

Nos simulations prédisent l'aire de répartition potentielle de l'espèce, et ne prennent pas en compte les capacités de dispersion, les interactions biotiques (Meier et al., 2011 ; Meier et al., 2012 ; Randin et al., 2013), les perturbations et la fragmentation du paysage. Les vitesses de migration sont variables entre les espèces arborées et restent encore difficiles à estimer à ce jour (Higgins et al., 2003). Pour la plupart des espèces, elle est plus faible que la vitesse de déplacement de son enveloppe bioclimatique actuelle et projetée dans le futur (Kremer et al., 2012). De plus, la fragmentation actuelle du paysage essentiellement dû aux activités humaines génère des barrières artificielles aux déplacements des espèces, réduisant ainsi leurs capacités de migration (Collingham and Huntley, 2013 ; Meier et al., 2012 ; Saltré et al., 2015). Une récente étude expérimentale (Frei et al., 2018) suggère également l'importance de prendre en compte l'effet des facteurs biotique et abiotique (la prédation post-dispersion, la provenance, la compétition herbacée) dans le succès de recrutement des semis au-delà de la *treeline*. L'un des résultats de cette étude est que pour le mélèze (et l'épicéa), la végétation alpine ne contraint pas l'émergence des semis au-delà de la *treeline*.

Afin d'estimer au mieux la niche réalisée des espèces et d'évaluer si les espèces sont susceptibles de suivre leur optimum climatique futur, plusieurs modèles de répartition ont été couplés avec des modèles intégrant des processus de dispersion et de dynamiques des métapopulations (Saltré et al., 2013, 2015 ; Meier et al., 2012 ; Fordham et al., 2013a ; Fordham et al., 2013b). Ces modèles ont montré que la capacité de dispersion, les facteurs biotiques, le temps de régénération ou encore la fragmentation du paysage, limiteraient les espèces de milieu ou de fin de succession à se déplacer aussi rapidement que leur enveloppe bioclimatique. En Europe, Meier *et al.*, (2012), a montré que la vitesse de migration varierait de 163.3 à 79.1 mètres par an selon les scénarios climatiques pour les espèces pionnières et de 15.2 à 25.6 mètres par an pour les espèces post-pionnières ou de la dryade. D'autres modèles dynamiques plus complexes intégrant les réponses biotiques et démographiques des espèces

aux changements de leur environnement ont été développés (Dullinger et al., 2012 ; Pagel and Schurr, 2012 ; Snell et al., 2014). Dans les études de Saltré et al., (2013 ; 2015) le modèle PHENOFIT a lui aussi été couplé avec un model démographique simple et un model phénoménologique (non mécaniste) de migration basé sur le processus ponctuel de Gibbs qui prend en compte la dispersion et la compétition intra-spécifique. Dans ce modèle, il est fait l'hypothèse que l'ensemble des processus de dispersion et post-dispersion (incluant la compétition) s'expriment au travers de la structure spatiale des individus dans un peuplement qui en résulte (Saltré et al., 2009). Ce modèle a été utilisé pour simuler la recolonisation postglaciaire (depuis -12000 BP) du hêtre (*Fagus sylvatica* L.) en Europe (Saltré et al., 2013). Les résultats ont permis d'estimer des vitesses de migration latitudinale postglaciaires de 270 à 630 mètres par an. Utilisé également sur la période future, le modèle met en avant que l'augmentation du réchauffement climatique combiné à la fragmentation du paysage, à la capacité de migration limitée et au temps de régénération lent de l'espèce, pourraient limiter sa migration, voir augmenter son taux de contraction de son aire généré par des extinctions locales (Saltré et al., 2015).

La compétition inter-spécifique doit également être pris en compte pour estimer au mieux la migration d'une espèce sur une zone d'étude. Une nouvelle version de PHENOFIT (version 5) est en préparation. Cette version sera plurispécifique et pourra intégrer des variations de réponse pour trois classes d'âge d'une espèce.

Une modification du paysage en montagne est ainsi attendue dans le futur. La déprise agricole, combinée au réchauffement, facilitera la fermeture des prairies subalpines et la remontée de la limite forestière en altitude induira une contraction des pelouses alpines à leur limite inférieure. Des études de modélisation suggèrent que la réduction de ces habitats s'accompagnera d'une perte de la diversité spécifique (Thuiller *et al.*, 2005 ; Engler *et al.*, 2009 ; Engler *et al.*, 2011) notamment pour les espèces subnivales à nivales (Pauli et al., 2007). Le maintien des pâturages par les pratiques de fauches et les activités pastorales pourrait permettre de maintenir les espaces ouverts et limiter la remontée forestière. A basse altitude si les zones où des extinctions sont prédites ne sont pas rapidement occupées par de nouvelles espèces, les risques liés à l'érosion des sols et aux avalanches pourraient augmenter (Schröter et al., 2005 ; Huck et al., 2013). Devant l'importance des impacts potentiels des changements climatiques sur les forêts de montagne, les stratégies de gestion et les mesures d'adaptation sont au centre des préoccupations des gestionnaires forestiers et des décideurs.

Les modifications importantes attendues de la répartition des espèces dans les décennies à venir nécessiteront une adaptation des méthodes de gestion, par exemple en favorisant des méthodes de sylvicultures dynamiques (Jandl *et al.*, 2013; Brang *et al.*, 2013) basées sur la diversité spécifique, structurale et génétique (Pretzsch et al., 2013) ; (Aitken et al., 2008). La modélisation à fine résolution spatiale apparaît comme essentielle pour développer ces nouvelles méthodes de gestion et aider les gestionnaires d'un territoire à prendre des directives. Nos résultats, lorsqu'ils seront plus aboutis, notamment en rajoutant l'effet de la topographie sur la probabilité de présence, et les rares empreintes de l'homme sur notre zone d'étude (station de ski), seront transmis (notamment sous forme cartographique) au Parc Naturel des Ecrins.

CONCLUSION

Le modèle basé sur les processus PHENOFIT parvient à simuler l'aire de répartition potentielle actuelle du frêne, du bouleau et du mélèze à fine résolution spatiale et à l'échelle d'un massif de façon aussi satisfaisante qu'un modèle corrélatif. Nos simulations nous ont permis d'identifier les processus biologiques impliqués dans les limites altitudinales des trois espèces.

Le modèle a toute fois révélé des limites lorsque l'on s'intéresse de façon précise aux variations des limites altitudinales des espèces. Les données d'observation sont déterminantes pour analyser les données de fitness issues du modèle. La précision des données de présence et d'absence est nécessaire pour définir au mieux le seuil de fitness à utiliser. Il faut toutefois prendre en compte que la répartition actuelle n'est sans doute plus en équilibre avec le climat ce qui complique le choix du seuil de fitness. Un problème rencontré également par les modèles corrélatifs est que l'on compare généralement une probabilité de présence due au climat à des vraies présences/absences qui intègrent aussi la compétition, la dispersion et les perturbations.

Si le modèle a montré qu'il peut fournir un patron global des variations futures potentielles de la répartition à l'échelle d'un massif, il faut rester très prudent sur la quantification des ces variations.

REMERCIEMENTS

Nous souhaitons remercier Fabrice Bonne de l'INRA-Nancy pour le temps consacré aux observations phénologiques et pour son expertise lors de la mise en place du protocole de suivi de maturation des fruits. Nous remercions également François de Coligny du CIRAD de nous avoir aidé à optimiser le temps de calcul de PHENOFIT.

Nous souhaitons remercier tous les observateurs du programme Phénoclim qui ont contribué au suivi de la maturation des fruits.

REFERENCES

Aitken, S.N., Yeaman, S., Holliday, J.A., Wang, T., Curtis-McLane, S., 2008. Adaptation, migration or extirpation: climate change outcomes for tree populations. Evol. Appl. 1, 95–111. doi:10.1111/j.1752-4571.2007.00013.x

Alberto, F.J., Aitken, S.N., Alia, R., Gonzalez-Martinez, S.C., Hanninen, H., Kremer, A., Lefevre, F., Lenormand, T., Yeaman, S., Whetten, R., Savolainen, O., 2013. Potential for evolutionary responses to climate change - evidence from tree populations. Glob Chang Biol 19, 1645–1661. doi:10.1111/gcb.12181

Allen, R.G., Pereira, L.S., Raes, D., Smith, M., 1998. Crop evapotranspiration: Guidelines for computing crop water requirements, in: FAO. p. 300. doi:10.1016/j.eja.2010.12.001

Asse, D., Chuine, I., Vitasse, Y., Yoccoz, N.G., Delpierre, N., Badeau, V., Delestrade, A., Randin, C.F., 2018. Warmer winters reduce the advance of tree spring phenology induced by warmer springs in the Alps. Agric. For. Meteorol. 252, 220–230. doi:10.1016/j.agrformet.2018.01.030

Austin, M.P., Van Niel, K.P., 2010. Improving species distribution models for climate change studies: variable selection and scale. J. Biogeogr. 38, 1–8. doi:10.1111/j.1365-2699.2010.02416.x

Berrang, P.C., Steiner, K.C., 1985. Seasonal changes in the cold tolerance of pitch pine. Can. J. For. Res. 16, 408–410.

Bodin, J., Badeau, V., Bruno, E., Cluzeau, C., Moisselin, J.M., Walther, G.R., Dupouey, J.L., 2013. Shifts of forest species along an elevational gradient in Southeast France: Climate change or stand maturation? J. Veg. Sci. 24, 269–283. doi:10.1111/j.1654-1103.2012.01456.x

Bonnet-Masimbert, M., Muller, C., Suszka, B., 1994. Graines des feuillus forestiers : de la récolte au semis. Quae.

Bookhagen, B., Burbank, D.W., 2010. Toward a complete Himalayan hydrological budget: Spatiotemporal distribution of snowmelt and rainfall and their impact on river discharge. J. Geophys. Res. Earth Surf. 115. doi:10.1029/2009JF001426

Brang, P., Breznikar, A., Hanewinkel, M., Jandl, R., Maier, B., 2013. Managing Alpine Forests in a Changing Climate. Intech 369–383. doi:10.5772/56272

Cheaib, A., Badeau, V., Boe, J., Chuine, I., Delire, C., Dufrêne, E., François, C., Gritti, E.S., Legay, M., Pagé, C., Thuiller, W., Viovy, N., Leadley, P., 2012. Climate change impacts on tree ranges: Model intercomparison facilitates understanding and quantification of uncertainty. Ecol. Lett. 15, 533–544. doi:10.1111/j.1461-0248.2012.01764.x

Chuine, I., 2010. Why does phenology drive species distribution? Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci. 365, 3149–3160. doi:10.1098/rstb.2010.0142

Chuine, I., 2000. A Unified Model for Budburst of Trees. J. Theor. Biol. 207, 337–347. doi:10.1006/jtbi.2000.2178

Chuine, I., Beaubien, E.G., 2001. Phenology is a major determinant of tree species range. Ecol. Lett. 4, 500–510. doi:10.1046/j.1461-0248.2001.00261.x

Chuine, I., Bonhomme, M., Legave, J.M., Garcia de Cortazar-Atauri, I., Charrier, G., Lacointe, A., Améglio, T., 2016. Can phenological models predict tree phenology accurately in the future? The unrevealed hurdle of endodormancy break. Glob. Chang. Biol. 22, 3444–3460. doi:10.1111/gcb.13383

Chuine, I., De Cortazar-Atauri, I.G., Kramer, K., Hänninen, H., 2013. Plant development models, in: Phenology: An Integrative Environmental Science. pp. 275–293. doi:10.1007/978-94-007-6925-0_15

Collingham, Y.C., Huntley, B., 2013. Impacts of Habitat Fragmentation and Patch Size upon Migration Rates IMPACTS OF HABITAT FRAGMENTATION AND PATCH SIZE UPON MIGRATION RATES. Ecol. Appl. 10, 131–144.

Delpierre, N., Dufrêne, E., Soudani, K., Ulrich, E., Cecchini, S., Boé, J., François, C., 2009. Modelling interannual and spatial variability of leaf senescence for three deciduous tree species in France. Agric. For. Meteorol. 149, 938–948. doi:10.1016/j.agrformet.2008.11.014

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. J. Biogeogr. 39, 2119–2131. doi:10.1111/j.1365-2699.2011.02659.x

Dullinger, S., Gattringer, A., Thuiller, W., Moser, D., Zimmermann, N.E., Guisan, A., Willner, W., Plutzar, C., Leitner, M., Mang, T., Caccianiga, M., Dirnböck, T., Ertl, S., Fischer, A., Lenoir, J., Svenning, J.C., Psomas, A., Schmatz, D.R., Silc, U., Vittoz, P., Hülber, K., 2012. Extinction debt of high-mountain plants under twenty-first-century climate change. Nat. Clim. Chang. 2, 619–622. doi:10.1038/nclimate1514

Duputié, A., Rutschmann, A., Ronce, O., Chuine, I., 2015. Phenological plasticity will not help all species adapt to climate change. Glob. Chang. Biol. 21, 3062–3073. doi:10.1111/gcb.12914

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., Dirnböck, T., Gégout, J.C., Gomez-Garcia, D., Grytnes, J.A., Heegaard, E., Hoistad, F., Nogués-Bravo, D., Normand, S., Puscas, M., Sebastià, 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. Glob. Chang. Biol. 17, 2330–2341. doi:10.1111/j.1365-2486.2010.02393.x

Engler, R., Randin, C.F., Vittoz, P., Czáka, T., Beniston, M., Zimmermann, N.E., Guisan, A., 2009. Predicting future distributions of mountain plants under climate change: Does dispersal capacity matter? Ecography (Cop.). 32, 34–45. doi:10.1111/j.1600-0587.2009.05789.x

Fordham, D.A., Akçakaya, H.R., Araújo, M.B., Keith, D.A., Brook, B.W., 2013a. Tools for integrating range change, extinction risk and climate change information into conservation management. Ecography (Cop.). 36, 956–964. doi:10.1111/j.1600-0587.2013.00147.x

Fordham, D.A., Mellin, C., Russell, B.D., Akçakaya, R.H., Bradshaw, C.J.A., Aiello-Lammens, M.E., Caley, J.M., Connell, S.D., Mayfield, S., Shepherd, S.A., Brook, B.W., 2013b. Population dynamics can be more important than physiological limits for determining range shifts under climate change. Glob. Chang. Biol. 19, 3224–3237. doi:10.1111/gcb.12289

Frei, E.R., Bianchi, E., Bernareggi, G., Bebi, P., Dawes, M.A., Brown, C.D., Trant, A.J., Mamet, S.D., Rixen, C., 2018. Biotic and abiotic drivers of tree seedling recruitment across an alpine treeline ecotone. Sci. Rep. 8. doi:10.1038/s41598-018-28808-w

Fu, Y.H., Piao, S., Op de Beeck, M., Cong, N., Zhao, H., Zhang, Y., Menzel, A., Janssens, I.A., 2014. Recent spring phenology shifts in western Central Europe based on multiscale observations. Glob. Ecol. Biogeogr. 23, 1255–1263. doi:10.1111/geb.12210

Fu, Y.H., Zhao, H., Piao, S., Peaucelle, M., Peng, S., Zhou, G., Ciais, P., Song, Y., Vitasse, Y., Zeng, Z., Janssens, I. a, Huang, M., Menzel, A., Pen, J., 2015. Declining global warming effects on the phenology of spring leaf unfolding. Nature 526, 104–107. doi:10.1038/nature15402

Güsewell, S., Furrer, R., Gehrig, R., Pietragalla, B., 2017. Changes in temperature sensitivity of spring phenology with recent climate warming in Switzerland are related to shifts of the preseason. Glob. Chang. Biol. 23, 5189–5202. doi:10.1111/gcb.13781

Hargreaves, G.H., Samani, Z.A., 1985. Reference Crop Evapotranspiration from Temperature. Appl. Eng. Agric. 1, 96–99. doi:10.13031/2013.26773

Higgins, S.I., Clark, J.S., Nathan, R., Hovestadt, T., Schurr, F., Fragoso, J.M.V., Aguiar, M.R., Ribbens, E., Lavorel, S., 2003. Forecasting plant migration rates: Managing uncertainty for risk assessment. J. Ecol. doi:10.1046/j.1365-2745.2003.00781.x

Hirzel, A.H., Le Lay, G., Helfer, V., Randin, C., Guisan, A., 2006. Evaluating the ability of habitat suitability models to predict species presences. Ecol. Modell. 199, 142–152. doi:10.1016/j.ecolmodel.2006.05.017

Huck, C., Körner, C., Hiltbrunner, E., 2013. Plant species dominance shifts across erosion edge-meadow transects in the Swiss Alps. Oecologia 171, 693–703. doi:10.1007/s00442-012-2583-6

Jandl, R., Cerbu, G., Hanewinkel, M., Berger, F., Gerosa, G., Schuler, S., 2013. Management Strategies to Adapt Alpine Space Forests to Climate Change Risks - An Introduction to the Manfred Project. Manag. Strateg. to Adapt Alp. Sp. For. to Clim. Chang. Risks 1–12. doi:10.5772/56267

Jump, A.S., Peñuelas, J., 2005. Running to stand still: Adaptation and the response of plants to rapid climate change. Ecol. Lett. 8, 1010–1020. doi:10.1111/j.1461-0248.2005.00796.x

Kollas, C., Randin, C.F., Vitasse, Y., Körner, C., 2014. Agricultural and Forest Meteorology How accurately can minimum temperatures at the cold limits of tree species be extrapolated from weather station data? Agric. For. Meteorol. 184, 257–266. doi:10.1016/j.agrformet.2013.10.001

Kondratyev, K.Y.A., 1965. CHAPTER 1 - THERMAL RADIATION. BASIC DEFINITIONS AND CONCEPTS, in: KONDRAT'YEV, K.Y.A. (Ed.), Radiative Heat Exchange in the Atmosphere. Pergamon, pp. 1–38. doi:https://doi.org/10.1016/B978-0-08-010107-1.50005-3

Körner, C., Basler, D., Hoch, G., Kollas, C., Lenz, A., Randin, C.F., Vitasse, Y., Zimmermann, N.E., 2016. Where, why and how? Explaining the low temperature range limits of temperate tree species. J. Ecol. n/a-n/a. doi:10.1111/1365-2745.12574

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. Ecol. Lett. doi:10.1111/j.1461-0248.2012.01746.x

Kumar, L., Skidmore, A.K., Knowles, E., 1997. Modelling topographic variation in solar radiation in a GIS environment. Int. J. Geogr. Inf. Sci. 11, 475–497. doi:10.1080/136588197242266

Legave, J.-M., Guédon, Y., Malagi, G., El Yaacoubi, A., Bonhomme, M., 2015. Differentiated Responses of Apple Tree Floral Phenology to Global Warming in Contrasting Climatic Regions. Front. Plant Sci. 6. doi:10.3389/fpls.2015.01054

Leinonen, I., 1996. A simulation model for the annual frost hardiness and freeze damage of scots pine. Ann. Bot. 78, 687–693. doi:10.1006/anbo.1996.0178

Lenoir, J., Gégout, J.C., Marquet, P.A., de Ruffray, P., Brisse, H., 2008. A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century. Science 320, 1768–71. doi:10.1126/science.1156831

Lenz, A., Hoch, G., Vitasse, Y., Körner, C., 2013. European deciduous trees exhibit similar safety margins against damage by spring freeze events along elevational gradients. New Phytol. 200, 1166–1175. doi:10.1111/nph.12452

Li, C., Viherä-Aarnio, A., Puhakainen, T., Junttila, O., Heino, P., Palva, E.T., 2003. Ecotype-dependent control of growth , dormancy and freezing tolerance under seasonal changes in Betula pendula Roth. Trees 17, 127–132. doi:10.1007/s00468-002-0214-2

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., 2013. Building the niche through time: Using 13,000 years of data to predict the effects of climate change on three tree species in Europe. Glob. Ecol. Biogeogr. 22, 302–317. doi:10.1111/j.1466-8238.2012.00767.x

Meier, E.S., Edwards, T.C., Kienast, F., Dobbertin, M., Zimmermann, N.E., 2011. Co-occurrence patterns of trees along macro-climatic gradients and their potential influence on the present and future distribution of Fagus sylvatica L. J. Biogeogr. 38, 371–382. doi:10.1111/j.1365-2699.2010.02405.x

Meier, E.S., Lischke, H., Schmatz, D.R., Zimmermann, N.E., 2012. Climate, competition and connectivity affect future migration and ranges of European trees. Glob. Ecol. Biogeogr. 21, 164–178. doi:10.1111/j.1466-8238.2011.00669.x

Menzel, A., Sparks, T.H., Estrella, N., Koch, E., Aaasa, A., Ahas, R., Alm-Kübler, K., Bissolli, P., Braslavská, O., Briede, A., Chmielewski, F.M., Crepinsek, Z., Curnel, Y., Dahl, Å., Defila, C., Donnelly, A., Filella, Y., Jatczak, K., Måge, F., Mestre, A., Nordli, Ø., Peñuelas, J., Pirinen, P., Remišová, V., Scheifinger, H., Striz, M., Susnik, A., Van Vliet, A.J.H., Wielgolaski, F.E., Zach, S., Zust, A., 2006. European phenological response to climate change matches the warming pattern. Glob. Chang. Biol. 12, 1969–1976. doi:10.1111/j.1365-2486.2006.01193.x

Morin, X., Augspurger, C., Chuine, I., 2007. Process-based modeling of species' distributions: What limits temperate tree species' range boundaries? Ecology 88, 2280–2291. doi:10.1890/06-1591.1

Neuner, G., 2014. Frost resistance in alpine woody plants. Front. Plant Sci. 5, 654. doi:10.3389/fpls.2014.00654

Normand, S., Randin, C., Ohlemüller, R., Bay, C., Høye, T.T., Kjær, E.D., Körner, C., Lischke, H., Maiorano, L., Paulsen, J., Pearman, P.B., Psomas, A., Treier, U.A., Zimmermann, N.E., Svenning, J.C., 2013. A greener Greenland? Climatic potential and long-term constraints on future expansions of trees and shrubs. Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci. 368. doi:10.1098/rstb.2012.0479

Pagel, J., Schurr, F.M., 2012. Forecasting species ranges by statistical estimation of ecological niches and spatial population dynamics. Glob. Ecol. Biogeogr. 21, 293–304. doi:10.1111/j.1466-8238.2011.00663.x

Parmesan, C., Yohe, G., 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. Nature 421, 37–42. doi:10.1038/nature01286

Pauli, H., Gottfried, M., Reiter, K., Klettner, C., Grabherr, G., 2007. Signals of range expansions and contractions of vascular plants in the high Alps: Observations (1994-2004) at the GLORIA *master site Schrankogel, Tyrol, Austria. Glob. Chang. Biol. doi:10.1111/j.1365-2486.2006.01282.x

Paulsen, J., Weber, U.M., Körner, C., 2000. Tree Growth near Treeline: Abrupt or Gradual Reduction with Altitude? Arctic, Antarct. Alp. Res. 32, 14–20. doi:10.2307/1552405

Petri, J.L., Leite, G.B., 2004. Consequences of insufficient winter chilling on apple tree bud-break, in: Acta Horticulturae. pp. 53–60. doi:10.17660/ActaHortic.2004.662.4

Pradervand, J.-N., Dubuis, A., Pellissier, L., Guisan, A., Randin, C., 2014. Very high resolution environmental predictors in species distribution models. Prog. Phys. Geogr. 38, 79–96. doi:10.1177/0309133313512667

Precht, H., 1973. Temperature and Life, 1st ed. Springer Berlin Heidelberg. doi:10.1007/978-3-642-65708-5

Pretzsch, H., Schütze, G., Uhl, E., 2013. Resistance of European tree species to drought stress in mixed versus pure forests: Evidence of stress release by inter-specific facilitation. Plant Biol. 15, 483–495. doi:10.1111/j.1438-8677.2012.00670.x

Quantum GIS Development Team, 2017. Quantum GIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Found. Proj. doi:http://www.qgis.org/

R Core Team, 2016. R: A language and environment for statistical computing. Version 3.3.2. R Found. Stat. Comput. Vienna, Austria. doi:10.1017/CBO9781107415324.004

Randin, C.F., Dirnböck, T., Dullinger, S., Zimmermann, N.E., Zappa, M., Guisan, A., 2006. Are niche-based species distribution models transferable in space? J. Biogeogr. 33, 1689–1703. doi:10.1111/j.1365-2699.2006.01466.x

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. Glob. Chang. Biol. 15, 1557–1569. doi:10.1111/j.1365-2486.2008.01766.x

Randin, C.F., Paulsen, J., Vitasse, Y., Kollas, C., Wohlgemuth, T., Zimmermann, N.E., Körner, C., 2013. Do the elevational limits of deciduous tree species match their thermal latitudinal limits? Glob. Ecol. Biogeogr. 22, 913–923. doi:10.1111/geb.12040

Rebetez, M., Reinhard, M., 2008. Monthly air temperature trends in Switzerland 1901-2000 and 1975-2004. Theor. Appl. Climatol. 91, 27–34. doi:10.1007/s00704-007-0296-2

Roderick, M.L., 1999. Estimating the diffuse component from daily and monthly measurements of global radiation. Agric. For. Meteorol. 95, 169–185. doi:10.1016/S0168-1923(99)00028-3

Root, T., Price, J., Hall, K., Schneider, S., 2003. Fingerprints of global warming on wild animals and plants. Nature 421, 57–60. doi:10.1038/nature01309.1.

Sakai, A., Larcher, W., 1987. Frost survival of plants: responses and adaptation to freezing stress, Ecological studies. doi:10.1007/BF02854542

Saltré, F., Chuine, I., Brewer, S., Gaucherel, C., 2009. A phenomenological model without dispersal kernel to model species migration. Ecol. Modell. 220, 3546–3554. doi:10.1016/j.ecolmodel.2009.06.026

Saltré, F., Duputié, A., Gaucherel, C., Chuine, I., 2015. How climate, migration ability and habitat fragmentation affect the projected future distribution of European beech. Glob. Chang. Biol. 21, 897–910. doi:10.1111/gcb.12771

Saltré, F., Saint-amant, R., Gritti, E.S., Brewer, S., Gaucherel, C., Davis, B.A.S., Chuine, I., 2013. Climate or migration : what limited European beech post-glacial colonization ? doi:10.1111/geb.12085

San-Miguel-Ayanz, J., de Rigo, D., Caudullo, G., Houston Durrant, T., Mauri, A., 2016. European Atlas of Forest Tree Species. Director 11, 202. doi:10.2788/038466

Savolainen, O., Bokma, F., García-Gil, R., Komulainen, P., Repo, T., 2004. Genetic variation in cessation of growth and frost hardiness and consequences for adaptation of Pinus sylvestris to climatic changes, in: Forest Ecology and Management. pp. 79–89. doi:10.1016/j.foreco.2004.05.006

Savolainen, O., Pyhäjärvi, T., Knürr, T., 2007. Gene Flow and Local Adaptation in Trees. Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 38, 595–619. doi:10.1146/annurev.ecolsys.38.091206.095646

Schröter, D., Cramer, W., Leemans, R., Prentice, I.C., Araújo, M.B., Arnell, N.W., Bondeau, A., Bugmann, H., Carter, T.R., Gracia, C. a, de la Vega-Leinert, A.C., Erhard, M., Ewert, F., Glendining, M., House, J.I., Kankaanpää, S., Klein, R.J.T., Lavorel, S., Lindner, M., Metzger, M.J., Meyer, J., Mitchell, T.D., Reginster, I., Rounsevell, M., Sabaté, S., Sitch, S., Smith, B., Smith, J., Smith, P., Sykes, M.T., Thonicke, K., Thuiller, W., Tuck, G., Zaehle, S., Zierl, B., 2005. Ecosystem service supply and vulnerability to global change in Europe. Science 310, 1333–1337. doi:10.1126/science.1115233

Snell, R.S., Huth, A., Nabel, J.E.M.S., Bocedi, G., Travis, J.M.J., Gravel, D., Bugmann, H., Gutiérrez, A.G., Hickler, T., Higgins, S.I., Reineking, B., Scherstjanoi, M., Zurbriggen, N., Lischke, H., 2014. Using dynamic vegetation models to simulate plant range shifts. Ecography (Cop.). 37, 1184–1197. doi:10.1111/ecog.00580

Svenning, J.C., Skov, F., 2004. Limited filling of the potential range in European tree species. Ecol. Lett. 7, 565–573. doi:10.1111/j.1461-0248.2004.00614.x

Taschler, D., Neuner, G., 2004. Summer frost resistance and freezing patterns measured in situ in leaves of major alpine plant growth forms in relation to their upper distribution boundary. Plant, Cell Environ. 27, 737–746. doi:10.1111/j.1365-3040.2004.01176.x

Thuiller, W., Lavorel, S., Araujo, M.B., Sykes, M.T., Prentice, I.C., 2005. Climate change threats to plant diversity in Europe. Proc. Natl. Acad. Sci. 102, 8245–8250. doi:10.1073/pnas.0409902102

Till, O., 1956. Uber die Frostharte von Pflanzen sommergruner La ubwalder.

Van Ewijk, K.Y., Randin, C.F., Treitz, P.M., Scott, N.A., 2014. Predicting fine-scale tree species abundance patterns using biotic variables derived from LiDAR and high spatial resolution imagery. Remote Sens. Environ. 150, 120–131. doi:10.1016/j.rse.2014.04.026

Vitasse, Y., François, C., Delpierre, N., Dufrêne, E., Kremer, A., Chuine, I., Delzon, S., 2011. Assessing the effects of climate change on the phenology of European temperate trees. Agric. For. Meteorol. 151, 969–980. doi:10.1016/j.agrformet.2011.03.003

Vitasse, Y., Hoch, G., Randin, C.F., Lenz, A., Kollas, C., Körner, C., 2012. Tree recruitment of European tree species at their current upper elevational limits in the Swiss Alps. J. Biogeogr. 39, 1439–1449. doi:10.1111/j.1365-2699.2012.02697.x

Vitasse, Y., Schneider, L., Rixen, C., Christen, D., Rebetez, M., 2018. Increase in the risk of exposure of forest and fruit trees to spring frosts at higher elevations in Switzerland over the last four decades. Agric. For. Meteorol. 248, 60–69. doi:10.1016/j.agrformet.2017.09.005

Vitasse, Y., Signarbieux, C., Fu, Y.H., 2017. Global warming leads to more uniform spring phenology across elevations. Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A. 201717342. doi:10.1073/pnas.1717342115

Vittoz, P., Rulence, B., Largey, T., Freléchoux, F., 2008. Effects of Climate and Land-Use Change on the Establishment and Growth of Cembran Pine (Pinus cembra L.) over the Altitudinal Treeline Ecotone in the Central Swiss Alps. Arctic, Antarct. Alp. Res. 40, 225–232. doi:10.1657/1523-0430(06-010)[VITTOZ]2.0.CO;2

Walther, G.R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T.J.C., Fromentin, J.M., Hoegh-Guldberg, O., Bairlein, F., 2002. Ecological responses to recent climate change. Nature 416, 389–395. doi:10.1038/416389a

Wang, E., Engel, T., 1998. Simulation of phenological development of wheat crops. Agric. Syst. 58, 1–24. doi:10.1016/S0308-521X(98)00028-6

Zguigal, A., Chahbar, A., Loudiyi, D.E.M.W., Crabbé, J., 2006. Caractéristiques de la dormance des bourgeons du pommier dans les régions à hiver doux. Biotechnol. Agron. Soc. Environ. 10, 131–137.

Fig. S1

Localisation de la zone d'étude : (a) à l'échelle de la France, (b) à l'échelle des Alpes, (la zone dessinée en rouge représente le Parc Naturel National des Ecrins). Zone d'étude située dans le massif des Ecrins (c).

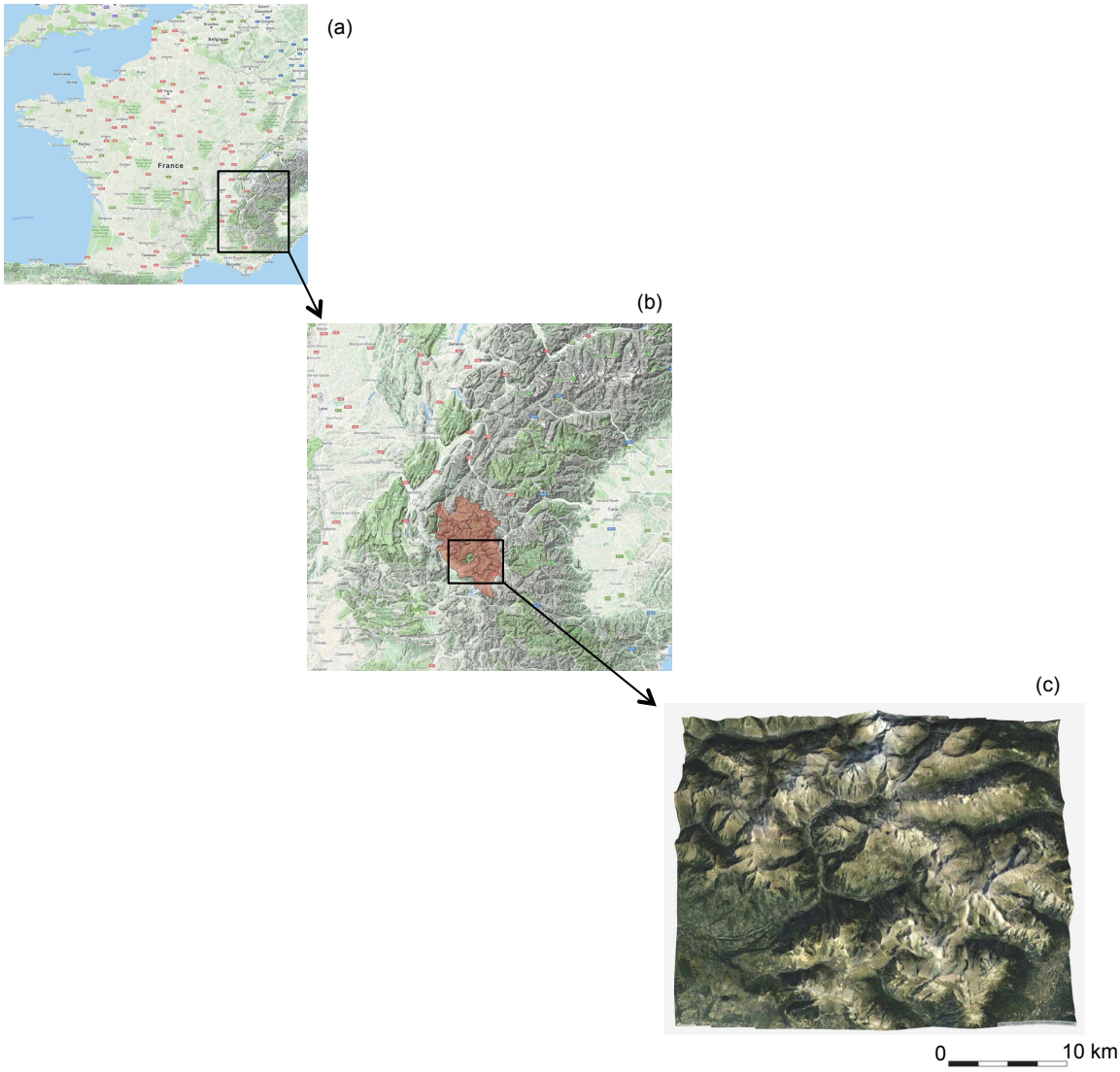


Table S2

Estimation des paramètres obtenus pour chaque modèle calibrés sur le jeu de données avec leurs indices de performance. *N*: nombre d'observations ; *k*: nombre de paramètres.

		Budburst	Flowering	Fructification	Senescence
Species	*Model functions*	Threshold inferior/sigmoïd	Threshold inferior/sigmoïd	Wang	Delpierre
F. excelsior	*Parameters*	$t_0 = -77$	$t_0 = -77$	$t_0 = 0$	$t_0 = 202$
		$C^* = 125$	$C^* = 118$	$F^* = 9$	$Y^* = 65$
		$F^* = 9$	$F^* = 22$	$T_{opt} = 9.4$	$T_b = 15.3$
		$T_b = 10.6$	$T_b = 9.7$	$T_{min} = 9.3$	$P_b = 27.9$
		$d_T = -0.2$	$d_T = -0.4$	$T_{max} = 20.3$	$\alpha = 0.2$
		$T_{50} = 16.2$	$T_{50} = 6.8$		$\beta = 1.6$
	Calibration performances				
	N	149	136	6	27
	k	6	6	4	6
	SStot	31275	29920	3176	4220
	SSres	11958	17215	1612	1481
	RMSE	8.96	11.25	16.39	7.41
	EFF	0.62	0.42	0.49	0.65
	AICc	665.98	671.01	81.56	124.33
B. pendula	*Parameters*	$t_0 = -101$	$t_0 = -70$	$t_0 = 0$	$t_0 = 242$
		$C^* = 127$	$C^* = 128$	$F^* = 86$	$Y^* = 133$
		$F^* = 5$	$F^* = 22$	$T_{opt} = 7.5$	$T_b = 12.1$
		$T_b = 12.2$	$T_b = 8.7$	$T_{min} = -6.5$	$P_b = 18.4$
		$d_T = -0.2$	$d_T = -17.9$	$T_{max} = 20.0$	$\alpha = 0.9$
		$T_{50} = 16.97$	$T_{50} = 6.8$		$\beta = 1.9$
	Calibration performances				
	N	146	100	8	144
	k	6	6	4	6
	SStot	30313	28400	6098	23903
	SSres	8298	15970	17976	19218
	RMSE	7.5	12.6	12.8	11.5
	EFF	0.73	0.44	0.78	0.20
	AICc	602.46	520.23	62.14	717.32
L. decidua	*Parameters*	$t_0 = -101$	$t_0 = -65$	$t_0 = 0$	$t_0 = 249$
		$C^* = 184$	$C^* = 118$	$F^* = 9$	$Y^* = 735$
		$F^* = 6$	$F^* = 22$	$T_{opt} = 9.4$	$T_b = 12.8$
		$T_b = 18.3$	$T_b = 9.7$	$T_{min} = 9.3$	$P_b = 30$
		$d_T = -37.4$	$d_T = -0.4$	$T_{max} = 20.3$	$\alpha = 1.5$
		$T_{50} = 6.2$	$T_{50} = 6.8$		$\beta = 2.0$
	Calibration performances				
	N	159	144	7	155
	k	6	6	4	6
	SStot	26275	34623	7230	18294
	SSres	11297	20698	4546	15784
	RMSE	8.43	11.99	25.48	10.09
	EFF	0.57	0.40	0.37	0.14
	AICc	690.43	728.0	73.33	729.18

Table S3

Références bibliographiques des paramètres utilisés pour la calibration du modèle de froid (Frost) et du modèle de sécheresse (Drought) pour chaque espèce.

Model		*F. excelsior*	*B. pendula*	*L. decidua*
Frost	*Frost harding growing fruit (°C)*	-15 [(a)]	-15 [(a)]	-15 [(a)]
	Frost harding fruit mature (°C)	-30 [(b)]	-30 [(b)]	-40 [(a)]
	Minimum frost resistance during budburst (°C)	-2.5 [(c)]	-3.2 [(d)]	-6.3 [(e)]
	Minimum frost resistance during flowering (°C)	-2.0 [(a)]	-3.0 [(a)]	-12.5 [(f)]
	40% of frost harding during vegetative bud dormancy (°C)	-10.8 [(c)]	-14 [(c)]	-16.6 [(g)]
	40% of frost harding during flower bud dormancy (°C)	-8 [(a)]	-15 [(c), (h)]	-16 [(a)]
	60% of frost harding during leaf photoperiod (°C)	-16.2 [(c)]	-21 [(c)]	-24.8 [(g)]
	60% of frost harding during flower photoperiod (°C)	-12 [(a)]	-22.8 [(c), (h)]	-15 [(a)]
Drought	*Minimum annual precipitation (mm)*	350 [(i)]	410 [(i)]	480 [(i)]
	Maximal annual precipitation (mm)	2600 [(i)]	2300 [(i)]	1890 [(i)]

(a) (Sakai and Larcher, 1987)
(b) (Bonnet-Masimbert et al., 1994)
(c) (Till, 1956)
(d) (Li et al., 2003)
(e) (Taschler and Neuner, 2004)
(f) (Berrang and Steiner, 1985)
(g) (Neuner, 2014)
(h) (Precht, 1973)
(i) (San-Miguel-Ayanz et al., 2016)

Fig. S4

Courbes ROC (Receiver Operating Characteristics) pour les valeurs de fitness prédites par le modèle PHENOFIT pour le frêne (a), le bouleau (b) et le mélèze (c) (courbe noire). La partie en gris autour de la courbe noire représente l'intervalle de confiance du taux de reconnaissance obtenu par une méthode de bootstrap. La valeur d'AUC et son intervalle de confiance entre parenthèse correspondent à l'intégrale de la fonction ROC (aire sous la courbe).

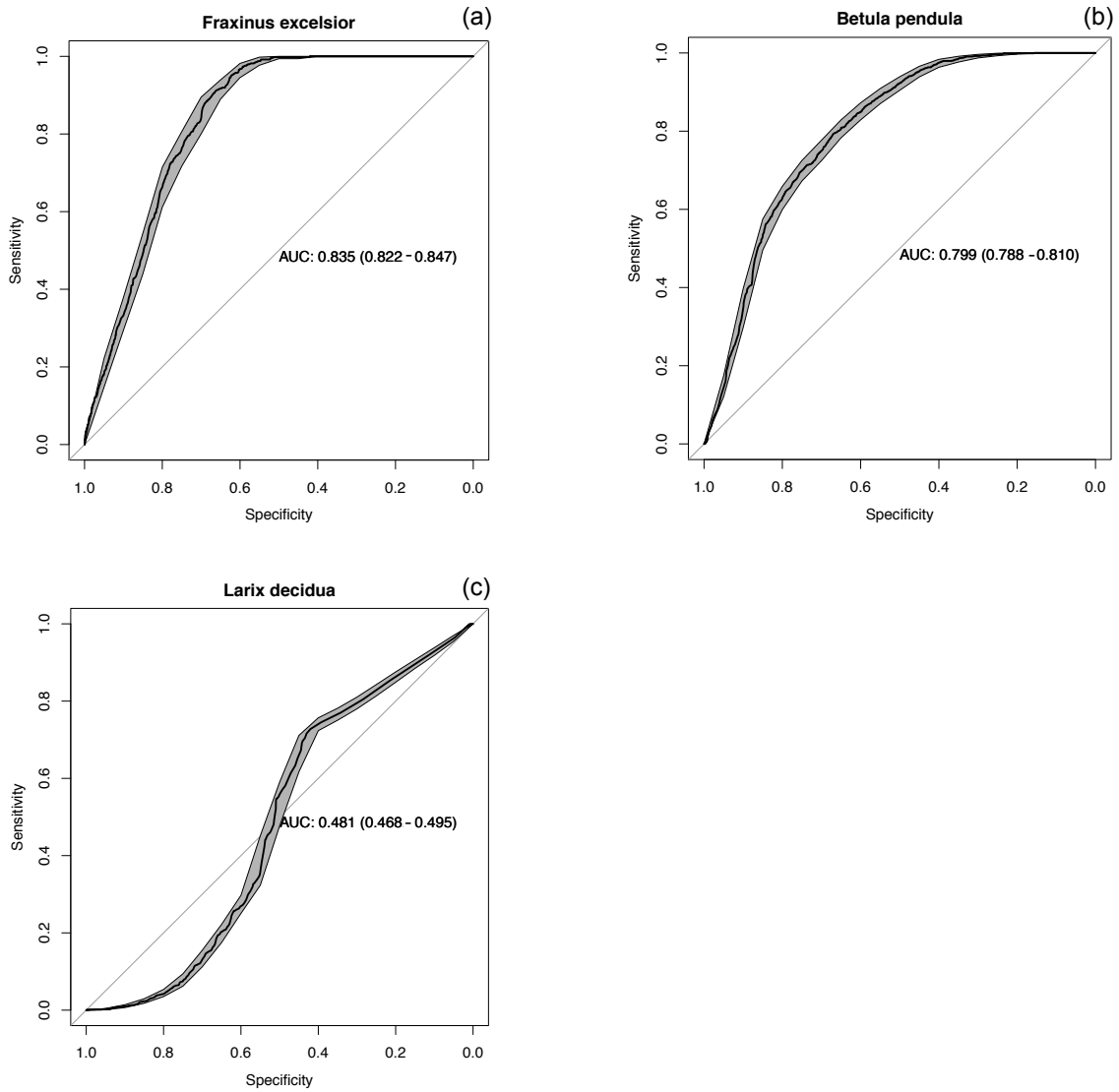


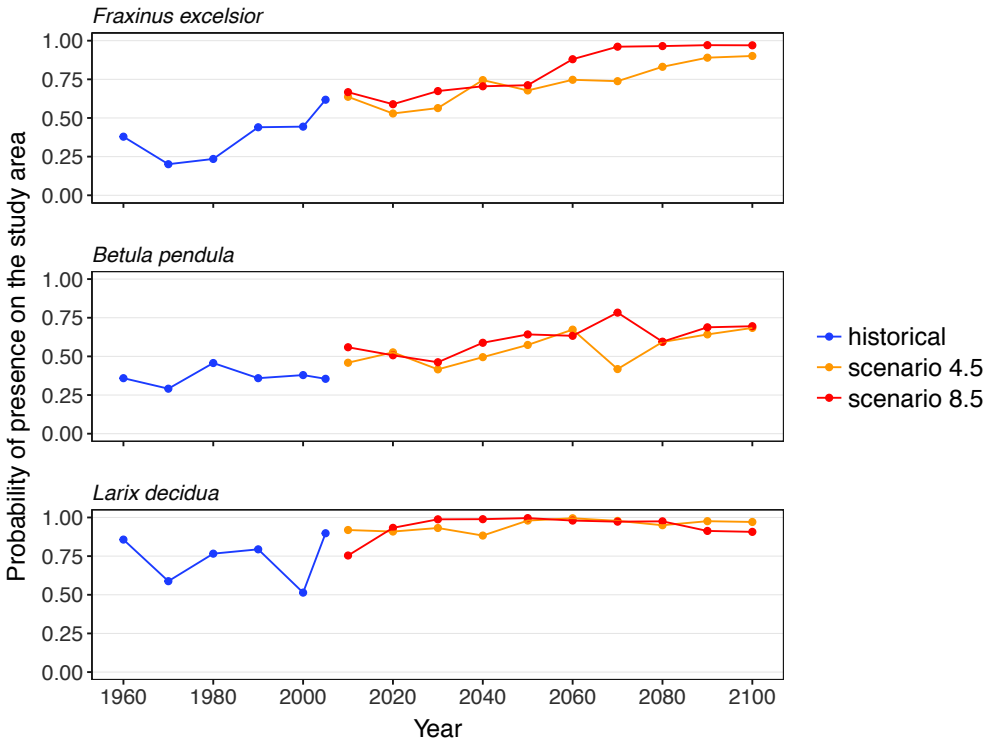
Table S5

Ordre de grandeur sur la zone d'étude des gains ou des pertes de fitness pour les périodes futures par rapport à la période historique (1950-2005) selon les scénarios climatiques 4.5 et 8.5. Pour chaque point de la zone, il a été défini au préalable si l'espèce a persisté (« persistence »), est restée absente (« absent »), est apparue (« colonization »), ou n'est plus présente (« extinction») par rapport à sa répartition au cours de la période historique.

		4.5 scenario				**8.5 scenario**			
Species		2025	2050	2075	2100	2025	2050	2075	2100
F. excelsior	Persistence	0.04 - 0.26	0.10 - 0.29	0.06 - 0.35	0.17 - 0.41	0.03 - 0.27	0.12 - 0.34	0.17 - 0.42	-0.11 - 0.45
	Absent	0.00 - 0.34	0.00 - 0.41	0.00 - 0.47	0.00 - 0.52	-0.02 - 0.33	0.00 - 0.43	0.00 - 0.52	0.00 - 0.53
	Colonization	0.04 - 0.35	0.15 - 0.41	0.12 - 0.55	0.24 - 0.68	0.13 - 0.35	0.23 - 0.46	0.32 - 0.75	0.38 - 0.85
	Extinction	Na	Na	Na	Na	Na	Na	Na	Na
B. pendula	Persistence	-0.12 - 0.17	-0.11 - 0.18	-0.14 - 0.18	-0.11 - 0.18	-0.15 - 0.18	-0.07 - 0.18	-0.14 - 0.18	-0.16 - 0.19
	Absent	-0.14 - 0.35	-0.09 - 0.58	-0.14 - 0.67	-0.46 - 0.75	-0.05 - 0.42	-0.01 - 0.62	-0.53 - 0.80	-0.81 - 0.81
	Colonization	0.01 - 0.30	0.01 - 0.46	0.01 - 0.67	0.01 - 0.78	0.01 - 0.34	0.01 - 0.58	0.01 - 0.83	0.01 - 0.93
	Extinction	-0.13 - -0.01	-0.14 - -0.01	-0.19 - -0.01	-0.52 - -0.01	-0.04 - -0.01	-0.04 - -0.01	-0.56 - -0.02	-0.88 - -0.01
L. decidua	Persistence	-0.05 - 0.15	-0.07 - 0.15	-0.08 - 0.15	-0.12 - 0.15	-0.05 - 0.15	-0.04 - 0.15	-0.12 - 0.15	-0.15 - 0.15
	Absent	0.00 - 0.42	0.07 - 0.64	0.05 - 0.74	0.00 - 0.71	0.01 - 0.51	0.39 - 0.68	0.11 - 0.81	Na
	Colonization	0.06 - 0.42	0.07 - 0.65	0.04 - 0.84	0.01 - 0.87	0.05 - 0.44	0.08 - 0.74	0.01 - 0.90	0.05 - 0.89
	Extinction	Na	Na	Na	-0.24 - -0.03	Na	Na	-0.36 - -0.15	-0.83 - -0.14

Fig. S6

Evolution au cours de la période historique (courbe bleue), et de la période future selon le scénario climatique 4.5 (courbe jaune) et 8.5 (courbe rouge) de la proportion de présence de l'espèce dans la zone d'étude.



RESUME DES RESULTATS OBTENUS

Picea abies (L.) Karst.

Aquarelle de Fabrice Bonne

L'objectif principal de ma thèse a été d'apporter une contribution à une meilleure compréhension de la réponse de la phénologie des espèces arborées au réchauffement climatique en cours dans les Alpes. Le décryptage de cette réponse phénologique ne peut se faire sans un regard rétrospectif et des observations à long terme. J'ai donc utilisé environs 35'000 observations du réseau de sciences participatives Phénoclim, collectées sur une période de 8 ans, de 2007 à 2014. J'ai mis en évidence une réponse non-linéaire et même différentielle des phases phénologiques printanières des arbres le long des gradients d'altitude dans les Alpes. Ces résultats issus d'une approche rétrospective m'ont ensuite permis d'améliorer des outils prédictifs et prospectifs pour projeter et évaluer cette réponse phénologique dans le futur au cours du 21e siècle.

Plus précisément nous avons d'abord comparé les effets du réchauffement climatique en hiver par rapport au réchauffement du printemps sur les phases phénologiques printanières (feuillaison et floraison) de cinq essences forestières (noisetier, frêne, bouleau, mélèze et épicéa) au cours des huit dernières années le long des gradients d'altitude à travers les Alpes. Nos résultats ont montré que le réchauffement hivernal retardait le débourrement et la floraison le long du gradient d'altitude (+0,9 à +5,6 jours * °C^{-1}), à l'exception de la floraison du noisetier et du débourrement de l'épicéa. Ce retard pourrait s'expliquer par le manque d'accumulation de froid durant l'endodormance qui retarderait la levée la dormance des bourgeons et par conséquent l'éclatement des bourgeons. Dans des conditions où les températures hivernales restent similaires à la normales, le réchauffement durant le printemps avance nettement les dates de débourrement et de floraison le long du gradient d'altitude (-5,3 à -8,4 jours ° C^{-1}). Ceci est dû au fait que la croissance cellulaire est d'autant plus rapide que la température durant l'ecodormance (post-levée d'endodormance) est élevée. Nous avons estimé un effet moyen du réchauffement de l'hiver 2,3 fois plus faible que l'effet du réchauffement du printemps. Nous avons également montré que les effets du réchauffement de l'hiver sont plus importants à basse altitude. Le retard des dates de débourrement et de floraison pourrait s'avérer bénéfique à court terme pour les arbres en réduisant le risque d'exposition au gel tardif à la fin du printemps, mais à plus long terme, on s'attend à ce qu'il entraîne une levée d'endodormance incomplète qui compromettrait le bon développement des bourgeons, des feuilles et des fleurs avant la fin du 21e siècle à basse altitude.

La phénologie et les variations temporelles fines du climat apparaissent donc comme des composantes incontournables à prendre en compte pour prédire plus précisément les

changements de répartition des espèces dans le futur. La robustesse des projections de modèles de répartition basés sur les processus phénologiques dépend fortement de la robustesse des modèles phénologiques auxquels ils sont couplés. Nous avons comparé des modèles phénologiques présentant différents niveaux de complexité selon la prise en compte ou non de la phase d'endodormance et selon le type de réponse à la température. Les modèles basés sur les processus se sont avérés moins efficients mais plus robustes et transférables dans le temps que les modèles corrélatifs développés dans le Chapitre 1. Leur robustesse est d'autant plus élevée que l'estimation de leurs paramètres repose sur une estimation directe à l'aide de mesures expérimentales plutôt qu'une estimation indirecte via une modélisation inverse.

Nous avons ensuite effectué une comparaison des projections des dates de débourrement obtenues par ces modèles phénologiques sur l'ensemble du massif des Alpes à une résolution spatiale de 8 km sur la période 1950 - 2100. Nous avons montré que les modèles basés sur les processus prévoyaient une réduction des écarts entre les dates de débourrement le long du gradient d'altitude pour toutes les espèces d'ici la fin du 21e siècle. Cette tendance s'explique par le retard des dates de débourrement à basse altitude du fait du réchauffement hivernal qui retarde la levée de dormance, et par l'avancement des dates de débourrement à haute altitude du fait du réchauffement printanier alors que les conditions de températures hivernales pour lever la dormance demeurent optimales.

Nous avons ensuite testé l'incorporation de nouveaux paramètres dans le but d'améliorer les modèles phénologiques basés sur les processus en incorporant de nouvelles hypothèses issues de la littérature expérimentale quant au déterminisme environnemental de la phase d'écodormance. Nous avons développé des modèles utilisant d'autres facteurs que la température moyenne journalière, classiquement utilisée dans la modélisation de cette phase : l'amplitude thermique entre le jour et la nuit, la température maximale, la température au levée du jour, et encore la température du sol. Bien qu'il ait été montré dans la littérature que chacune de ces différentes variables affectait davantage la phénologie de certaines espèces que la température moyenne journalière ; seul l'effet du découplage entre la température du sol et de l'air a légèrement amélioré l'efficience de nos modèles pour les cinq espèces étudiées, mais de façon non significative. Sans travail expérimental supplémentaire, il est pour le moment difficile de savoir si ce résultat négatif est dû aux corrélations statistiques qui existent entre température moyenne journalière et les autres variables thermiques testées, ou

au fait que ces effets décelés chez d'autres espèces (la plupart herbacées) ne prévalent pas chez les cinq espèces que nous avons étudiées.

Nous avons ensuite intégré les modèles phénologiques les plus robustes dans le modèle d'aire de répartition basé sur les processus PHENOFIT. Nous avons réalisé des simulations pour le frêne, le bouleau et le mélèze, sur le massif des Ecrins à fine résolution spatiale (50 m) afin d'étudier les variations de leurs limites altitudinales de 1950 à 2100 selon 2 scenarios climatiques correspondant à deux forçages radiatifs différents selon les concentrations de gaz à effet de serre (RCP 4.5, RCP 8.5 ; *Representative Concentration Pathway*), et de déterminer les raisons de ces variations. Nous avons montré que le modèle PHENOFIT parvient à simuler la répartition actuelle de chaque espèce à fine résolution sur un massif des Alpes de façon aussi satisfaisante que les modèles corrélatifs. Pour les trois espèces, une colonisation vers les sommets est prédite pour les deux scénarios climatiques. La limite altitudinale supérieure du frêne semble être contrôlée par le risque d'exposition au gel tardif des fleurs. La limite altitudinale supérieure du bouleau et du mélèze semble être contrôlée essentiellement par la longueur de la saison de croissance qui détermine le temps disponible pour la maturation des fruits. Les simulations réalisées avec le scénario climatique le plus pessimiste (RCP 8.5) prédisent pour le bouleau et le mélèze une diminution du succès reproducteur lié à des dates de floraison trop tardives ce qui entraînerait des phénomènes d'extinction locale en fond de vallée. Ces résultats sont toutefois à considérer avec circonspection car il est possible qu'à ces échelles spatiales, les seuils de fitness définis pour établir la présence et l'absence des espèces soient biaisés par un manque d'observations de vraie absence sur le terrain.

Fort de ces résultats, l'utilisation de données issues d'un programme de sciences participatives a prouvé leurs qualités et leurs utilités pour des travaux de recherche scientifique.

DISCUSSION GENERALE ET PERSPECTIVES

Fraxinus excelsior L.

Aquarelle de Fabrice Bonne

Dans cette discussion générale, je m'appuierai sur nos résultats pour soulever des points de perspectives à ce travail de thèse.

1. LES SCIENCES PARTICIPATIVES, UN OUTIL PRECIEUX POUR LA RECHERCHE

L'intérêt des sciences participatives pour la recherche en écologie n'est plus à démontrer (McKinley et al., 2017). Dans le domaine de la recherche en phénologie, ces programmes sont particulièrement intéressants car la récolte des observations est coûteuse en temps, nécessitant une fréquence de suivi élevée tout au long des saisons. Ces programmes permettent d'acquérir sur le long terme des bases de données conséquentes sur de larges régions (Scheifinger and Templ, 2016). De nombreux travaux scientifiques ont déjà été conduits grâce à ce type de données de par le monde (Carrillo et al., 2018). Avant ce travail de thèse, une analyse descriptive des données Phenoclim avait donné lieu à une publication (Pellerin et al., 2012). Nous avons montré que ces données étaient assez fiables pour être utilisées afin d'étudier l'effet du changement climatique sur la phénologie des espèces alpines, et pour calibrer des modèles phénologiques. Les 35'000 observations du réseau Phénoclim sont aussi très précieuses car elles sont distribuées sur de forts gradients d'altitude (> 2000 m d'amplitude, de l'étage collinéen à subalpin) et dans les climats très contrastés de la chaine alpine (de climat sub-océanique à continental). Un autre atout des programmes de sciences participatives, dont nous avons pu bénéficier dans ce travail, est la réactivité de leur réseau d'observateurs. Nous avons réussit à acquérir des observations sur la maturation des fruits en sollicitant les observateurs du réseau. Un très grand nombre de personnes sont potentiellement mobilisables sur le long terme si l'animation du réseau est dynamique et adéquate. Le bon fonctionnement d'un programme de sciences participatives nécessite une réelle bilatéralité entre les observateurs et les chercheurs. Ainsi, l'ensemble des résultats de la thèse donnera lieu à plusieurs articles vulgarisés qui seront communiqués aux observateurs Phénoclim.

2. LES APPORTS DE LA MODELISATION POUR LA COMPREHENSION DU DETERMINISME ENVIRONNEMENTAL DE LA PHENOLOGIE DES ARBRES

2.1. Améliorer la vraisemblance des modèles

Qu'il soit basé sur les processus ou corrélatif, la transférabilité d'un modèle (robustesse ou résistance de la qualité de l'évaluation des projections du modèle dans de nouvelles conditions environnementales) nécessite avant tout des données historiques importantes et fiables pour sa calibration (Peterson et al., 2015). Dans une review en cours de publication, 50 experts ont cherché à identifier les besoins et les priorités qui permettraient d'améliorer la transférabilité des modèles (Yates et al., 2018). Leurs conclusions sont que les connaissances sur les traits des espèces, l'acquisition de données de qualité et le développement des pratiques de transfert, sont essentiels pour améliorer la confiance dans les projections des modèles.

Nos résultats vont dans ce sens. Les modèles intégrant mathématiquement des relations de cause à effet entre différentes variables du milieu et le développement des plantes s'avèrent plus robustes pour projeter les dates de débourrement dans de nouvelles conditions environnementales que les modèles corrélatifs. Bien que l'un des avantages des modèles basés sur les processus soit de pouvoir mesurer les paramètres du modèle grâce à une approche empirique, ils utilisent encore souvent une approche de modélisation inverse pour estimer ces paramètres. Nos résultats mettent en avant qu'une combinaison entre l'approche expérimentale pour mesurer les paramètres et l'approche de modélisation inverse pour estimer les valeurs de ces paramètres à l'aide d'un algorithme d'optimisation et d'observations des dates de débourrement ou floraison, serait probablement une solution pour obtenir des modèles plus robustes.

Les analyses comparatives des modèles permettent de souligner le rôle crucial de certains paramètres qu'il faudra connaître avec précision pour que le modèle soit plus robuste (e.g. déterminisme environnemental de la levée de la dormance). Elles permettent également de mettre en évidence le rôle mineur d'autres paramètres, dont une connaissance approximative peut s'avérer suffisante dans un contexte donné. C'est par exemple ce que nos

résultats ont montré pour l'effet du découplage entre température de l'air et température du sol pendant la phase d'écodormance, qui semble jouer un rôle mineur chez nos espèces dans les conditions climatiques qui prévalent actuellement dans les Alpes.

Cependant la validation ou non d'hypothèses sur les processus biologiques à travers la modélisation dépend étroitement des données d'observations disponibles. Dans notre cas, si les données issues du programme de sciences participatives Phénoclim ont révélé leurs qualités pour le paramétrage des modèles phénologiques, elles ont peut-être montré leurs limites lors de nos tentatives de développement des modèles visant à affiner la représentation du déterminisme environnemental sur l'élongation cellulaire durant la phase d'écodormance. Le degré de précision d'un jeu de données peut s'avérer suffisant pour le paramétrage d'un type de modèle et insuffisant pour le paramétrage de modèles plus complexes.

2.2. Prendre en compte la diversité génétique pour simuler les événements phénologiques en montagne

Les traits phénologiques montrent généralement de forts niveaux de variabilité génétique entre populations et ces variations sont très souvent associées à de l'adaptation aux conditions climatiques locales (Etterson and Shaw, 2001 ; Franks et al., 2007 ; Franks et al., 2014). Une forte différenciation génétique spatiale a donc souvent été observée chez les espèces arborées (Rehfeldt, 1989 ; Hamrick, 2004 ; Savolainen et al., 2004 ; Vitasse et al., 2009). Dans le cas de différenciation génétique significative au sein de l'aire de répartition d'une espèce, les modèles phénologiques ne devraient pas avoir les mêmes valeurs de paramètres en tout point de l'aire. Les fonctions décrites par les paramètres des modèles rendent compte de la plasticité des caractères phénologiques en réponse à la température, et les valeurs de ces paramètres sont associées aux gènes qui déterminent la phénologie d'un individu. Nous n'avons pas évalué dans cette thèse par le biais des modèles, tel que proposé dans Chuine et al., (2000), le niveau potentiel de différentiation de la phénologie de nos espèces le long des gradients d'altitude. Cela représente une perspective à ce travail qui pourrait permettre de raffiner les prédictions des modèles si les niveaux de différenciation s'avèrent significatifs.

Au cours de nos analyses nous nous sommes interrogés quant à l'importance de prendre en compte la diversité génétique dans nos modèles. La question s'est particulièrement posée

pour le mélèze pour qui les efficiences et les robustesses des modèles se sont avérées moins élevées que pour les autres espèces. Nous avons dans un premier temps pensé à une incertitude venant de la qualité des données. Cette hypothèse a rapidement été écartée car l'observation des événements phénologiques chez cette espèce n'est pas plus difficile que pour les autres, voire même plus facile que pour l'épicéa qui est sempervirent et pour lequel nous obtenons les meilleurs modèles. Nous avons ensuite émis l'hypothèse que nos modèles développés pour le mélèze ne prenaient pas en compte un/des mécanisme(s) physiologique(s) important(s). Nous avons testé des modèles prenant en compte la photopériode (Gaüzere et al., 2017), sans grand succès. Nous pensions également que la prise en compte de la température du sol pourrait améliorer les modèles étant donné que cette espèce est confrontée aux couvertures neigeuses au cours de l'hiver et du printemps. Encore une fois, cette tentative n'a pas porté satisfaction. Notre troisième hypothèse concerne l'effet possible d'une différenciation génétique de la phénologie de cette espèce dans les Alpes. Bien que d'un point de vue de la diversité génétique neutre, le mélèze ne montre aucune différenciation génétique significative le long des gradients altitudinaux dans les Alpes, probablement du fait de flux de gènes très forts notamment via le pollen anémochore (Nardin et al., 2015), une différenciation des caractères adaptatifs tels que les caractères phénologiques reste possible, comme cela a été observé chez d'autres espèces arborées (Vitasse et al., 2009). Nous avons essayé de calibrer nos modèles en distinguant les populations de basse et de haute altitude, mais cela n'a pas amélioré les prédictions des modèles.

Un autre effet lié à la diversité génétique est la présence du mélèze hybride, *Larix x eurolepis* (Henry) dans les Alpes, et la possibilité que certains individus suivis dans le réseau Phénoclim soient en fait du mélèze hybride. Nous ne savons pas si la phénologie de l'hydrique est significativement différente de celle de *Larix decidua*, mais il serait nécessaire dans un premier temps de vérifier l'identité taxonomique des individus suivis dans Phénoclim. Un appel a contribution des observateurs du réseau pourrait être envisagé.

La compréhension du déterminisme environnemental et génétique des événements phénologiques du mélèze est un aspect qui doit être poursuivit après ce travail de thèse.

3. ESTIMER LES PRESSIONS DE SELECTION SUR LES TRAITS PHENOLOGIQUES EN MONTAGNE

La phénologie foliaire chez les arbres remplit les trois conditions requises pour qu'un caractère soit potentiellement adaptatif (i.e. capable de répondre aux pressions de sélection) (Howe et al., 2003) : il existe une forte variabilité génétique des événements phénologiques au sein des populations (Baliuckas et al., 2005), ce sont des caractères qui présentent une forte héritabilité (Howe et al., 2000) et enfin les traits phénologiques sont corrélés avec la fitness de l'individu (Chuine and Beaubien, 2001).

Le paysage adaptatif est un concept en évolution qui permet de modéliser les variations de la valeur sélective en fonction de l'expression des traits phénotypiques par les individus. Il permet ainsi d'estimer les trajectoires adaptatives des populations (Wright, 1932 ; Arnold et al., 2001). On considère la plasticité comme adaptative lorsqu'elle permet à un phénotype de se rapprocher suffisamment de son optimum (qui génère la valeur sélective maximale) et comme mal-adaptative lorsqu'elle entraine le phénotype dans la direction opposée à son optimum (Ghalambor et al., 2007) (Figure 1). Ainsi, les notions de plasticité adaptative ou mal-adaptative sont intimement liées à ce concept de paysage adaptatif, puisqu'elles dépendent de la définition d'optimums phénotypiques attachés à différents environnements. L'estimation des paysages adaptatifs est compliquée notamment chez les espèces arborées car elle implique de suivre le succès de reproduction des arbres sur de grandes périodes de temps. Cette difficulté est d'autant plus forte si on s'intéresse à des traits d'adaptation au climat, les conditions climatiques étant très variables entre années, d'où l'importance d'avoir recourt à la modélisation.

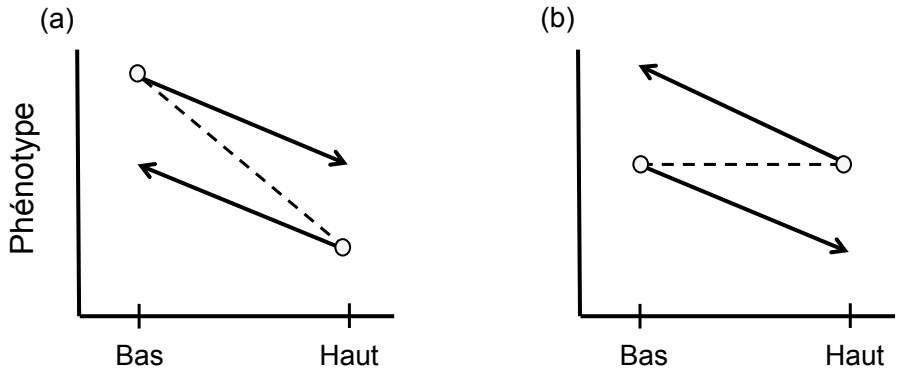


FIGURE 1 : Illustration du concept de valeur adaptative de la plasticité phénotypique. Norme de réaction adaptative (a) et mal-adaptative (b) d'une espèce en fonction d'un changement d'environnement, du bas au haut du gradient d'altitude. Les cercles indiquent les phénotypes des sites natifs. Les flèches représentent le phénotype que le génotype exprimera dans le nouvel environnement. Les lignes noires représentent les normes de réaction. Un génotype polyvalent qui produit le phénotype parfait dans les deux environnements est présenté comme une ligne noire en pointillée.
Extrait de Ghalambor et al., (2007).

Une manière de mesurer quantitativement la direction et la force de la sélection agissant sur un trait dans les climats actuels et futurs est d'estimer les gradients de sélection grâce à des modèles tels que PHENOFIT (Gaüzere et al. In prep) (Figure 2). En effet, le modèle PHENOFIT décrit la relation entre la date de débourrement et la valeur sélective. En faisant varier artificiellement la date de débourrement dans le modèle en tout point de l'aire de répartition de l'espèce, on peut construire en tout point de l'aire le paysage adaptatif et estimer le gradient de sélection sur ce trait. Nous n'avons pas pu, par manque de temps, estimer les pressions de sélection qui s'exercent sur les dates de débourrement du mélèze, du frêne et du bouleau le long des gradients d'altitude dans les Ecrins. Réaliser ces estimations représente une perspective à ce travail de thèse.

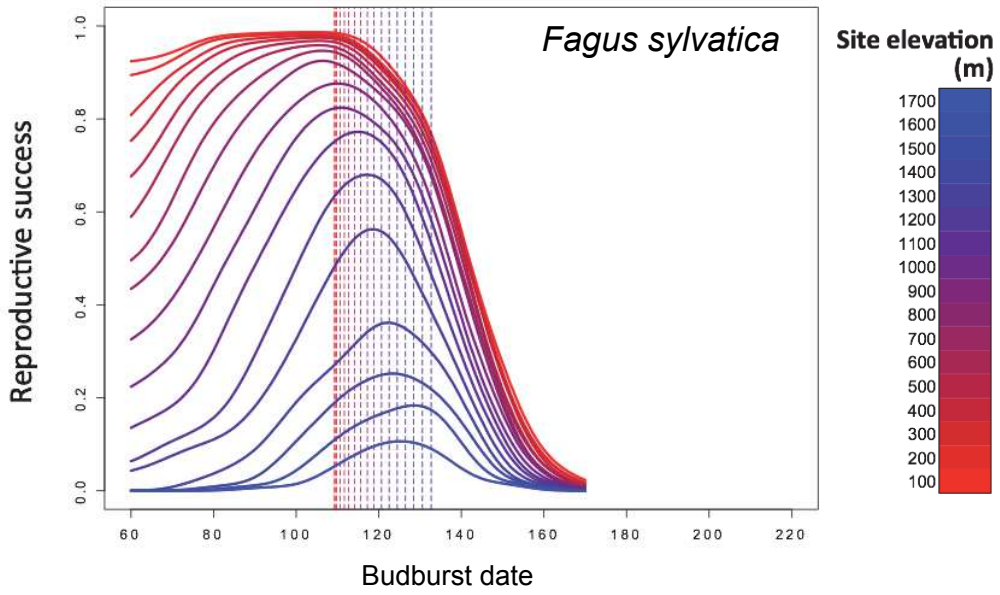


FIGURE 2 : Représentation des paysages adaptatifs simulés par le modèle PHENOFIT pour le hêtre le long d'un gradient d'altitude dans les Pyrénées Les lignes pleines représentent les optimums phénotypiques. Les droites en pointillé sont les dates de débourrement in situ à chaque altitude.
Extrait de Gaüzere et al. In prep.

4. AMELIORER LES PREDICTIONS DES MODELES D'AIRE DE REPARTITION BASES SUR LES PROCESSUS A FINE RESOLUTION SPATIALE

La réalisation des simulations à 50 mètres de résolution spatiale avec PHENOFIT a nécessité un temps important de préparation des données climatiques. En effet, la génération par downscaling des 7 paramètres climatiques au pas de temps journalier à cette échelle (426 343 pixels) et sur 150 ans avec deux scénarios climatiques, a été compliquée techniquement. Le temps de calcul, l'espace de stockage, la manipulation des données et enfin le temps des simulations de PHENOFIT, ne permettent pas de réaliser ce travail facilement. Réaliser des simulations avec un modèle basé sur les processus à une échelle globale, régionale ou locale n'implique pas les mêmes contraintes et exigences techniques, ce qui est également vrai pour l'interprétation des résultats.

En effet, plus l'échelle spatiale est large, (e.g. étude des gradients altitudinaux), plus la prise en compte de l'ensemble des processus impliqués dans la niche réalisée des espèces devient importante relativement aux processus impliqués dans la niche fondamentale. De plus, la qualité des données de présence et d'absence des espèces utilisées pour valider les prédictions du modèle, tend à diminuer également avec l'échelle spatiale par manque de pression d'échantillonnage.

Comme nous l'avons vu dans le chapitre 4, les limites altitudinales des espèces prédites par le modèle sont potentielles car les processus impliqués dans la dispersion et la démographie, n'ont pas été pris en compte ainsi que les perturbations, interactions biotiques et l'utilisation des terres par l'homme. Il a été montré que la capacité de dispersion, les facteurs biotiques, la compétition intra et inter-spécifique ou encore la fragmentation du paysage et les perturbations, limiteraient les espèces à se déplacer aussi rapidement que leur enveloppe bioclimatique (Meier et al., 2012 ; Fordham et al., 2013a ; Fordham et al., 2013b ; Saltré et al., 2015).

Le modèle PHENOFIT a déjà été couplé avec un model démographique simple et un model phénoménologique (non mécaniste) de migration basé sur le processus ponctuel de Gibbs qui prend en compte la dispersion et la compétition intra-spécifique (Saltré et al., 2013 ; Saltré et al., 2015). Les résultats de ces simulations mettent en avant que la fragmentation du paysage est un paramètre important à prendre en compte dans les simulations. La topographie est également prise en compte dans le modèle, par la probabilité d'établissement de l'espèce pondérée par la pente. Nous pourrions assez facilement utiliser cette même méthode de couplage de modèles pour affiner nos simulations. Pour ce faire, il faudrait cartographier sur notre zone d'étude les individus à l'échelle du peuplement. Cette cartographie se ferait sur une zone de front de colonisation et sur une autre zone au centre du peuplement, à plus basse altitude.

La compétition intra et inter-spécifique doit également être prise en compte pour estimer au mieux la migration des trois espèce sur la zone d'étude. Avec la nouvelle version de PHENOFIT (version 5) qui est en cours de validation, il sera possible d'intégrer ces deux effets. Nous avons pu réaliser des simulations pour seulement trois espèces sur la région des Ecrins, mais d'autres espèces sont présentes notamment le hêtre (*Fagus sylvatica* L.) ou encore le sapin (*Abies alba* Mill.). Le pin cembro (*Pinus cembra* L.) est également une espèce

intéressante à prendre en compte car il est présent à la limite supérieure de la forêt (*treeline*) souvent en compagnie du mélèze. Le modèle PHENOFIT a été calibré pour le hêtre et le sapin grâce à des données provenant de gradients pyrénéens (Gaüzere et al. In prep). Un premier essai de simulation avec PHENOFIT 5 avec ces deux espèces en plus de nos trois espèces pourrait être réalisé une fois la validation du modèle terminée.

Si l'on voulait aller encore plus loin dans la prise en compte des facteurs biotiques et des interactions entre espèces dans notre étude, il serait également nécessaire de considérer les attaques parasitaires ou de défoliateurs. Le mélèze subit par exemple des attaques de la tordeuse du mélèze (*Zeiraphera griseana* Hb.) selon une fréquence de 4, 8 et 16 ans. Il a été montré que la répartition de cet insecte défoliateur devrait remontée en altitude (Saulnier et al., 2017). Les dynamiques entre l'insecte de son hôte pourraient être modifiées dans le futur.

Enfin, les perturbations naturelles tel que les avalanches, la turbidité du vent sur les crêtes ou les sommets, les crues torrentielles ou encore les incendies, sont des facteurs qui affectent la répartition des espèces en montagne, et qui nécessiteraient probablement un couplage de PHENOFIT avec d'autres types de modèles simulant ce genre d'événements.

5. COMMENT LA RECHERCHE EN BIOGEOGRAPHIE ET ECOLOGIE PEUT-ELLE AIDER À GERER LES MILIEUX DE MONTAGNE DANS LE FUTUR ?

Au cours de ce travail nous avons identifié différents bénéfices et risques encourus par les arbres liés à l'impact du réchauffement climatique sur l'occurrence de leurs événements phénologiques (Table 1). Nous avons vu également que ces variations spatio-temporelles de dates de débourrement et de floraison auront des impacts directs sur la valeur sélective des individus et, *in fine* sur la répartition des l'espèces. Une colonisation des espèces arborées vers les sommets, déjà amorcée, et des risques de dépérissement en fond de vallée sont à considérer dans les orientations de la gestion des espaces naturels.

	Processus liés	Bénéfices	Risques	Zones concernées sur le gradient
Débourrement/floraison plus précoces	Accélération de l'élongation cellulaire durant l'écodormance liée à l'augmentation des températures de printemps Conditions plus favorables pour l'accumulation de chilling (à haute altitude seulement)	Augmentation de la durée de la saison de végétation qui augmente : - la probabilité des fruits à arriver à maturité - la croissance potentielle - la mise en réserve	Augmentation des dommages liés au gel tardif Stress hydrique estival plus précoce lié à une diminution plus précoce de la réserve en eau du sol	Basse et Haute altitudes
Débourrement/floraison plus tardifs	Retard de la levée de dormance causé par le réchauffement hivernal	Diminution des risques liés au gel tardifs	Diminution de la durée de la saison de végétation qui diminue : - La probabilité des fruits à arriver à maturité - la croissance potentielle - la mise en réserve Problèmes de développement des bourgeons	Basse altitude

Table 1 : Synthèse des bénéfices et des risques encourus par une phénologie printanière précoce ou tardive chez les arbres en réponse au réchauffement climatique

Des interrogations se posent donc concernant les impacts de ces changements de paysages sur les fonctions et les services écosystémiques et sur la diversité spécifique caractéristique des milieux ouverts (prairies sub-alpines et pelouses alpines) qui vont être colonisés petit à petit par les espèces arborées.

Les espaces protégés sont ambivalents sur la question de « laisser faire » la nature ou « intervenir ». Globalement, la ligne directrice est d'intervenir le moins possible sur les milieux mais d'intervenir pleinement pour ne pas voir disparaître des espèces jugées patrimoniales. Parmi les espèces emblématiques ou patrimoniales qui suscitent des plans de gestion adaptés à leur conservation, nous pouvons citer dans les Ecrins le tétra lyre (*Lyrurus tetrix* L.), ou encore la reine des Alpes (*Eryngium alpinum* L.). Pour ces espèces le maintien des milieux ouverts fait parti des directives de ces mesures de gestion spécifique et sont généralement liées à des conventions agri-environnementales avec les éleveurs. Au niveau de la *treeline*, la colonisation forestière peut être maitrisée par la gestion forestière. Il faut toutefois prendre en compte que la pente, l'accessibilité aux parcelles et la courte période possible pour intervenir due à la présence de la neige, limitent bien souvent l'exploitation forestière de ces zones. Un autre élément à prendre en compte est le morcellement de la forêt privée qui implique un grand nombre de propriétaires de moins de 4 ha et ainsi non soumis à

un plan simple de gestion[1]. Dans les Ecrins 47% de la forêt est privée et le morcellement est important.

La colonisation forestière et la fermeture des milieux ouverts amènent donc à s'interroger sur les orientations de gestions du cœur des parcs naturels où les interventions forestières sont possibles tout en étant limitées et encadrées afin de laisser les milieux évoluer naturellement.

Les directives de gestion forestière actuelles visant à anticiper d'éventuels futurs dégâts lié au réchauffement climatique, privilégient la diversité intra et inter-spécifique et la diversité structurale des peuplements. En montagne, les régimes sylvicoles de futaie jardinée et irrégulière sont les plus développés et intègrent ces critères.

La recherche en biogéographie et écologie, notamment grâce aux outils de modélisation, permet d'apporter des éléments de réponse sur la dynamique future des écosystèmes face au réchauffement climatique. Cela nécessite de relier des processus se produisant à différentes échelles spatiales et temporelles et de coupler différents types de modèles. Les approches de modélisation basées sur les processus utilisées au cours de ce travail me semblent à ce jour les meilleurs outils pour intégrer ces dynamiques, mais le chemin est encore long pour arriver à des simulations suffisamment fiables qui pourront alimenter les réflexions sur de nouvelles pratiques de gestion.

[1] Au dessus de 25 ha, un propriétaire forestier est dans l'obligation de suivre un plan simple de gestion

BIBLIOGRAPHIE

Corylus avellana L.

Aquarelle de Fabrice Bonne

Addicott, F.T., 1968. Environmental Factors in the Physiology of Abscission. Plant Physiol. 43, 1471–1479.

Aitken, S.N., Yeaman, S., Holliday, J.A., Wang, T., Curtis-McLane, S., 2008. Adaptation, migration or extirpation: climate change outcomes for tree populations. Evol. Appl. 1, 95–111.

Alberto, F.J., Aitken, S.N., Alia, R., Gonzalez-Martinez, S.C., Hanninen, H., Kremer, A., Lefevre, F., Lenormand, T., Yeaman, S., Whetten, R., Savolainen, O., 2013. Potential for evolutionary responses to climate change - evidence from tree populations. Glob Chang Biol 19, 1645–1661.

Arnold, S.J., Pfrender, M.E., Jones, A.G., 2001. The adaptive landscape as a conceptual bridge between micro- and macroevolution. Genetica.

Asse, D., Chuine, I., Vitasse, Y., Yoccoz, N.G., Delpierre, N., Badeau, V., Delestrade, A., Randin, C.F., 2018. Warmer winters reduce the advance of tree spring phenology induced by warmer springs in the Alps. Agric. For. Meteorol. 252, 220–230.

Austin, M.P., Van Niel, K.P., 2010. Improving species distribution models for climate change studies: variable selection and scale. J. Biogeogr. 38, 1–8.

Bacles, C.F.E., Lowe, A.J., Ennos, R.A., 2006. Effective seed dispersal across a fragmented landscape. Science. 311, 628.

Baliuckas, V., Lagerström, T., Norell, L., Eriksson, G., 2005. Genetic variation among and within populations in Swedish species of Sorbus aucuparia L. and Prunus padus L. assessed in a nursery trial. Silvae Genet. 54, 1–8.

Barton, A.M., 1993. Factors controlling plant distributions: Drought, competition, and fire in montane pines in Arizona. Ecol. Monogr. 63, 367–397.

Basler, D., Körner, C., 2012. Photoperiod sensitivity of bud burst in 14 temperate forest tree species. Agric. For. Meteorol. 165, 73–81.

Beniston, M., Stephenson, D.B., Christensen, O.B., Ferro, C.A.T., Frei, C., Goyette, S., Halsnaes, K., Holt, T., Jylhä, K., Koffi, B., Palutikof, J., Schöll, R., Semmler, T., Woth, K., 2007. Future extreme events in European climate: An exploration of regional climate model projections. Clim. Change. 81, 71-95.

Berteaux, D., Réale, D., McAdam, A.G., Boutin, S., 2004. Keeping pace with fast climate change: Can Arctic life count on evolution?, in: Integrative and Comparative Biology. pp. 140–151.

Bhattacharya, M., 2013. Machine Learning for Bioclimatic Modelling. Int. J. Adv. Comput. Sci. Appl. 4, 1–8.

Bodin, J., Badeau, V., Bruno, E., Cluzeau, C., Moisselin, J.M., Walther, G.R., Dupouey, J.L., 2013. Shifts of forest species along an elevational gradient in Southeast France: Climate change or stand maturation? J. Veg. Sci. 24, 269–283.

Bradshaw, W.E., Holzapfel, C.M., 2001. Genetic shift in photoperiodic response correlated with global warming. Proc. Natl. Acad. Sci. 98, 14509–14511.

Brang, P., Breznikar, A., Hanewinkel, M., Jandl, R., Maier, B., 2013. Managing Alpine Forests in a Changing Climate. Intech 369–383.

Caffarra, A., Rinaldi, M., Eccel, E., Rossi, V., Pertot, I., 2012. Modelling the impact of climate change on the interaction between grapevine and its pests and pathogens: European grapevine moth and powdery mildew. Agric. Ecosyst. Environ. 148, 89–101.

Cannell, M.G.R., Smith, R.I., 1986. Climatic Warming, Spring Budburst and Forest Damage on Trees. J. Appl. Ecol. 23, 177.

Carrillo, C.M., Ault, T.R., Wilks, D.S., 2018. Spring Onset Predictability in the North American Multimodel Ensemble. J. Geophys. Res. Atmos. 123, 5913–5926.

Charmantier, A., McCleery, R.H., Cole, L.R., Perrins, C., Kruuk, L.E.B.B., Sheldon, B.C., 2008. Adaptive Phenotypic Plasticity in Response to Climate Change in a. Science (80-.). 320, 800–803.

Cheaib, A., Badeau, V., Boe, J., Chuine, I., Delire, C., Dufrêne, E., François, C., Gritti, E.S., Legay, M., Pagé, C., Thuiller, W., Viovy, N., Leadley, P., 2012. Climate change impacts on tree ranges: Model intercomparison facilitates understanding and quantification of uncertainty. Ecol. Lett. 15, 533–544.

Chevin, L.M., Collins, S., Lefèvre, F., 2013. Phenotypic plasticity and evolutionary demographic responses to climate change: Taking theory out to the field. Funct. Ecol. 27, 967–979.

Chuine, I., 2010. Why does phenology drive species distribution? Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci. 365, 3149–3160.

Chuine, I., 2000. A Unified Model for Budburst of Trees. J. Theor. Biol. 207, 337–347.

Chuine, I., Beaubien, E.G., 2001. Phenology is a major determinant of tree species range. Ecol. Lett. 4, 500–510.

Chuine, I., Belmonte, J., Mignot, A., 2000. A modelling analysis of the genetic variation of phenology between tree populations. J. Ecol. 88, 561–570.

Chuine, I., Bonhomme, M., Legave, J.M., Garcia de Cortazar-Atauri, I., Charrier, G., Lacointe, A., Améglio, T., 2016. Can phenological models predict tree phenology accurately in the future? The unrevealed hurdle of endodormancy break. Glob. Chang. Biol. 22, 3444–3460.

Chuine, I., Cour, P., 1999. Climatic determinants of budburst seasonality in four temperate-zone tree species. New Phytol. 143, 339–349.

Chuine, I., De Cortazar-Atauri, I.G., Kramer, K., Hänninen, H., 2013. Plant development models, in: Phenology: An Integrative Environmental Science. pp. 275–293.

Chuine, I., Morin, X., Bugmann, H., 2010. Warming, Photoperiods, and Tree Phenology. Science 329, 277–278.

Chuine, I., Régnière, J., 2017. Process-Based Models of Phenology for Plants and Animals. Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 48, 159–182.

Clark, J.S., 1998. Why Trees Migrate So Fast: Confronting Theory with Dispersal Biology and the Paleorecord. Am. Nat. 152, 204–224.

Cooke, J.E.K., Weih, M., 2005. Nitrogen storage and seasonal nitrogen cycling in Populus: Bridging molecular physiology and ecophysiology. New Phytol.

Coutterand, S., 2010. Geomorphologic study of ice flows in north-western Alps during the upper Pleistocene. From the last glacial maximum to the first stages of deglaciation. Université de Savoie.

Davis, M.B., 1976. Pleistocene biogeography of temperate deciduous forests. Geosci. Man 13, 13–26.

Davis, M.B., Shaw, R.G., 2001. Range shifts and adaptive responses to Quaternary climate change. Science (80-.). 292, 673–679.

Davis, M.B., Shaw, R.G., 2001. Range shifts and adaptative responses to quaternary climate change. Science (80-.). 292, 673–679.

Delpierre, N., Soudani, K., François, C., Köstner, B., Pontailler, J.Y., Nikinmaa, E., Misson, L., Aubinet, M., Bernhofer, C., Granier, A., Grünwald, T., Heinesch, B., Longdoz, B., Ourcival, J.M., Rambal, S., Vesala, T., Dufrêne, E., 2009. Exceptional carbon uptake in European forests during the warm spring of 2007: A data-model analysis. Glob. Chang. Biol. 15, 1455–1474.

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. J. Biogeogr. 39, 2119–2131.

Downs, R., Bevington, J., 1981. Effect of temperature and photoperiod on growth and dormancy of Betula papyrifera. Am. J. Bot. 68, 795–800.

Dullinger, S., Gattringer, A., Thuiller, W., Moser, D., Zimmermann, N.E., Guisan, A., Willner, W., Plutzar, C., Leitner, M., Mang, T., Caccianiga, M., Dirnböck, T., Ertl, S., Fischer, A., Lenoir, J., Svenning, J.C., Psomas, A., Schmatz, D.R., Silc, U., Vittoz, P., Hülber, K., 2012. Extinction debt of high-mountain plants under twenty-first-century climate change. Nat. Clim. Chang. 2, 619–622.

Duputié, A., Massol, F., Chuine, I., Kirkpatrick, M., Ronce, O., 2012. How do genetic correlations affect species range shifts in a changing environment? Ecol. Lett. 15, 251–259.

Duputié, A., Rutschmann, A., Ronce, O., Chuine, I., 2015. Phenological plasticity will not help all species adapt to climate change. Glob. Chang. Biol. 21, 3062–3073.

Elith, J., Burgman, M.A., Regan, H.M., 2002. Mapping epistemic uncertainties and vague concepts in predictions of species distribution. Ecol. Modell. 157, 313–329.

Elton, C., 1927. Animal Ecology. Anim. Ecol. New impres, 207.

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., Dirnböck, T., Gégout, J.C., Gomez-Garcia, D., Grytnes, J.A., Heegaard, E., Hoistad, F., Nogués-Bravo, D., Normand, S., Puscas, M., Sebastià, 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. Glob. Chang. Biol. 17, 2330–2341.

Engler, R., Randin, C.F., Vittoz, P., Czáka, T., Beniston, M., Zimmermann, N.E., Guisan, A., 2009. Predicting future distributions of mountain plants under climate change: Does dispersal capacity matter? Ecography (Cop.). 32, 34–45.

Essl, F., Dullinger, S., Plutzar, C., Willner, W., Rabitsch, W., 2011. Imprints of glacial history and current environment on correlations between endemic plant and invertebrate species richness. J. Biogeogr. 38, 604–614.

Etterson, J.R., Shaw, R.G., 2001. Constraint to adaptative evolution in response to global warming. Science 294, 151-154.

Fleishman, E., Mac Nally, R., Fay, J.P., 2003. Validation tests of predictive models of butterfly occurrence based on environmental variables. Conserv. Biol. 17, 806–817.

Fordham, D.A., Akçakaya, H.R., Araújo, M.B., Keith, D.A., Brook, B.W., 2013a. Tools for integrating range change, extinction risk and climate change information into conservation management. Ecography (Cop.). 36, 956–964.

Fordham, D.A., Mellin, C., Russell, B.D., Akçakaya, R.H., Bradshaw, C.J.A., Aiello-Lammens, M.E., Caley, J.M., Connell, S.D., Mayfield, S., Shepherd, S.A., Brook, B.W., 2013b. Population dynamics can be more important than physiological limits for determining range shifts under climate change. Glob. Chang. Biol. 19, 3224–3237.

Franks, S.J., Sim, S., Weis, A.E., 2007. Rapid evolution of flowering time by an annual plant in response to a climate fluctuation. Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A. 104, 1278–82.

Franks, S.J., Weber, J.J., Aitken, S.N., 2014. Evolutionary and plastic responses to climate change in terrestrial plant populations. Evol. Appl. 7, 123–139.

Fu, Y.H., Piao, S., Op de Beeck, M., Cong, N., Zhao, H., Zhang, Y., Menzel, A., Janssens, I.A., 2014. Recent spring phenology shifts in western Central Europe based on multiscale observations. Glob. Ecol. Biogeogr. 23, 1255–1263.

Fu, Y.H., Zhao, H., Piao, S., Peaucelle, M., Peng, S., Zhou, G., Ciais, P., Song, Y., Vitasse, Y., Zeng, Z., Janssens, I. a, Huang, M., Menzel, A., Pen, J., 2015. Declining global warming effects on the phenology of spring leaf unfolding. Nature 526, 104–107.

Gauzere, J., Delzon, S., Davi, H., Bonhomme, M., Garcia de Cortazar-Atauri, I., Chuine, I., 2017. Integrating interactive effects of chilling and photoperiod in phenological process-based models. A case study with two European tree species: Fagus sylvatica and Quercus petraea. Agric. For. Meteorol. 244–245, 9–20.

Gehrig-Fasel, J., Guisan, A., Zimmermann, N.E., 2007. Tree line shifts in the Swiss Alps: Climate change or land abandonment? J. Veg. Sci. 18, 571–582.

Ghalambor, C.K., McKay, J.K., Carroll, S.P., Reznick, D.N., 2007. Adaptive versus non-adaptive phenotypic plasticity and the potential for contemporary adaptation in new environments. Funct. Ecol. 21, 394–407.

Gottfried, M., Pauli, H., Futschik, A., Akhalkatsi, M., Barančok, P., Benito Alonso, J.L., Coldea, G., Dick, J., Erschbamer, B., Fernández Calzado, M.R., Kazakis, G., Krajči, 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. Nat. Clim. Chang. 2, 111–115.

Grabherr, G., Gottfried, M., Pauli, H., 1994. Climate effects on mountain plants. Nature 369, 448–448.

Grinnell, J., 1917. Field Tests of Theories Concerning Distributional Control. Am. Nat. 51, 115–128.

Guisan, A., Thuiller, W., 2005. Predicting species distribution: Offering more than simple habitat models. Ecol. Lett. 8, 993-1009.

Guisan, A., Thuiller, W., Zimmermann, N.E., 2017. Habitat Suitability and Distribution Models: With Applications in R, Ecology, Biodiversity and Conservation.

Guisan, A., Zimmermann, N.E., 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. Ecol. Modell. 135, 147–186.

Güsewell, S., Furrer, R., Gehrig, R., Pietragalla, B., 2017. Changes in temperature sensitivity of spring phenology with recent climate warming in Switzerland are related to shifts of the preseason. Glob. Chang. Biol. 23, 5189–5202.

Halbritter, A.H., Alexander, J.M., Edwards, P.J., Billeter, R., 2013. How comparable are species distributions along elevational and latitudinal climate gradients? Glob. Ecol. Biogeogr. 22, 1228–1237.

Hampe, A., 2004. Bioclimateenvelope models: what they detect and what they hide. Glob. Ecol. Biogeogr. 13, 469–476.

Hamrick, J.L., 2004. Response of forest trees to global environmental changes, in: Forest Ecology and Management. pp. 323–335.

Heide, O.M., 1993. Daylength and thermal time responses of budburst during dormancy release in some northern deciduous trees. Physiol. Plant. 88, 531–540.

Hérault, B., Honnay, O., 2005. The relative importance of local, regional and historical factors determining the distribution of plants in fragmented riverine forests: An emergent group approach. J. Biogeogr. 32, 2069–2081.

Higgins, S.I., Clark, J.S., Nathan, R., Hovestadt, T., Schurr, F., Fragoso, J.M.V., Aguiar, M.R., Ribbens, E., Lavorel, S., 2003. Forecasting plant migration rates: Managing uncertainty for risk assessment. J. Ecol. 91, 341-347.

Hoch, G., 2005. Fruit-bearing branchlets are carbon autonomous in mature broad-leaved temperate forest trees. Plant, Cell Environ. 28, 651–659.

Hogg, E.H., Price, D.T., Black, T.A., 2000. Postulated feedbacks of deciduous forest phenology on seasonal climate patterns in the Western Canadian interior. J. Clim. 13, 4229–4243.

Howe, G.T., Aitken, S.N., Neale, D.B., Jermstad, K.D., Wheeler, N.C., Chen, T.H., 2003. From genotype to phenotype: unraveling the complexities of cold adaptation in forest trees. Can. J. Bot. 81, 1247–1266.

Howe, G.T., Saruul, P., Davis, J., Chen, T.H.H., 2000. Quantitative genetics of bud phenology, frost damage, and winter survival in an F 2 family of hybrid poplars. TAG Theor. Appl. Genet. 101, 632–642.

Huntley, B., Bartlein, P.J., Prentice, I.C., 1989. Climatic control of the distribution and abundance of beech (Fagus L.) in Europe and North America. J. Biogeogr. 16, 551–560.

Hutchinson, G.E., 1957. Concluding Remarks. Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol. 22, 415–427.

IPCC, 2014. Climate Change 2014 Synthesis Report Summary Chapter for Policymakers. Ipcc 31.

Iverson, L.R., Prasad, A.M., 1998. Predicting abundance of 80 tree species following climate change in the eastern United States. Ecol. Monogr. 68, 465–485.

Jandl, R., Cerbu, G., Hanewinkel, M., Berger, F., Gerosa, G., Schuler, S., 2013. Management Strategies to Adapt Alpine Space Forests to Climate Change Risks - An Introduction to the Manfred Project. Manag. Strateg. to Adapt Alp. Sp. For. to Clim. Chang. Risks 1–12.

Jump, A.S., Peñuelas, J., 2005. Running to stand still: Adaptation and the response of plants to rapid climate change. Ecol. Lett. 8, 1010–1020.

Kaartinen, R., Hardwick, B., Roslin, T., 2013. Using citizen scientists to measure an ecosystem service nationwide. Ecology 94, 2645–2652.

Kearney, M.R., Wintle, B.A., Porter, W.P., 2010. Correlative and mechanistic models of species distribution provide congruent forecasts under climate change. Conserv. Lett. 3, 203–213.

Keskitalo, J., 2005. A Cellular Timetable of Autumn Senescence. PLANT Physiol. 139, 1635–1648.

Kikuzawa, K., 1995. The basis for variation in leaf longevity of plants. Vegetatio 121, 89–100.

Kikuzawa, K., 1991. A Cost-Benefit Analysis of Leaf Habit and Leaf Longevity of Trees and Their Geographical. Am. Nat. 138, 1250–1263.

Kirkpatrick, M., Barton, N.H., 1997. Evolution of a species' range. Am. Nat. 150, 1–23.

Koike, T., 1990. Autumn coloring, photosynthetic performance and leaf development of deciduous broad-leaved trees in relation to forest succession. Tree Physiol. 7, 21–32.

Kollas, C., Randin, C.F., Vitasse, Y., Körner, C., 2014. Agricultural and Forest Meteorology How accurately can minimum temperatures at the cold limits of tree species be extrapolated from weather station data ? Agric. For. Meteorol. 184, 257–266.

Körner, C., Basler, D., 2010. Phenology Under Global Warming. Science (80-.). 327, 1461–1462.

Körner, C., Basler, D., Hoch, G., Kollas, C., Lenz, A., Randin, C.F., Vitasse, Y., Zimmermann, N.E., 2016. Where, why and how? Explaining the low temperature range limits of temperate tree species. J. Ecol. 104, 1076-1088.

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. Ecol. Lett. 15, 378-392.

Lacey, E.P., Roach, D.A., Herr, D., Kincaid, S., Perrott, R., 2003. Multigenerational effects of flowering and fruiting phenology in Plantago lanceolata. Ecology 84, 2462–2475.

Lang, G., Early, J., Martin, G., Darnell, R., 1987. Endo-, para-, and ecodormancy: physiological terminology and classification for dormancy research. HortScience. 22, 371-377.

Laube, J., Sparks, T.H., Estrella, N., Höfler, J., Ankerst, D.P., Menzel, A., 2014. Chilling outweighs photoperiod in preventing precocious spring development. Glob. Chang. Biol. 20, 170–182.

Lefèvre, F., Boivin, T., Bontemps, A., Courbet, F., Davi, H., Durand-Gillmann, M., Fady, B., Gauzere, J., Gidoin, C., Karam, M.J., Lalagüe, H., Oddou-Muratorio, S., Pichot, C., 2013. Considering evolutionary processes in adaptive forestry. Ann. For. Sci. 71, 723-739.

Lenihan, J.M., Neilson, R.P., 1993. A rule-based vegetation formation model for Canada. J. Biogeogr. 20, 615–628.

Lenoir, J., Gégout, J.C., Marquet, P.A., de Ruffray, P., Brisse, H., 2008. A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century. Science 320, 1768–71.

Lenormand, T., 2002. Gene flow and the limits to natural selection. Trends Ecol. Evol. 17, 183-189.

Lenz, A., Hoch, G., Körner, C., Vitasse, Y., 2016. Convergence of leaf-out towards minimum risk of freezing damage in temperate trees. Funct. Ecol. 30, 1480–1490.

Lenz, A., Hoch, G., Vitasse, Y., Körner, C., 2013. European deciduous trees exhibit similar safety margins against damage by spring freeze events along elevational gradients. New Phytol. 200, 1166–1175.

Levin, D.A., 2006. Flowering Phenology in Relation to Adaptive Radiation. Syst. Bot. 31, 239–246.

Levins, R., 1966. The strategy of model building in population biology. Am. Sci. 54, 421–431.

Loehle, C., LeBlanc, D., 1996. Model-based assessments of climate change effects on forests: A critical review. Ecol. Modell. 90, 1–31.

Malagi, G., Sachet, M.R., Citadin, I., Herter, F.G., Bonhomme, M., Regnard, J.L., Legave, J.M., 2015. The comparison of dormancy dynamics in apple trees grown under temperate and mild winter climates imposes a renewal of classical approaches. Trees - Struct. Funct. 29, 1365–1380.

Malcolm, J.R., Markham, A., Neilson, R.P., Garaci, M., 2002. Estimated migration rates under scenarios of global climate change. J. Biogeogr. 29, 835–849.

Matiu, M., Ankerst, D.P., Menzel, A., 2016. Asymmetric trends in seasonal temperature variability in instrumental records from ten stations in Switzerland, Germany and the UK from 1864 to 2012. Int. J. Climatol. 36, 13–27.

McKinley, D.C., Miller-Rushing, A.J., Ballard, H.L., Bonney, R., Brown, H., Cook-Patton, S.C., Evans, D.M., French, R.A., Parrish, J.K., Phillips, T.B., Ryan, S.F., Shanley, L.A., Shirk, J.L., Stepenuck, K.F., Weltzin, J.F., Wiggins, A., Boyle, O.D., Briggs, R.D., Chapin, S.F., Hewitt, D.A., Preuss, P.W., Soukup, M.A., 2017. Citizen science can improve conservation science, natural resource management, and environmental protection. Biol. Conserv. 208, 15–28.

Meier, E.S., Lischke, H., Schmatz, D.R., Zimmermann, N.E., 2012. Climate, competition and connectivity affect future migration and ranges of European trees. Glob. Ecol. Biogeogr. 21, 164–178.

Menzel, A., Sparks, T.H., Estrella, N., Koch, E., Aaasa, A., Ahas, R., Alm-Kübler, K., Bissolli, P., Braslavská, O., Briede, A., Chmielewski, F.M., Crepinsek, Z., Curnel, Y., Dahl, Å., Defila, C., Donnelly, A., Filella, Y., Jatczak, K., Måge, F., Mestre, A., Nordli, Ø., Peñuelas, J., Pirinen, P., Remišová, V., Scheifinger, H., Striz, M., Susnik, A., Van Vliet, A.J.H., Wielgolaski, F.E., Zach, S., Zust, A., 2006. European phenological response to climate change matches the warming pattern. Glob. Chang. Biol. 12, 1969–1976.

Messerli, P., 1987. The Development of Tourism in the Swiss Alps: Economic, Social, and Environmental Effects Experience and Recommendations from the Swiss MAB Programme. Mt. Res. Dev. 7, 13–23.

Morin, X., Augspurger, C., Chuine, I., 2007. Process-based modeling of species' distributions: What limits temperate tree species' range boundaries? Ecology 88, 2280–2291.

Morin, X., Chuine, I., 2005. Sensitivity analysis of the tree distribution model Phenofit to climatic input characteristics: Implications for climate impact assessment. Glob. Chang. Biol. 11, 1493–1503.

Morin, X., Lechowicz, M.J., Augspurger, C., O'keefe, J., Viner, D., Chuine, I., 2009. Leaf phenology in 22 North American tree species during the 21st century. Glob. Chang. Biol. 15, 961–975.

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.

Mountain Research Initiative EDW Working Group, 2015. Elevation-dependent warming in mountain regions of the world. Nat. Clim. Chang. 5, 424–430.

Myking, T., Heide, O.M., 1995. Dormancy release and chilling requirement of buds of latitudinal ecotypes of Betula pendula and B. pubescens. Tree Physiol. 15, 697–704.

Nardin, M., Musch, B., Rousselle, Y., Guérin, V., Sanchez, L., Rossi, J.P., Gerber, S., Marin, S., Pâques, L.E., Rozenberg, P., 2015. Genetic differentiation of European larch along an altitudinal gradient in the French Alps. Ann. For. Sci. 72, 517–527.

Nathan, R., Horvitz, N., He, Y., Kuparinen, A., Schurr, F.M., Katul, G.G., 2011. Spread of North American wind-dispersed trees in future environments. Ecol. Lett. 14, 211–219.

Nienstaedt, H., 1966. Dormancy and dormancy release in white spruce. For. Sci. 12, 374–384.

Oddou-Muratorio, S., Davi, H., 2014. Simulating local adaptation to climate of forest trees with a Physio-Demo-Genetics model. Evol. Appl. 7, 453–467. doi:10.1111/eva.12143

Odum, E.P., 1972. Fundaments of Ecology, Journal of Chemical Information and Modeling. 53, 653.

Parmesan, C., Yohe, G., 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. Nature 421, 37–42.

Patsiou, T.S., Conti, E., Zimmermann, N.E., Theodoridis, S., Randin, C.F., 2014. Topo-climatic microrefugia explain the persistence of a rare endemic plant in the Alps during the last 21 millennia. Glob. Chang. Biol. 20, 2286–2300.

Pauli, H., Gottfried, M., Reiter, K., Klettner, C., Grabherr, G., 2007. Signals of range expansions and contractions of vascular plants in the high Alps: Observations (1994-2004) at the GLORIA *master site Schrankogel, Tyrol, Austria. Glob. Chang. Biol. 13, 147-156.

Paulsen, J., Weber, U.M., Körner, C., 2000. Tree Growth near Treeline: Abrupt or Gradual Reduction with Altitude? Arctic, Antarct. Alp. Res. 32, 14–20.

Pearman, P., Guisan, A., Broennimann, O., Randin, C., in, 2008. Niche dynamics in space and time. Trends Ecol. Evol. 23, 149–158.

Pellerin, M., Delestrade, A., Yoccoz, N.G., 2012. Spring tree phenology in the Alps : effects of air temperature, altitude and local topography. Eur. J. For. Res. 1957–1965.

Pereira, H.M., Scharlemann, J.P.W., Fernandez-manjarrés, J.F., Araújo, M.B., 2011. Scenarios for Global Biodiversity in the 21st Century. Science. 1496.

Perry, T.O., 1971. Dormancy of trees in winter. Science. 171, 29–36.

Peterson, A.T., Papeş, M., Soberón, J., 2015. Mechanistic and Correlative Models of Ecological Niches. Eur. J. Ecol. 1.

Petit, R.J., Hampe, A., 2006. Some Evolutionary Consequences of Being a Tree. Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 37, 187–214.

Pigott, C.D., Huntley, J.P., 1981. Factors controlling the distribution of Tilia cordata at its northern limit of its geographical limits. III. Nature and Causes of Seed Sterility. New Phytol. 87, 817–839.

Post, E., 2003. Timing of Reproduction in Large Mammals, in: Schwartz, M.D. (Ed.), Phenology: An Integrative Environmental Science. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 437–449.

Pretzsch, H., Schütze, G., Uhl, E., 2013. Resistance of European tree species to drought stress in mixed versus pure forests: Evidence of stress release by inter-specific facilitation. Plant Biol. 15, 483–495.

Pulliam, H.R., 2000. On the relationship between niche and distribution. Ecol. Lett. 4, 349-361.

Quirino, B.F., Noh, Y.S., Himelblau, E., Amasino, R.M., 2000. Molecular aspects of leaf senescence. Trends Plant Sci. 5, 278–282.

Randin, C.F., Dirnböck, T., Dullinger, S., Zimmermann, N.E., Zappa, M., Guisan, A., 2006. Are niche-based species distribution models transferable in space? J. Biogeogr. 33, 1689–1703.

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. Glob. Chang. Biol. 15, 1557–1569.

Rathcke, B., Lacey, E.P., 1985. Phenological Patterns of Terrestrial Plants. Annu. Rev. Ecol. Syst. 16, 179–214.

Rebetez, M., Reinhard, M., 2008. Monthly air temperature trends in Switzerland 1901-2000 and 1975-2004. Theor. Appl. Climatol. 91, 27–34.

Reekie, E.G., Bazzaz, F.A., 2005. Reproductive Allocation in Plants, Reproductive Allocation in Plants.

Régnière, J., St-Amant, R., Duval, P., 2012. Predicting insect distributions under climate change from physiological responses: Spruce budworm as an example. Biol. Invasions 14, 1571–1586.

Rehfeldt, G.E., 1989. Genetic variances and covariances in freezing tolerance of lodgepole pine during early winter acclimation. Silvae Genet. 38, 133–137.

Rehfeldt, G.E., Ying, C.C., Spittlehouse, D.L., Hamilton, D.A., 1999. Genetic responses to climate in Pinus contorta: Niche breadth, climate change, and reforestation. Ecol. Monogr. 69, 375–407.

Reid, C., Reid, E.M., 1908. On the Pre-Glacial Flora of Britain. J. Linn. Soc. London, Bot. 38, 206–227.

Richardson, A.D., Keenan, T.F., Migliavacca, M., Ryu, Y., Sonnentag, O., Toomey, M., 2013. Climate change, phenology, and phenological control of vegetation feedbacks to the climate system. Agric. For. Meteorol.

Root, T., Price, J., Hall, K., Schneider, S., 2003. Fingerprints of global warming on wild animals and plants. Nature 421, 57–60.

Rosenzweig, M.L., 1987. Habitat selection as a source of biological diversity. Evol. Ecol. 1, 315–330.

Sakai, A., Larcher, W., 1987. Frost survival of plants: responses and adaptation to freezing stress, Ecological studies.

Saltré, F., Chuine, I., Brewer, S., Gaucherel, C., 2009. A phenomenological model without dispersal kernel to model species migration. Ecol. Modell. 220, 3546–3554.

Saltré, F., Duputié, A., Gaucherel, C., Chuine, I., 2015. How climate, migration ability and habitat fragmentation affect the projected future distribution of European beech. Glob. Chang. Biol. 21, 897–910.

Saltré, F., Saint-amant, R., Gritti, E.S., Brewer, S., Gaucherel, C., Davis, B.A.S., Chuine, I., 2013. Climate or migration : what limited European beech post-glacial colonization ?

Sarvas, R., 1974. Investigations on the Annual Cycle of Development of Forest Trees: II. Autumn dormancy and winter dormancy. Commun. Instituti For. Fenn. 84, 1–101.

Saulnier, M., Roques, A., Guibal, F., Rozenberg, P., Saracco, G., Corona, C., Edouard, J.L., 2017. Spatiotemporal heterogeneity of larch budmoth outbreaks in the French Alps over the last 500 years. Can. J. For. Res. 47, 667–680.

Savolainen, O., Bokma, F., García-Gil, R., Komulainen, P., Repo, T., 2004. Genetic variation in cessation of growth and frost hardiness and consequences for adaptation of Pinus sylvestris to climatic changes, in: Forest Ecology and Management. pp. 79–89.

Savolainen, O., Pyhäjärvi, T., Knürr, T., 2007. Gene Flow and Local Adaptation in Trees. Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 38, 595–619.

Schär, C., 2016. Climate extremes: The worst heat waves to come. Nat. Clim. Chang. 6, 128-129.

Scheifinger, H., Templ, B., 2016. Is citizen science the recipe for the survival of paper-based phenological networks in Europe? Bioscience.

Scherrer, D., Körner, C., 2011. Topographically controlled thermal-habitat differentiation buffers alpine plant diversity against climate warming. J. Biogeogr. 38, 406–416.

Schönswetter, P., Stehlik, I., Holderegger, R., Tribsch, A., 2005. Molecular evidence for glacial refugia of mountain plants in the European Alps. Mol. Ecol. 14, 3547–3555.

Schröter, D., Cramer, W., Leemans, R., Prentice, I.C., Araújo, M.B., Arnell, N.W., Bondeau, A., Bugmann, H., Carter, T.R., Gracia, C. a, de la Vega-Leinert, A.C., Erhard, M., Ewert, F., Glendining, M., House, J.I., Kankaanpää, S., Klein, R.J.T., Lavorel, S., Lindner, M., Metzger, M.J., Meyer, J., Mitchell, T.D., Reginster, I., Rounsevell, M., Sabaté, S., Sitch, S., Smith, B., Smith, J., Smith, P., Sykes, M.T., Thonicke, K., Thuiller, W., Tuck, G., Zaehle, S., Zierl, B., 2005. Ecosystem service supply and vulnerability to global change in Europe. Science 310, 1333–1337.

Schurr, F.M., Pagel, J., Cabral, J.S., Groeneveld, J., Bykova, O., O'Hara, R.B., Hartig, F., Kissling, W.D., Linder, H.P., Midgley, G.F., Schröder, B., Singer, A., Zimmermann, N.E., 2012. How to understand species' niches and range dynamics: A demographic research agenda for biogeography. J. Biogeogr. 39, 2146–2162.

Schwartz, M.D., 2013. Phenology: An integrative environmental science. Phenol. An Integr. Environ. Sci. 9789400769, 1–610.

Shao, G., Halpin, P.N., 1995. Climatic controls of eastern North American coastal tree and shrub distributions. J. Biogeogr. 22, 1083–1089.

Smart, C.M., 1994. Gene expression during leaf senescence. New Phytol. 126, 419–448.

Sparks, T., Crick, H.Q.P., Dunn, P.O., Sokolov, L.V., 2003. Phenology of selected lifeforms: birds., in: Phenology: An Integrative Environmental Science. London, UK: Kluwer Academic, pp. 421–436.

Stehlik, I., Schneller, J.J., Bachmann, K., 2001. Resistance or emigration: Response of the high-alpine plant Eritrichium nanum (L.) Gaudin to the ice age within the Central Alps. Mol. Ecol. 10, 357–370.

Steinbauer, M.J., Grytnes, J.A., Jurasinski, G., Kulonen, A., Lenoir, J., Pauli, H., Rixen, C., Winkler, M., Bardy-Durchhalter, M., Barni, E., Bjorkman, A.D., Breiner, F.T., Burg, S., Czortek, P., Dawes, M.A., Delimat, A., Dullinger, S., Erschbamer, B., Felde, V.A., Fernández-Arberas, O., Fossheim, K.F., Gómez-García, D., Georges, D., Grindrud, E.T., Haider, S., Haugum, S. V., Henriksen, H., Herreros, M.J., Jaroszewicz, B., Jaroszynska, F., Kanka, R., Kapfer, J., Klanderud, K., Kühn, I., Lamprecht, A., Matteodo, M., Di Cella, U.M., Normand, S., Odland, A., Olsen, S.L., Palacio, S., Petey, M., Piscová, V., Sedlakova, B., Steinbauer, K., Stöckli, V., Svenning, J.C., Teppa, G., Theurillat, J.P., Vittoz, P., Woodin, S.J., Zimmermann, N.E., Wipf, S., 2018. Accelerated increase in plant species richness on mountain summits is linked to warming. Nature 556, 231–234.

Svenning, J.C., Skov, F., 2004. Limited filling of the potential range in European tree species. Ecol. Lett. 7, 565–573.

Thomas, B., 1997. Bud Dormancy. Photoperiod. Plants (Second Ed). 279–316.

Thomas, C.D., Cameron, A., Green, R.E., Bakkenes, M., Beaumont, L.J., Collingham, Y.C., Erasmus, B.F.N., Ferreira De Siqueira, M., Grainger, A., Hannah, L., Hughes, L., Huntley, B., Van Jaarsveld, A.S., Midgley, G.F., Miles, L., Ortega-Huerta, M.A., Peterson, A.T., Phillips, O.L., Williams, S.E., 2004. Extinction risk from climate change. Nature 427, 145–148.

Thuiller, W., 2004. Patterns and uncertainties of species' range shifts under climate change. Glob. Chang. Biol. 10, 2020–2027.

Thuiller, W., 2003. BIOMOD - Optimizing predictions of species distributions and projecting potential future shifts under global change. Glob. Chang. Biol. 9, 1353–1362.

Thuiller, W., Araújo, M.B., Pearson, R.G., Whittaker, R.J., Brotons, L., Lavorel, S., 2004. Biodiversity conservation: Uncertainty in predictions of extinction risk. Nature 430.

Thuiller, W., Lavorel, S., Araujo, M.B., Sykes, M.T., Prentice, I.C., 2005. Climate change threats to plant diversity in Europe. Proc. Natl. Acad. Sci. 102, 8245–8250.

Travis, J.M.J., 2003. Climate change and habitat destruction: A deadly anthropogenic cocktail, in: Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. pp. 467–473.

Vitasse, Y., Delzon, S., Bresson, C.C., Michalet, R., Kremer, A., 2009. Altitudinal differentiation in growth and phenology among populations of temperate-zone tree species growing in a common garden. Can. J. For. Res. 39, 1259–1269.

Vitasse, Y., Hoch, G., Randin, C.F., Lenz, A., Kollas, C., Körner, C., 2012. Tree recruitment of European tree species at their current upper elevational limits in the Swiss Alps. J. Biogeogr. 39, 1439–1449.

Vitasse, Y., Hoch, G., Randin, C.F., Lenz, A., Kollas, C., Scheepens, J.F., Körner, C., 2013. Elevational adaptation and plasticity in seedling phenology of temperate deciduous tree species. Oecologia 171, 663–678.

Vitasse, Y., Schneider, L., Rixen, C., Christen, D., Rebetez, M., 2018. Increase in the risk of exposure of forest and fruit trees to spring frosts at higher elevations in Switzerland over the last four decades. Agric. For. Meteorol. 248, 60–69.

Vitasse, Y., Signarbieux, C., Fu, Y.H., 2017. Global warming leads to more uniform spring phenology across elevations. Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A. 201717342.

Volis, S., 2007. Correlated patterns of variation in phenology and seed production in populations of two annual grasses along an aridity gradient. Evol. Ecol. 21, 381–393.

Walther, G.R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T.J.C., Fromentin, J.M., Hoegh-Guldberg, O., Bairlein, F., 2002. Ecological responses to recent climate change. Nature 416, 389–395.

Welling, A., Kaikuranta, P., Rinne, P., 1997. Photoperiodic induction of dormancy and freezing tolerance in Betula pubescens. Involvement of ABA and dehydrins. Physiol. Plant. 100, 119–125.

Whitman, T.G., Young, W.P., Martinsen, G.D., Gehring, C.A., Schweitzer, J.A., Shuster, S.M., Wimp, G.M., Fischer, D.G., Bailey, J.K., Lindroth, R.L., Woolbright, S., Kuske, C.R., 2003. Community and ecosystem genetic: a consequence of the extended phenotype. Ecology 84, 559–573.

Wilfried, T., Maya, G., Damien, G., Richard, B., Loïc, C., Luc, G., Julien, R., Cristina, R., Jérémie, V.E., E., Z.N., Sébastien, L., 2014. Are different facets of plant diversity well protected against climate and land cover changes? A test study in the French Alps. Ecography (Cop.). 37, 1254–1266.

Wright, S., 1932. The roles of mutation, inbreeding, crossbreeding and selection in evolution. Proc. Sixth Int. Congr. Genet. doi:citeulike-article-id:1586133

Yates, K.L., Bouchet, P.J., Caley, M.J., Mengersen, K., Randin, C.F., Parnell, S., Fielding, A.H., Bamford, A.J., Ban, S., Barbosa, A.M., Dormann, C.F., Elith, J., Embling, C.B., Ervin, G.N., Fisher, R., Gould, S., Graf, R.F., Gregr, E.J., Halpin, P.N., Heikkinen, R.K., Heinänen, S., Jones, A.R., Krishnakumar, P.K., Lauria, V., Lozano-Montes, H., Mannocci, L., Mellin, C., Mesgaran, M.B., Moreno-Amat, E., Mormede, S., Novaczek, E., Oppel, S., Ortuño Crespo, G., Peterson, A.T., Rapacciuolo, G., Roberts, J.J., Ross, R.E., Scales, K.L., Schoeman, D., Snelgrove, P., Sundblad, G., Thuiller, W., Torres, L.G., Verbruggen, H., Wang, L., Wenger, S., Whittingham, M.J., Zharikov, Y., Zurell, D., Sequeira, A.M.M., 2018. Outstanding Challenges in the Transferability of Ecological Models. Trends Ecol. Evol.

Yu, H., Luedeling, E., Xu, J., 2010. Winter and spring warming result in delayed spring phenology on the Tibetan Plateau. Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A. 107, 22151–22156.

Zohner, C.M., Benito, B.M., Svenning, J.C., Renner, S.S., 2016. Day length unlikely to constrain climate-driven shifts in leaf-out times of northern woody plants. Nat. Clim. Chang. 6, 1120–1123.

ANNEXES

Larix decidua Mill.

Aquarelle de Fabrice Bonne

ANNEXE 1

Description détaillée du modèle PHENOFIT

Annexe 1 : Description détaillée du modèle PHENOFIT

PHENOFIT est un modèle qui pour un individu moyen d'une espèce ou d'une population donnée, calcule une probabilité de présence sur plusieurs années, estimée par le produit de la probabilité annuelle de survie et de la probabilité annuelle de produire des graines viables. Les paramètres du modèle sont ajustés sur des observations moyennées sur plusieurs individus d'une population. Les résultats du modèle se présentent sous formes de sorties ponctuelles, qui sont ensuite extrapolées pour rendre compte d'une aire de répartition potentielle.

PHENOFIT est composé de plusieurs sous modèles mécanistes :

- des modèles phénologiques pour le débourrement, la floraison, la maturation des fruits, et la senescence foliaire (Chuine, 2000) ;
- un modèle de résistance au gel (Leinonen, 1996) ;
- un modèle de survie (Chuine and Beaubien, 2001) ;
- un modèle de succès reproducteur (Chuine and Beaubien, 2001).

Tous les paramètres de ces modèles sont ajustés à partir d'observations des différents traits simulés. La répartition actuelle des espèces n'intervient pas dans l'ajustement des paramètres, excepté pour le modèle de survie à la sécheresse pour lequel aucune donnée n'existe. Les modèles de résistance au gel, de survie et de succès reproducteur sont en un lieu donné lié au cycle annuel de développement de l'espèce. La survie est réduite si une forte sécheresse intervient entre le débourrement et la coloration des feuilles et le succès reproducteur est réduit si un gel intervient pendant la floraison.

Chaque année *k*, à l'emplacement *n*, la probabilité de présence ($F_{n,k}$) d'un individu d'une espèce est estimée comme le produit de sa probabilité annuelle de survie ($S_{n,k}$) et de sa probabilité annuelle de se reproduire ($R_{n,k}$) :

$$F_{n,k} = S_{n,k} \times R_{n,k} \qquad \text{(Eq. 1)}$$

$$\mathrm{F}n = \begin{cases} 0 & \text{si } S_k = 0 \\ \frac{1}{k}\sum_k F_k & \text{si } S_k > 0 \end{cases} \qquad \text{(Eq. 2)}$$

1. Survie

La probabilité annuelle de survie à l'année k est le produit de la probabilité annuelle de survivre au gel (Sf_k) et de la probabilité annuelle de survivre à la sécheresse (Sd_k) :

$$S_{n,k} = Sf_{n,k} \times Sd_{n,k} \quad \text{(Eq. 3)}$$

$$Sf_{n,k} = \prod_{j=1}^{365} Sf_{j,n,k} \quad \text{(Eq. 4)}$$

La mort par le gel intervient quand la température minimum journalière (T_i) descend en dessous d'une température seuil, spécifique à chaque espèce (Tα). La résistance au gel est la plus élevée pendant la phase de dormance et la plus faible pendant le débourrement.

$$Sf_j = \begin{cases} 0 \text{ si } T_{i,j} \leq T_\alpha \\ 0.5 \text{ si } T_\alpha \leq T_{i,j} \leq 0.9T_\alpha \\ 0 \text{ si } T_{i,j} \geq 0.9T_\alpha \end{cases} \quad \text{(Eq. 5)}$$

Dans cette version de PHENOFIT, la probabilité de survie à la sécheresse ou aux inondations a été estimée de la façon suivante. Nous avons utilisé les bornes de précipitation annuelles pour une espèce. Si un lieu donné est caractérisé par un niveau annuel de précipitations compris entre ces bornes, la survie de l'espèce pour cette année en ce lieu est de 1. En dehors de ces bornes la survie est fixée à 0.1 (Morin and Chuine, 2005).

2. Succès reproducteur

La probabilité de produire des graines viables (R_{nk}) est estimée par le produit de la proportion de fleurs épargnées par le gel (If_{nk}) et de la probabilité que ces fleurs engendrent des fruits matures (Ir_{nk}) : $R_{nk} = If_{nk} \times Ir_{nk}$. La probabilité de succès de maturation des fruits (Ir_{nk}) dépend de la proportion de feuilles non endommagées (Il_{nk}), qui produit les assimilats accumulés dans les fruits, de l'humidité du sol et de l'indice photosynthétique, fonction de la température. La proportion de fruits arrivant à maturité suit une distribution normale. If est calculée comme la probabilité cumulée de la distribution normale (E_c, σ_m), avec E_c, paramètre ajusté du modèle de dates de maturations (D_r) et $\sigma_m = E_{Dr-4}^{Dr}$

(Eq. 6)

$$I_r = \sum_{tf}^{tm} \frac{1}{\sigma\sqrt{2\prod m}} e^{\frac{\left(E_{tl}^{t} - E_c\right)^2}{2\sigma_m^2}}$$

$$E_{tl}^{t} = \sum_{t1}^{t} P_h(T_0, T_d)\, I_\alpha \frac{1}{1 + e^{-10(I_l - I_{50})}}$$ (Eq. 7)

avec P_h (T_0, T_d), l'activité photosynthétique, fonction de la température journalière de l'air (T_d) et est optimal pour la température T_0 (Budyko et al., 1974) ; $I_{50,}$ la proportion critique de feuilles pour laquelle l'activité photosynthétique de l'arbre est réduite de 50% (la relation entre le nombre de feuilles et l'activité photosynthétique de l'arbre est estimée par une sigmoïde) ; t_m et t_f sont les jours pour lesquels $E > E_c + 3\sigma_m$ et $E < E_c - 3\sigma_m$ respectivement.

Les proportions de feuilles et de fleurs qui vont participer à l'élaboration des fruits, c'est-à-dire qui n'ont pas été endommagées par le gel avant la fin du cycle sont calculées selon le modèle de Leinonen, (1996). Ce modèle utilise les températures minimales journalières (T_i), la durée de la nuit, la température minimale supportée par les organes (Sakai and Weiser, 1973), et le développement du bourgeon simulé par les modèles phénologiques. Enfin l'indice I_α est un indice mensuel d'humidité (Budyko et al., 1974) qui rend compte de l'impact d'un éventuel stress hydrique sur la maturation des fruits, avec

$$I_\alpha = \sum_{m=D_t}^{D_c} \frac{A_m}{E_m}$$ (Eq. 8)

L'évapotranspiration potentielle mensuelle, E_m est calculée en utilisant la formule de Thornthwaite, (1948) ; l'évapotranspiration réelle mensuelle, A_m est données par :

$$A_m = \beta E_m$$

(Eq. 9)

avec $\beta = 1$ si $W_m > W_c$ et $\beta = W_m/W_c$ *si* $W_m \leq W_c$

et $W_t = 0.5W_h$ où W_h est la capacité au champ (mm) et W_m est la quantité d'eau mensuelle dans le sol.

3. Phénologie

Les modèles phénologiques utilisent les températures moyennes journalières (T_α) depuis l'entrée en dormance du bourgeon à l'automne pour simuler le développement des bourgeons végétatifs et reproductifs et des fruits. A l'heure actuelle de nombreux modèles phénologiques existent. Ici nous présentons les modèles utilisés dans notre utilisation de PHENOFIT dans le chapitre 4 de cette thèse. Les paramètres des modèles sont obtenus en minimisant la somme résiduelle des carrés en utilisant la méthode de « recuit simulé » ou simulated annealing via l'algorithme de Metropolis-Hastings selon Chuine et al., (1998), implémentée dans le logiciel PMP (http://www.cefe.cnrs.fr/biodiversite-flux-et-changements-globaux/pmp) (Chuine et al., 2013).

- Débourrement et floraison

Les dates de débourrement et de floraison (t_f) ont été simulées selon un modèle à deux phases. Ces modèles prennent en compte la notion d'accumulation de froid (*chilling units*) pendant la période hivernale (endodormance = inaptitude à la croissance, liée aux propriétés des tissus des bourgeons eux-mêmes, en l'absence de toutes inhibitions corrélatives et lorsque tous les facteurs externes sont favorables) et qui a un effet sur la levée de dormance du bourgeon. La phase endodormance prend fin (t_c) lorsque R_c, le taux de dormance réalisé atteint une somme critique de chilling C^*.

$$\sum_{t_0}^{t_c} R_c(T_d) \geq C^* \qquad \text{(Eq. 10)}$$

La fonction de réponse à la température est une fonction seuil inférieur avec T_b la température seuil :

$$R_c(T_d) = \begin{cases} 1 & if\ T_d < T_b \\ 0 & if\ T_d \geq T_b \end{cases} \qquad \text{(Eq. 11)}$$

Une fois cette dormance levée, le forçage des températures (*forcing units*) pendant l'écodormance est pris en compte (=inhibition de croissance imposée par un facteur externe défavorable à la plante, le plus souvent dû aux températures trop basses). La date de débourrement ou de floraison (t_f) a lieu lorsque la somme du taux journalier de développement (R_f) répond aux températures de forçage (T_d) à partir d'un état (t_0), pour atteindre une valeur critique F^*:

$$\sum_{t_c}^{t_f} R_f(T_d) \geq F^* \qquad \text{(Eq. 12)}$$

La fonction de réponse à la température est une fonction sigmoïd avec d_T la réponse nette et T_{50} la température de demi réponse :

$$R_f(T_d) = \frac{1}{1 + e^{-d_T(T_d - T_{50})}} \qquad \text{(Eq. 13)}$$

- Maturation des fruits

Le modèle de prédiction des dates de maturation (D_r) décrit une phase débutant à la date de floraison (t_f) représentant la croissance cellulaire et l'accumulation des assimilats photosynthétiques. La fonction de réponse utilisée est une fonction Wang (Wang and Engel, 1998) :

$$R_f = Max\left[\left(2(T_d - T_{min})^{\alpha}\left(T_{opt} - T_{min}\right)^{\alpha} - \frac{(T_d - T_{min})^{2\alpha}}{\left(T_{opt} - T_{min}\right)^{2\alpha}}\right), 0\right] \qquad \text{(Eq. 14)}$$

with $\alpha = \ln(2) / \ln\left(\frac{T_{max} - T_{min}}{T_{opt} - T_{min}}\right)$

- Coloration des feuilles

Pour simuler la date de coloration foliaire à l'automne nous avons utilisé le modèle Delpierre et al., (2009). Cette fonction utilise les températures moyennes journalière (T_d) et la photopériode (P_d) :

$$R_c(T_d) = \begin{cases} 0 \quad si\ (P_d \gg P_b)\ ou\ (T_d \gg T_b) \\ (T_d - T_b)^{\alpha}.\left(\frac{P_d}{P_b}\right)^{\beta} \quad si\ (P_d < P_b)\ et\ (T_d < T_b) \end{cases} \qquad \text{(Eq. 15)}$$

Références

Budyko, M.I., Budyko, M.I., Miller, D.H., 1974. Climate and Life, International geophysics series. Academic Press.

Chuine, I., 2000. A Unified Model for Budburst of Trees. J. Theor. Biol. 207, 337–347.

Chuine, I., Beaubien, E.G., 2001. Phenology is a major determinant of tree species range. Ecol. Lett. 4, 500–510.

Chuine, I., Cour, P., Rousseau, D.D., 1998. Fitting models predicting dates of flowering of temperate-zone trees using simulated annealing. Plant, Cell Environ. 21, 455–466.

Chuine, I., De Cortazar-Atauri, I.G., Kramer, K., Hänninen, H., 2013. Plant development models, in: Phenology: An Integrative Environmental Science. pp. 275–293.

Delpierre, N., Dufrêne, E., Soudani, K., Ulrich, E., Cecchini, S., Boé, J., François, C., 2009. Modelling interannual and spatial variability of leaf senescence for three deciduous tree species in France. Agric. For. Meteorol. 149, 938–948.

Leinonen, I., 1996. A simulation model for the annual frost hardiness and freeze damage of scots pine. Ann. Bot. 78, 687–693.

Morin, X., Chuine, I., 2005. Sensitivity analysis of the tree distribution model Phenofit to climatic input characteristics: Implications for climate impact assessment. Glob. Chang. Biol. 11, 1493–1503.

Sakai, A., Weiser, C.J., 1973. Freezing Resistance of Trees in North America with Reference to Tree Regions. Ecology 54, 118–126.

Thornthwaite, C.W., 1948. An Approach toward a Rational Classification of Climate. Geogr. Rev. 38, 55-94

Wang, E., Engel, T., 1998. Simulation of phenological development of wheat crops. Agric. Syst. 58, 1–24.

ANNEXE 2

Fiches d'observation PHENOCLIM

Annexe 2 : Fiches d'observation Phénoclim

PHÉNOCLIM

CREA -MONT-BLANC-

FICHES ESPECES : VEGETATION

Epicéa commun (*Picea abies* (L.))

Identification

Cet arbre peut atteindre 50 mètres de haut et peut vivre en montagne jusqu'à 300 ans. Son feuillage sombre est persistant.

✓ **Aiguilles** : Elles mesurent de 1,5 à 2,5 cm, possèdent 4 angles et sont disposées en brosse tout autour du rameau.

✓ **Fleurs** : C'est un arbre hermaphrodite (qui possède des fleurs femelles et mâles sur le même individu). Les fleurs mâles, mesurent jusqu'à 2,5 cm et passent du rouge au jaune. Les fleurs femelles sont plus grandes (2 à 4 cm), dressées et rougeâtres.

✓ **Fruits** : Chez les résineux on emploie le terme "cônes" pour désigner les fruits. Les cônes de l'épicéa sont allongés et pendants d'une longueur de 10 à 15 cm. A maturité, ils tombent de l'arbre sans se désarticuler.

Attention à ne pas confondre cette espèce avec le sapin dont les cônes sont dressés vers le haut

Phénologie

Au printemps, de nouvelles aiguilles vert clair poussent au bout de chaque rameau.
Son débourrement et sa floraison sont tardifs, ce qui permet à l'espèce de résister aux gelés de printemps.

Débourrement

Feuillaison

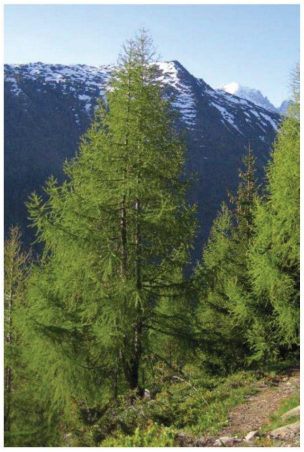
Floraison ♂

Centre de Recherches sur les Écosystèmes d'Altitude – 67 lacets du belvédère – 74 400 Chamonix Mont-Blanc
Document d'observation du programme participatif Phénoclim http://phenoclim.org
© CREA Mont-Blanc - Contact : phenoclim@creamontblanc.org

À savoir

Les jeunes individus sont utilisés comme sapin de Noël. Pour connaître leur âge il suffit de compter le nombre de verticille (groupe de branches partant du même endroit du tronc, en forme de couronne) et d'y rajouter 3 (pour le nombre d'années avant que l'individu mette en place ses premières branches).

Mélèze (*Larix decidua* (Mill.))



Identification

Cet arbre peut atteindre 35 mètres de haut et peut vivre en montagne jusqu'à 500 ans. C'est le seul conifère présent en France qui perd ses aiguilles à l'automne (arbre caducifolié).

✓ Aiguilles : Elles mesurent de 1,5 à 2,5 cm et sont regroupées en touffes d'une quarantaine d'aiguilles. Elles sont vert clair, souples et peu piquantes.

✓ Fleurs : C'est un arbre hermaphrodite (qui possède des fleurs femelles et mâles sur le même individu). Les fleurs mâles (groupées en chatons) sont petites et jaunes, elles sont sur les rameaux courts et sans aiguilles. Les fleurs femelles sont groupées en chatons allongés d'environ 2 cm, rouge vifs et dressées. Elles sont présentes sur les rameaux courts portant des aiguilles.

✓ Fruits : Chez les résineux on emploie le terme "cônes" pour désigner les fruits. Les cônes de du mélèze font 3 à 4 cm et sont dressés. Ils sont rouges puis deviennent progressivement brun. Ils restent plusieurs années sur le rameau.

Phénologie

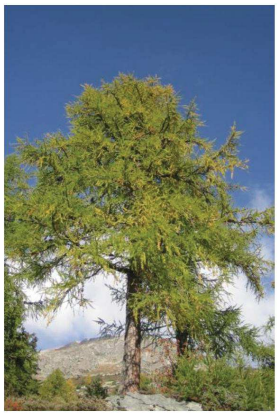
Son débourrement et sa floraison apparaissent assez tôt au printemps (courant mars).

Débourrement

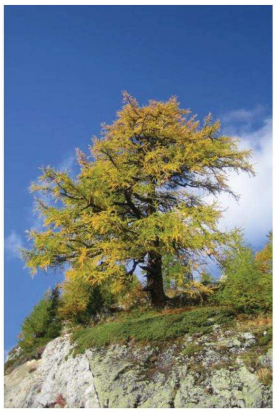
Feuillaison

Floraison ♂

A l'automne, les aiguilles du Mélèze deviennent jaunes pendant environ 1 mois avant de tomber.



Début de coloration des feuilles



Moitié de coloration des feuilles

À savoir

Le bois du Mélèze est de très bonne qualité avec des propriétés imputrescible forte (qui ne pourrit pas). En Montagne, il est couramment utilisé pour les charpentes, ou encore les toitures en bardeaux de bois (qui peuvent avoir une longévité de près de 100 ans).

Bouleaux : bouleau verruqueux (*Betula pendula* (Roth.))

Identification

Cet arbre peut atteindre 20 à 25 mètres de haut et peut vivre jusqu'à 100 ans. Son allure est souple et aérée. Sa croissance juvénile est forte, c'est une espèce dite pionnière.

✓ **Feuilles** : elles sont alternes, triangulaires, irrégulièrement dentées et glabres (sans poils). Les jeunes rameaux sont brun-roux, souples, brillants, glabres et couverts de verrues grisâtres.

✓ **Fleurs** : Les chatons mâles, jaunâtres, sont pendants et longs de 10 cm à maturité. Les chatons femelles, plus petits, mesure 3 cm de long et sont dressés.

✓ **Fruits** : Les fruits sont des samares (petit à ailes larges) contenus dans des cônes pendants, se désagrégeant sur l'arbre.

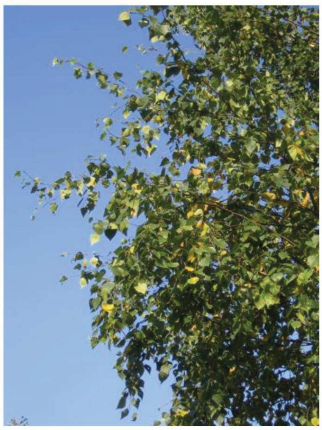
Phénologie

Le débourrement a lieu de fin février à mai et précède la floraison qui a lieu d'avril à mai. Cette espèce est pollinisée et dispersée par le vent.

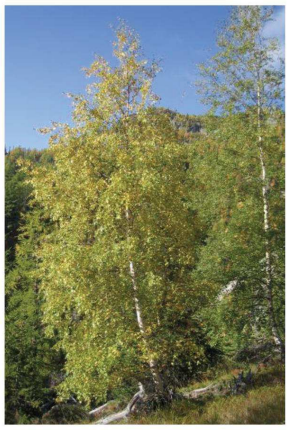
Débourrement

Feuillaison

Floraison ♂



Début de coloration des feuilles



Moitié de coloration des feuilles

À savoir

Les rameaux du bouleau étaient employés autrefois pour la confection de balais. La sève quant à elle a des propriétés purifiantes pour l'organisme.

Le Bouleau pubescent (*Betula pubescens* (Ehrh.)) a des feuilles simplement dentées à dents presque égales et velues en dessous. Les jeunes rameaux sont très velus et n'ont pas de verrues. Ses branches sont dressées.

Frêne (*Fraxinus excelsior* (L.))

Identification

C'est un arbre qui peut atteindre 20 à 40 mètres de hauteur. Il vit en moyenne 150 à 200 ans.

✓ **Feuilles :** elles sont opposées et composées de 7 à 15 folioles sans poils. Chaque foliole est lancéolée et finement dentée. Les bourgeons sont noirs et globuleux. Le bourgeon terminal situé à l'extrémité de chaque tige est pyramidale et noir.

✓ **Fleurs :** elles sont en en bouquets denses à l'extrémité des rameaux. Les fleurs mâles sont globuleuses et noirâtres. Les fleurs femelles sont allongées et violacées. On peut également y trouver des fleurs bisexuées.

✓ **Fruits** : ce sont des samares en grappes tombantes. Elles sont marcescentes c'est-à-dire qu'elles restent sur l'arbre durant l'hiver.

Phénologie

Chez cette espèce, la floraison a lieu avant le débourrement à partir de la mi-mars. C'est un des arbres les plus tardifs au printemps. À l'automne les feuilles ne changent pas de couleur, mais tombent très rapidement.

Floraison

Débourrement

Feuillaison

À savoir

C'est un bois très souple qui résiste bien au choc. Pour ces bonnes propriétés mécaniques, il est souvent utilisé dans la fabrication de skis.

Noisetier (*Corylus avellana* (L.))

Identification

C'est un arbrisseau de 2 à 4 mètre de hauteur. Il peut vivre 20 à 30 ans. Plusieurs troncs de faibles diamètres, droits et dressés compose la silhouette de l'arbre. On parle de cépée (rejets de souche).

✓ **Feuilles** : elles sont alternes, arrondies, dentées, se terminant en pointe à l'extrémité. Les bourgeons sont petits, globuleux et recouverts d'écailles vertes ou brunes.

✓ **Fleurs** : Les fleurs mâles sont groupées en chatons, jaunes, de 2 à 8 cm, regroupés en grappes. Les fleurs femelles forment comme des petits bourgeons globuleux avec de petits poils rouges à leur extrémité : les styles.

✓ **Fruits** : ce sont les noisettes qui murissent entre août et septembre.

Phénologie

Sa floraison est très précoce. Elle peut démarrer selon les années début janvier. Elle est marquée par l'ouverture des chatons mâles qui libèrent leur pollen. Le débourrement vient dans un second temps, de février à mars.

Floraison ♂

Débourrement

Feuillaison

À savoir

Cet arbre est également appelé coudrier.

ANNEXE 3

Protocole de suivi de la maturation des fruits, mis en place dans le réseau PHENOCLIM

Annexe 3 : Protocole de suivi de la maturation des fruits, mis en place dans le réseau PHENOCLIM

PHÉNOCLIM

CREA -MONT-BLANC-

Suivi de la maturation des fruits

L'objectif du suivi de la maturation des cônes est de déterminer la date à partir de laquelle les graines atteignent environ 100% de leur capacité de germination.

Cette information est utilisée pour comprendre et prédire l'aire de répartition actuelle et future d'une espèce. Plus on monte en altitude, plus les arbres fleurissent tard au printemps et plus la durée de la saison de végétation est courte. Si la saison de végétation est trop courte, les graines peuvent ne pas atteindre leur fin de maturation. Est-ce qu'il a fait assez chaud pendant la saison de végétation pour que les graines soient viables, autrement dit atteignent la fin de leur maturation ?

Protocole à suivre :

Sur les individus de votre zone Phenoclim :

Sur l'ensemble de l'arbre :

- **date où 50% des fruits ou cônes deviennent complètement bruns**

Ce protocole nécessite d'avoir fait les observations de floraison ce printemps.
Au minimum un passage hebdomadaire est souhaitable.
L'envoi de photo peut aussi nous être utile.
L'observation d'un seul individu suffit si sa date de floraison a été notée ce printemps.

Envoi des données : dasse@creamontblanc.org

Chez le frêne (*Fraxinus excelsior*)

Fruits (samares) verts

A observer : environ 50% des fruits sont bruns

A noter : chez le frêne, les samares de l'année précédente peuvent rester sur les branches. Il ne faut pas en tenir compte dans vos observations.

Chez le noisetier (*Corylus avellana*)

Fruits verts

A observer : environ 50% des fruits sont bruns

Envoi des données : dasse@creamontblanc.org

Chez l'épicéa (*Picea abies*)

Cônes verts

A observer : environ 50% des cônes sont bruns

Chez le bouleau verruqueux (*Betula pendula*)

Fruits verts

A observer : environ 50% des fruits sont bruns

Envoi des données : dasse@creamontblanc.org

Chez le mélèze (*Larix decidua*)

Cônes verts

A observer : environ 50% des cônes sont bruns

Ouverture du cône
graines accrochées au cône

Vieux cône ouvert

A noter : chez le mélèze, les cônes peuvent rester sur la branche plusieurs années. Il est donc important de repérer les cônes verts au préalable et de rester attentif lors des observations au pourcentage de cônes des années précédentes toujours présents sur les branches.

Envoi des données : dasse@creamontblanc.org

ABSTRACT

Mountainous regions are particularly exposed to the ongoing climate change. Indeed, in the Western Alps the temperature increased twice faster than in the northern hemisphere during the 20th century. Trees' annual cycle, as in many other organisms, is largely affected by climate change. Phenology and the fine temporal variations of climate appear key to predict species distribution. The main objective of this PhD thesis work was to understand the response of tree phenology to climate change in the Alps and to develop tools to evaluate this response in future conditions. It has been carried out using the phenological observations (budburst, flowering, leaf senescence) of five tree species (hazel, ash, birch, larch and spruce) of the citizen science program Phenoclim.

Our results show that warmer winters slow down bud dormancy break, and consequently the budburst and flowering dates along the elevation gradient. This effect is stronger at low elevation. The robustness of process-based species distribution models depends strongly on the robustness of their process-based phenology sub-model. By comparing different phenology models differing in their level of complexity and we showed that process-based models were the most robust especially when their parameter estimates relied on forward estimation using experimental data. Models project a reduction in the phenological cline along the elevation gradient by the end of the 21th century. This is due, on one hand, to an advancement of the budburst dates at high elevation and on the other hand, to a delay of the budburst dates at low elevation. We also tested several hypotheses on the environmental determinism of bud cell growth. However, none of the hypotheses improved significantly the models' performance. We then implemented the best phenology models we obtained in the process-based species distribution model PHENOFIT. We carried out for the first time simulations at high spatial resolution. Projections showed that species are expected to move up along the elevation gradient in response to climate change. However, local extinction events may occur in the bottom of the valleys due to late flowering dates that would decrease the reproductive success. Depending on the species, the upper altitudinal limit would be controlled by the risk of flowers' exposure to late spring frost or to the length of growing season, which determine fruit maturation success.

All of these results, allowed us to provide some answers on the future dynamics of high altitude ecosystems in the face of global climate change. They also allowed us to show that the Phenoclim data were of sufficient quality to be used to address important scientific questions.

Keywords: Phenology, modelling, biological processes, climate change, species distribution, biogeography, Alps.

RESUME

Les régions alpines sont particulièrement sensibles aux changements climatiques en cours. Ainsi, l'ouest des Alpes s'est réchauffé deux fois plus vite que l'hémisphère Nord au cours du XXème siècle. Les rythmes saisonniers des arbres, comme beaucoup d'autres organismes, sont fortement modifiés par le réchauffement climatique. La phénologie et les variations temporelles fines du climat apparaissent comme des composantes incontournables à prendre en compte pour prédire la répartition des espèces. L'objectif principal de ce travail de thèse a été de comprendre la réponse de la phénologie des espèces arborées au réchauffement climatique dans les Alpes et de développer des outils pour évaluer cette réponse dans le futur. Pour atteindre cet objectif nous avons utilisé des données phénologiques (débourrement, floraison, senescence foliaire,) pour le noisetier, le frêne, le bouleau, le mélèze et l'épicéa, issues du programme de sciences participatives Phénoclim.

Nos résultats montrent que le réchauffement de l'hiver retarde la levée de la dormance des bourgeons et par conséquent les dates de débourrement et de floraison le long du gradient d'altitude. Cet effet est plus important à basse altitude. La robustesse des projections des modèles de répartition basés sur les processus dépend fortement de la robustesse des modèles phénologiques qu'ils utilisent. En comparant des modèles phénologiques présentant différents niveaux de complexité nous avons montré que les modèles basés sur les processus étaient les plus robustes particulièrement lorsque l'estimation de leurs paramètres reposait sur une estimation directe à l'aide de mesures expérimentales. Les modèles prévoient une réduction des écarts entre les dates de débourrement le long du gradient d'altitude pour toutes les espèces d'ici la fin du 21e siècle. Ceci est dû d'une part à un avancement des dates de débourrement à haute altitude et d'autre part à un retard des dates de débourrement à basse altitude. Nous avons également testé de nouvelles hypothèses sur le déterminisme environnemental de la croissance cellulaire dans les bourgeons, mais aucune des hypothèses testées n'a significativement amélioré les performances des modèles. Nous avons ensuite intégré les modèles phénologiques les plus performants que nous ayons obtenus au modèle d'aire de répartition basé sur les processus PHENOFIT. Nous avons réalisé pour la première fois avec ce modèle des simulations à haute résolution spatiale. Les projections du modèle montrent que les espèces arborées devraient se déplacer vers le haut du gradient d'altitude. Cependant, des phénomènes d'extinction locale pourraient avoir lieu dans les fonds des vallées liés à des dates de floraison trop tardives qui diminuerait le succès reproducteur des individus. Selon les espèces, la limite altitudinale supérieure serait contrôlée par le risque d'exposition au gel tardif des fleurs ou par la longueur de la saison de croissance qui détermine le temps disponible pour la maturation des fruits.

L'ensemble de ces résultats nous a permis d'apporter des éléments de réponse sur la dynamique future des écosystèmes forestiers altitudes face au réchauffement climatique. Ils nous ont également permis de montrer que les données du programme Phénoclim étaient de qualité suffisante pour être utilisées dans des travaux de recherche scientifique.

Mots-clés : Phénologie, modélisation, processus biologiques, changements climatiques, répartition des espèces, biogéographie, Alpes