



HAL
open science

Vers une compréhension fine du déterminisme du masting : une approche multi-échelle de l'étude de la fructification des chênes de régions tempérées

Emilie Fleurot

► **To cite this version:**

Emilie Fleurot. Vers une compréhension fine du déterminisme du masting : une approche multi-échelle de l'étude de la fructification des chênes de régions tempérées. Sciences agricoles. Université Claude Bernard - Lyon I, 2023. Français. NNT : 2023LYO10125 . tel-04639361

HAL Id: tel-04639361

<https://theses.hal.science/tel-04639361>

Submitted on 9 Jul 2024

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.

**THÈSE de DOCTORAT DE
L'UNIVERSITÉ CLAUDE BERNARD LYON 1**

**Ecole Doctorale 341
Écosystèmes Évolution Modélisation Microbiologie**

Discipline : Écologie des communautés, fonctionnement des écosystèmes

Soutenue publiquement le 03/07/2023, par :

Emilie Fleurot

**Vers une compréhension fine du déterminisme du
masting : une approche multi-échelle de l'étude de la
fructification des chênes de régions tempérées**

Devant le jury composé de :

Breda, Nathalie Directrice de recherche, INRAE	Rapportrice
Le Thiec, Didier Directeur de recherche, INRAE	Rapporteur
Desouhant, Emmanuel Professeur des universités, Université Claude Bernard Lyon 1	Président
Duputié, Anne Maître de conférences, Université de Lille	Examinatrice
Venner, Samuel Maître de conférences, Université Claude Bernard Lyon 1	Directeur de thèse
Bel-Venner, Marie-Claude Maître de conférences, Université Claude Bernard Lyon 1	Co-directrice de thèse
Davi, Hendrik Député des Bouches du Rhône	Invité
Gamelon, Marlène Chargée de recherche, CNRS	Invitée

Avant-propos

Ce mémoire de doctorat est rédigé sous forme de thèse sur articles. Les trois chapitres qui la composent sont de ce fait rédigés sous un format article en anglais. Cette thèse a été financée par le projet ANR FOREPRO (ANR-19-CE32-0008) et a bénéficié d'une prolongation de six mois financée par le Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS). Ce travail de thèse de trois ans et demi s'est déroulé au sein du laboratoire de Biométrie et Biologie Évolutive (LBBE - Université Lyon 1) dans l'équipe Écologie Quantitative et Évolutive des Communautés (EQEC).

Dans le cadre de ce travail je me suis intéressée à l'étude des déterminants du masting des chênes de régions tempérées ainsi qu'au devenir de cette stratégie de reproduction dans le contexte du changement climatique. Pour cela, j'ai analysé deux jeux de données : l'un issu d'un suivi de terrain mené par mes directeurs et auquel j'ai eu la chance de prendre part ; l'autre fourni par le Réseau National de Surveillance Aérobiologique (RNSA). Dans le cadre de mes travaux j'ai fortement contribué à l'assemblage de ces jeux de données et j'ai déployé différentes méthodes d'analyse à des échelles allant de l'individu à la comparaison inter-populationnelle. J'ai par ailleurs eu l'opportunité de contribuer à l'encadrement de deux stages durant ma thèse (une étudiante de Master 1 et une de Master 2) dont les sujets s'inscrivaient dans la prolongation de celle-ci.

Dans un premier temps, vous trouverez dans cette thèse un lexique dans lequel j'ai essayé de rassembler les notions qui me semblaient importantes pour la compréhension de mes travaux, suivi d'une introduction en français que j'ai tenté de rendre la plus accessible que possible aux personnes non spécialistes du masting ainsi qu'à celles éloignées de la science. Suivront ensuite trois chapitres rédigés en anglais dont le premier est sous forme d'article publié. Chaque chapitre est précédé d'un chapeau résumant le contexte, les objectifs et résultats et est suivi des éventuelles tables et figures annexes. La thèse se conclut par une discussion générale autour de mes travaux et des perspectives qui se dessinent à l'issue de ceux-ci. Cette thèse comporte également trois annexes. La première est constituée d'un article, dont je suis première auteure, portant sur l'étude de quatre espèces de consommateurs des glands des chênes de régions tempérées. La deuxième retrace les approches qui ont été envisagées dans cette thèse mais qui n'ont finalement pas abouti, faute de résultats ou afin de prioriser les approches présentées dans les trois chapitres de cette thèse. La dernière annexe, quant à elle, est une synthèse rapide des deux stages que j'ai eu la chance de co-encadrer.

Vous pourrez constater que les références bibliographiques ou les références aux sections, figures, ou tableaux sont interactives si vous lisez cette thèse au format électronique. Vous pouvez également cliquer sur le texte en italique (hormis les formulations latines), qui est lui aussi interactif, afin de vous rendre à la section indiquée. L'introduction, les chapitres de même que la discussion peuvent être lus de manière séparée, il est donc possible qu'il existe des redondances entre ces parties afin de resituer les éléments de contexte nécessaires à la bonne compréhension de mon travail.

En vous souhaitant une bonne lecture!

Emilie Fleurot

Résumé

Titre : Vers une compréhension fine du déterminisme du masting : une approche multi-échelle de l'étude de la fructification des chênes de régions tempérées

Le masting est une stratégie de reproduction présente chez de nombreuses plantes pérennes et en particulier chez plusieurs espèces d'arbres forestiers. Cette stratégie se caractérise par de fortes variations interannuelles de la production de fruits, ces fluctuations étant synchronisées entre les arbres d'une même population. Les fortes variations de l'abondance des graines créées par cette stratégie ont des effets en cascade sur la dynamique des écosystèmes forestiers, de l'impact direct sur la dynamique des communautés de consommateurs de graines jusqu'aux effets socio-économiques. Les mécanismes qui sous-tendent le masting sont mal connus, empêchant toute prédiction robuste de l'intensité annuelle de la fructification à l'échelle de la population ainsi que du devenir de ces fructifications dans le contexte du changement climatique. L'objectif principal de cette thèse est d'approfondir la connaissance des mécanismes qui sous-tendent le masting des chênes de régions tempérées grâce à l'étude des patrons de reproduction à l'échelle de l'arbre et de la population. Cette thèse a également pour ambition d'améliorer notre compréhension de l'impact du changement climatique en cours sur les chênaies et leur régénération. Pour cela, diverses approches exploratoires ont été utilisées sur deux jeux de données inédits, l'un quantifiant la dynamique interannuelle de floraison et de la fructification chez le chêne sessile et l'autre mesurant la concentration aérienne journalière en pollen de chêne. Mes résultats montrent que i) contrairement au consensus actuel, l'effort de floraison varie fortement entre années et contribue significativement à la variabilité interannuelle de la fructification ; ii) la limitation pollinique, un processus important du masting des chênes, est sous-tendue par la concentration en pollen dans l'air, une variable reflétant à la fois l'effort annuel de production de pollen et la synchronisation saisonnière de la floraison ; iii) l'impact du changement climatique sur le masting du chêne est, au moins en partie, médié par la phénologie pollinique, un caractère influençant l'intensité de la limitation pollinique.

Mots-clés : Masting, Variabilité interannuelle, Variabilité inter-populationnelle, Limitation pollinique, Phénologie pollinique, Changement climatique

Abstract

Title : Towards a detailed understanding of the determinism of masting : a multi-scale approach to the study of fruiting of temperate oak species

Masting is a reproductive strategy present in many perennial species and in particular in several forest tree species. This strategy is characterised by strong interannual variations in fruit production, these fluctuations being synchronised between trees within a population. The large variations in seed abundance created by this strategy have cascading effects on the dynamic of forest ecosystems, from direct impacts on seed consumers to socio-economic effects. The mechanisms underlying masting are poorly understood, preventing robust prediction of the annual fruiting intensity at population level and of the fate of these fruitings in the context of climate change. The main objective of this thesis is to increase our knowledge of the mechanisms underlying the masting of temperate oaks by studying reproductive patterns at the tree and population levels. This thesis also aims to improve our understanding of the impact of ongoing climate change on oak forests and their regeneration. To this end, various exploratory approaches were used on two unique datasets, one quantifying the interannual dynamics of flowering and fruiting oaks and the other measuring the daily airborne concentration of oak pollen. My results show that i) contrary to what is stated in the literature, flowering effort varies strongly between years and contributes to the interannual variability of fruiting ; ii) pollen limitation, is underpinned by the aerial pollen concentration, a variable reflecting both annual pollen production effort and the annual flowering synchronization ; iii) the impact of climate change on oak masting is, at least partly, mediated by pollen phenology, a parameter influencing the intensity of pollen limitation.

Key words : Masting, Interannual variability, Inter-population variability, Pollen limitation, Pollen phenology, Climate change

Remerciements



On dit souvent que pour élever un enfant il faut tout un village, et bien je crois que c'est la même chose pour la réalisation d'une thèse! J'aimerais donc m'attarder un peu ici pour remercier comme il se doit mon village à moi en essayant de n'oublier personne.

Tout d'abord je voudrais remercier les membres de mon jury : Nathalie Breda, Hendrik Davi, Emmanuel Desouhant, Anne Duputié, Marlène Gamelon et Didier Le-Thiec. Merci d'avoir accepté d'évaluer mon travail de thèse.

Une thèse ça ne se fait pas tout seul et c'est le résultat de nombreux échanges scientifiques. Samuel et Marie-Claude, c'est grâce à vous que cette aventure de trois ans a commencé. Merci de m'avoir donné ma chance, moi qui ne connaissais au départ rien au masting. Merci pour votre confiance, tant pour l'exploitation et l'analyse de votre base de données que pour la garde de vos poules! Un merci tout particulier pour votre soutien lors du confinement pendant lequel j'ai eu la chance de ne pas me retrouver isolée dans ma thèse. Nos nombreux échanges ont permis de faire émerger de nouvelles idées quand j'avais l'impression de ne plus avancer.

Merci également à toi Bastien, tu n'as pas eu le rôle le plus simple à remplir pendant cette thèse. Merci de m'avoir prêté main forte et de m'avoir apporté ton expertise pour les analyses et la modélisation. Bien que notre collaboration a été plus courte que prévue, sache que ton soutien m'a été d'un grand secours, merci pour ta bienveillance.

Cette thèse s'inscrit dans le cadre d'un projet ANR dont j'ai eu la chance de faire partie et qui m'a beaucoup apporté d'un point de vue scientifique. Un grand merci donc aux membres du projet ANR FOREPRO pour leur aide et leurs retours toujours pertinents sur mes travaux de thèse. Quel dommage que nous n'ayons pas pu nous retrouver en chair et en os, satané covid ... Un merci tout particulier à Thomas et à son impressionnante connaissance de la biblio! Merci pour ton soutien et tes conseils.

Je tiens également à remercier les membres de mon comité de thèse : Pierre-Olivier Cheptou, Isabelle Chuine, Laurent Jacob et Ghislain Vieilledent. Merci pour vos retours enrichissants et votre bienveillance. Un merci tout particulier à Laurent, merci de t'être rendu disponible tout au long de ma thèse et d'avoir assuré ton rôle de tuteur à la perfection jusqu'à la fin! Merci également à Emmanuel Desouhant et Etienne Rajon de m'avoir tendu la main quand j'en ai eu besoin, se sentir écoutée ça peut vraiment faire toute la différence dans une thèse.

Merci aux membres de mon équipe pour leurs conseils scientifiques mais aussi pour nos supers repas de fin d'année! Merci à Jean Lobry pour son expertise en modélisation et en statistiques qui aura été plébiscitée au cours de cette thèse.

J'ai eu la chance d'effectuer cette thèse au LBBE qui est un endroit rêvé pour faire sa thèse, pas seulement grâce à la super machine à café de la salle de repos (même si ça y contribue beaucoup) mais surtout grâce à tous les super doctorants qui hantent ses couloirs, parfois jusqu'à tard le soir! Merci à vous d'apporter de la vie et de la chaleur à ce labo! Une pensée particulière à Elise, Aïssa, Alexandre, Kamal, Théo, Djivan et Alexia, merci pour tous ces moments hors de la thèse qui ont rythmé mes week-ends et mes soirées! Merci à l'association des pinsons migrateurs pour toute l'animation scientifique et moins scientifique, tous ces

moments d'échanges sont précieux et j'espère que la tradition perdurera!

Je ne peux décemment pas parler de mes années au laboratoire sans prendre le temps de remercier la *team du bout du couloir* : Blandine, Emma, Léa, Lisa, Mary et Rémi :) Au fil de ces trois années (et demi) j'ai eu la joie de partager avec vous des bureaux plus ou moins lumineux et confortables mais aussi de nombreux fous rires! Merci pour tous les anniversaires, les soirées point de croix, les montages photos plus ou moins douteux et les nombreux post-it sur le tableau du bureau! Ça a vraiment été un plaisir de faire cette thèse à vos côtés et je vous souhaite tout le meilleur pour la suite. Mais je ne peux pas parler de la team du bout du couloir sans parler de deux personnes plus en détails :

- Mary, merci pour toutes tes anecdotes de dating qui ont animé mes pauses cafés! Merci pour toutes les vidéos de chats et les mots d'encouragement mais surtout merci de m'avoir initié au cross-fit, ça m'a été d'un grand secours dans cette dernière ligne droite! Je suis de tout coeur avec toi pour la fin, tu vas y arriver gym buddy!
- Blandine, ma plus ancienne collègue! Celle avec qui j'ai tout vécu pendant cette thèse et avec qui j'ai partagé tant de bêtises! Merci pour toutes tes petites attentions, les gâteaux, les cadeaux et tous les jolis mots. Sans toi la team du bout du couloir ne serait tout simplement pas la même! Merci de tout ce que tu as fait pour moi pendant ces trois ans, ça n'a pas toujours été facile mais je suis sûre que tous ces efforts finiront par payer et qu'on ne finira pas Gros-Jean comme devant!

Si ce manuscrit existe aujourd'hui c'est parce que j'ai eu la chance d'être entourée et soutenue et ce jusque dans cette merveilleuse période qu'a été la rédaction! Merci à Chloé pour tous ses précieux conseils, ça sert d'avoir quelqu'un qui rend sa thèse quelques mois avant soi! Un immense merci à toutes les personnes qui ont gentiment accepté de me relire et qui m'ont donné de précieux conseils : Léa, Théo T., Blandine, Eliane, Théo et surtout Lucie. Un merci tout particulier à toi Eliane! Merci de m'avoir guidée et accompagnée avant même le début de cette thèse! Merci pour ta gentillesse, tes douceurs venues de Bretagne qui remontent le moral et pour tous tes coups de main. Merci pour les conseils au téléphone lorsque j'étais dans le doute. Merci d'avoir été là jusqu'à la fin, ton aide aura été plus que précieuse. Alice, quelle chance de ne pas avoir été seule (enfin du moins pas totalement ...!) pendant l'écriture de cette thèse! C'était vraiment génial d'avoir quelqu'un avec qui râler et partager mes états d'âmes à longueur de journée! Je crois que sans ça je serais tout simplement devenue folle pendant ces 4 mois de rédaction ... enfin encore plus folle qu'actuellement! Malgré les obstacles nous avons réussi à aller jusqu'au bout et je pense que nous pouvons être fières de nous parce que ... ce sont NOS thèses!

Parce qu'une thèse ce n'est pas que des interactions scientifiques, je voudrais également remercier les amis qui étaient là avant même le début de cette thèse et qui m'ont soutenue et encouragée tout au long du chemin : Maud, Oksana, Valentin, Seb, Marieke, Lucille, Mélissa, Pauline ...

Une mention toute particulière pour Dave et Etienne, si j'avais su que j'allais rencontrer de si belles personnes en déménageant à Montpellier je n'y aurais pas cru! Merci pour nos retrouvailles annuelles et nos skypes interminables! Hâte de vous retrouver pour d'autres aventures dans la voiture de Dave - cri de cistude -!

Je ne peux pas faire de remerciements en bonne et due forme sans parler de ma famille. Merci de m'avoir toujours soutenue ... même si vous n'avez pas toujours compris ce que je faisais pendant ces études interminables! Merci à mes grands-parents de Montmoyen pour leur soutien et leur gentillesse toujours au rendez-vous. Merci à mon frère, à ma tante Jocelyne mais aussi à la famille de coeur, tata Nadine, tonton Xavier ainsi que mes beaux-parents. Merci à mes parents, vous m'avez toujours toujours soutenue, que ce soit en m'aidant financièrement afin que je puisse me consacrer à 100 % sur mes études ou bien en m'aidant à déménager à l'autre bout de la France pour que je puisse les poursuivre. Merci aussi de m'avoir transmis votre passion de la nature, j'espère avoir réussi à la retranscrire ici. Tout cela n'aurait pas été possible sans vous, je vous aime plus que je ne saurais l'écrire <3.

Un merci tout particulier pour ma maman. Je te dois tellement que je ne sais pas par où commencer. Merci pour ton soutien inconditionnel, tout d'abord à distance lors de nos nombreux échanges et nos cafés en skype pendant le confinement mais aussi "en vrai" quand tu n'as pas hésité à venir me soutenir pendant une période difficile. J'espère un jour pouvoir te rendre tout ce que tu m'as apporté.

Je ne peux pas finir ces remerciements sans parler de la team de choc que j'ai la chance d'avoir à mes côtés au quotidien :

- Léa, ma petite stagiaire plus si petite! Tu es arrivée dans ma vie un peu comme un boulet de canon avec toute ton énergie et tes blagues qui ne manquent jamais de me faire rire. Sans toi cette thèse aurait été bien moins fun, merci d'avoir partagé mon bureau (et de nombreux cafés vanille) et d'avoir été là dans les moments moins drôles.
- Théo, quel courage il aura fallu pendant ces presque deux ans pour nous supporter moi et cette thèse! Toujours là pour donner un avis sur une figure ou un paragraphe, tu as acquis tellement de connaissances sur la thèse et le mastig que tu vas pouvoir prendre ma relève! Merci de m'avoir soutenue et encouragée de toutes tes forces, merci d'avoir essuyé mes pleurs et mes doutes. Hâte de vivre la suite à tes côtés, je t'aime <3
- Lucie, ma meilleure amie, ma soeur de coeur, ma soeur tout court. À mes côtés depuis déjà tant d'années j'ai pu compter sur ta présence tout au long de cette thèse, et qu'elle aura été nécessaire! Merci d'avoir toujours cru en moi, de m'avoir encouragé et relu et d'avoir AINSI contribué à la réalisation de cette thèse! Merci pour tous ces chouettes moments partagés à Strasbourg ou ailleurs, j'ai hâte de voir ce que l'avenir nous réserve et j'ai hâte de te voir devenir docteure à ton tour!

J'aimerais terminer ces remerciements par une pensée émue pour trois personnes qui m'ont quitté au cours du chemin, trois personnes qui m'ont vu grandir, m'ont soutenue et encouragée et sans qui je ne serais pas tout à fait la même aujourd'hui. Ce n'est pas tout le monde qui a la chance de grandir entouré de ses grands-parents et je mesure chaque jour un peu plus la chance que j'ai de vous avoir connu, alors merci pour tout mamie, papy et mamie Capelle.

"Il faut parler des disparus pour qu'ils restent vivants. Si, par pudeur, on évite d'évoquer leur mémoire, alors on les enterre pour de bon." Joël Dicker

Emilie

Table des matières

Avant-propos	i
Résumé	ii
Abstract	ii
Remerciements	iii
Table des matières	vi
INTRODUCTION	XI
Lexique	xii
Introduction	1
A - Les écosystèmes forestiers, des espaces clés qui font face au changement climatique	1
A.1 - Des espaces à forts enjeux socio-économiques et écologiques	1
A.2 - Des équilibres menacés par le changement climatique	1
Des changements globaux aux larges conséquences	2
Des changements qui impactent déjà les forêts	3
A.3 - Des prédictions contrastées pour le devenir de la reproduction des espèces forestières	3
B - Le masting, une stratégie de reproduction complexe	4
B.1 - Une stratégie répandue avec des conséquences économiques et sociales importants . .	4
Des patrons de fructification particuliers	4
... qui ont de grandes conséquences sur les écosystèmes	5
Le masting, une stratégie de reproduction répandue	7
B.2 - Cycle reproducteur et causes proximales du masting	8
Une multitude de variables à considérer ?	8
Deux types de masting ?	9
B.3 - De l'importance de la synchronisation de la reproduction	11
Le cas de la limitation pollinique	12
Quel devenir pour la limitation pollinique dans le contexte du changement climatique ?	14
C - Phénologie pollinique et devenir du masting dans le contexte du changement climatique . . .	14
C.1 - La phénologie comme indicateur du réchauffement climatique	14
C.2 - Lien entre phénologie pollinique et masting	15
Masting et stochasticité	16
La phénologie pollinique, curseur de la stochasticité ?	17
Phénologie pollinique et masting, des impacts multiples	18
C.3 - Quel devenir pour le masting dans le contexte du changement climatique ?	18
Des impacts d'ores et déjà visibles	18
A quels changements s'attendre pour les chênes ?	19
De l'importance de choisir la bonne approche	19
D - Objectifs et organisation de la thèse	21
D.1 - Contexte et objectifs	21
D.2 - Organisation de la thèse en trois parties	22

MATÉRIEL ET MÉTHODES	24
Matériel et méthodes	25
Espèces étudiées	25
Description des bases de données utilisées	28
Dispositif de suivi de l'intensité de la floraison et de la fructification	28
Données polliniques	29
Données climatiques	29
Mesurer le masting	30
CHAPITRE UN	32
1 Variabilité inter-populationnelle des mécanismes du masting des chênes de régions tempérées	33
CHAPITRE DEUX	58
2 La concentration pollinique, meilleure variable pour expliquer le taux de fructification	59
2.1 Introduction	60
2.2 Material and Methods	62
Study species	62
Field survey and sites coupling	63
Airborne pollen	63
Flower and fruit production data	63
Data analysis and sites coupling	64
Statistical analyses	64
2.3 Results	67
2.4 Discussion	70
2.5 Supplementary information	73
CHAPITRE TROIS	76
3 Faire le lien entre phénologie pollinique, masting et réponse au changement climatique	77
3.1 Introduction	78
3.2 Material and Methods	79
Field surveys	80
Airborne pollen	80
Meteorological data	80
Statistical analyses	80
3.3 Results	82
3.4 Discussion	85
3.5 Supplementary information	89
DISCUSSION GÉNÉRALE	92
4 Discussion générale	93
4.1 La floraison, une source de variabilité importante chez le chêne sessile	94
4.2 De l'intérêt de considérer la concentration pollinique pour comprendre la limitation pollinique	97

4.3	Prendre en compte la phénologie pollinique et ses changements pour comprendre l'impact du changement climatique sur le masting	99
4.4	Comprendre l'allocation à la floraison, un enjeu clé	101
4.5	D'une vision globale à une vision locale, prendre en compte la variabilité à plusieurs échelles	102
	De l'importance de travailler à la bonne échelle spatiale	102
	De l'importance de travailler à la bonne échelle temporelle	103
4.6	Complexifier les modèles pour mieux comprendre le devenir du masting et de la régénération forestière dans le contexte du changement climatique	104
	Prendre en compte l'impact de la communauté de consommateurs	105
	De la production de fruits au succès de régénération	105
4.7	Conclusion	106
 ANNEXES		107
A	Allométrie des tailles de rostrés et partitionnement temporel de l'exploitation des glands	108
B	La partie immergée de l'iceberg : d'autres approches sont possibles pour étudier le masting	119
C	Co-encadrement de stages	123
	C.1 Comparaison des dynamiques de masting chez deux espèces Européennes	123
	C.2 Masting et contrôle des communautés de consommateurs, une approche de modélisation .	124
 Bibliography		125

Table des figures

1	Dynamique de production de glands observée chez le chêne américain (<i>Quercus douglasii</i>) . . .	5
2	Représentation schématique des impacts en cascade du masting du chêne sur les écosystèmes forestiers tempérés	6
3	Représentation schématique du cycle de vie des chênes de régions tempérées	9
4	Masting de floraison <i>vs.</i> masting de taux de fructification, représentation des dynamiques de floraison, fructification et taux de fructification	9
5	Illustration des deux hypothèses majeures proposées pour expliquer la limitation pollinique . .	13
6	Résumé schématique de l'organisation générale de la thèse et des questions qui ont été abordées	21
1	Cartes de répartition des chênes de régions tempérées en France	25
2	Dispositif de suivi de la floraison et fructification	28
4	Cartes de répartition des sites de suivi de la concentration aérienne en pollen	29
3	Items reproducteurs collectés avec le suivi de la floraison et de la fructification du chêne sessile	29
5	Représentation schématique des trois composantes principales des patrons de masting	30
2.1	Relationship between the three pollen variables and comparison of their inter-annual variability	66
2.2	The annual amount of pollen contributes more to the average airborne pollen concentration than pollen season length	67
2.3	The fruiting rate is more or less well predicted by the different pollen variables	69
2.4	Pollen phenology influences pollen season length and the average pollen concentration but has no effect on pollen amount	70
2.5	Spatial distribution of sites for pollen survey and fruiting rate monitoring	73
2.6	Predicting fruiting rate with mean flowering intensity, a proxy for pollen coupling	75
3.1	Pollen phenology reflects pre-season mean temperature	82
3.2	Contrasted changes for pre-season temperature, pollen phenology and average pollen concentration observed between sites over the past 3 decades are correlated with the characteristics of each site	83
3.3	Contrasted changes in pre-season temperature on each site drive changes in pollen phenology which then impact pollen concentration shifts	85
3.4	Spatial distribution of sites used for pollen and weather survey	89
3.5	Identification of the best suited time period to account for pre-season period	90
3.6	Mean pollen concentration is linked to the oak forest cover within a 50km radius	90
4.1	Résumé schématique de l'organisation générale de la thèse et des résultats forts obtenus	94
4.2	Un gradient de possibilités entre le masting de floraison et le masting de taux de fructification .	96
4.3	Vers une nouvelle description des patrons de reproduction	97
A.1	Allométrie des rostrés chez quatre espèces du genre <i>Curculio</i>	108
B.1	Mise en évidence de l'existence d'un effet de limitation des ressources chez le chêne sessile . . .	119
B.2	Illustration de l'utilisation de l'approche graphique sans <i>a priori</i> pour la recherche des déterminants météorologiques du masting chez le chêne sessile	120
C.1	Comparaison de la variabilité interannuelle de la production de fruits chez les chênes de régions tempérées et le hêtre commun	123
C.2	Illustration du taux de fruits non infestés en fonction de la variabilité des fructifications du chêne	124

Liste des tableaux

1	Description du suivi de l'effort de floraison et de fructification et du suivi pollinique	26
2.1	The fruiting rate is better predicted by the average pollen concentration	68
2.2	Estimated parameters of the relationship between the three pollinic variables	73
2.3	Estimated parameters of the relationship between $kCVp$ statistics computed for the three pollen variables	73
2.4	The fruiting rate is best explained by the average pollen concentration, regardless of the pollination window	74
2.5	Adding local flowering effort improves fruiting rate prediction	74
3.1	Quantification of the average value and of the strength of change observed at France scale for each of the five variables studied	84
3.2	The strength of the shift for pollen concentration is better predicted when integrating mean pollen concentration and pollen phenology shift in the model	89
3.3	Summary of the model that best predicts the strength of the shift for pollen concentration . . .	89

INTRODUCTION

Les termes définis ici sont signalés par une astérisque (*) lors de leur première occurrence dans le texte.

Lexique

Aire de répartition = Zone délimitant la répartition géographique d'une espèce.

Anthropocentré = Qui place l'être humain au centre de toute chose.

Biotique = Se dit d'un objet ou évènement dont l'origine est attribuée au vivant (en opposition au terme abiotique). On parlera par exemple de stress biotique lorsqu'un facteur de stress a pour origine l'action néfaste d'un organisme vivant sur un autre.

Communauté = Ensemble de populations d'espèces différentes en interaction.

Débourrement = Moment où les bourgeons végétatifs et/ou floraux des arbres se développent et s'ouvrent pour laisser apparaître leur bourre (le duvet et les jeunes feuilles et fleurs contenus dans les bourgeons). Cet évènement est suivi du développement et de la mise en place des feuilles et fleurs.

Dynamique = Désigne ici la fluctuation dans le temps du nombre d'individus d'une population d'être vivants. Ce terme est aussi utilisé pour parler de la fluctuation dans le temps de la production de fruits lorsque l'on parle de dynamique de fructification.

Écosystème = Ensemble formé par une communauté d'êtres vivants en interaction avec leur environnement.

Épiphytes = Organismes qui poussent en se servant d'autres plantes comme support. Ce ne sont cependant pas des organismes parasites car ils ne prélèvent aucune ressource à leur hôte. Les lichens sont un exemple d'organisme épiphyte.

Espèce pérenne = Espèce pouvant vivre plusieurs années en opposition aux espèces annuelles.

Exogène = Qui vient de l'extérieur de l'organisme.

Forêt tempérée = Forêt située dans un climat tempéré, le plus souvent dans l'hémisphère nord. Ces forêts sont souvent composées de feuillus à feuilles caduques et de conifères.

Fruit = Structure contenant les graines, provenant de la transformation de l'ovaire de la fleur après fécondation.

Graine = Structure qui contient et protège l'embryon ainsi que les réserves énergétiques formant le tissu de réserves nutritives. Permet la dissémination des espèces végétales.

Patron de reproduction = Succession des évènements de reproduction au fil des ans. Un patron de reproduction est, entre autres, caractérisé par l'intensité et la fréquence des évènements de reproduction.

Population = Ensemble d'individus d'une même espèce se reproduisant dans un territoire donné.

Prévalence = Rapport entre le nombre d'individus d'une population porteurs d'une maladie par rapport au nombre total d'individus de cette population. La prévalence est souvent exprimée en pourcentage.

Phénologie = Date à laquelle se produit un évènement périodique dans le monde vivant tel que la floraison chez les plantes ou le brame du cerf dans le monde animal.

Taxon = Groupe conceptuel qui regroupe tous les organismes vivants possédant en commun certaines caractéristiques. L'espèce ou le genre sont deux exemples de taxons.

Veto environnemental = Évènement d'origine abiotique qui, lorsqu'il se produit, empêche partiellement ou totalement la reproduction de l'année.

Xylophage = Se dit d'un organisme dont le régime alimentaire est principalement composé de bois.

Introduction

A - Les écosystèmes forestiers, des espaces clés qui font face au changement climatique

A.1 - Des espaces à forts enjeux socio-économiques et écologiques

Les écosystèmes* forestiers recouvrent une large partie de la surface terrestre (30 % des terres émergées soit 42 millions de km² [1]). À l'échelle de la France c'est l'occupation du sol la plus forte, derrière l'agriculture, avec 31 % du territoire métropolitain recouvert par la forêt (©IGN 2021). Si ces espaces ont pendant un temps été déforestés au profit des activités humaines (agriculture et élevage notamment), leur superficie est en expansion en France depuis la deuxième moitié du XIXe siècle ainsi qu'en Europe où leur taille a augmenté de 9 % au cours des trente dernières années [2]. Ces écosystèmes représentent de forts intérêts biologiques mais aussi économiques et sanitaires du fait de la grande diversité d'espèces qui les compose. Ils sont également impliqués dans un grand nombre de services écosystémiques. La notion de service écosystémique est basée sur une vision anthropocentrée* de la biodiversité et évalue les bénéfices que retire l'homme du fonctionnement des écosystèmes [3]. Parmi ces services écosystémiques, nous pouvons citer la purification de l'air et de l'eau, la production de nourriture ou encore la détoxification des sols [4]. À titre d'exemple, les écosystèmes forestiers sont impliqués dans le déroulement de nombreux cycles biogéochimiques tels que le cycle du carbone [5]. Les forêts participent ainsi à la séquestration du dioxyde de carbone, l'un des principaux gaz responsables du réchauffement climatique. À l'échelle mondiale, les forêts séquestrent à l'année l'équivalent de la moitié des émissions de CO₂ liées aux émissions fossiles [6]. En Europe, les forêts permettent de stocker environ 1/10e des émissions de carbone liées aux activités humaines [2]. Une autre contribution majeure des écosystèmes forestiers est leur rôle dans le cycle de l'eau. Les forêts contribuent en effet à la formation de nuages et donc au refroidissement des températures atmosphériques grâce au mécanisme d'évapotranspiration [1]. Les écosystèmes forestiers incarnent également de gros enjeux d'un point de vue économique, notamment pour la filière bois qui représente plus de 2.6 millions d'emplois en Europe [2] [7].

Ces espaces rendent aussi des services moins tangibles, car difficilement monétisables, que l'on pourrait qualifier de services "récréatifs et esthétiques" en offrant des lieux de promenade et de contemplation, contribuant ainsi au bien-être humain.

A.2 - Des équilibres menacés par le changement climatique

Les écosystèmes forestiers, leur dynamique ainsi que la forte biodiversité qu'ils abritent sont particulièrement influencés par certaines espèces. Ces dernières peuvent être décrites comme des espèces fondatrices qui, d'après la définition donnée par Dayton en 1972, créent et

[1]: BONAN (2008), « Forests and Climate Change »

[2]: PROTECTION OF FORESTS IN EUROPE - FOREST EUROPE (2020), *FOREST EUROPE, 2020 : State of Europe's Forests 2020*

[3]: ASSESMENT (2005), *Ecosystem and Human Well-being : Opportunities and Challenges for Business and Industry*

[4]: DAILY (1997), « Introduction : What Are Ecosystem Services? »

[5]: FU et al. (2013), « Linking ecosystem processes and ecosystem services »

[6]: PAN et al. (2011), « A Large and Persistent Carbon Sink in the World's Forests »

[7]: PEARCE (2001), « The Economic Value of Forest Ecosystems »

définissent toute une communauté* écologique ou un écosystème de par leurs caractéristiques structurelles ou fonctionnelles [8]. Les arbres forestiers peuvent par exemple être décrits comme des espèces fondatrices dans la mesure où ils abritent souvent une large diversité animale et végétale [9]. Nous pouvons ainsi citer l'exemple du tremble d'Europe (*Populus tremula* L.) qui sert de support à de nombreuses plantes épiphytes* et lichens mais qui est également l'habitat privilégié de plusieurs espèces d'oiseaux et de petits mammifères [10].

Cette forte dépendance des écosystèmes forestiers vis-à-vis de quelques espèces clés peut rendre l'équilibre caractérisant leur fonctionnement très sensible aux perturbations, un point particulièrement préoccupant dans le contexte du changement climatique actuel [9].

Des changements globaux aux larges conséquences

Si plusieurs périodes de changement climatique ont été enregistrées au cours de l'histoire, celle que nous connaissons actuellement se distingue par son origine mais aussi par son intensité [11]. L'épisode que nous traversons actuellement est en effet le premier dont l'origine est liée à l'humain et à ses activités : on le qualifie de changement climatique anthropique [12] [13].

“Durant les 50 dernières années, la température de l'air à la surface de la Terre a connu une augmentation sans équivalent depuis 2000 ans.” [14].

Si on pense en effet souvent à la hausse des températures atmosphériques lorsque l'on évoque le changement climatique, celles-ci ayant en moyenne augmenté de 1°C depuis 1950, les perturbations engendrées par le changement climatique ne se limitent pas à cela [15]. D'après le rapport du GIEC (le Groupe d'Experts Intergouvernemental sur l'Évolution du Climat), le changement climatique en cours se caractérise également par une modification des régimes de précipitations entraînant des sécheresses plus fréquentes et intenses dans de nombreuses régions [16], une augmentation des attaques par des insectes ravageurs [17-21], une hausse de la concentration atmosphérique en CO₂ [22] ou encore une augmentation de la fréquence et de l'intensité des incendies [23].

Les conséquences du changement climatique semblent de plus en plus marquées au cours du temps. Ainsi, à l'heure de rédiger cette thèse, la France enregistre actuellement la plus grosse période de sécheresse de son histoire toutes saisons confondues [16]. Ces changements ne sont pas sans conséquences, entraînant notamment la disparition de nombreuses espèces. On enregistre une disparition annuelle d'environ 8 000 à 58 000 espèces animales par an parmi les 5 à 9 millions d'espèces totales estimées [24, 25]. Le changement climatique entraîne également une chute massive de la démographie de la plupart des espèces vivantes. Aux États-Unis par exemple, une hausse de 700 % de la mortalité a été enregistrée entre 2000 et 2013 pour l'espèce *Pinus contorta* [26]. Le changement climatique en cours est aussi la cause de déplacements de populations* humaines, les catastrophes liées à ces changements forçant environ 20 millions de personnes par an à quitter leur foyer [27]. Enfin, le changement climatique engendre de lourdes pertes économiques. En 2022 le coût économique des catastrophes naturelles en France a atteint un montant record de 10 milliards d'euros en raison de l'intensification

[8]: DAYTON (1972), « Toward an understanding of community resilience and the potential effects of enrichments to the benthos at McMurdo Sound, Antarctica »

[9]: ELLISON et al. (2005), « Loss of foundation species »

[10]: KIVINEN et al. (2020), « A keystone species, European aspen (*Populus tremula* L.), in boreal forests »

[11]: LOARIE et al. (2009), « The velocity of climate change »

[12]: LEWIS et al. (2015), « Defining the Anthropocene »

[13]: HUGHES (2000), « Biological consequences of global warming »

[14]: METEOFRANCE (2023), *6e rapport du GIEC : que faut-il retenir ?*

[15]: HEDHLY et al. (2009), « Global warming and sexual plant reproduction »

[16]: METEOFRANCE (2023), *Ressource en eau, sécheresses et changement climatique*

[17]: LOGAN et al. (2003), « Assessing the impacts of global warming on forest pest dynamics »

[18]: BERG et al. (2006), « Spruce beetle outbreaks on the Kenai Peninsula, Alaska, and Kluane National Park and Reserve, Yukon Territory »

[19]: HICKE et al. (2006), « Changing temperatures influence suitability for modeled mountain pine beetle (*Dendroctonus ponderosae*) outbreaks in the western United States »

[20]: BENTZ et al. (2010), « Climate Change and Bark Beetles of the Western United States and Canada »

[21]: GAN (2004), « Risk and damage of southern pine beetle outbreaks under global climate change »

[22]: AHN et al. (2012), « Atmospheric CO₂ over the last 1000 years »

[23]: RAMA et al. (2022), *Climate Change 2022 : Impacts, Adaptation and Vulnerability Working Group II Contribution to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*

[24]: DIRZO et al. (2014), « Defaunation in the Anthropocene »

[25]: CEBALLOS et al. (2015), « Accelerated modern human-induced species losses »

[26]: ANDEREGG et al. (2015), « Tree mortality from drought, insects, and their interactions in a changing climate »

[27]: OXFAM (2019), *Populations contraintes de fuir : des déplacements exacerbés par le changement climatique*

des catastrophes naturelles et d'une augmentation de leur fréquence [28].

En raison de ces impacts, le changement climatique et ses conséquences sur la biodiversité suscitent un large intérêt dans la communauté scientifique [29]. On observe en effet une nette augmentation du nombre d'études qui sont publiées sur le sujet au cours des dernières années avec un peu moins de 20 000 études contenant ce mot clé publiées entre 1990 et 2000 contre plus de 300 000 entre 2010 et 2020 soit une augmentation de plus de 1500 % (chiffres issus de web of science).

Des changements qui impactent déjà les forêts

L'impact du changement climatique sur le vivant peut être décliné en quatre grandes catégories : i) les impacts sur la physiologie des espèces, ii) les modifications de l'aire de répartition*, iii) les changements de phénologie* et iv) les effets sur les capacités d'adaptation [30-32][29].

Si on se concentre sur les forêts tempérées*, type d'écosystème dans lequel s'intègrent ces travaux de thèse, celles-ci sont déjà soumises à de fortes pressions dans le contexte du changement climatique [1, 6][33]. On y enregistre en effet une hausse de la mortalité des arbres ces dernières années (plus 35 % entre 2005 et 2019 (@IGN 2021))[36]. Cette surmortalité est principalement due aux conditions climatiques qui sont de plus en plus défavorables à la survie des arbres mais favorables à la prolifération des insectes xylophages* [23][37]. Le changement climatique affecte également d'autres aspects de la vie des arbres puisque l'on enregistre en Europe, en lien avec le changement climatique, une baisse de la croissance des arbres. Ce ralentissement s'élevait à 3 % en France entre 2011 et 2019 (@IGN 2021).

L'impact du changement climatique sur la reproduction des arbres forestiers a, quant à lui, été moins documenté. La reproduction, et plus particulièrement la régénération des écosystèmes forestiers, apparaît pourtant comme un enjeu majeur des années à venir pour compenser la surmortalité due au changement climatique [38](voir *Boîte 1*). De plus, la régénération forestière joue un rôle important dans la mise en place des "forêts de demain". Si le changement climatique entraîne un réarrangement des conditions climatiques, il pourrait être à l'origine de la disparition mais aussi de la création de certains climats [11]. De tels changements auront par conséquent de lourds impacts sur la composition spécifique des écosystèmes concernés. La régénération forestière sera alors un processus clé par lequel les écosystèmes forestiers pourront s'adapter aux contraintes imposées par le changement climatique [39].

A.3 - Des prédictions contrastées pour le devenir de la reproduction des espèces forestières

Différents scénarios climatiques sont proposés dans la littérature concernant le devenir du changement climatique. Si on se concentre sur les changements de températures, les projections les plus optimistes prédisent une augmentation de la température atmosphérique entre 1 et 1,8 °C supplémentaires d'ici 2100 (scénario SSP1-1.9)[23]. À l'opposé, des scénarios moins optimistes prédisent une hausse des températures pouvant aller de 3,3 à 5,7 °C (scénario SSP5-8.5)[23]. Bien que des mesures soient mises en place pour limiter l'impact futur du changement

[28]: FRANCEINFO et al. (2023), « Le coût des catastrophes naturelles en France en 2022 évalué à 10 milliards d'euros par France Assureurs, un record depuis 1999 »

[29]: PARMESAN (2006), « Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change »

[30]: HUGHES et al. (2004), « Ecomorphological Adaptation of Acorn Weevils to Their Oviposition Site »

[31]: ROOT et al. (2003), « Fingerprints of global warming on wild animals and plants »

[32]: KIJOWSKA-OBERC et al. (2020), « Adaptation of Forest Trees to Rapidly Changing Climate »

Boîte 1 - La gestion forestière face au changement climatique

Le maintien des forêts existantes mais aussi leur expansion passe par la production de graines* viables qui seront en capacité de germer et de contribuer à la régénération de la forêt. Cette régénération peut-être qualifiée de "naturelle" lorsqu'elle n'implique pas d'intervention humaine. Si ce mode de régénération est au coeur des plans de gestion forestière, son succès est parfois fortement limité dans le contexte du changement climatique [34]. Pour répondre au défi de la régénération forestière, les plans de gestion forestière font aujourd'hui appel à des stratégies dites "mixtes" dans lesquelles régénération "naturelle" et "assistée" (i.e plantation de semis sélectionnés par l'Homme) se mélangent. C'est notamment le cas du nouveau plan de gestion de l'Office National des Forêts qui mise sur la création de "forêts mosaïques" pour faire face aux conséquences du changement climatique [35].

[33]: PATACCA et al. (2022), « Significant increase in natural disturbance impacts on European forests since 1950 »

[34]: DEY et al. (2019), « Barriers to natural regeneration in temperate forests across the USA »

[35]: FORÊTS (2020), *L'ONF prépare l'avenir des forêts publiques*

[36]: ALLEN et al. (2015), « On underestimation of global vulnerability to tree mortality and forest die-off from hotter drought in the Anthropocene »

[37]: MANTGEM et al. (2009), « Widespread Increase of Tree Mortality Rates in the Western United States »

[38]: FORÊTS (2022), *Changement climatique et dépérissement : pourquoi il faut agir en forêt*

[39]: McDOWELL et al. (2020), « Pervasive shifts in forest dynamics in a changing world »

climatique sur les écosystèmes et leur biodiversité, des transformations importantes sont attendues dans les années à venir. À l'échelle de la France on attend de fortes modifications des conditions météorologiques avec une rétractation de certaines aires climatiques. La taille des aires géographiques sur lesquelles les conditions climatiques sont propices à la survie et à la reproduction des essences forestières actuelles devrait ainsi diminuer de 60 % d'ici 50 ans [35].

Dans ce contexte, acquérir une compréhension fine de la reproduction des arbres forestiers semble indispensable pour pouvoir fournir des prédictions cohérentes sur la capacité des essences forestières à s'adapter au changement climatique. À l'heure actuelle, des prédictions parfois contradictoires existent concernant les capacités de reproduction des arbres forestiers sous l'effet du changement climatique. Ces prédictions varient en effet en fonction des espèces étudiées [40-42], mais aussi entre études pour une même espèce. Une étude de Bykova et collaborateurs sur le chêne vert (*Quercus ilex*) a ainsi montré que l'augmentation de la sécheresse estivale entraînait une diminution de la production de pollen, ce qui pourrait donc conduire à une diminution de la production de fruits* [43]. À l'inverse, un autre travail mené sur la même espèce n'a trouvé aucune différence significative dans le nombre de fruits produits entre les arbres issus du traitement en conditions de sécheresse et ceux issus du traitement contrôle [44]. Cet exemple illustre une difficulté majeure se dressant face aux études qui tentent de prédire la réponse des arbres au changement climatique : l'existence d'une stratégie de reproduction particulière chez les arbres forestiers, stratégie très répandue et dont les mécanismes fins restent jusqu'ici encore mal compris, le **masting**.

Malgré un nombre croissant d'études sur le sujet, des zones d'ombres demeurent et empêchent la compréhension claire de cette stratégie de reproduction. Dans un contexte climatique de plus en plus stressant pour la biodiversité, identifier clairement les mécanismes à l'oeuvre dans la reproduction des arbres forestiers apparaît comme une étape préliminaire nécessaire à toute tentative de prédiction des conséquences du changement climatique.

B - Le masting, une stratégie de reproduction complexe

B.1 - Une stratégie répandue avec des conséquences économiques et sociales importants

Des patrons de fructification particuliers ...

Le masting (ou mast-seeding) est un patron de reproduction*, observé à l'échelle de la population, qui est la résultante de processus ayant lieu à l'échelle individuelle [46]. Ce patron de reproduction est caractérisé par de fortes variations interannuelles de la production de fruits, ces fluctuations étant synchronisées entre individus d'une même population (Figure 1, voir Boîte 2)[47].

Si ce phénomène était autrefois interprété comme le simple reflet de la disponibilité en ressources, une année avec peu de fruits témoignant

[40]: CAIGNARD et al. (2017), « Increasing spring temperatures favor oak seed production in temperate areas »

[41]: MUTKE et al. (2005), « Variability of Mediterranean Stone pine cone production »

[42]: OVERGAARD et al. (2007), « Effects of weather conditions on mast year frequency in beech (*Fagus sylvatica* L.) in Sweden »

[43]: BYKOVA et al. (2018), « Water deficit disrupts male gametophyte development in *Quercus ilex* »

[44]: PÉREZ-RAMOS et al. (2010), « Mast seeding under increasing drought »

[45]: KOENIG et al. (2005), « Some trees reproduce synchronously over large areas, with widespread ecological effects, but how and why? »

[46]: SATAKE et al. (2021), « Studying the genetic basis of masting »

[47]: JANZEN (1976), « Why Bamboos Wait So Long to Flower »

Boîte 2 - Vous avez dit masting ?

Le terme masting vient du vieil anglais "maest" qui désignait la quantité de noix et autres fruits forestiers qui jonchaient le sol à l'automne. Ces fruits étaient ensuite utilisés pour nourrir les animaux d'élevage [45]. Aujourd'hui le terme masting est utilisé pour décrire une stratégie de reproduction mais aussi pour caractériser la production de fruits. On parlera ainsi d'une année "à masting" les années de forte production de fruits (en opposition à une année "sans masting").

d'une année de faible disponibilité des ressources, il est aujourd'hui plutôt décrit comme une stratégie de reproduction [48]. Chez les espèces arborant cette stratégie, majoritairement des espèces pérennes*, les dynamiques de fructification se caractérisent par de très fréquents échecs de la reproduction, c'est-à-dire des années avec peu ou pas de fruits produits. Ces échecs reproductifs sont par exemple visibles en 1984 et 1986 sur la Figure 1. On observe à l'inverse des années de très forte production (jusqu'à 2 tonnes de glands par hectare chez les chênes de régions tempérées [49]), comme le montrent les années 1985 et 1987 de la Figure 1.

Cette stratégie de reproduction entraîne donc de très fortes fluctuations dans l'abondance des fruits d'une année à l'autre qui peuvent alors être qualifiés de ressource pulsée, c'est-à-dire une ressource dont la disponibilité dans le temps et/ou l'espace est très variable [50].

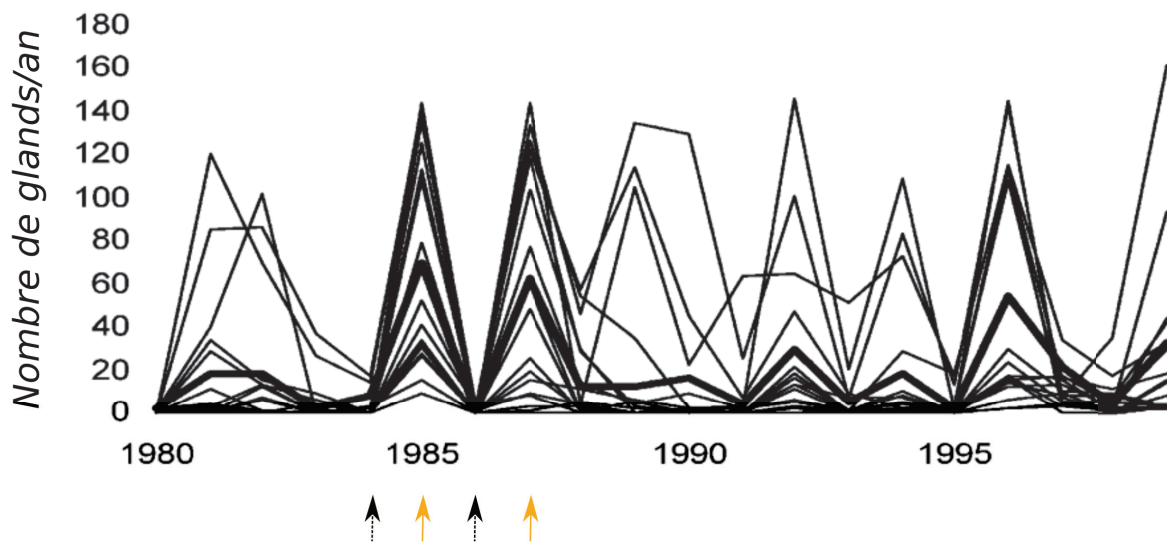


FIGURE 1 – Dynamique de production de glands observée pour plusieurs arbres d'une même population de chêne américain (*Quercus douglasii*). Chaque ligne noire symbolise la production en glands d'un arbre au cours du temps. Les flèches noires indiquent deux années d'échec reproductif tandis que les flèches oranges montrent des années de forte production de fruits. Figure originale issue de l'article de Liehbold *et al.* de 2004 [51]

... qui ont de grandes conséquences sur les écosystèmes

Les arbres étant au centre du fonctionnement des écosystèmes forestiers, les fortes variations de l'abondance des fruits qu'entraîne le masting ont des conséquences écologiques, économiques et sociales en cascade [52, 53]. On parle ici d'effets en cascade car les répercussions de l'abondance plus ou moins forte des fruits vont se propager dans les communautés dépendantes de cette ressource. Ces effets seront directs ou indirects, affectant dans un premier temps la dynamique* des consommateurs directs de ces fruits.

Les années de forte production de fruits permettent aux consommateurs de survivre mais également d'accumuler suffisamment d'énergie pour se reproduire efficacement [54, 55]. De telles fluctuations de la démographie des consommateurs ont à leur tour des conséquences sur les espèces avec lesquelles elles interagissent (voir la Boîte 3), comme par exemple l'augmentation de la densité de rongeurs qui profite à leur prédateurs [56]. Ces effets en cascade affectent également les espèces qui

[48]: KELLY (1994), « The evolutionary ecology of mast seeding »

[49]: LEBOURGEOIS *et al.* (2018), « Les réponses observées des arbres aux variations du climat (croissance, phénologie foliaire et fructification) »

[50]: OSTFELD *et al.* (2000), « Pulsed resources and community dynamics of consumers in terrestrial ecosystems »

[51]: LIEBHOLD *et al.* (2004), « Within-population spatial synchrony in mast seeding of North American oaks »

[52]: MOREIRA *et al.* (2016), « Masting behaviour in a Mediterranean pine tree alters seed predator selection on reproductive output »

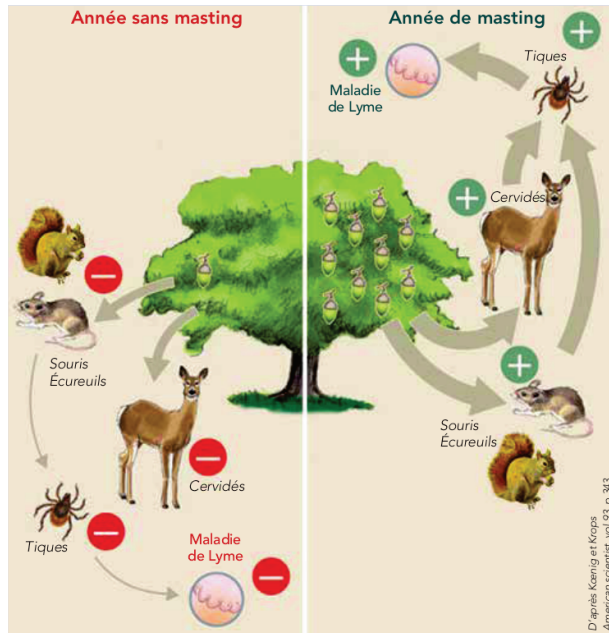
[53]: FREY *et al.* (2007), « Topographic and temporal patterns in tree seedling establishment, growth, and survival among masting species of southern New England mixed-deciduous forests »

[54]: CZESZCZEWIK *et al.* (2020), « Climate change has cascading effects on tree masting and the breeding performance of a forest songbird in a primeval forest »

[55]: BERGERON *et al.* (2011), « Anticipation and tracking of pulsed resources drive population dynamics in eastern chipmunks »

[56]: SCHMIDT *et al.* (2008), « Numerical and behavioral effects within a pulse-driven system : consequences for shared prey »

ne dépendent pas directement du masting mais qui peuvent être la proie des consommateurs de fruits omnivores lors d'années de disette. C'est par exemple le cas de certaines espèces d'oiseaux nichant au sol dont les nids vont être lourdement prédatés par les rongeurs lorsque les fruits forestiers, leur ressource de prédilection, viennent à manquer [57, 58].



[57]: McSHEA (2000), « The influence of acorn crops on annual variation in rodent and bird populations »

[58]: OSTFELD et al. (1996), « Of Mice and Mast »

FIGURE 2 – Représentation schématique des impacts en cascade du masting du chêne sur les écosystèmes forestiers tempérés. L'abondance des fructifications impacte en premier lieu les consommateurs directs avant d'influencer les espèces en interaction avec ceux-ci [59].

Boîte 3 - Le contrôle de la maladie de Lyme : un exemple d'effet en cascade du masting

Les glands constituent la source de nourriture principale pour de nombreuses espèces dont les cervidés et les rongeurs. Lors d'années de faible production de glands, les faibles ressources disponibles entraînent une baisse de l'abondance de ces espèces (Figure 2) [45]. À l'inverse, les années de forte production vont quant à elles favoriser leur survie ainsi que leur reproduction. Une étude a ainsi montré qu'une forte production de glands une année entraînait un fort accroissement des communautés de souris et d'écureuils l'année suivante. Ces deux espèces sont décrites comme des espèces réservoirs de la maladie de Lyme, c'est-à-dire des espèces qui participent au cycle de reproduction de l'agent infectieux responsable de cette maladie : *Borrelia burgdorferi*. Les tiques, le principal vecteur de la maladie de Lyme, se nourrissent du sang des rongeurs pendant leur stade larvaire ou nymphal. Si ces tiques sont infectées par la maladie, ils la transmettront aux rongeurs qui eux même contamineront les prochains tiques qui se nourriront de son sang. En conséquence, plusieurs études ont montré que l'accroissement des communautés de rongeurs en réponse à une forte année de production de glands était suivi par une augmentation de la prévalence* de *B. burgdorferi* dans les populations de tiques [60-62]. Cet exemple met en lumière les effets en cascade que peut avoir le masting sur les communautés forestières (Figure 2) et les potentielles conséquences sanitaires pour l'Homme.

[59]: SCHERMER et al. (2016), « Fluctuations des glandées chez les chênes : mieux les comprendre pour mieux gérer la régénération des chênaies. »

[60]: OSTFELD et al. (2006), « Climate, Deer, Rodents, and Acorns as Determinants of Variation in Lyme-Disease Risk »

[61]: OSTFELD et al. (2000), « Biodiversity and Disease Risk : The Case of Lyme Disease »

[62]: BOGDZIEWICZ et al. (2016), « Oak acorn crop and Google search volume predict Lyme disease risk in temperate Europe »

Sur un aspect plus économique, le masting a des impacts à plusieurs niveaux. Du point de vue des cultures agricoles tout d'abord, celles-ci peuvent subir des dégâts causés par le gibier, notamment les sangliers dans les régions tempérées [63, 64]. On observe ainsi une augmentation des dégâts causés par les sangliers sur les cultures les années de faible production de fruits chez le hêtre et le chêne, engendrant ainsi de lourdes pertes économiques [65, 66]. Le masting a également un impact sur la filière bois via le succès de la régénération forestière. Les larges fluctuations de la production de graines entraînent de fortes fluctuations dans le nombre potentiel de jeunes plants pouvant participer à la régénération naturelle. Ces fluctuations peuvent rendre plus aléatoire le succès de la régénération naturelle, ce qui peut alors nécessiter la mise en place de moyens humains pour assurer la régénération des forêts [67, 68].

Le masting, une stratégie de reproduction répandue

Le masting est une stratégie de reproduction présente chez de très nombreuses espèces d'arbres, plus ou moins éloignées phylogénétiquement, telles que les pommiers, les abricotiers, les hêtres ou encore les espèces modèles de cette thèse, les chênes [69-72]. Le masting et ses conséquences sont donc représentés dans la plupart des écosystèmes terrestres, ce qui explique le nombre croissant d'études sur le sujet ces dernières années [73].

Quelles sont alors les causes évolutives qui ont favorisé son apparition et son maintien ? Cette question est d'autant plus importante à poser que cette stratégie de reproduction ne semble pas avantageuse à première vue étant donné qu'elle conduit à ne pas produire des descendants tous les ans et donc à perdre des occasions de reproduction. Les deux principales causes évolutives du masting qui sont présentées dans la littérature sont l'**efficacité de la pollinisation** et la **satiation des consommateurs** bien que d'autres hypothèses aient été proposées au fil des années [74, 75].

Hypothèse de l'efficacité de la pollinisation

Les espèces forestières faisant du masting sont pour beaucoup auto-incompatibles, c'est-à-dire qu'elles ne peuvent pas s'auto-féconder [76]. La production de fruits chez ces espèces nécessite alors un échange de pollen entre individus génétiquement compatibles. De plus, une grande partie des espèces forestières faisant du masting ont un mode de pollinisation dit anémogame, c'est-à-dire que le transport de pollen d'un individu à l'autre est assuré par le vent [77]. Ce mode de pollinisation n'étant pas dirigé (les grains de pollen sont dispersés dans toutes les directions au gré du vent), son efficacité est moindre comparée à d'autres modes de pollinisation tels que la pollinisation par les insectes (entomogamie)[78].

Au vu de ces deux contraintes, nous pouvons faire l'hypothèse que l'évolution favorise une stratégie de reproduction poussant les individus à investir dans la reproduction les mêmes années : le masting. Cette synchronisation de l'investissement dans la reproduction lors de certaines années aura pour effet d'augmenter la probabilité de pollinisation puisqu'un grand nombre d'individus seront en fleurs en même temps et pourront alors échanger du pollen [79-81].

[63]: GAILLARD et al. (2013), « How does climate change influence demographic processes of widespread species? »

[64]: GAMELON et al. (2017), « Reproductive allocation in pulsed-resource environments »

[65]: HERRERO et al. (2005), « Fruits and roots »

[66]: OMORI et al. (2021), « Contribution of Acorn Masting to Food Composition and Body Condition of and Crop Damage by Wild Boars (*Sus scrofa*) Inhabiting Evergreen Forests in Japan »

[67]: FORÊTS (2020), *Le trésor caché des forêts d'Île-de-France : les graines*

[68]: PEARSE et al. (2021), « Understanding mast seeding for conservation and land management »

[69]: TANENTZAP et al. (2018), « Making the mast of a rainy day »

[70]: DALE et al. (2021), « Macroevolutionary consequences of mast seeding »

[71]: PEARSE et al. (2020), « Biogeography and phylogeny of masting »

[72]: FERNÁNDEZ-MARTÍNEZ et al. (2019), « Nutrient scarcity as a selective pressure for mast seeding »

[73]: HACKET-PAIN et al. (2021), « Climate change and plant reproduction »

[74]: SILVERTOWN (1980), « The evolutionary ecology of mast seeding in trees »

[75]: PEARSE et al. (2016), « Mechanisms of mast seeding »

[76]: LOVELESS et al. (1984), « Ecological Determinants of Genetic Structure in Plant Populations »

[77]: SORK (1993), « Evolutionary ecology of mast-seeding in temperate and tropical oaks (*Quercus* spp.) »

[78]: REGAL (1982), « Pollination by Wind and Animals »

[79]: NORTON et al. (1988), « Mast Seeding Over 33 Years by *Dacrydium cupressinum* Lamb. (rimu) (Podocarpaceae) in New Zealand »

[80]: SMITH et al. (1990), « The Advantage of Mast Years for Wind Pollination »

[81]: MOREIRA et al. (2014), « Masting promotes individual- and population-level reproduction by increasing pollination efficiency »

Hypothèse de la saturation des consommateurs

D'après cette hypothèse, les arbres investissant dans la reproduction de manière synchronisée seront avantagés par la sélection naturelle [82]. En effet, cette synchronisation entre arbres permet d'affamer les communautés de consommateurs lors des nombreuses années sans production de fruits qui caractérisent la stratégie de masting. Ces années auront pour effet de fortement diminuer la démographie des consommateurs qui ne seront alors pas capables d'exploiter l'entièreté de la production lorsque viendra une année de forte production [83, 84]. Sur le long terme, les arbres arborant cette stratégie devraient en conséquence laisser plus de descendants que les arbres se reproduisant tous les ans. Il est important de noter ici que ce contrôle des communautés de consommateurs est surtout efficace pour les consommateurs peu mobiles qui ne peuvent aller chercher une ressource de substitution les années de faible production de fruits [85].

Ces deux hypothèses ne sont pas mutuellement exclusives et pourraient donc toutes deux expliquer l'avantage sélectif du masting comparé à d'autres stratégies de reproduction. Les études, basées sur des approches de modélisation, montrent des résultats contrastés, mettant en avant tantôt l'une ou l'autre de ces hypothèses pour expliquer l'avantage sélectif du masting [86-89]. Si les causes évolutives du masting sont plutôt bien admises dans la littérature, les mécanismes proximaux c'est-à-dire les mécanismes qui conduisent aux patrons de fructifications observés dans le cadre du masting sont quant à eux beaucoup plus débattus. Leur compréhension apparaît pourtant comme une étape clé pour la compréhension et la sauvegarde des écosystèmes forestiers.

B.2 - Cycle reproducteur et causes proximales du masting

Le cycle reproducteur chez les arbres forestiers peut se dérouler sur une ou plusieurs années, de l'initiation des fleurs à la production de fruits matures. Chez les chênes pédonculé (*Quercus robur*) et sessile (*Quercus petraea* Liebl. L), les deux espèces modèles de cette thèse, ce cycle dure un peu plus d'un an et débute avec l'initiation des fleurs l'année précédant la reproduction, comme illustré sur la figure 3 [90]. Après une pause hivernale, le cycle reproducteur se poursuit avec le débourrement* des bourgeons [91]. Viennent ensuite la floraison et la pollinisation entre avril et mai, suivies de la maturation des fruits au cours de l'été. Le cycle s'achève avec la chute des fruits au mois de septembre.

Une multitude de variables à considérer ?

Au vu de sa longueur, de nombreuses variables sont susceptibles d'impacter le cycle reproducteur en interférant dans le bon déroulement de ces différentes étapes [92, 93]. Ces variables appartiennent à deux grandes familles : les variables liées à la disponibilité des ressources (azote, carbone, etc.) [94] et les variables liées aux conditions environnementales (température, niveau de précipitations, etc.) [75][95]. Ces variables ne sont pas forcément indépendantes les unes des autres et peuvent se combiner et interagir pour constituer les mécanismes qui influencent le masting [96]. Des variables génétiques peuvent également influencer le déroulement du cycle reproducteur [46][97], celles-ci ne seront cependant

[82]: SEGET et al. (2022), « Masting increases seedling recruitment near and far »

[83]: CRAWLEY et al. (1995), « Alternate Bearing, Predator Satiation and Seedling Recruitment in *Quercus Robur* L. »

[84]: GOODRUM et al. (1971), « Acorn Yields, Characteristics, and Management Criteria of Oaks for Wildlife »

[85]: KELLY et al. (2001), « Evaluating the wind pollination benefits of mast seeding »

[86]: TACHIKI et al. (2010), « Both seedling banks and specialist seed predators promote the evolution of synchronized and intermittent reproduction (masting) in trees »

[87]: TACHIKI et al. (2013), « Coevolution of mast seeding in trees and extended diapause of seed predators »

[88]: SATAKE et al. (2002), « The synchronized and intermittent reproduction of forest trees is mediated by the Moran effect, only in association with pollen coupling »

[89]: KELLY et al. (2014), « Evolution of synchronised and intermittent reproduction (masting) of trees »

[90]: (1984), « Biologie florale et cycle de reproduction de quelques arbres »

[91]: BADEAU et al. (2022), *Plants from Season to Season : A phenological observation guidebook.*

[92]: KOENIG et al. (2014), « Environmental correlates of acorn production by four species of Minnesota oaks »

[93]: STEPHENSON (1981), « Flower and Fruit Abortion »

[94]: ALLEN et al. (2017), « A Resource Centric View of Climate and Mast Seeding in Trees »

[95]: MOREIRA et al. (2015), « Effects of climate on reproductive investment in a masting species »

[96]: BOGDZIEWICZ et al. (2020), « From theory to experiments for testing the proximate mechanisms of mast seeding »

[97]: SAMARTH et al. (2020), « Molecular control of masting »

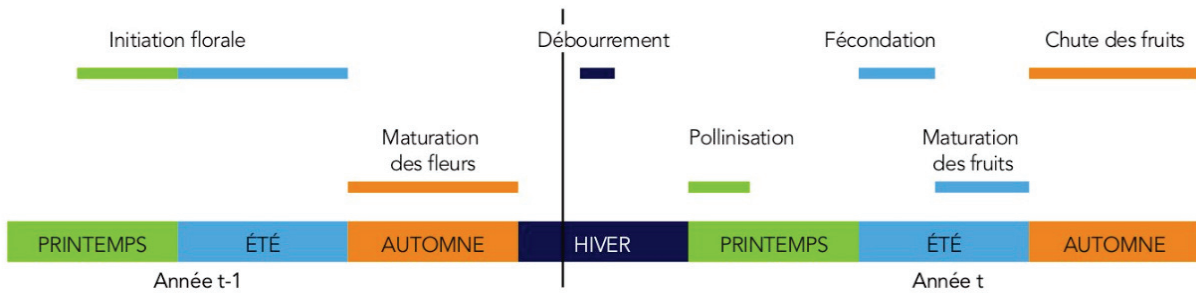


FIGURE 3 – Représentation schématique des étapes clés composant le cycle de reproduction des chênes de régions tempérées (chênes sessiles et pédonculés). Cette figure est issue de l'article de Schermer et collaborateurs [59].

pas étudiées dans le cadre de ces travaux de thèse.

De nombreuses études ont cherché à identifier ces variables d'intérêt et ont ainsi révélé que la température moyenne journalière au printemps [40, 77], le déficit hydrique [43][98, 99] ou encore la différence de température printanière entre une année t et une année $t-1$ [100] pouvaient influencer le déroulement du cycle reproducteur.

Il semble, d'après ces études, que la sensibilité à ces variables ainsi que le sens et la force de leur effet soit fortement espèce-spécifique [73][101, 102], rendant difficile l'identification des mécanismes à considérer. Nous pouvons par exemple citer le cas des températures printanières et estivales qui affectent la production de glands chez trois espèces de chênes (*Quercus macrocarpa*, *Q. ellipsoidalis* et *Q. rubra*) tandis que, dans la même étude, aucun effet n'a pu être mis en évidence chez *Q. alba*, une autre espèce de chêne implantée dans la même région que les trois autres [92].

À partir de ce constat, dresser des généralités concernant les mécanismes sous-jacents du masting semble difficile. Pearse et collaborateurs ont cependant proposé en 2016 une "classification" du masting permettant de regrouper les espèces faisant du masting en deux catégories distinctes : les espèces à **masting de floraison** et celles à **masting de taux de fructification** [75].

Cette dichotomie repose sur un constat : une faible production de fruits peut être le résultat d'une très faible floraison [103, 104] ou bien d'un taux de fructification extrêmement faible ayant causé l'avortement de la majorité des fleurs [105]. Les mécanismes à considérer afin d'expliquer la forte variabilité de la fructification entre années ne seraient alors pas les mêmes dans les deux cas [106].

Deux types de masting ?

Le masting de floraison

Chez les espèces décrites comme des espèces à masting de floraison, on considère que les fortes fluctuations interannuelles de l'intensité de la fructification sont principalement expliquées par de fortes variations de l'effort de floraison (Figure 4 panel a). Le taux de fructification, défini comme le nombre de fruits divisé par le nombre de fleurs produites, est quant à lui considéré comme relativement constant d'une année à l'autre chez ces espèces. Une année de faible production de fruits serait donc la

[98]: FERNÁNDEZ-MARTÍNEZ et al. (2012), « Masting in oaks »

[99]: LE RONCÉ et al. (2021), « Holm oak fecundity does not acclimate to a drier world »

[100]: KELLY et al. (2013), « Of mast and mean »

[101]: HEDHLY et al. (2007), « Warm temperatures at bloom reduce fruit set in sweet cherry »

[102]: NUSSBAUMER et al. (2018), « Impact of weather cues and resource dynamics on mast occurrence in the main forest tree species in Europe »

[103]: CRONE et al. (2006), « Pollen and water limitation in *Astragalus scaphoides*, a plant that flowers in alternate years »

[104]: SHIBATA et al. (2002), « Synchronized annual seed production by 16 principal tree species in a temperate deciduous forest, Japan »

[105]: MONTESINOS et al. (2012), « Masting uncoupling »

[106]: BOGDZIEWICZ et al. (2019), « Environmental Veto Synchronizes Mast Seeding in Four Contrasting Tree Species »

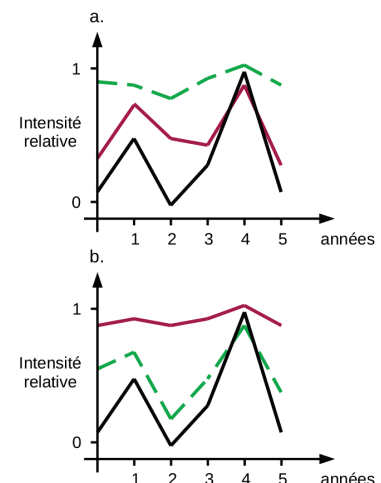


FIGURE 4 – Représentation des dynamiques théoriques relatives de l'intensité de la fructification (lignes noires), la floraison (lignes violettes) et du taux de fructification (lignes vertes) dans le cas d'espèces à masting de floraison (panel a) ou d'espèce à masting de taux de fructification (panel b).

conséquence directe d'un faible effort de floraison et inversement pour les années de forte fructification.

Parmi les espèces communément classées dans le masting de floraison on trouve, entre autres, le hêtre commun [42, 107] [108] ou encore le pin à écorce blanche [109].

Les variables majeures à considérer pour expliquer le masting chez ces espèces seraient donc des variables liées à l'allocation des ressources dans la floraison [110-112] mais aussi les variables environnementales pouvant influencer l'acquisition et l'allocation de ces ressources [113-115].

Le masting de taux de fructification

À l'inverse, l'intensité de la floraison est considérée comme plutôt constante entre années pour les espèces avec un masting de taux de fructification (voir Figure 4 panel b). Pour ces espèces, les fortes variations entre années de la production de fruits seraient principalement expliquées par de fortes variations du taux de fructification.

Cette stratégie, consistant à produire de grandes quantités de fleurs tous les ans, est parfois présentée dans la littérature comme une stratégie de "bet hedging" [105]. Les individus arbres qui investissent dans la floraison chaque année, au risque d'avorter leurs fleurs si la disponibilité en ressources ou les conditions météorologiques ne sont pas favorables à la reproduction, ne risquent ainsi pas de rater d'année propice à la production de fruits [116].

Dans ce cas, les variables importantes pour expliquer le masting seraient des variables ayant un effet sur le succès de pollinisation [117-119], la survie des fleurs/fruits [120][44] mais aussi des variables liées à l'allocation de ressources dans le développement et la maturation des fruits [121, 122].

Parmi les espèces décrites comme ayant un masting de taux de fructification, on retrouve des espèces telles que le genévrier thurifère mais aussi le chêne sessile et le chêne pédonculé [123].

Cette dichotomie entre masting de floraison et masting de taux de fructification est très largement reprise dans la littérature et est assez rarement remise en question [124, 125].

Il est néanmoins important de noter ici que des cas "intermédiaires" ont été rapportés, comme par exemple pour le chêne blanc, chez qui la variabilité interannuelle de l'effort de floraison et du taux de fructification semblent toutes deux déterminantes pour l'intensité de la fructification [120][126]. Malgré cela, les espèces du genre chêne sont couramment désignées comme des espèces à masting de taux de fructification [127], pouvant ainsi conduire à une sous-estimation de l'importance de la floraison et des processus qui la sous-tendent. Ce manque de prise en compte de l'importance de la floraison dans le masting des chênes se remarque notamment dans le faible nombre d'études quantifiant simultanément, et de manière fine, l'intensité annuelle de la floraison et de la fructification [44, 120, 126] [128]. Plusieurs travaux soulignent pourtant qu'en l'absence d'une quantification de l'effort de floraison concomitante à celle de la fructification, il est impossible de déterminer si une faible fructification est le reflet d'une faible allocation dans la floraison ou d'un faible taux de fructification [93].

À ce problème de mauvaise quantification de la floraison vient

[108]: KON et al. (2005), « Evolutionary advantages of mast seeding in *Fagus crenata* »

[109]: RAPP et al. (2013), « Sex allocation, pollen limitation and masting in white-bark pine »

[110]: HAN et al. (2008), « Masting in *Fagus crenata* and its influence on the nitrogen content and dry mass of winter buds »

[111]: CRONE et al. (2009), « How do plants know when other plants are flowering? »

[112]: WANG et al. (2022), « Resource allocation strategies in the reproductive organs of Fagaceae species »

[113]: TANENTZAP et al. (2012), « Soil nutrient supply modulates temperature-induction cues in mast-seeding grasses »

[114]: KELLY et al. (2008), « Mast seeding, predator satiation, and temperature cues in *Chionochloa* (Poaceae) »

[115]: SMAILL et al. (2011), « Climate cues and resources interact to determine seed production by a masting species »

[116]: SLATKIN (1974), « Hedging one's evolutionary bets »

[117]: SCHUELER et al. (2006), « Modeling of oak pollen dispersal on the landscape level with a mesoscale atmospheric model »

[118]: D'AMATO et al. (2007), « Allergenic pollen and pollen allergy in Europe »

[119]: SCHERMER et al. (2019), « Pollen limitation as a main driver of fruiting dynamics in oak populations »

[120]: CECICH et al. (1999), « Influence of weather at time of pollination on acorn production of *Quercus alba* and *Quercus velutina* »

[121]: JOURNÉ et al. (2021), « Leaf phenology correlates with fruit production in European beech (*Fagus sylvatica*) and in temperate oaks (*Quercus robur* and *Quercus petraea*) »

[122]: NAKAMURA et al. (2010), « Experimental branch warming alters tall tree leaf phenology and acorn production »

[123]: PEARSE et al. (2015), « Pollen limitation and flower abortion in a wind-pollinated, masting tree »

[124]: BOGDZIEWICZ et al. (2020), « Climate warming disrupts mast seeding and its fitness benefits in European beech »

[125]: SHIBATA et al. (2020), « Decadal changes in masting behaviour of oak trees with rising temperature »

[126]: SORK et al. (1993), « Ecology of Mast-Fruiting in Three Species of North American Deciduous Oaks »

[127]: BOGDZIEWICZ et al. (2017), « Masting in wind-pollinated trees »

[128]: BOGDZIEWICZ et al. (2020), « Flowering synchrony drives reproductive success in a wind-pollinated tree »

s'ajouter celui de la prise en compte de la variabilité entre populations. De nombreuses études, basées sur l'analyse de données de terrain, ne sont en effet fondées que sur l'analyse d'un nombre très réduit de populations, voire d'une population unique [44, 123, 126, 128]. Les conditions climatiques étant connues pour influencer fortement le masting [129, 130], le suivi de plusieurs populations réparties dans des conditions climatiques contrastées semble être un point important à prendre en compte si on veut comprendre la complexité du masting [131].

C'est dans ce contexte que s'inscrit le premier chapitre de cette thèse. Nous aurons alors pour objectif de quantifier, pour la première fois chez le chêne sessile, le poids relatif de l'effort de floraison et du taux de fructification dans les variations interannuelles de la production de fruits. Un autre aspect fort de ce chapitre sera de comparer ce poids relatif entre 15 populations de chênes sessiles réparties à travers la France.

B.3 - De l'importance de la synchronisation de la reproduction

Comme décrit précédemment, le masting est caractérisé par de fortes variations interannuelles de la production de fruits, synchronisées entre arbres. Cette synchronisation peut s'observer à très large échelle spatiale, comme c'est le cas pour le hêtre commun chez qui une synchronisation de la reproduction a été décrite entre populations distantes de plus de 1000 kilomètres [132-134]. Cette synchronisation à large échelle a également été observée entre espèces, notamment chez plusieurs espèces de conifères emblématiques des forêts boréales [135-137]. Il faut cependant souligner que pour d'autres espèces, telles que les chênes, la synchronisation de la reproduction est plutôt observée à une échelle locale, souvent inférieure à 400 kilomètres [134] [138, 139].

Plusieurs hypothèses ont été proposées dans la littérature pour expliquer cette synchronisation à plus ou moins large échelle. L'hypothèse la plus ancienne est celle de l'effet de conditions météorologiques qui permettraient de synchroniser la reproduction des arbres sur de longues distances [130] [140, 141]. Pour illustrer cet effet, appelé **effet Moran** [142], nous pouvons prendre l'exemple de l'effet des gels printanniers. Ces événements climatiques extrêmes vont entraîner la mort de tout ou partie des fleurs déjà mises en place. On dit alors que le gel agit comme un "veto environnemental"* en empêchant ou limitant fortement la reproduction de l'année. Cet effet, s'il se produit à large échelle spatiale, impactera de nombreuses populations ce qui aura pour effet de les synchroniser [143]. L'effet Moran peut aussi être lié à des conditions météorologiques qui auront pour effet de favoriser la reproduction, comme par exemple des écarts de températures entre années avec l'enchaînement d'une année avec des températures atmosphériques "froides" et d'une année avec des températures atmosphériques plus "chaudes" [100] [144].

Un autre processus, la **limitation pollinique**, reposant sur la nécessité pour les arbres forestiers de recevoir du pollen exogène* génétiquement compatible pour la production de fruits a plus récemment été proposé comme potentielle force de synchronisation [145]. Si des travaux de modélisation ont montré que cette seule force pouvait suffire à expliquer la synchronisation entre populations à large échelle [86, 88] [146, 147], elle est surtout considérée comme importante pour la

[129]: KELLY et al. (2002), « Mast Seeding in Perennial Plants »

[130]: ASCOLI et al. (2021), « Modes of climate variability bridge proximate and evolutionary mechanisms of masting »

[131]: MENCUCINI et al. (1995), « Thirty years of seed production in a subalpine Norway spruce forest »

[132]: VACCHIANO et al. (2017), « Spatial patterns and broad-scale weather cues of beech mast seeding in Europe. »

[133]: NUSSBAUMER et al. (2016), « Patterns of mast fruiting of common beech, sessile and common oak, Norway spruce and Scots pine in Central and Northern Europe »

[134]: BOGDZIEWICZ et al. (2023), « Mechanisms driving interspecific variation in regional synchrony of trees reproduction »

[135]: KOENIG et al. (1998), « Scale of mast-seeding and tree-ring growth »

[136]: BOUCHARD et al. (2021), « Climate and size of previous cone crops contribute to large-scale synchronous cone production in balsam fir »

[137]: LAMONTAGNE et al. (2020), « Mast seeding patterns are asynchronous at a continental scale »

[138]: FERNÁNDEZ-MARTÍNEZ et al. (2017), « Nature beyond Linearity »

[139]: BOGDZIEWICZ et al. (2019), « The effects of local climate on the correlation between weather and seed production differ in two species with contrasting masting habit »

[140]: KOENIG et al. (2013), « Large-scale spatial synchrony and cross-synchrony in acorn production by two California oaks »

[141]: WION et al. (2020), « Aridity drives spatiotemporal patterns of masting across the latitudinal range of a dryland conifer »

[142]: MORAN (1953), « The statistical analysis of the Canadian Lynx cycle. »

[143]: CHANG-YANG et al. (2016), « ENSO and frost codetermine decade-long temporal variation in flower and seed production in a subtropical rain forest »

[144]: ASHTON et al. (1988), « Staggered Flowering in the Dipterocarpaceae »

[145]: ISAGI et al. (1997), « How Does Masting Happen and Synchronize? »

[146]: SATAKE et al. (2000), « Pollen Coupling of Forest Trees »

[147]: SATAKE et al. (2002), « Spatially limited pollen exchange and a long-range synchronization of trees »

synchronisation à une échelle locale, au sein des populations [148, 149].

L'effet Moran et la limitation pollinique n'étant pas mutuellement exclusifs, il peut parfois être difficile de distinguer leur influence respective, d'autant que ces deux forces sont susceptibles de générer des patrons de synchronisation similaires [51].

Le cas de la limitation pollinique

Dans le cadre de cette thèse, nous nous sommes intéressés plus particulièrement à l'étude de la limitation pollinique. Ce mécanisme suppose que la disponibilité en pollen peut être une variable limitante pour la reproduction certaines années. Si ce postulat a été remis en cause par plusieurs études [150, 151], des expériences ont montré que l'ajout de pollen sur des fleurs femelles augmentait le taux de fructification, révélant ainsi que la disponibilité en pollen dans l'air pouvait limiter la production de fruits [103, 128]. De plus, cette hypothèse est appuyée par le fait que les arbres forestiers faisant du *masting* sont, pour beaucoup, des espèces auto-incompatibles qui dépendent donc de la disponibilité en pollen dans l'air au moment de la pollinisation [48, 85].

La limitation en pollen semble d'autant plus un bon candidat pour expliquer la synchronisation entre arbres que le processus de pollinisation se déroule à l'échelle de la population, notamment lorsque cette pollinisation se fait par le vent ce qui est le cas de nombreuses essences forestières [48]. Ainsi, si la disponibilité en pollen devait être limitante pour la reproduction une année, elle le serait pour l'ensemble de la population ce qui souligne le potentiel effet synchronisant de ce processus.

Le processus de limitation pollinique repose sur l'idée que la disponibilité en pollen chaque année peut partiellement expliquer les fortes variations interannuelles du taux de fructification et ainsi contribuer à synchroniser la production de fruits entre années.

Plusieurs hypothèses ont été développées dans la littérature pour expliquer le fonctionnement de cette limitation en pollen et identifier les mécanismes qui la sous-tendent. Deux hypothèses majoritaires, non mutuellement exclusives, sont souvent présentées : l'**hypothèse du couplage pollinique** et l'**hypothèse de la synchronisation phénologique** [96]. Ces hypothèses diffèrent dans i) la temporalité des événements impliqués et ii) la nature des variables mises en jeu.

Hypothèse du couplage pollinique

L'hypothèse du couplage pollinique (Pollen coupling hypothesis en anglais) a été la première hypothèse proposée pour expliquer le processus de limitation pollinique.

Cette proposition repose sur l'idée que la synchronisation interannuelle et inter-arbres de l'allocation dans la floraison est le moteur de la limitation pollinique [145]. Selon cette hypothèse, ce sont donc les fortes variations interannuelles de l'effort de floraison qui déterminent la disponibilité en pollen (fait appel à la notion de *masting de floraison* vue précédemment).

Sous cette hypothèse, la probabilité qu'un arbre soit pollinisé est plus importante les années où les autres arbres de la population investissent fortement dans la floraison. On parle alors de succès densité-dépendant

[148]: BOGDZIEWICZ et al. (2021), « Environmental variation drives continental-scale synchrony of European beech reproduction »

[149]: KOENIG et al. (2017), « Drivers of synchrony of acorn production in the valley oak (*Quercus lobata*) at two spatial scales »

[150]: CLOT (2003), « Trends in airborne pollen »

[151]: SPIEKMA et al. (2003), « Quantitative trends in annual totals of five common airborne pollen types (Betula, Quercus, Poaceae, Urtica, and Artemisia), at five pollen-monitoring stations in western Europe »

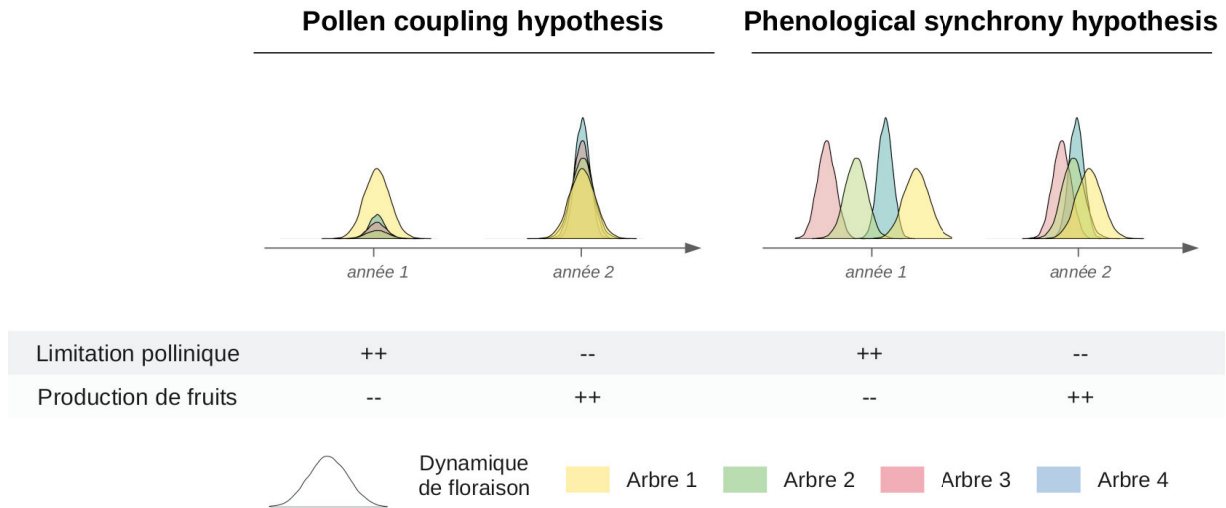


FIGURE 5 – Illustration des deux hypothèses majeures proposées pour expliquer la limitation pollinique : l’hypothèse de couplage pollinique (Pollen coupling hypothesis) et l’hypothèse de la synchronisation phénologique (Phenological synchrony hypothesis).

de la pollinisation, la limitation en pollen étant directement liée au nombre d’individus produisant des fleurs dans la population et à l’intensité de leur investissement dans la floraison [85, 146] [152, 153].

Ces fortes variations d’investissement dans la floraison sont illustrées de manière schématique sur la Figure 5, section Pollen coupling hypothesis, pour les arbres 2 à 4 dont l’intensité de la floraison varie entre les deux années. D’après cette hypothèse, un arbre asynchrone qui investit fortement dans la floraison une année où les autres n’investissent pas ou peu ferait face à une très faible disponibilité en pollen et subirait donc une forte limitation en pollen (comme illustré pour l’arbre 1 sur la Figure 5, année 1 de la section Pollen coupling hypothesis). Cet arbre ne pourrait alors pas produire de fruits et les ressources disponibles pour la reproduction cette année pourraient être stockées (Hypothèse du stockage des ressources [75] [154] avant d’être réinvesties dans la floraison une autre année, cette fois-ci potentiellement en même temps que le reste de la population (voir l’année 2 de la section Pollen coupling hypothesis sur la Figure 5).

Hypothèse de la synchronisation phénologique

La deuxième hypothèse, appelée hypothèse de la synchronisation phénologique (Phenological synchrony hypothesis en anglais), propose quant à elle que la limitation pollinique soit expliquée par une synchronisation plus ou moins forte de la floraison (plus précisément de la date de celle-ci) entre arbres chaque année, elle-même déterminée par des conditions météorologiques [96] [155]. Nous parlerons ici de synchronisation saisonnière pour éviter tout risque de confusion entre la synchronisation inter et intra-annuelle de la floraison.

Les fleurs femelles ne sont réceptives au pollen que sur une courte période de temps [156]. Seuls les arbres fleurissant au même moment pendant la saison seront alors en capacité d’échanger du pollen de manière efficace. Les années où la synchronisation saisonnière est faible (comme illustré pour l’année 1 de la Flowering synchrony hypothesis, Figure 5) ne permettront donc pas aux arbres d’échanger du pollen, entraînant une

[152]: VENNERS et al. (2016), « Fruiting Strategies of Perennial Plants »

[153]: KNAPP et al. (2001), « Pollen-limited reproduction in blue oak »

[154]: HAN et al. (2014), « Nitrogen storage dynamics are affected by masting events in *Fagus crenata* »

[155]: KOENIG et al. (2015), « What drives masting ? »

[156]: FOX (2003), « Assortative mating and plant phenology : Evolutionary and practical consequences »

forte limitation pollinique et une faible production de fruits [157-159]. À noter que l'on considère ici que l'allocation dans la floraison est peu variable entre années, contrairement à la date de floraison (voir la notion de *masting de taux de fructification*). À l'inverse, lorsque la floraison est synchronisée à l'échelle de la population, les échanges de pollen seront possibles (voir l'année 2 de la Flowering synchrony hypothesis, Figure 5).

Selon les espèces considérées, des approches corrélatives et/ou expérimentales abondent dans le sens de l'une ou l'autre de ces hypothèses [127]. Concernant les chênes, des désaccords existent. Une étude a ainsi montré une forte corrélation entre la dynamique de production de pollen (un proxy de l'allocation dans la floraison) et la production de glands, supportant ainsi l'hypothèse de couplage pollinique [119]. En parallèle, des travaux de supplémentation en pollen ont montré qu'un ajout de pollen ne permettait d'augmenter le taux de fructification que chez les individus avec une date de floraison asynchrone, soutenant alors l'hypothèse de la synchronisation phénologique [96].

Quel devenir pour la limitation pollinique dans le contexte du changement climatique ?

Si les hypothèses de couplage pollinique et de synchronisation phénologique ne sont pas mutuellement exclusives, être en mesure de déterminer quelle(s) hypothèse(s), et donc quels mécanismes, il faut prendre en compte pour comprendre la limitation pollinique est une des étapes clés vers une meilleure compréhension du masting des chênes. C'est donc un pas à franchir pour prédire le devenir de la limitation pollinique et du masting dans le contexte du changement climatique puisque les deux hypothèses ne mènent pas aux mêmes prédictions.

Dans un contexte où la synchronisation interannuelle de la reproduction entre arbres semble diminuer [124] [162], on pourrait s'attendre à observer une augmentation de la limitation pollinique sous l'hypothèse du couplage pollinique. Puisque les arbres ont de plus en plus tendance à investir dans la reproduction lors d'années différentes, la disponibilité en pollen pourrait être plus fréquemment limitante pour la production de fruits [163]. En parallèle, le réchauffement des températures hivernales et printanières pourrait mener à une plus forte synchronisation saisonnière de la floraison chaque année, ce qui aurait pour effet de diminuer la limitation pollinique et de permettre plus fréquemment la production de fruits [164]. Cette question des mécanismes impliqués dans la limitation pollinique chez le chêne fera l'objet du chapitre deux de cette thèse.

C - Phénologie pollinique et devenir du masting dans le contexte du changement climatique

C.1 - La phénologie comme indicateur du réchauffement climatique

La phénologie peut être définie comme l'étude des schémas périodiques et récurrents de la croissance et du développement des plantes mais aussi du comportement des animaux au cours de l'année [165]. Le terme de phénologie est également employé pour désigner la date à

[157]: PESENDORFER et al. (2016), « Individual resource limitation combined with population-wide pollen availability drives masting in the valley oak (*Quercus lobata*) »

[158]: SANTANDREU et al. (1999), « Effect of flowering phenology and habitat on pollen limitation in *Erica multiflora* »

[159]: SCHMITT (1983), « Individual flowering phenology, plant size, and reproductive success in *Linanthus androsaceus*, a California annual »

[160]: KIM et al. (2018), « Does the increase in ambient CO₂ concentration elevate allergy risks posed by oak pollen ? »

[161]: PÉREZ-RUIZ et al. (2018), « Climate change in forest ecosystems »

Boîte 4 - Masting et changement climatique

Si on se concentre ici sur l'augmentation des températures, l'impact du changement climatique sur le masting et la biodiversité en général est loin de se résumer à cela. Le changement climatique entraîne par exemple une hausse de la concentration atmosphérique en CO₂, hausse qui conduit à une augmentation de la production de pollen à l'échelle de l'arbre et ainsi à une hausse du risque allergique [160]. Le changement climatique entraîne également une augmentation de la mortalité des arbres, en lien avec une fréquence plus forte des événements de sécheresse [36]. Ces événements de sécheresse impactent également le succès de régénération en diminuant la probabilité de germination et de survie des jeunes plants [161].

[162]: PEARSE et al. (2017), « Inter-annual variation in seed production has increased over time (1900–2014) »

[163]: BOGDZIEWICZ et al. (2021), « Climate warming causes mast seeding to break down by reducing sensitivity to weather cues »

[164]: BOGDZIEWICZ et al. (2020), « What drives phenological synchrony ? »

[165]: LIETH (1974), *Phenology and Seasonality Modeling*

laquelle surviennent ces événements biologiques [166]. On parlera par exemple de phénologie du débourrement des feuilles (débourrement foliaire) ou encore de phénologie de la floraison.

La phénologie des événements biologiques est souvent en partie déterminée par des conditions climatiques [167]. Si on prend l'exemple de la phénologie du débourrement foliaire, plusieurs études ont montré que cette date était en grande partie déterminée par l'interaction de trois mécanismes distincts : l'exposition au froid en début d'hiver (ou chilling), l'accumulation de chaud en fin d'hiver (forcing) et la sensibilité à la durée du jour (daylength sensibility)[168-170].

Du fait de cette grande sensibilité aux conditions météorologiques, la phénologie est fréquemment présentée comme un marqueur potentiel du changement climatique et plus particulièrement du réchauffement climatique [171]. Des études expérimentales ont ainsi montré qu'une augmentation de la température atmosphérique en fin d'hiver/début de printemps conduisait, entre autres, à une avancée de la date de débourrement foliaire chez de nombreuses espèces [166] [172].

Pour illustrer ce point nous pouvons citer l'exemple de la phénologie de débourrement foliaire chez le frêne. Cette dernière a avancé de 7,8 jours par décennie en France entre 1976 et 2006 [173]. Cette observation est loin d'être un cas isolé puisque la grande majorité des études menées dans l'hémisphère nord ces dernières années rapportent une avancée de la phénologie, pour les événements se déroulant au printemps, en réponse à la hausse des températures [174, 175]. La force de cette avancée semble cependant varier entre espèces et entre régions climatiques [166]. Si on se concentre sur les événements ayant lieu au printemps dans le cadre cette thèse, il est toutefois intéressant de noter que le réchauffement climatique actuel a un effet opposé sur la phénologie des événements ayant lieu à l'automne. On observe un retard du jaunissement et de la chute des feuilles en lien avec des températures automnales plus clémentes et une arrivée plus tardive des premiers épisodes de gel [176]. Le réchauffement climatique pourrait également avoir un impact sur la phénologie de chute des fruits [177], un événement important tant pour les communautés de consommateurs que pour les arbres qui dépendent de ces derniers pour disperser leurs fruits. Un décalage de cet événement pourrait alors avoir de fortes conséquences sur la dynamique des écosystèmes forestiers [178](voir Boîte 4).

C.2 - Lien entre phénologie pollinique et masting

Si le nombre d'études portant sur la phénologie a considérablement augmenté ces dernières années (plus de 2800 études pour l'année 2022 contre un peu moins de 500 en 2000 d'après Web of Science), la majorité de celles-ci se sont concentrées sur l'étude de l'impact que ces changements de phénologie pourraient avoir sur la croissance des arbres. Plusieurs études ont déjà rapporté le lien qui existait entre allongement de la période de croissance des arbres (en raison d'une phénologie du débournement foliaire plus précoce et d'une chute des feuilles plus tardive) et l'accélération de l'accroissement du diamètre du tronc. D'autres études se sont plutôt intéressées aux impacts que ces changements de phénologie pourraient avoir sur les interactions entre espèces (exemple pour l'interaction plante-pollinisateur ou plante-consommateur) [179].

[166]: PIAO et al. (2019), « Plant phenology and global climate change »

[167]: DELPIERRE et al. (2016), « Temperate and boreal forest tree phenology »

[168]: FU et al. (2019), « Daylength helps temperate deciduous trees to leaf-out at the optimal time »

[169]: BAUMGARTEN et al. (2021), « Chilled to be forced »

[170]: ETTINGER et al. (2020), « Winter temperatures predominate in spring phenological responses to warming »

[171]: VITASSE et al. (2022), « The great acceleration of plant phenological shifts »

[172]: VITASSE et al. (2011), « Assessing the effects of climate change on the phenology of European temperate trees »

[173]: VITASSE et al. (2009), « Leaf phenology sensitivity to temperature in European trees »

[174]: AHAS et al. (2002), « Changes in European spring phenology »

[175]: MENZEL et al. (1999), « Growing season extended in Europe »

[176]: PARK et al. (2017), « Spatial and temporal changes in leaf coloring date of *Acer palmatum* and *Ginkgo biloba* in response to temperature increases in South Korea »

[177]: MENDES et al. (2023), « Fruiting phenology matters »

[178]: SCHUPP et al. (2019), « Intrinsic and extrinsic drivers of intraspecific variation in seed dispersal are diverse and pervasive »

[179]: CACHELOU et al. (2022), « Does mast seeding shape mating time in wild boar ? »

Peu d'études se sont en revanche penchées sur l'impact que ces changements de phénologie pourraient avoir sur la reproduction.

Masting et stochasticité

Nous avons vu précédemment que l'une des hypothèses principales pour expliquer l'évolution et le maintien du masting chez de nombreuses espèces de plantes était qu'il permettrait, de par les fortes variations interannuelles de la fructification, de **contrôler la dynamique des communautés de consommateurs** [129]. En complément de cette forte variabilité, des travaux récents suggèrent que la composante aléatoire (ou stochasticité) des dynamiques de fructification soit un élément majeur à considérer [180]. On définit ici la stochasticité comme le fait que les années de forte production de fruits ne soient pas prédictibles et qu'une bonne année de fructification ne suive pas nécessairement une année de faible reproduction.

[180]: SCHERMER et al. (2020), « Flower phenology as a disruptor of the fruiting dynamics in temperate oak species »

Boîte 5 - Les Balanins : petits insectes, gros problèmes

La communauté de parasites des chênes en France métropolitaine est principalement composée de quatre espèces de balanins (ou charançons) : *Curculio elephas*, *C. glandium*, *C. pellitus*, *C. venosus*. Ces espèces ont un cycle de développement qui se déroule en partie en surface et en partie dans le sol (voir Figure). Chaque année, les femelles pondent leur oeufs dans les glands en formation après y avoir préalablement foré un trou. Les larves se développent dans les fruits en consommant une partie des réserves qu'ils contiennent. Ces larves sortent des fruits après leur chute et vont s'enterrer dans le sol pour au moins une année de diapause. La durée des diapauses pouvant être effectuées varie de 1 à 3 ans, entre espèces mais aussi entre larves d'une même espèce [181-183]). Après la nymphose, les jeunes adultes émergent, se reproduisent et meurent dans l'année. Le parasitisme des glands par les larves entraîne une diminution de la probabilité de germination de ceux-ci d'environ 62% [184]. Ce parasitisme peut donc avoir de lourdes conséquences sur le succès de régénération des chênes les années où la densité des communautés de balanins est forte [124] [185].

[181]: PÉLISSON et al. (2013), « From Income to Capital Breeding »

[182]: PÉLISSON et al. (2012), « Contrasted breeding strategies in four sympatric sibling insect species »

[183]: MENU et al. (2002), « Bet-hedging for variability in life cycle duration »

[184]: DALGLEISH et al. (2012), « Weevil seed damage reduces germination and seedling growth of hybrid American chestnut »

[185]: CRAWLEY (2000), « Seed predators and plant population dynamics. »

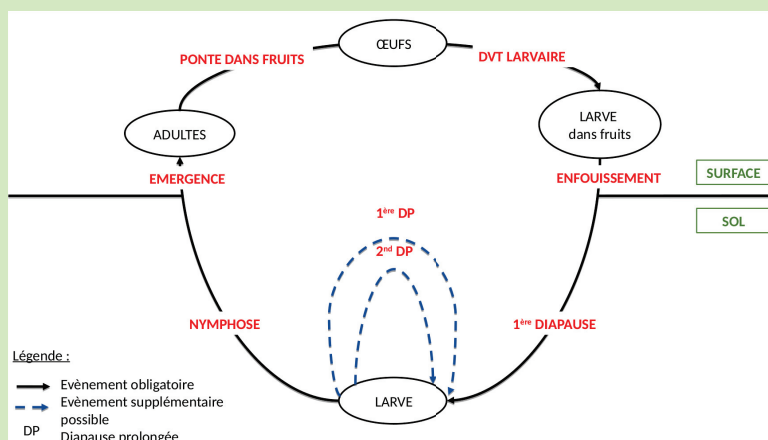


Figure - Illustration du cycle de vie de quatre espèces de balanins parasites du chêne (d'après E. Acacia, comm. pers., voir Annexe C.2).

Cette importance de la stochasticité des fructifications est notamment visible pour les chênes de régions tempérées dont les principales espèces parasites, les balanins, sont capables de diapause (voir Boîte 5). La diapause est une phase de la vie ralentie chez un organisme, lui permettant de résister et de survivre aux variations extrêmes de son environnement mais aussi de se synchroniser avec ces variations. Face à une communauté de parasites aux cycles de vie très diversifiés, une production de fruits très stochastique semble la seule issue pour assurer son succès de régénération et éviter qu'une des espèces de parasites ne synchronise son cycle de vie sur le rythme de la production de fruits, causant ainsi de graves dommages à chaque événement de reproduction (voir Boîte 5).

Cette stochasticité est généralement expliquée dans la littérature par l'occurrence d'événements météorologiques extrêmes, ou "veto environnementaux", causant l'avortement de tout ou partie des items reproducteurs une année lorsqu'ils se produisent. Parmi ces "veto environnementaux" on retrouve par exemple l'effet des gels tardifs [186, 187] ou bien de la sécheresse estivale [98] [188].

La probabilité pour les arbres d'être exposés à de tels événements extrêmes dépendrait alors du calendrier de la reproduction [121] [189, 190], ce qui ramène à la notion de phénologie.

La phénologie pollinique, curseur de la stochasticité ?

La phénologie pollinique peut être définie comme la date à partir de laquelle les arbres commencent à relâcher leur pollen dans l'air. En ce sens, cette phénologie détermine en partie les conditions climatiques qui vont affecter la maturation ainsi que la libération et la diffusion du pollen dans l'air [117, 180]. Plusieurs études ont montré que des températures chaudes et un air sec favorisaient la diffusion du pollen [180] [191, 192]. À l'inverse, de fortes précipitations auront pour effet d'empêcher cette dernière en plaquant le pollen au sol. Les conditions météorologiques impactent également la probabilité de relargage du pollen dans l'air [117].

Chez les chênes de régions tempérées, les ébauches de chatons étant encapsulées dans les mêmes bourgeons que les ébauches de feuilles, les phénologies pollinique et foliaire sont très liées [90]. Si le débourrement de ces bourgeons a actuellement lieu fin mars chez les chênes de régions tempérées [91], une étude a mis en évidence que les conditions climatiques qui sont alors expérimentées pendant la maturation/diffusion du pollen ne sont pas optimales [119]. Une phénologie plus tardive offrirait des conditions météorologiques plus souvent favorables à la maturation et diffusion du pollen. La phénologie foliaire (et donc pollinique) est souvent présentée comme le reflet d'un compromis (ou trade-off) entre l'évitement des gels tardifs et la réponse aux bonnes conditions climatiques [189] [193, 194]. En ce sens, une phénologie pollinique trop précoce, comme celle observée actuellement, pourrait être vue comme une stratégie évolutive qui permettrait d'introduire plus d'échecs et de stochasticité dans les dynamiques de fructification via l'exposition à des conditions météorologiques souvent défavorables [119]. Cette stratégie, étonnante au premier regard, permettrait un meilleur contrôle de la dynamique des communautés de consommateurs.

[186]: GARCÍA-MOZO et al. (2001), « Catkin frost damage in Mediterranean cork-oak (*Quercus suber* L.) »

[187]: BOGDZIEWICZ et al. (2018), « Correlated seed failure as an environmental veto to synchronize reproduction of masting plants »

[188]: PÉREZ-RAMOS et al. (2015), « Environmental drivers of mast-seeding in Mediterranean oak species »

[189]: BAUMGARTEN et al. (2023), « No risk—no fun »

[190]: VITASSE et al. (2014), « The interaction between freezing tolerance and phenology in temperate deciduous trees »

[191]: MANANGAN et al. (2021), « Long-term pollen trends and associations between pollen phenology and seasonal climate in Atlanta, Georgia (1992-2018) »

[192]: RECIO et al. (2018), « Intensity and temporality of airborne *Quercus* pollen in the southwest Mediterranean area »

[193]: ZOHNER et al. (2015), « Perception of photoperiod in individual buds of mature trees regulates leaf-out »

[194]: VITASSE et al. (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 »

Phénologie pollinique et masting, des impacts multiples

La phénologie pollinique est également impliquée dans d'autres aspects de la vie d'un arbre. Elle a par exemple un impact important sur la synchronisation saisonnière de la floraison. Synchronisation qui, comme nous l'avons vu précédemment, est susceptible de jouer un rôle important dans la limitation pollinique (voir *l'hypothèse de la synchronisation phénologique*). Il a ainsi été montré qu'une phénologie pollinique précoce était associée à une floraison plutôt désynchronisée (les arbres de la population fleurissent de manière étalée dans le temps, voir Figure 5), tandis qu'une phénologie pollinique tardive conduit à une forte synchronisation saisonnière de la floraison. Ce lien entre phénologie pollinique et synchronisation de la floraison est important à prendre en compte dans le contexte du changement climatique, celui-ci pouvant de fait avoir un impact sur le processus de limitation pollinique [164].

Une étude récente s'est, quant à elle, intéressée au lien entre phénologie foliaire, qui est étroitement liée à la phénologie pollinique chez les chênes de régions tempérées, et acquisition des ressources pouvant être allouées à la reproduction. Ainsi, ces travaux ont montré que l'allongement de la période sur laquelle les arbres portaient leurs feuilles était positivement relié à la quantité de fruits produits la même année [121]. Cette relation peut-être interprétée comme un accroissement de la quantité de ressources acquises par photosynthèse, ressources qui seraient ensuite investies dans la production de fruits [107] [195].

En outre, la phénologie foliaire a également un impact sur l'exposition aux insectes défoliateurs tels que la phalène brumeuse, un lépidoptère présent chez les chênes de régions tempérées dont les chenilles consomment les feuilles [196]. Ces insectes infligent de lourds dégâts lorsqu'ils consomment une grande partie des feuilles d'un arbre, empêchant alors l'acquisition de nutriments par photosynthèse [197, 198].

Tout ces exemples sont autant de processus qui pourraient être perturbés par les changements de phénologie imposés par le réchauffement climatique en cours et qui pourraient de ce fait impacter le masting des chênes. C'est dans ce contexte que s'inscrit le dernier chapitre de cette thèse. L'objectif premier de ce travail est d'évaluer quels changements ont pu être observés en France pour la phénologie pollinique des chênes de régions tempérées mais aussi pour l'intensité de la limitation pollinique au cours des 30 dernières années, en lien avec le changement climatique. Un autre intérêt majeur de ce travail est de comparer les changements observés sur un grand nombre de populations réparties dans des conditions climatiques contrastées, une approche jusque ici rarement mise en oeuvre dans la littérature sur le masting.

C.3 - Quel devenir pour le masting dans le contexte du changement climatique ?

Des impacts d'ores et déjà visibles

Si la majorité des études s'intéressant à l'impact du changement global sur les arbres forestiers se sont concentrées sur les effets de celui-ci sur la mortalité ou encore la croissance des arbres [37], plusieurs

[195]: HOCH et al. (2013), « Fruit production in three masting tree species does not rely on stored carbon reserves »

[196]: VISSER et al. (2001), « Warmer springs disrupt the synchrony of oak and winter moth phenology »

[197]: WAGENHOFF et al. (2013), « Temporal synchrony of *Thaumetopoea processionea* egg hatch and *Quercus robur* budburst »

[198]: ASCH et al. (2007), « Phenology of Forest Caterpillars and Their Host Trees »

études ont commencé à s'intéresser aux impacts sur la reproduction. Il ressort de ces études que ces impacts diffèrent entre espèces. Quand certaines enregistrent une baisse globale de la production de graines, accompagnée d'une augmentation de la variabilité interannuelle de l'effort de fructification [141, 162], d'autres enregistrent au contraire une augmentation de l'effort reproducteur chaque année [199, 200].

Si une augmentation de la production de fruits peut sembler une bonne nouvelle au premier abord, un accroissement de la production de fruits pouvant être interprété comme une augmentation du nombre de descendants, les conclusions peuvent être toutes autres lorsque l'on prend en compte la dynamique des consommateurs. Une étude menée chez le hêtre commun a montré que l'augmentation de la production de fruits et la diminution de la variabilité interannuelle de l'effort de fructification étaient liées à une augmentation du taux de parasitisme des graines [124]. Le changement climatique, en modifiant la variabilité interannuelle de la production de fruits [42] [201] et/ou la synchronisation inter-arbres [202], pourrait ainsi menacer le succès de régénération forestière chez certaines espèces en impactant les deux principaux avantages sélectifs supposés du masting : la satiation des consommateurs et l'efficacité de la pollinisation [203].

A quels changements s'attendre pour les chênes ?

En ce qui concerne les espèces modèles de cette thèse, plusieurs scénarios sont envisageables pour le devenir du masting dans le contexte du changement climatique. Une étude, basée sur une approche de modélisation, a montré que la dynamique de fructification des chênes de régions tempérées pourrait devenir plus ou moins cyclique en fonction de l'évolution de la phénologie pollinique. Si cette phénologie pollinique avance assez pour permettre de maintenir des conditions de maturation-diffusion du pollen qui seraient souvent défavorables, la dynamique de fructification pourrait rester stochastique. En revanche, si cette phénologie n'avance pas assez, comparé à l'augmentation des températures, la production de glands pourrait devenir beaucoup plus cyclique et donc prévisible pour les consommateurs [119, 203].

Des changements ont déjà été mis en évidence en France pour le chêne sessile avec une hausse de la production de glands entre 1994 et 2007 [40]. Aucun changement n'a en revanche été mis en évidence par cette étude pour le chêne pédonculé.

En parallèle de ces changements, de fréquents échecs de la régénération naturelle des chênaies de régions tempérées sont reportés dans différentes régions. Ces échecs peuvent être expliqués par différents facteurs dont : des modifications des pratiques de gestion ayant entraîné une fermeture des milieux forestiers ; une augmentation des perturbations biotiques* (attaques d'insectes ravageurs) ; l'arrivée d'espèces invasives compétitrices *etc.* [34] [204-206].

De l'importance de choisir la bonne approche

De très nombreux points restent à éclaircir si on veut être en mesure de comprendre l'impact du changement climatique sur le masting pour ensuite prendre des décisions de gestion forestière éclairées. Trois méthodes principales peuvent alors être mises à profit pour avancer vers

[199]: RICHARDSON et al. (2005), « Climate and Net Carbon Availability Determine Temporal Patterns of Seed Production by *Nothofagus* »

[200]: BUECHLING et al. (2016), « Climate drivers of seed production in *Picea engelmannii* and response to warming temperatures in the southern Rocky Mountains »

[201]: MCKONE et al. (1998), « Effect of climate change on mast-seeding species »

[202]: ZOHNER et al. (2018), « Global warming reduces leaf-out and flowering synchrony among individuals »

[203]: TOUZOT et al. (2020), « How does increasing mast seeding frequency affect population dynamics of seed consumers ? »

[204]: BOBIEC et al. (2018), « Seeing the oakscape beyond the forest »

[205]: LINDBLADH et al. (2010), « Dynamics of long-lived foundation species »

[206]: DAVIS et al. (2019), « Wildfires and climate change push low-elevation forests across a critical climate threshold for tree regeneration »

cet objectif : l'approche par modélisation, par l'expérimentation et enfin l'analyse de données de suivis de terrains.

L'expérimentation est encore assez peu utilisée dans les études portant sur le masting [96]. Cette approche a pour avantage de permettre l'établissement de liens de causalité clairs entre un facteur et son impact [128]. Au vu des conclusions et prédictions parfois contradictoires qui sont faites dans la littérature, cette approche apparaît comme une étape clé à franchir pour approfondir nos connaissances sur le masting. Elle comporte néanmoins certaines difficultés, notamment des difficultés liées au cycle de vie des arbres. Les chênes, par exemple, effectuent leur première reproduction à environ 40 ans [207]. Un délai aussi important oblige donc souvent les expérimentations en jardin commun à travailler sur des arbres greffés, plus petits que les spécimens qui peuvent être trouvés en forêts et qui peuvent donc répondre de manière contrastée au stimuli testés [208, 209]. Les mêmes problèmes peuvent émerger lorsque l'on travaille sur des jeunes plants.

Une autre approche, qui peut-être complémentaire à la précédente, est l'approche par modélisation. Au fil des années, de nombreux modèles du masting mais aussi de la phénologie pollinique et foliaire ont été développés [145, 147, 152]. Si ces modèles ont de nombreux avantages comme par exemple le fait de permettre de simuler simplement la réponse des organismes à de larges gammes de changements environnementaux [119], ils peuvent mener à des prédictions contrastées en fonction des mécanismes pris en compte dans le modèle [210].

L'approche la plus courante dans les études sur le masting est l'analyse de données de terrain. Cette méthode a pour avantage de refléter au mieux la réponse des organismes aux pressions environnementales subies. Elle permet ainsi d'interpréter le processus observé dans un contexte biologique cohérent. Cette approche, de même que l'approche expérimentale, constituent une étape préliminaire obligatoire à toute approche de modélisation. L'analyse de données de terrain comporte néanmoins un certain nombre de difficultés, d'autant plus lorsque l'on s'intéresse au masting, une stratégie qui n'est "pertinente" que lorsque l'on prend en compte le temps long. Les études de terrain ayant pour but de comprendre le masting doivent donc s'inscrire dans le temps et suivre les patrons de reproduction sur plusieurs années. Ces suivis doivent également être menés à une échelle spatiale fine si on veut être en capacité de détecter des mécanismes pertinents, idéalement à l'échelle de l'arbre, ce qui n'est pas toujours fait. Pour finir, cette approche ne permet malheureusement pas de mettre en évidence des liens de causalité directs et l'association entre un changement (exemple une baisse de la variabilité inter-annuelle de la production de fruits) et une variable (exemple variable météorologique) peut parfois être compliquée à détecter au vu de la complexité des processus à l'oeuvre en milieu naturel. Bien qu'imparfaite, c'est cette dernière approche qui a été utilisée dans le cadre de cette thèse et qui a permis la mise en évidence des résultats qui seront discutés tout au long de celle-ci.

[207]: DUCOUSSE et al. (2011), « Fiche technique d'EUFORGEN pour la conservation génétique et l'utilisation des chênes sessile et pédonculé (*Quercus robur*/*Quercus petraea*) »

[208]: VITASSE (2013), « Ontogenic changes rather than difference in temperature cause understory trees to leaf out earlier »

[209]: OSADA et al. (2019), « Intraspecific differences in spring leaf phenology in relation to tree size in temperate deciduous trees »

[210]: CHUINE et al. (2016), « Can phenological models predict tree phenology accurately in the future? »

D - Objectifs et organisation de la thèse

D.1 - Contexte et objectifs

L'objectif de ce travail de thèse est d'affiner la connaissance des variables et mécanismes impliqués dans le masting des chênes de régions tempérées. L'intensité des fructifications reste en effet aujourd'hui encore très peu prévisible chez les chênes (on ne peut faire de prédiction fiable de la taille d'une glandée plus de quelques semaines avant la chute des fruits [120]). Ce résultat est en accord avec celui de l'article de Lebourgeois et collaborateurs qui montre que l'on explique en moyenne seulement 16 % de la variabilité interannuelle observée dans l'intensité des fructifications [107]. Or, dans un contexte où la régénération naturelle du chêne est difficile en milieu boisé [34, 204], les gestionnaires forestiers sont de plus en plus en demande d'indicateurs fiables pour anticiper cette reproduction et savoir quand déployer les moyens techniques et humains pour récolter des graines et lancer la production de semis [67]. Dans ce contexte, il apparaît nécessaire d'approfondir encore plus la connaissance des mécanismes du masting des chênes de régions tempérées afin d'améliorer, à terme, notre prédiction de ce phénomène.

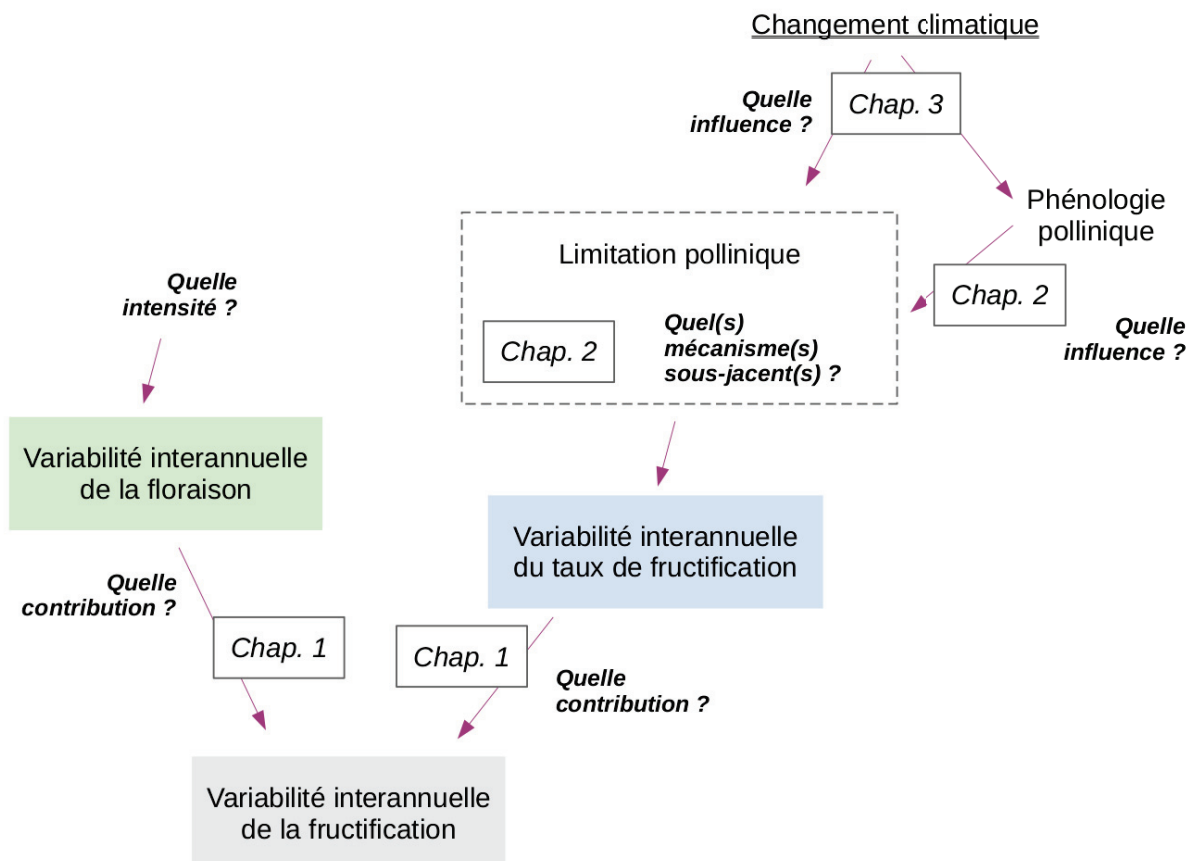


FIGURE 6 – Résumé schématique de l'organisation générale de la thèse et des questions qui ont été abordées.

L'objectif de ce projet de thèse est également d'étudier comment les conditions environnementales locales peuvent influencer la variabilité inter-populationnelle des déterminants du masting des chênes. Une meilleure appréciation de cette variabilité pourrait alors permettre de mieux comprendre quel devrait être l'impact du changement climatique sur le masting dans les années à venir.

D.2 - Organisation de la thèse en trois parties

Ce travail de thèse a été divisé en trois parties (voir Figure 6), détaillées ci-après. Nous nous sommes appuyé sur l'analyse de plusieurs suivis de terrain pour mener ces travaux de thèse, ces suivis sont détaillés dans la section *Matériel et méthodes*. Plusieurs approches statistiques ont été utilisées afin de répondre à nos questions. Ces approches ont été envisagées à des échelles allant de l'arbre à la comparaison entre populations.

Chapitre I - Variabilité inter-populationnelle des mécanismes du masting des chênes de régions tempérées

Dans ce chapitre nous avons pour la première fois analysé les données issues d'un large suivi de terrain quantifiant, depuis 2012, l'intensité annuelle de la floraison et de la fructification de 150 chênes sessiles répartis dans 15 populations de plaines à travers la France métropolitaine. L'objectif principal de ce chapitre était de quantifier la part de la variabilité interannuelle de la fructification respectivement expliquée par la variabilité interannuelle de la floraison et du taux de fructification (voir figure 6). Nous avons également pour objectif d'effectuer une comparaison entre populations des patrons de masting et des mécanismes qui les sous-tendent. Ce chapitre fait l'objet d'un article publié dans le journal *Current Biology*.

Chapitre II - La concentration pollinique, meilleure variable pour expliquer le taux de fructification

Cette deuxième partie avait pour objectif d'étudier le processus de limitation pollinique chez les chênes de régions tempérées afin d'identifier le ou les mécanismes les plus susceptibles de sous-tendre ce processus (voir figure 6). Nous avons ainsi confronté deux hypothèses de la littérature, l'hypothèse de couplage pollinique et l'hypothèse de synchronisation phénologique. En complément, nous proposons d'unifier ces hypothèses théoriques dans une hypothèse alternative, l'hypothèse de la concentration pollinique. Nous avons ici croisé les deux principaux jeux de données exploités dans cette thèse pour quantifier à la fois le taux de fructification et la disponibilité en pollen pour 10 couples de sites. Ce chapitre, rédigé en anglais, fera l'objet d'un article qui est en cours de construction.

Chapitre III - Faire le lien entre phénologie pollinique, masting et réponse au changement climatique

Dans ce dernier chapitre de thèse, nous avons pour objectif d'effectuer une des premières analyses comparatives, inter-populationnelle, des

changements de phénologie observés dans le contexte du changement climatique. Nous avons également pour ambition de mettre en lien ces changements de phénologie avec des changements de conditions météorologiques et des changements dans l'intensité de la limitation pollinique (voir figure 6). Pour répondre à ces questions nous avons utilisé un suivi à long terme de la concentration aérienne journalière en pollen, mesurée dans 20 villes de France entre 1987 et 2020 par le Réseau National de Surveillance Aérobiologique. Nous avons également utilisé des relevés météorologiques pour chacune de ces villes afin de mesurer les changements de températures qui ont eu lieu sur cette même période. Ce dernier chapitre, qui fait l'objet d'un article en cours de construction, est également rédigé en anglais sous forme d'article.

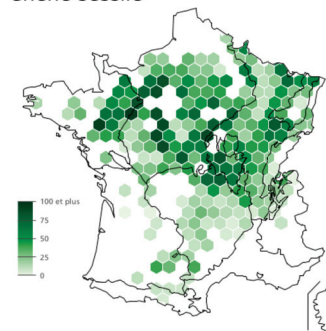
MATÉRIEL ET MÉTHODES

Matériel et méthodes

Espèces étudiées

L'ensemble de mes travaux de thèse porte sur l'étude de la reproduction des chênes de régions tempérées. Je me suis plus particulièrement intéressée à deux espèces, le chêne pédonculé (*Quercus robur*) et le chêne sessile (*Quercus petraea*). Ces deux espèces font partie du sous genre des chênes blancs. Leur large aire de répartition s'étend du sud de l'Espagne au sud de la Norvège. En France plus particulièrement, ils sont présents sur l'ensemble du territoire métropolitain, excepté autour du bassin méditerranéen (voir Figure 1). Au début de la vie de l'arbre il y a une grande période dédiée à la croissance avant que l'arbre ne puisse faire sa première saison de reproduction, ce qui se produit quand les chênes atteignent environ 40 ans [207]. Ces deux espèces sont phylogénétiquement proches et sont capables de s'hybrider. Ce sont des espèces à feuilles caduques qui ont un cycle reproducteur semblable se déroulant sur un peu plus d'un an (voir Figure 3 de l'introduction). Celui-ci commence avec l'initiation des fleurs - c'est à dire la différenciation des tissus dans les futurs bourgeons - qui a lieu au printemps-été de l'année précédente [90]. Le débourrement des bourgeons a lieu au mois d'avril [211]. Une grande majorité des bourgeons sont des bourgeons dits "composés", c'est à dire qu'ils renferment à la fois des ébauches de fleurs et de feuilles. Ces deux espèces sont monoïques strictes, chaque individu arbre porte à la fois des fleurs femelles et des fleurs mâles, ces deux types de fleurs étant séparés spatialement sur les rameaux. Les premiers bourgeons à débourrer sont les bourgeons contenant les fleurs mâles qui débourrent environ un mois avant les fleurs femelles. Les fleurs femelles fleurissent fin avril et la pollinisation a lieu au début du mois de mai [90]. Cette pollinisation se fait grâce au vent qui se charge de transporter le pollen sur de plus ou moins longues distances (de 10m à plus de 200m) [212, 213]. On enregistre un épisode important d'avortement des fleurs au début de l'été [185]. Les items floraux non avortés vont quant à eux poursuivre leur maturation tout au long de l'été. Le cycle reproducteur s'achève avec la chute des fruits matures au mois de novembre.

Chêne sessile



Chêne pédonculé

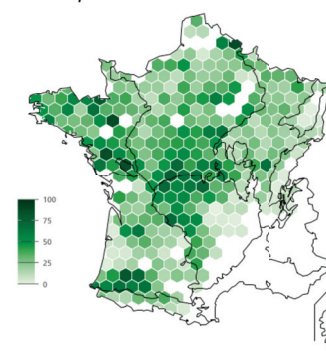


FIGURE 1 – Répartition des chênes sessiles et pédonculés en France en million de m³ (Cartes issues de @IGN 2021)

[211]: VITASSE et al. (2021), « Impact of microclimatic conditions and resource availability on spring and autumn phenology of temperate tree seedlings »

[212]: Dow et al. (1998), « High levels of gene flow in bur oak revealed by paternity analysis using microsatellites »

[213]: STREIFF et al. (1999), « Pollen dispersal inferred from paternity analysis in a mixed oak stand of *Quercus robur* L. and *Q. petraea* (Matt.) Liebl. »

TABLE 1 – Description du suivi de l’effort de floraison et de fructification et du suivi pollinique. On décrit ici les sites utilisés dans le cadre de cette thèse pour le suivi de l’effort de floraison et de fructification ainsi que pour le suivi de la disponibilité annuelle en pollen. La colonne "Suivi" indique le type de suivi réalisé tandis que les colonnes "Utilisation dans le manuscrit" indiquent dans quels chapitres sont utilisés les différents sites.

Site	Suivi	Coordonnées Lambert 93			Utilisation dans le manuscrit		
		X	Y	Altitude	Chapitre 1	Chapitre 2	Chapitre 3
CHS_01	Floraison et fructification	872644.12	6565885.05	260,00	1	1	
CHS_10	Floraison et fructification	808199.08	6800660.37	160,00	1	1	
CHS_21	Floraison et fructification	857320.26	6666735.65	220,00	1	1	
CHS_27	Floraison et fructification	591233.09	6919418.6	175,00	1	1	
CHS_35	Floraison et fructification	363054.01	6795979.31	80,00	1	1	
CHS_57	Floraison et fructification	955392.55	6868954.09	315,00	1	1	
CHS_61	Floraison et fructification	528602.92	6827195.37	220,00	1		
CHS_72	Floraison et fructification	503855.73	6747154.23	170,00	1		
CHS_81	Floraison et fructification	599683.8	6328117.09	300,00	1		
CHS_86	Floraison et fructification	508274.59	6617115.46	116,00	1		
CHS_88	Floraison et fructification	926490.54	6773864.47	330,00	1	1	
CPS_77	Floraison et fructification	679021.74	6817044.18	80,00	1	1	
LA	Floraison et fructification	440711.9	6301291.78	121,00	1	1	
JO	Floraison et fructification	396205.5	6243546.58	247,00	1	1	
VA	Floraison et fructification	910675.4	6323985.25	598,00	1		
FRAMIE	Données polliniques	649 668,00	6 978 145,00	36,00		1	1
FRANGE	Données polliniques	432 685,00	6 713 747,00	41,00		1	
FRANNM	Données polliniques	950 542,00	6 571 840,00	505,00		1	
FRANTO	Données polliniques	649 539,00	6 848 261,00	82,00		1	
FRAURI	Données polliniques	656 598,00	6 424 684,00	634,00		1	1
FRBESA	Données polliniques	929 117,00	6 687 695,00	244,00		1	1
FRBORD	Données polliniques	417 928,00	6 420 914,00	44,00		1	
FRBOUB	Données polliniques	871 165,00	6 569 090,00	268,00		1	
FRBOUR	Données polliniques	654 476,00	6 664 589,00	159,00		1	
FRCAEN	Données polliniques	455 797,00	6 902 987,00	4,00		1	1

Site	Suivi	Coordonnées Lambert 93			Utilisation dans le manuscrit		
		X	Y	Altitude	Chapitre 1	Chapitre 2	Chapitre 3
FRCHAL	Données polliniques	841 134,00	6 632 749,00	188,00		1	1
FRCHOL	Données polliniques	405 672,00	6 670 538,00	133,00		1	1
FRCLER	Données polliniques	706 216,00	6 520 045,00	393,00		1	1
FRDIJO	Données polliniques	852 566,00	6 693 026,00	250,00		1	1
FRDINA	Données polliniques	327 351,00	6 778 425,00	75,00		1	1
FRLABO	Données polliniques	680 617,00	6 498 940,00	866,00		1	
FRLAFE	Données polliniques	452 520,00	6 849 389,00	219,00		1	
FRLARO	Données polliniques	361 501,00	6 628 377,00	22,00		1	1
FRLILL	Données polliniques	704 961,00	7 059 226,00	48,00		1	1
FRLYON	Données polliniques	843 814,00	6 518 396,00	199,00		1	1
FRMANS	Données polliniques	491 220,00	6 770 325,00	61,00		1	
FRMETZ	Données polliniques	931 312,00	6 896 888,00	187,00		1	
FRMONT	Données polliniques	669 228,00	6 581 198,00	244,00		1	1
FRNANC	Données polliniques	935 527,00	6 846 977,00	229,00		1	1
FRNANT	Données polliniques	355 860,00	6 689 884,00	14,00		1	1
FRNEVE	Données polliniques	712 922,00	6 653 323,00	224,00		1	
FROMER	Données polliniques	646 972,00	7 072 848,00	8,00		1	
FRORLE	Données polliniques	617 841,00	6 758 306,00	114,00		1	
FRPARI	Données polliniques	650 852,00	6 863 538,00	64,00		1	1
FRPAU1	Données polliniques	426 467,00	6 250 374,00	201,00		1	
FRPONT	Données polliniques	255 028,00	6 791 259,00	77,00		1	
FRREIM	Données polliniques	775 002,00	6 906 081,00	91,00		1	1
FRRENN	Données polliniques	351 698,00	6 785 838,00	59,00		1	
FRROUE	Données polliniques	560 686,00	6 927 310,00	39,00		1	1
FRSACL	Données polliniques	637 470,00	6 846 988,00	154,00		1	
FRSAIB	Données polliniques	273 541,00	6 840 032,00	17,00		1	
FRSTRA	Données polliniques	1 050 163,00	6 841 622,00	161,00		1	1
FRTOUR	Données polliniques	524 976,00	6 700 311,00	91,00		1	1
FRTROY	Données polliniques	780 087,00	6 800 511,00	119,00		1	

Description des bases de données utilisées

Dispositif de suivi de l'intensité de la floraison et de la fructification

Les données sur l'intensité annuelle de la floraison, de la fructification ainsi que du taux de fructification exploitées dans les chapitres 1 et 2 de cette thèse sont issues d'un suivi de terrain unique mené par mon laboratoire depuis 2012. Ce dispositif de suivi à long terme est déployé sur 15 sites distincts répartis à travers la France (voir table 1). Sur chacun de ces sites, 10 chênes sessiles ont été sélectionnés (sélection sur l'âge via la mesure de la circonférence à 1m30 mais aussi en fonction de l'architecture du houppier) et équipés d'un dispositif de collecte (voir figure 2). Ce système de collecte, composé d'un filet à mailles très fines et d'un collecteur, est déployé en mars-avril et reste en place jusqu'à la fin de l'automne, après la chute des fruits. La position de ces équipements de collecte reste inchangée entre années pour chacun des arbres.



FIGURE 2 – Illustration du dispositif mis en place en 2012 pour suivre les fluctuations interannuelles de l'intensité de la floraison et de la fructification de 150 arbres répartis sur 15 sites à travers la France. Le dispositif se compose, pour chaque arbre, d'un filet de 20m² tendu sous la couronne de l'arbre. Chaque filet débouche sur un collecteur destiné à accueillir les items reproducteurs produits au cours de l'année. Chaque collecteur est entouré d'une barrière protectrice en bois pour empêcher la prédation par les sangliers et ongulés. Crédit photo : Marie-Claude Bel-Venner.

Si ce dispositif de suivi ne permet pas de quantifier de manière satisfaisante l'effort de floraison mâle (les chatons), il permet en revanche d'avoir une estimation fine et unique de l'intensité de la floraison femelle ainsi que de la fructification chaque année grâce à la collecte de tous les items reproducteurs qui chutent de l'arbre au cours de l'année (voir figure 3). Si je n'ai pratiquement pas participé au suivi et à la collecte des échantillons sur le terrain, j'ai pu prendre part à l'analyse des échantillons en laboratoire afin de dénombrer les items reproducteurs produits par chaque arbre chaque année. Je me suis également chargée, en collaboration avec Marie-Claude Bel-Venner, de compiler et nettoyer la base de données en vue des analyses. Les travaux que j'ai mené pendant ma thèse constituent les premières tentatives d'exploitation de ce jeu de

données unique.



FIGURE 3 – Illustration de la grande variabilité des items reproducteurs collectés grâce au dispositif de suivi. Les éléments collectés vont de la fleur de moins de 1mm (à gauche) au fruit mature (à droite). La ligne verticale marque la séparation entre les fruits matures et les items avortés à divers moment du cycle reproducteur.

Données polliniques

Dans le cadre de ce travail de thèse (chapitres 2 et 3), j’ai eu l’opportunité de travailler sur les relevés annuels de la concentration journalière aérienne en pollen (voir table 1). Ces données ont été fournies par le Réseau National de Surveillance Aérobiologique (RNSA, <https://www.pollens.fr/>). La concentration journalière en pollen dans l’air est mesurée à l’aide de capteurs de type HIRST [214]. Ces capteurs aspirent un volume d’air constant de 10 litres par minute, les pollens et moisissures en suspension dans cette masse d’air vont par la suite se coller à une bande adhésive contenue dans le dispositif et qui est déroulée en continu. L’analyse en laboratoire de ces bandes permet alors d’estimer la concentration aérienne journalière en pollen pour différents taxons*. Il est important de noter que la seule lecture des bandes adhésives ne permet pas, en ce qui concerne le chêne tout du moins, d’identifier l’espèce ayant produit le pollen, on ne remonte pas plus loin que le genre chêne. Identifier de manière précise l’espèce nécessiterait la destruction d’une partie des bandes pour procéder à des analyses ADN.

J’ai eu accès à plus de 30 années de suivi (les plus anciens sites du suivi ayant été équipés en 1987) pour 79 villes en France (les capteurs n’ont pas tous été installés la même année pour toutes les villes)(voir table 1). J’ai eu à charge de construire et nettoyer la base de données issue de ces relevés. N’ayant pas accès à l’information espèce avec ces données, nous avons utilisé les données de l’inventaire forestier mené par l’Institut national de l’information géographique et forestière (IGN) [215] afin d’estimer le taux de couvert forestier en chêne sessile et pédonculé, dans un rayon de 50 kilomètres, autour de chaque site. Seuls les sites pour lesquels ce taux représentait au moins 80 % du taux de couvert total en chêne ont été conservés dans nos analyses [119].

Données climatiques

Nous avons utilisé les données météorologiques journalières fournies par le réseau SAFRAN afin d’identifier les conditions climatiques impliquées dans le masting des chênes de régions tempérées. Les variables météorologiques disponibles grâce à ce suivi sont des variables de température (moyenne, minimale et maximale), d’humidité de l’air, de pluviométrie, d’ensoleillement ainsi que de vitesse du vent. Nous disposons de ces données météorologiques journalières, mesurées depuis 1960, pour l’ensemble des sites suivis pour la floraison-fructification ainsi que pour tous les sites où la concentration aérienne en pollen était mesurée (voir table 1).

[214]: HIRST (1952), « An automatic volumetric spore trap »

[215]: IGN (2020), *Inventaire forestier national français, Données brutes, Campagnes annuelles 2005 et suivantes*

Sites suivis par le RNSA



Sites utilisés



FIGURE 4 – Répartition des sites suivis par le RNSA pour la concentration aérienne en pollen. Grâce au RNSA nous avons accès à 79 sites répartis dans toute la France métropolitaine. Une fois les données nettoyées, 40 sites restent exploitables pour les chênes de régions tempérées.

Mesurer le masting

La production de fruits chez les espèces faisant du masting est décrite comme étant très variable entre années et fortement synchronisée entre arbres d'une même population. Afin d'étudier ces dynamiques de production de fruits et de les comparer entre espèces, les travaux portant sur le masting font appel à différentes statistiques. Je détaille ici les trois mesures principales qui ont été utilisées dans le cadre de cette thèse.

Le coefficient de variation

Traditionnellement calculé à l'échelle de la population (CV_p) ou de l'individu (CV_i), cette statistique décrit la variabilité de la reproduction entre années [216]. Une production de fruits relativement constante entre années se traduit par un coefficient de variation proche de 0. Une production de fruits très variable d'une année à l'autre donnera à l'inverse un coefficient élevé (voir Figure 5.a). Le CV , la mesure la plus courante de la variabilité, n'est pas une mesure bornée et n'a donc pas de valeur maximale. Dans le cadre de cette thèse nous avons également utilisé la variabilité proportionnelle (PV) pour rendre compte de la variabilité interannuelle [217].

Le coefficient de synchronisation

À l'échelle de la population, cette statistique (Sy_p) mesure la synchronisation interannuelle moyenne de la reproduction entre toutes les paires d'arbres de la population (Sy_i) [218]. Deux arbres parfaitement synchrones, c'est-à-dire deux arbres qui investissent dans la reproduction les mêmes années, auront un coefficient de 1 tandis que deux individus totalement désynchronisés auront un coefficient de 0 (voir Figure 5.b).

Le coefficient d'autocorrélation

Il permet de quantifier l'impact qu'a un effort de reproduction passé sur l'effort de reproduction de l'année en cours. Cette influence peut-être mesurée avec plus ou moins de retard (impact de l'effort de reproduction 2, 3, etc. années auparavant) mais pour le masting, dans la plupart des cas, on s'intéresse à l'influence de l'année précédente. Cette mesure, appelée "autocorrélation à lag-1" et souvent notée $ACF1$, est utilisée pour mesurer la déplétion des ressources c'est-à-dire le coût de la reproduction pour un individu. Une valeur de -1 signifie qu'une forte production de fruits n'est jamais observée deux années consécutives, traduisant ainsi un coût élevé de la reproduction pour un individu. À l'inverse, une valeur de 0 signifie que la production de fruits d'une année ne puise pas outre mesure dans les ressources de l'arbre ce qui ne l'empêche donc pas de fructifier l'année suivante si les conditions météorologiques le permettent. Dans ce cas la dynamique de fructification est plus stochastique, tandis qu'elle est cyclique lorsque le coefficient d'autocorrélation vaut -1 (voir Figure 5.c) [219, 220].

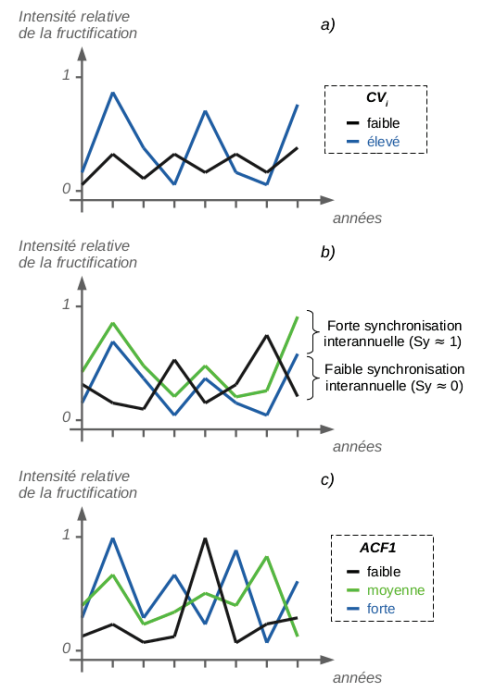


FIGURE 5 – Représentation schématique des trois composantes principales des patrons de masting et des statistiques utilisées pour les quantifier : a) la variabilité interannuelle, b) la synchronisation interannuelle entre arbres d'une même population et c) l'autocorrélation temporelle négative à 1 an. Les lignes de couleur représentent chacune la dynamique de production de fruits d'un arbre.

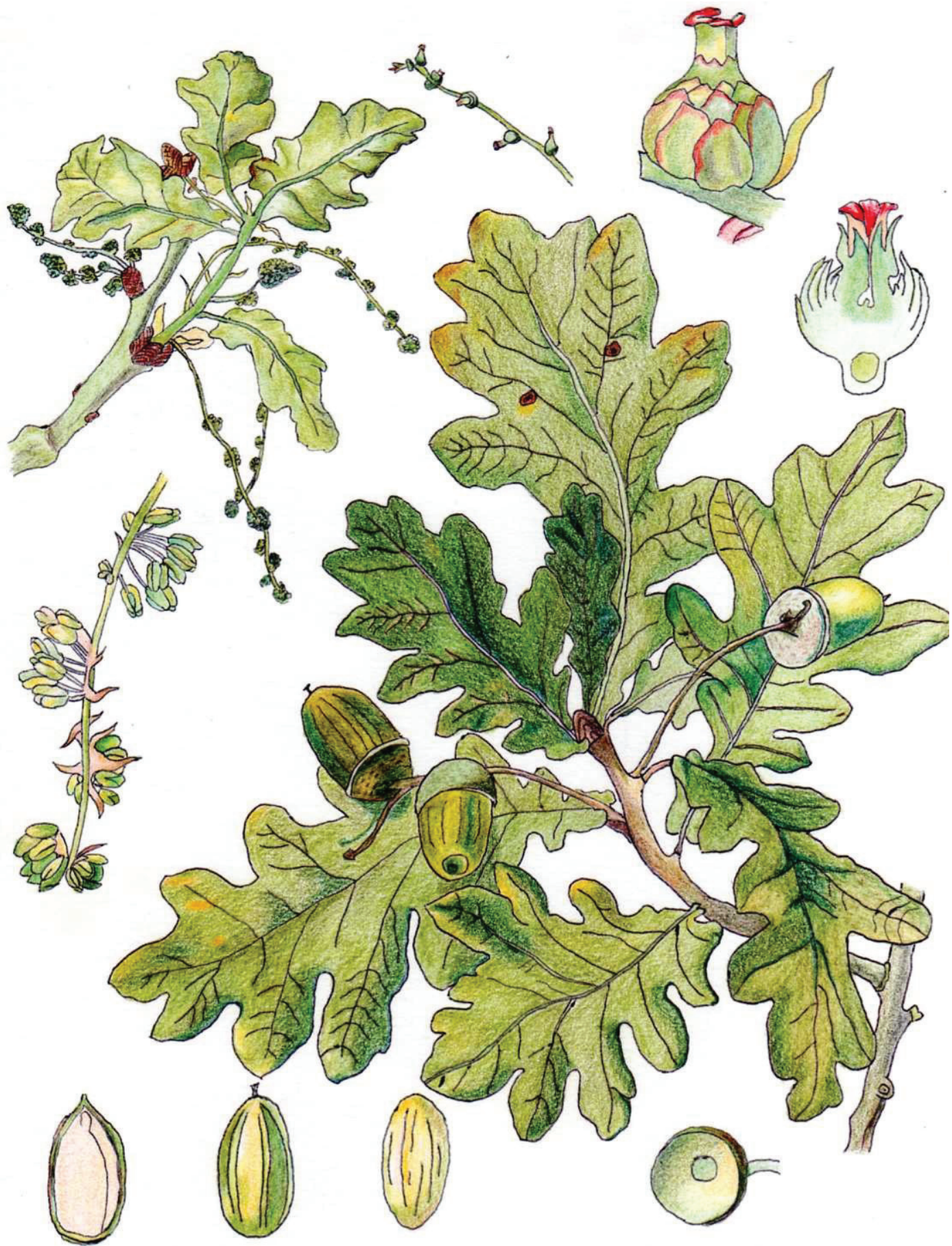
[216]: BUONACCORSI et al. (2003), « Measuring mast seeding behavior »

[217]: FERNÁNDEZ-MARTÍNEZ et al. (2021), « Measuring temporal patterns in ecology »

[218]: BUONACCORSI et al. (2001), « Measuring and testing for spatial synchrony »

[219]: KOENIG et al. (2003), « Dissecting components of population-level variation in seed production and the evolution of masting behavior »

[220]: HERRERA et al. (1998), « Annual Variability in Seed Production by Woody Plants and the Masting Concept »



Quercus pedunculata Ehrh

CHAPITRE UN

Variabilité inter-populationnelle des mécanismes du masting des chênes de régions tempérées

1

Chapeau

Le Chapitre 1 de cette thèse est basé sur l'article Fleurot *et al.*, 2023, publié dans la revue *Current Biology*. L'objectif de ce chapitre était d'évaluer l'importance relative de l'effort de floraison dans le masting du chêne sessile, une composante dont l'importance était jusque là souvent négligée dans la littérature. Nous avons ainsi pour ambition de vérifier la classification des chênes sessiles comme des espèces à "masting de taux de fructification" (voir *Introduction*). Pour cela, nous avons analysé les données d'un suivi à long terme de l'intensité annuelle de la floraison femelle et de la fructification, mené sur 150 arbres appartenant à 15 populations différentes (voir section matériel et méthodes). Ces populations sont réparties à travers la France et subissent des conditions climatiques contrastées. Cette étude nous a également permis de tester l'existence de différences entre populations dans les patrons de masting ainsi que dans les mécanismes qui sous-tendent ces patrons.

Dans ce chapitre, nous avons mis en évidence la forte variabilité interannuelle de l'intensité de la floraison, variabilité interannuelle qui est comparable à celle observée pour la production de fruits dans la majorité des populations suivies. À la lumière de nos résultats, la variabilité interannuelle de la floraison, loin d'être négligeable, apparaît comme une composante majeure de la variabilité interannuelle de la production de glands. La contribution relative de la floraison à la variabilité de la fructification varie cependant entre populations en fonction des conditions climatiques expérimentées localement. La dynamique de fructification des populations installées dans un climat "rude" est fortement influencée par les variations du taux de fructification tandis que pour les populations expérimentant un climat plus "doux", la variabilité de l'effort de floraison semble plus déterminante. Ces résultats mettent en lumière l'importance de ne pas réduire la complexité du masting à une simple dichotomie opposant masting de floraison et masting de taux de fructification et appellent à une plus grande prise en compte de la variabilité inter-populationnelle dans les études à venir.

L'article peut-être consulté en ligne en suivant ce lien : <https://doi.org/10.1016/j.cub.2023.01.034>.

Les annexes (Supplementary information) de cet article sont intégrées directement à la suite de ce chapitre.

Current Biology

Oak masting drivers vary between populations depending on their climatic environments

Highlights

- Flowering and fruiting were recorded yearly on 150 oak trees between 2013 and 2020
- Flowering contributed in very variable ways to masting according to the populations
- In soft climates, masting strongly depends on flowering synchrony among the trees
- In harsh climates, intense masting stems from spring weather-sensitive fruiting rates

Authors

Emilie Fleurot, Jean R. Lobry, Vincent Boulanger, ..., Sylvain Delzon, Marie-Claude Bel-Venner, Samuel Venner

Correspondence

samuel.venner@univ-lyon1.fr

In brief

Fleurot et al. find that the contribution of flowering to masting varies greatly among oak populations. In soft climates, flowering and fruiting dynamics are tightly coupled so that flowering synchrony between trees plays a key role. In harsh climates, intense masting is due to spring weather-sensitive fruiting rates.

Report

Oak masting drivers vary between populations depending on their climatic environments

Emilie Fleurot,¹ Jean R. Lobry,¹ Vincent Boulanger,² François Debias,¹ Camille Mermet-Bouvier,¹ Thomas Caignard,³ Sylvain Delzon,³ Marie-Claude Bel-Venner,^{1,4} and Samuel Venner^{1,4,5,*}

¹Laboratoire de Biométrie et Biologie Evolutive, UMR 5558, Université de Lyon, Université Lyon 1, CNRS, 69622 Villeurbanne, France

²Département Recherche, Développement et Innovation, Office National des Forêts, 77300 Fontainebleau, France

³UMR 1202, BIOGECO, Université de Bordeaux, 33615 Pessac, France

⁴These authors contributed equally

⁵Lead contact

*Correspondence: samuel.venner@univ-lyon1.fr

<https://doi.org/10.1016/j.cub.2023.01.034>

SUMMARY

Large interannual variation in seed production, called masting, is very common in wind-pollinated tree populations and has profound implications for the dynamics of forest ecosystems and the epidemiology of certain human diseases.^{1–5} Comparing the reproductive characteristics of populations established in climatically contrasting environments would provide powerful insight into masting mechanisms, but the required data are extremely scarce. We built a database from an unprecedented fine-scale 8-year survey of 15 sessile oak trees (*Quercus petraea*) from 15 populations distributed over a broad climatic gradient, including individual recordings of annual flowering effort, fruiting rate, and fruit production. Although oak masting was previously considered to depend mainly on fruiting rate variations,^{6,7} we show that the female flowering effort is highly variable from year to year and explains most of the fruiting dynamics in two-thirds of the populations. What drives masting was found to differ among populations living under various climates. In soft-climate populations, the fruiting rate increases initially strongly with the flowering effort, and the intensity of masting results mainly from the flowering synchrony level between individuals. By contrast, the fruiting rate of harsh-climate populations depends mainly on spring weather, which ensures intense masting regardless of the flowering synchronization level. Our work highlights the need for jointly measuring flowering effort and fruit production to decipher the diversity of masting mechanisms among populations. Accounting for such diversity will be decisive in proposing accurate, and possibly contrasted, scenarios about future reproductive patterns of perennial plants with ongoing climate change and their numerous cascading effects.

RESULTS AND DISCUSSION

Identifying the key mechanisms of masting and assessing their relative contribution are among the main obstacles to overcome if we are to propose robust scenarios for the future of forest regeneration and the dynamics of associated ecosystems.^{8–12} Comparing the characteristics of masting between populations evolving in contrasting climatic environments should be an extremely powerful approach to achieve this goal,^{13,14} in line with in-depth studies made, for example, on leaf phenology or on tree growth.^{15–18} Regarding masting, powerful investigations should quantify the flowering efforts of trees together with their annual fruit production.^{19–22} Such dual monitoring should be carried out simultaneously on several populations living in contrasting climates, using the same methodology and over enough years to accurately quantify the interannual dynamics of flowering effort, fruiting rate and fruit production, and the synchrony between trees. Due to the substantial investment required to accumulate such data, studies meeting these strong requirements are extremely rare (but see Kelly et al.²³ and Allen et al.²⁴) and are even absent in oaks, which are nevertheless

very abundant and whose fruiting regime has a determining impact on forest ecosystems in the Northern Hemisphere.

In our study, based on an 8-year field survey, we quantified in a very precise and unprecedented sampling effort the annual allocation to female flowering (the number of flowers produced, hereafter called flowering effort), the fruit production (the number of fruits produced), and the fruiting rate (calculated as the number of fruits divided by the number of flowers) of 15 sessile oak trees (*Quercus petraea* Liebl. L.) from 15 populations living in various climatic conditions (STAR Methods). The flower and acorn sampling was carried out on individually monitored trees equipped with unusually large (20 m²) trap nets placed under the canopy allowing accurate estimation of reproductive effort even in years with little or no fruit production.²⁵ Using this unique dataset, we first assessed to what extent interannual variation of fruit production was linked to the interannual variation of flowering effort.

Flowering effort, a dominant driver of oak masting

Interannual variations in the fruiting rate, due to weather-mediated variable pollination, fertilization, and/or fruit ripening

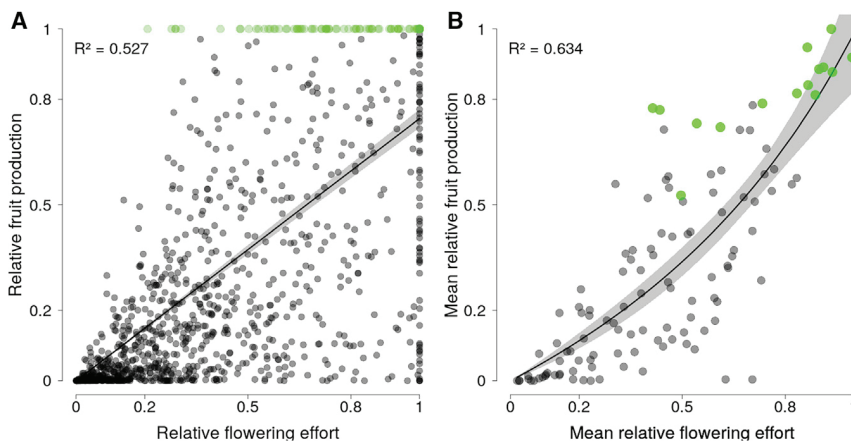


Figure 1. Fruit production is tightly linked to flowering effort

(A) Relative fruit production as a function of relative flowering effort: for each tree, fruits counted each year are divided by the maximum number of fruits it produced over the 8-year survey. Relative flowering effort is calculated the same way.

(B) Same as (A), but each point is the annual mean value over a site. The selected models and the corresponding fitted line/curve were generated from the relative data (according to AIC criterion; STAR Methods).

In the two panels, the green points correspond to the maximum annual fruiting value of each tree (A) or each site (B) over the 8-year survey.

See also Table S1 (for statistical analysis) and Figure S2.

success, are usually considered to be the main driver of oak masting, thereby considered as a “fruit maturation” masting.^{6,7} In that sense, a number of studies report the positive effect of spring temperatures on pollination success and/or the negative effect of summer drought on fruit maturation, depending on species.^{26–32} Oaks would thus contrast with many other perennial plant species where masting is highly dependent on interannual variations in flowering effort (i.e., “flowering masting”).^{6,21,33}

If oak masting were essentially a matter of successful transition from flower to fruit (i.e., pollination or fruit ripening after fecundation), then mast seeding events should occur in years with high fruiting rates. On the contrary, in our study, trees reaching their maximum annual fruit production concomitantly experienced a wide range of fruiting rates (from 0.1 to 0.9; Figure S2A). In addition, the trees were found to produce highly variable amounts of female flowers between years, these amounts often being very low compared with their peak production (Figure 1A). Consequently, there is a very high density of points describing low flowering effort concomitant with low fruit production, revealing the limiting effect of flower availability. When flowering effort is increased, fruit production becomes extremely variable, ranging from no fruiting to the maximum value observed. At the population level, fruit production strongly increases, on average, with the flowering effort (Figure 1B; Table S1), although fruiting failure was occasionally observed despite the relatively high flowering effort, on average.

Of the many studies on oak masting, only a few have rigorously quantified female flowering effort and fruit production intensity and have already revealed a statistically positive relationship between the two, even though these analyses were based on a short time series and a relatively small sampling area per tree.^{34,35} From our 8-year study on 15 distinct populations, we provide a compelling demonstration of the major contribution of flowering effort to fruit production dynamics. The way flowering effort is involved in masting may vary, however, depending on climate locations.

Variable contribution of flowering effort to fruit production dynamics among populations

Flowering effort might have a dual effect on the dynamics of fruit production^{6,19,23,36–38}: there can be a direct effect because the number of female flowers corresponds to the maximum number of fruits that can be produced each year. The more indirect effect can be due to pollen coupling and limitation: in self-incompatible

plant species, the flowering effort and pollen production by neighboring trees may be positively related to the pollination success and the fruiting rate, which might theoretically enhance in a non-linear way the contribution of flowering to masting.³⁹

We determined, at the population level, the part of fruit production variation explained by flowering effort (direct and indirect) and then by fruiting rate and used these statistics to place each population along a gradient from fruit maturation masting to flowering masting (STAR Methods). Although it is often tempting to classify one masting species at a single location along such gradient, we found that the 15 sessile oak populations were widely distributed (Figures 2B and 2C). Although most populations were very close to the flowering end of the gradient, one was found at the other extreme, and several others occupied intermediate positions.

The diversity of oak masting drivers among populations

Regardless of the flowering effort, regular exposure to unfavorable weather conditions during pollination or fruit maturation may result in frequent fruiting failure,^{29–31,40–42} an environmental effect that should loosen the link between flowering and fruit production dynamics and promote stochastic fruit production dynamics.^{11,43} To detect the various possible drivers of oak masting, sites were assigned to either “soft” or “harsh” climate categories on the basis of their mean annual temperature and temperature variation within and between years (Figure 2A; STAR Methods). We predict a greater contribution of flowering to fruit production dynamics in softer climate sites. Accordingly, we show that soft-climate sites are significantly closer to the flowering masting end of the masting gradient than harsh-climate ones ($t = 2.776$, $p = 0.0157$, $r = 0.61$; Figure S1).

Then, we analyzed in the two climate groups the contribution of flowering effort and spring weather to fruiting rates (Figure 3; Table S2). Finally, we computed several masting statistics, i.e., interannual variation at the population level (CV_p or PV_p), at the individual level (CV_i or PV_i), and the degree of synchronization between trees (S_y) applied to flowering effort, fruiting rate, and fruit production, and we analyzed their relationships (Figure 4; Table S3). CV s and PV s provided qualitatively similar results (Figure S4; Table S4).

Our results reveal marked differences among populations regarding masting characteristics (Figure 4). We noticed,

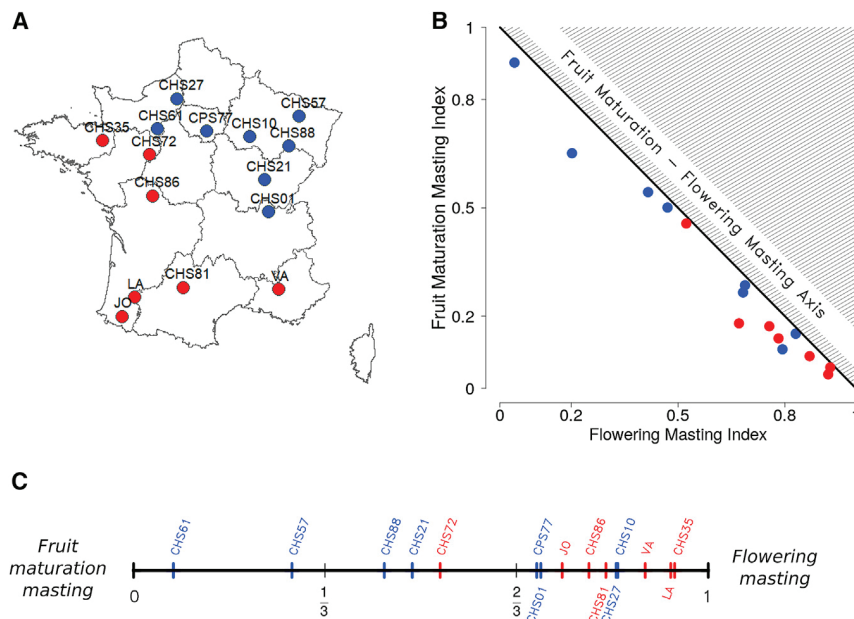


Figure 2. The flowering effort and the fruiting rate contribute unequally to fruit production dynamics in oak populations living in soft (red) or harsh (blue) climates

(A) The 15 populations surveyed were split into “soft” (oceanic or Mediterranean) and “harsh” (semi-continental) climatic conditions according to whether average annual temperatures were mild or low and whether the temperature was rather steady or variable both within and between years (STAR Methods).

(B) Relative contribution of flowering effort and fruiting rate to the fruit production dynamics.

(C) The sites are positioned along the “fruit maturation-flowering masting” gradient, according to their orthogonal projection on the fruit maturation-flowering axis (B; STAR Methods). They distribute themselves between fruit production dynamics governed exclusively by fruiting rate (0) to exclusively by flowering dynamics (1).

See also Figure S1.

however, few differences across the populations in the averaged interannual variation of flowering effort measured at the individual tree level (\overline{CV}_i , Figures 4B and 4E, or \overline{PV}_i , Figure S4). Although such variation is crucial to explain masting locally, it is marginally involved in explaining the differences in masting patterns between populations. Those differences are mainly explained by two key components: (1) the shape and strength of the relationships between the fruiting rate and flowering effort and spring temperatures (Figure 3) and (2) the degree of synchrony between trees in their interannual flowering effort, which is extremely variable between populations (\overline{Sy} ranging from 0.1 to 0.8; Figure 4C).

Oak masting is mainly driven by flower dynamics in soft-climate locations

In those populations, the fruiting rate initially increases very strongly with flowering effort (up to ca. 3,000 flowers/m² per year per tree), then the fruiting rate becomes almost independent from variations in flowering effort (Figure 3A). The fruiting rate initially close to zero is presumably driven by pollination failure at very low pollen density.²³ On the contrary, the fruiting rate is only weakly related to the spring temperature (Figure 3B). These results show a high, indirect effect of flowering effort on masting (through its effect on the fruiting rate) and suggest that there is little or no spring weather veto on the fruiting rate. Moreover, the masting statistics (CV_p , \overline{CV}_i , \overline{Sy}) applied to fruit production or fruiting rate do not differ significantly—or differ very little—from those quantified on flowering effort (Figure 4). This result is clearly in line with masting being mainly driven by flowering dynamics in those populations.

In the absence of a marked effect of spring weather conditions on the fruiting rate, what mainly drives masting is the degree of synchronization of flowering efforts between neighboring trees, which is highly variable among soft-climate populations and drives the degree of synchrony of the fruiting rate and fruit production (Figure 4C). For example, at one extreme, one

population has trees fully desynchronized in their flowering effort (the null value being part of the \overline{Sy} confidence interval), the fruit production is then itself poorly synchronized and masting is almost lacking (fruit production: $CV_p = 45.50\%$). These results suggest that the synchrony of annual flowering effort is a masting feature that is very sensitive to changes in climatic conditions, which echoes the reported decline in flowering synchronization in beech trees over the past decade, highlighting its impact in the context of climate change on masting pattern, tree reproductive success and even on forest regeneration.^{11,21,44}

Oak masting is driven by spring weather in harsh-climate locations

In those locations, as opposed to the soft-climate oak forests, the fruiting rate is highly variable but only weakly related to flowering effort, while it is very sensitive to spring temperature (Figure 3B). Fruiting rates can then be very low, even when the trees allocate a lot in flowering, which may be due to weather conditions unfavorable to pollination. These results are in accordance with previous studies showing that high spring temperatures could either increase flower phenological synchrony between individuals^{40,41,45} or positively affect annual airborne pollen amounts,^{31,43} which in both cases would increase cross-pollination opportunities and promote fruiting rate. More surprisingly, harsh-climate populations experienced higher fruiting rates than soft-climate populations, which occurred in the rare years when the spring temperatures were high and favorable to pollination (Figure 3B). This is related to the fact that trees are more synchronized with each other in their fruiting rate in harsh than in soft-climate sites (Figure 4F). These results are therefore consistent with mechanistic model predictions that frequent occurrence of unfavorable conditions contributes to an increase in the synchrony of reproduction between trees and an increase in the intensity of masting.^{20,43,46–49}

In that sense, and contrary to the soft-climate sites, the masting statistics for fruiting rate and fruit production often have

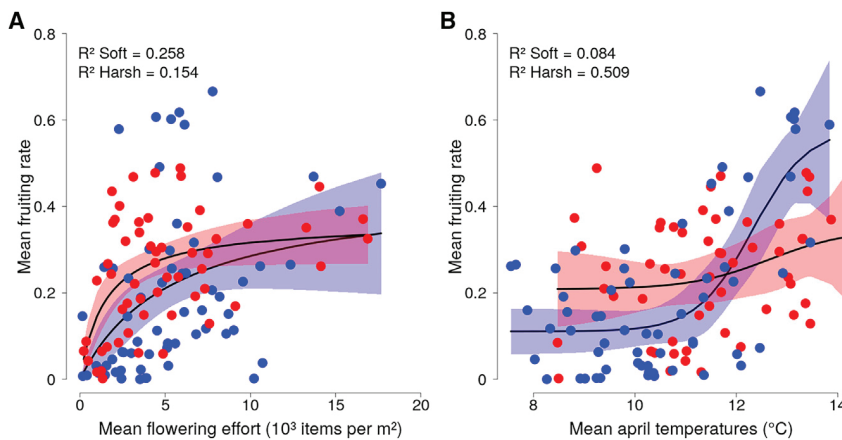


Figure 3. Fruiting rate, at the crossroads between the influence of April temperatures and flowering effort

(A) Mean fruiting rate (mean fruit number/mean flowers number) as a function of the mean flowering effort per year and per site.

(B) Mean fruiting rate per year and per site as a function of mean temperature measured at each site each year in April. The red and blue dots correspond to soft and harsh climate sites, respectively.

See also [Table S2](#).

higher estimates than the ones related to flowering effort at the same sites (Figures 4 and S4). Moreover, the dynamics of fruit production is more synchronized, more fluctuating, and less dependent on the dynamics of flowering in harsh than in soft-climate sites. In Figures 4 and S4, the y-intercepts of the regression lines are often significantly higher for the harsh than soft-climate sites and their slopes are lower (Tables S3 and S4). Finally, masting remains intense in harsh-climate locations even when the trees have poorly synchronized interannual flowering dynamics.

Although the effect of spring temperatures is very strong in harsh-climate locations, half of these study populations are relatively close to the extreme flowering masting position on the gradient, with flowering and fruit production dynamics being tightly linked (Figures 2B and 2C). This suggests that climatic factors, even when efficient on the fruiting rate, should be considered as drivers of oak masting only in connection with flowering effort.

Several scenarios expected of temperate oak masting in the context of climate change

Forest tree fecundity and masting are likely to be very sensitive to climate change.^{9,21,33,50,51} As the relative weight of flowering effort and of the weather conditions influencing the fruiting rate are very variable depending on the population considered, oak masting could take very different trajectories. In soft-climate populations, what will happen for the synchrony of flowering effort between trees will be decisive, similar to what was recently documented in beech populations.²¹ The decline in tree synchrony may be expected as it already occurs in one of the populations surveyed experiencing very weak masting. In harsh-climate populations, masting may be largely based on the extent to which the flower phenology will shift.⁴³ If the phenology changes only marginally, an increase in spring temperatures may promote more regular conditions favorable to pollination and strongly reinforce the coupling between flowering and fruit production dynamics.⁴³ Conversely, if trees start flowering earlier in the season in response to higher spring temperatures, the weather conditions at the time of pollination could remain unchanged on average, and so could the dynamics of fruit production.

Our work highlights the need to place flowering effort at the heart of oak masting mechanisms and to account for possibly

diversified patterns and processes among populations of the same species, diversity that could be generalized beyond the species studied here.^{13,14} Whatever the perennial plant species considered, future studies on masting should give priority to accurately quantifying allocation in flowering, ideally considering the early stages of flower development and the allocation to sex,³² and aim to identify the mechanisms underlying flowering effort (i.e., the limiting constraints and resources, the responses to signals, and both hormonal and genetic basis).^{11,19,20,22,52–55} Secondly, there is a strong need to uncover the processes governing synchronization in tree floral dynamics (Moran effect, pollen limitation, or coupling^{37,56,57}), which appears extremely labile and may ultimately drive masting trajectories.²¹ Finally, based on the pairwise quantification of flowering and fruit production, it will be essential to weigh the impact of weather attributes on the decoupling between flowering and fruit production dynamics. From those perspectives, comparing populations settled in contrasting environments provides unprecedented powerful investigations. Combined with a growing number of experimental approaches,^{22,32,38,45,58,59} such sound framework will enable reliable fitting of mechanistic and demographic models⁶⁰ for proposing realistic scenarios of the future of masting in the context of climate change and of its many cascading effects, including the demography and evolution of fruit consumers—insects, birds, and mammals^{3,44,61–67}—the dynamics of some human diseases,^{3,68,69} the success of forest recruitment and regeneration, and other masting-driven ecosystem services.⁷⁰

STAR★METHODS

Detailed methods are provided in the online version of this paper and include the following:

- KEY RESOURCES TABLE
- RESOURCE AVAILABILITY
 - Lead contact
 - Materials availability
 - Data and code availability
- EXPERIMENTAL MODEL AND SUBJECT DETAILS
- METHOD DETAILS
 - Field design
 - Flower and fruit variables
 - Meteorological dataset

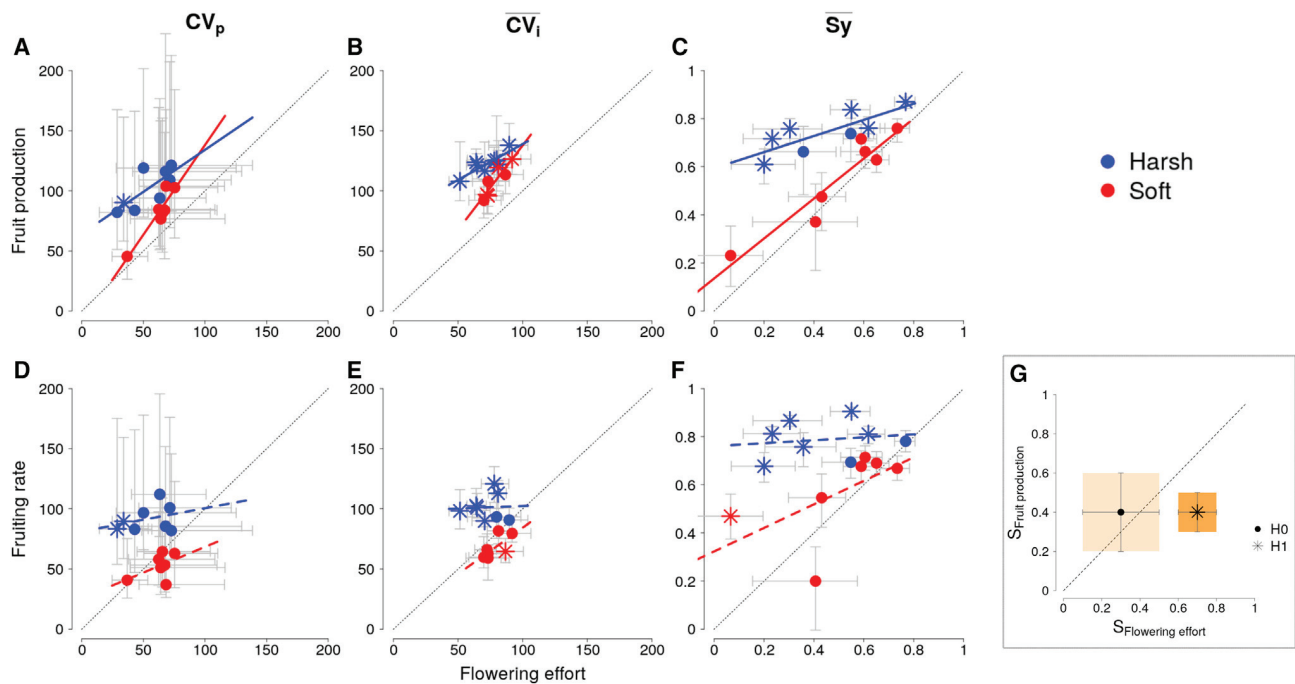


Figure 4. Relationship between masting statistics applied to fruit production and flowering intensity and to fruiting rate and flowering effort
The most synthetic statistic of masting corresponds to CV_p , which reflects the degree of interannual variability in flowering effort, fruiting rate, or fruiting production at the population level (A and D). Population-level variation (CV_p) depends on both the individual-level variability (CV_i , B and E) and the degree of synchrony between individuals (S_y , C and F). Black dotted lines correspond to the first bisector ($y = x$). Error bars are the 95% confidence intervals of the statistics computed by means of the bootstrapping method. Round and star-shaped dots indicate non-significant and significant departure from equality between the x and y statistics, respectively (i.e., whenever the bisector does [does not] overlap the confidence interval—see G for a fictional statistic S). Soft and harsh climate sites are illustrated in red and blue, respectively. Full lines are used whenever there is a significant difference in the slope and intercept between the two climatic groups; dotted lines represent when only the intercepts are significantly different (Table S3). See also Figures S3 and S4 and Tables S3 and S4.

● QUANTIFICATION AND STATISTICAL ANALYSIS

- Climatic group assignation
- Linking flowering effort to fruit production
- Masting components
- Fruiting rate drivers
- Masting statistics
- Inter-annual variability
- Synchrony
- Comparison of masting patterns

SUPPLEMENTAL INFORMATION

Supplemental information can be found online at <https://doi.org/10.1016/j.cub.2023.01.034>.

ACKNOWLEDGMENTS

We are grateful to the Office National des Forêts (ONF), which provided important support for field monitoring. The weather conditions were extracted from the Système d'Analyse Fournissant des Renseignements Adaptés à la Nivologie (SAFRAN) spatially explicit database from the Centre National de la Recherche Météorologique. This work was funded by the ANR FOREPRO (ANR-19-CE32-0008) and the ECOFACT and RESPOND program of the Université de Lyon (ANR & UDL) and was supported by the Centre National de la Recherche Scientifique, the ONF, and the Université Claude Bernard Lyon 1, France.

AUTHOR CONTRIBUTIONS

Conceptualization, program construction, and management, S.V. and M.-C.B.-V.; field and biological methodology, S.V., M.-C.B.-V., and V.B.; data collection, S.V., M.-C.B.-V., F.D., C.M.-B., and E.F.; data curation, E.F. and M.-C.B.-V.; formal analysis and visualization, E.F. and J.-R.L.; writing – original draft and editing, S.V. and E.F.; writing – review, M.-C.B.-V., J.-R.L., T.C., and S.D.; supervision, S.V. and M.-C.B.-V.; project administration, S.V.; funding acquisition, S.V.

DECLARATION OF INTERESTS

The authors declare no competing interests.

INCLUSION AND DIVERSITY

We support inclusive, diverse, and equitable conduct of research.

Received: October 27, 2022

Revised: November 15, 2022

Accepted: January 17, 2023

Published: February 9, 2023

REFERENCES

1. Ostfeld, R.S., and Keesing, F. (2000). Pulsed resources and community dynamics of consumers in terrestrial ecosystems. *Trends Ecol. Evol.* 15, 232–237.

2. Koenig, W.D., and Knops, J.M.H. (2001). Seed-crop size and eruptions of North American boreal seed-eating birds: *boreal bird eruptions*. *J. Anim. Ecol.* **70**, 609–620.
3. Ostfeld, R.S., Canham, C.D., Oggenfuss, K., Winchcombe, R.J., and Keesing, F. (2006). Climate, deer, rodents, and acorns as determinants of variation in Lyme-disease risk. *PLoS Biol.* **4**, e145.
4. Kelly, D., Koenig, W.D., and Liebhold, A.M. (2008). An intercontinental comparison of the dynamic behavior of mast seeding communities. *Popul. Ecol.* **50**, 329–342.
5. Bogdziewicz, M., and Szymkowiak, J. (2016). Oak acorn crop and Google search volume predict Lyme disease risk in temperate Europe. *Basic Appl. Ecol.* **17**, 300–307.
6. Pearse, I.S., Koenig, W.D., and Kelly, D. (2016). Mechanisms of mast seeding: resources, weather, cues, and selection. *New Phytol.* **212**, 546–562.
7. Hacket-Pain, A. (2021). Masting. *Curr. Biol.* **31**, R884–R885.
8. Mckone, M.J., Kelly, D., and Lee, W.G. (1998). Effect of climate change on mast-seeding species: frequency of mass flowering and escape from specialist insect seed predators. *Glob. Change Biol.* **4**, 591–596.
9. Pearse, I.S., LaMontagne, J.M., and Koenig, W.D. (2017). Inter-annual variation in seed production has increased over time (1900–2014). *Proc. Biol. Sci.* **284**, 20171666.
10. Shibata, M., Masaki, T., Yagihashi, T., Shimada, T., and Saitoh, T. (2020). Decadal changes in masting behaviour of oak trees with rising temperature. *J. Ecol.* **108**, 1088–1100.
11. Bogdziewicz, M., Hacket-Pain, A., Kelly, D., Thomas, P.A., Lageard, J., and Tanentzap, A.J. (2021). Climate warming causes mast seeding to break down by reducing sensitivity to weather cues. *Glob. Chang. Biol.* **27**, 1952–1961.
12. Hacket-Pain, A., and Bogdziewicz, M. (2021). Climate change and plant reproduction: trends and drivers of mast seeding change. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* **376**, 20200379.
13. Bogdziewicz, M., Szymkowiak, J., Fernández-Martínez, M., Peñuelas, J., and Espelta, J.M. (2019). The effects of local climate on the correlation between weather and seed production differ in two species with contrasting masting habit. *Agric. For. Meteorol.* **268**, 109–115.
14. Koenig, W.D., Knops, J.M.H., and Carmen, W.J. (2020). Intraspecific variation in the relationship between weather and masting behavior in valley oak, *Quercus lobata*. *Can. J. For. Res.* **50**, 1299–1306.
15. Morin, X., Lechowicz, M.J., Augspurger, C., O’Keefe, J., Viner, D., and Chuine, I. (2009). Leaf phenology in 22 North American tree species during the 21st century. *Glob. Chang. Biol.* **15**, 961–975.
16. Vitasse, Y., Porté, A.J., Kremer, A., Michalet, R., and Delzon, S. (2009). Responses of canopy duration to temperature changes in four temperate tree species: relative contributions of spring and autumn leaf phenology. *Oecologia* **161**, 187–198.
17. Liu, H., Park Williams, A., Allen, C.D., Guo, D., Wu, X., Anenkhonov, O.A., Liang, E., Sandanov, D.V., Yin, Y., Qi, Z., and Badmaeva, N.K. (2013). Rapid warming accelerates tree growth decline in semi-arid forests of Inner Asia. *Glob. Chang. Biol.* **19**, 2500–2510.
18. Harvey, J.E., Smiljanić, M., Scharnweber, T., Buras, A., Cedro, A., Cruz-García, R., Drobyshev, I., Janecka, K., Jansons, A., Kaczka, R., et al. (2019). Tree growth influenced by warming winter climate and summer moisture availability in northern temperate forests. *Glob. Chang. Biol.* **26**, 2505–2518.
19. Crone, E.E., Miller, E., and Sala, A. (2009). How do plants know when other plants are flowering? Resource depletion, pollen limitation and mast-seeding in a perennial wildflower. *Ecol. Lett.* **12**, 1119–1126.
20. Monks, A., Monks, J.M., and Tanentzap, A.J. (2016). Resource limitation underlying multiple masting models makes mast seeding sensitive to future climate change. *New Phytol.* **210**, 419–430.
21. Bogdziewicz, M., Kelly, D., Thomas, P.A., Lageard, J.G.A., and Hacket-Pain, A. (2020). Climate warming disrupts mast seeding and its fitness benefits in European beech. *Nat. Plants* **6**, 88–94.
22. Le Roncé, I., Gavinet, J., Ourcival, J.M., Mouillot, F., Chuine, I., and Limousin, J.M. (2021). Holm oak fecundity does not acclimate to a drier world. *New Phytol.* **231**, 631–645.
23. Kelly, D., Hart, D.E., and Allen, R.B. (2001). Evaluating the wind pollination benefits of mast seeding. *Ecology* **82**, 117–126.
24. Allen, R.B., Mason, N.W.H., Richardson, S.J., and Platt, K.H. (2012). Synchronicity, periodicity and bimodality in inter-annual tree seed production along an elevation gradient. *Oikos* **121**, 367–376.
25. Kelly, D., Harrison, A.L., Lee, W.G., Payton, I.J., Wilson, P.R., and Schaubert, E.M. (2000). Predator satiation and extreme mast seeding in 11 species of *Chionochloa* (Poaceae). *Oikos* **90**, 477–488.
26. Koenig, W.D., Knops, J.M.H., Carmen, W.J., Stanback, M.T., and Mumme, R.L. (1996). Acorn production by oaks in central coastal California: influence of weather at three levels. *Can. J. For. Res.* **26**, 1677–1683.
27. Pérez-Ramos, I.M., Ourcival, J.M., Limousin, J.M., and Rambal, S. (2010). Mast seeding under increasing drought: results from a long-term data set and from a rainfall exclusion experiment. *Ecology* **91**, 3057–3068.
28. Liu, D., Ogaya, R., Barbata, A., Yang, X., and Peñuelas, J. (2015). Contrasting impacts of continuous moderate drought and episodic severe droughts on the aboveground-biomass increment and litterfall of three co-existing mediterranean woody species. *Glob. Chang. Biol.* **21**, 4196–4209.
29. Bogdziewicz, M., Fernández-Martínez, M., Bonal, R., Belmonte, J., and Espelta, J.M. (2017). The Moran effect and environmental vetoes: phenological synchrony and drought drive seed production in a Mediterranean oak. *Proc. Biol. Sci.* **284**, 20171784.
30. Caignard, T., Kremer, A., Firmat, C., Nicolas, M., Venner, S., and Delzon, S. (2017). Increasing spring temperatures favor oak seed production in temperate areas. *Sci. Rep.* **7**, 8555.
31. Schermer, É., Bel-Venner, M.C., Fouchet, D., Siberchicot, A., Boulanger, V., Caignard, T., Thibaudon, M., Oliver, G., Nicolas, M., Gaillard, J.-M., et al. (2019). Pollen limitation as a main driver of fruiting dynamics in oak populations. *Ecol. Lett.* **22**, 98–107.
32. Le Roncé, I., Toïgo, M., Dardevet, E., Venner, S., Limousin, J.M., and Chuine, I. (2020). Resource manipulation through experimental defoliation has legacy effects on allocation to reproductive and vegetative organs in *Quercus ilex*. *Ann. Bot.* **126**, 1165–1179.
33. Shibata, M., Tanaka, H., Iida, S., Abe, S., Masaki, T., Niiyama, K., and Nakashizuka, T. (2002). Synchronized annual seed production by 16 principal tree species in a temperate deciduous forest, Japan. *Ecology* **83**, 1727–1742.
34. Sork, V.L., Bramble, J., and Sexton, O. (1993). Ecology of mast-fruiting in three species of North American deciduous oaks. *Ecology* **74**, 528–541.
35. Bogdziewicz, M., Pesendorfer, M.B., Crone, E.E., Pérez-Izquierdo, C., and Bonal, R. (2020). Flowering synchrony drives reproductive success in a wind-pollinated tree. *Ecol. Lett.* **23**, 1820–1826.
36. Isagi, Y., Sugimura, K., Sumida, A., and Ito, H. (1997). How does masting happen and synchronize? *J. Theor. Biol.* **187**, 231–239.
37. Crone, E.E., and Rapp, J.M. (2014). Resource depletion, pollen coupling, and the ecology of mast seeding. *Ann. NY Acad. Sci.* **1322**, 21–34.
38. Pearse, I.S., Koenig, W.D., Funk, K.A., and Pesendorfer, M.B. (2015). Pollen limitation and flower abortion in a wind-pollinated, masting tree. *Ecology* **96**, 587–593.
39. Venner, S., Siberchicot, A., Pélisson, P.F., Schermer, E., Bel-Venner, M.C., Nicolas, M., Débias, F., Miele, V., Sauzet, S., Boulanger, V., et al. (2016). Fruiting strategies of perennial plants: a resource budget model to couple mast seeding to pollination efficiency and resource allocation strategies. *Am. Nat.* **188**, 66–75.
40. Koenig, W.D., Funk, K.A., Kraft, T.S., Carmen, W.J., Barringer, B.C., and Knops, J.M.H. (2012). Stabilizing selection for within-season flowering phenology confirms pollen limitation in a wind-pollinated tree. *J. Ecol.* **100**, 758–763.

41. Koenig, W.D., Knops, J.M.H., Carmen, W.J., and Pearse, I.S. (2015). What drives masting? The phenological synchrony hypothesis. *Ecology* 96, 184–192.
42. Bogdziewicz, M., Szymkowiak, J., Bonal, R., Hacket-Pain, A., Espelta, J.M., Pesendorfer, M.B., Grewling, L., Kasprzyk, I., Belmonte, J., Kluska, K., et al. (2020). What drives phenological synchrony? Warm springs advance and desynchronize flowering in oaks. *Agric. For. Meteorol.* 294, 108140.
43. Schermer, É., Bel-Venner, M.C., Gaillard, J.M., Dray, S., Boulanger, V., Le Roncé, I., Oliver, G., Chuine, I., Delzon, S., and Venner, S. (2020). Flower phenology as a disruptor of the fruiting dynamics in temperate oak species. *New Phytol.* 225, 1181–1192.
44. Bogdziewicz, M., Kelly, D., Tanentzap, A.J., Thomas, P.A., Lageard, J.G.A., and Hacket-Pain, A. (2020). Climate change strengthens selection for mast seeding in European beech. *Curr. Biol.* 30, 3477–3483.e2.
45. Bogdziewicz, M., Ascoli, D., Hacket-Pain, A., Koenig, W.D., Pearse, I.S., Pesendorfer, M.B., Satake, A., Thomas, P., Vacchiano, G., Wohlgemuth, T., and Tanentzap, A. (2020). From theory to experiments for testing the proximate mechanisms of mast seeding: an agenda for an experimental ecology. *Ecol. Lett.* 23, 210–220.
46. Crone, E.E., Polansky, L., and Lesica, P. (2005). Empirical models of pollen limitation, resource acquisition, and mast seeding by a bee-pollinated wildflower. *Am. Nat.* 166, 396–408.
47. Satake, A., and Bjørnstad, O.N. (2008). A resource budget model to explain intraspecific variation in mast reproductive dynamics. *Ecol. Res.* 23, 3–10.
48. Bogdziewicz, M., Steele, M.A., Marino, S., and Crone, E.E. (2018). Correlated seed failure as an environmental veto to synchronize reproduction of masting plants. *New Phytol.* 219, 98–108.
49. Bogdziewicz, M., Żywiec, M., Espelta, J.M., Fernández-Martínez, M., Calama, R., Ledwoń, M., McIntire, E., and Crone, E.E. (2019). Environmental veto synchronizes mast seeding in four contrasting tree species. *Am. Nat.* 194, 246–259.
50. Redmond, M.D., Forcella, F., and Barger, N.N. (2012). Declines in pinyon pine cone production associated with regional warming. *Ecosphere* 3, 1–14.
51. Clark, J.S., Andrus, R., Aubry-Kientz, M., Bergeron, Y., Bogdziewicz, M., Bragg, D.C., Brockway, D., Cleavitt, N.L., Cohen, S., Courbaud, B., et al. (2021). Continent-wide tree fecundity driven by indirect climate effects. *Nat. Commun.* 12, 1242.
52. Turnbull, M.H., Pharis, R.P., Kurepin, L.V., Sarfati, M., Mander, L.N., and Kelly, D. (2012). Flowering in snow tussock (*Chionochloa* spp.) is influenced by temperature and hormonal cues. *Funct. Plant Biol.* 39, 38–50.
53. Kelly, D., Geldenhuis, A., James, A., Penelope Holland, E., Plank, M.J., Brockie, R.E., Cowan, P.E., Harper, G.A., Lee, W.G., Maitland, M.J., et al. (2013). Of mast and mean: differential-temperature cue makes mast seeding insensitive to climate change. *Ecol. Lett.* 16, 90–98.
54. Satake, A., and Kelly, D. (2021). Studying the genetic basis of masting. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 376, 20210116.
55. Wang, Y., Han, Q., Kitajima, K., Kurokawa, H., Shimada, T., Yamaryo, T., Kabeya, D., Kawasaki, T., and Satake, A. (2022). Resource allocation strategies in the reproductive organs of Fagaceae species. *Ecol. Res.* Published online August 3, 2022. <https://doi.org/10.1111/1440-1703.12350>.
56. Satake, A., and Iwasa, Y. (2000). Pollen coupling of forest trees: forming synchronized and periodic reproduction out of chaos. *J. Theor. Biol.* 203, 63–84.
57. Satake, A., and Iwasa, Y. (2002). The synchronized and intermittent reproduction of forest trees is mediated by the Moran effect, only in association with pollen coupling. *J. Ecol.* 90, 830–838.
58. Bogdziewicz, M., Crone, E.E., Steele, M.A., and Zwolak, R. (2017). Effects of nitrogen deposition on reproduction in a masting tree: benefits of higher seed production are trumped by negative biotic interactions. *J. Ecol.* 105, 310–320.
59. Caignard, T., Kremer, A., Bouteiller, X.P., Parmentier, J., Louvet, J., Venner, S., and Delzon, S. (2021). Counter-gradient variation of reproductive effort in a widely distributed temperate oak. *Funct. Ecol.* 35, 1745–1755.
60. Vacchiano, G., Ascoli, D., Berzaghi, F., Lucas-Borja, M.E., Caignard, T., Collalti, A., Mairota, P., Palaghianu, C., Reyser, C.P.O., Sanders, T.G.M., et al. (2018). Reproducing reproduction: how to simulate mast seeding in forest models. *Ecol. Modell.* 376, 40–53.
61. Clement, J., Vercauteren, J., Verstraeten, W.W., Ducoffre, G., Barrios, J.M., Vandamme, A.-M., Maes, P., and Van Ranst, M. (2009). Relating increasing hantavirus incidences to the changing climate: the mast connection. *Int. J. Health Geogr.* 8, 1.
62. Venner, S., Pélisson, P.F., Bel-Venner, M.C., Débias, F., Rajon, E., and Menu, F. (2011). Coexistence of insect species competing for a pulsed resource: toward a unified theory of biodiversity in fluctuating environments. *PLoS One* 6, e18039.
63. Pélisson, P.-F., Bernstein, C., François, D., Menu, F., and Venner, S. (2013). Dispersal and dormancy strategies among insect species competing for a pulsed resource. *Ecol. Entomol.* 38, 470–477.
64. Gamelon, M., Focardi, S., Baubet, E., Brandt, S., Franzetti, B., Ronchi, F., Venner, S., Sæther, B.E., and Gaillard, J.M. (2017). Reproductive allocation in pulsed-resource environments: a comparative study in two populations of wild boar. *Oecologia* 183, 1065–1076.
65. Touzot, L., Schermer, É., Venner, S., Delzon, S., Rousset, C., Baubet, É., Gaillard, J.M., and Gamelon, M. (2020). How does increasing mast seeding frequency affect population dynamics of seed consumers? Wild boar as a case study. *Ecol. Appl.* 30, e02134.
66. Czeszczewik, D., Czortek, P., Jaroszewicz, B., Zub, K., Rowiński, P., and Walankiewicz, W. (2020). Climate change has cascading effects on tree masting and the breeding performance of a forest songbird in a primeval forest. *Sci. Total Environ.* 747, 142084.
67. Cachelou, J., Saint-Andrieux, C., Baubet, E., Nivois, E., Richard, E., Gaillard, J.M., and Gamelon, M. (2022). Does mast seeding shape mating time in wild boar? A comparative study. *Biol. Lett.* 18, 20220213.
68. Tersago, K., Verhagen, R., Servais, A., Heyman, P., Ducoffre, G., and Leirs, H. (2009). Hantavirus disease (nephropathia epidemica) in Belgium: effects of tree seed production and climate. *Epidemiol. Infect.* 137, 250–256.
69. Bregnard, C., Rais, O., and Voordouw, M.J. (2020). Climate and tree seed production predict the abundance of the European Lyme disease vector over a 15-year period. *Parasit. Vectors* 13, 408.
70. Seidl, R., Thom, D., Kautz, M., Martin-Benito, D., Peltoniemi, M., Vacchiano, G., Wild, J., Ascoli, D., Petr, M., Honkaniemi, J., et al. (2017). Forest disturbances under climate change. *Nat. Clim. Chang.* 7, 395–402.
71. Kushary, D. (2000). Bootstrap methods and their application. *Technometrics* 42, 216–217.
72. Meschiarì, S. (2022). latex2exp: use LaTeX expressions in plots.
73. Chessel, D., Dufour, A.-B., and Thioulouse, J. (2004). The ade4 package – I: one-table methods. *R News* 4, 5–10.
74. Kuznetsova, A., Brockhoff, P.B., and Christensen, R.H.B. (2017). lmerTest package: tests in linear mixed effects models. *J. Stat. Soft.* 82, 1–26.
75. Delignette-Muller, M.L., and Dutang, C. (2015). fiddistplus: an R package for Fitting Distributions. *J. Stat. Soft.* 64, 1–34.
76. Tennekes, M. (2018). tmap: thematic Maps in R. *J. Stat. Soft.* 84, 1–39.
77. Hijmans, R.J., van Etten, J., Sumner, M., Cheng, J., Baston, D., Bevan, A., Bivand, R., Busetto, L., Canty, M., Fasoli, B., et al. (2022). raster: geographic data analysis and modeling.
78. Badeau, V., Bonhomme, M., Bonne, F., Carré, J., Cecchini, S., Chuine, I., Ducatillon, C., Jean, F., and Lebourgeois, F. (2017). Les Plantes au Rythme des Saisons (Biotope).
79. Pesson, P., and Louveaux, J. (1984). Pollinisation et Productions Végétales Quae (INRA).

80. Durand, Y., Brun, E., Merindol, L., Guyomarc'h, G., Lesaffre, B., and Martin, E. (1993). A meteorological estimation of relevant parameters for snow models. *Ann. Glaciol.* **18**, 65–71.
81. Météo-France. (2020). Le climat en France métropolitaine. <https://meteofrance.com/comprendre-climat/france/le-climat-en-france-metropolitaine>.
82. Mahalanobis, P.C. (1936). On the generalized distance in statistics. *Proceedings of the National Institute of Science of India*, **2**, pp. 49–55.
83. Pearson, K. (1896). VII. Mathematical contributions to the theory of evolution.—III. Regression, heredity, and panmixia. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. A* **187**, 253–318.
84. Silvertown, J.W. (1980). The evolutionary ecology of mast seeding in trees. *Biol. J. Linn. Soc. Lond.* **14**, 235–250.
85. Kelly, D. (1994). The evolutionary ecology of mast seeding. *Trends Ecol. Evol.* **9**, 465–470.
86. Herrera, C.M. (1998). Population-level estimates of interannual variability in seed production: what do they actually tell us? *Oikos* **82**, 612–616.
87. Koenig, W.D., Kelly, D., Sork, V.L., Duncan, R.P., Elkinton, J.S., Peltonen, M.S., and Westfall, R.D. (2003). Dissecting components of population-level variation in seed production and the evolution of masting behavior. *Oikos* **102**, 581–591.
88. Yasaka, M., Takiya, M., Watanabe, I., Oono, Y., and Mizui, N. (2008). Variation in seed production among years and among individuals in 11 broadleaf tree species in northern Japan. *J. For. Res.* **13**, 83–88.
89. Fernández-Martínez, M., and Peñuelas, J. (2021). Measuring temporal patterns in ecology: the case of mast seeding. *Ecol. Evol.* **11**, 2990–2996.

STAR★METHODS

KEY RESOURCES TABLE

REAGENT or RESOURCE	SOURCE	IDENTIFIER
Experimental models: Organisms/strains		
150 oak trees at 15 sites spread across France	This paper	see Figure 2
Software and algorithms		
R software version 4.0.2 (2020-06-22)	The R project for Statistical Computing	https://cran.r-project.org/
boot package	Kushary ⁷¹	https://cran.r-project.org/web/packages/boot/index.html
latex2exp package	Meschiari ⁷²	https://cran.r-project.org/web/packages/latex2exp/index.html
ade4 package	Chessel et al. ⁷³	https://cran.r-project.org/web/packages/ade4/index.html
lmerTest package	Kuznetsova et al. ⁷⁴	https://cran.r-project.org/web/packages/lmerTest/index.html
fitdistrplus package	Delignette-Muller et al. ⁷⁵	https://cran.r-project.org/web/packages/fitdistrplus/index.html
tmap package	Tennekes ⁷⁶	https://cran.r-project.org/web/packages/tmap/index.html
raster package	Hijmans et al. ⁷⁷	https://cran.r-project.org/web/packages/raster/index.html
Other		
Weather data	This paper	See Figure S1

RESOURCE AVAILABILITY

Lead contact

Further information and requests for resources should be directed to the Lead Contact, Samuel Venner (samuel.venner@univ-lyon1.fr).

Materials availability

This study did not generate new unique reagents

Data and code availability

- The datasets generated during this study are available upon request to the corresponding author.
- The study did not generate code.
- Any additional information required to reanalyze the data reported in this paper is available from the lead contact upon request.

EXPERIMENTAL MODEL AND SUBJECT DETAILS

Sessile oak (*Quercus petraea* Liebl. L) is widely distributed all over Europe from Spain to southern Scandinavia until western Russia. Sessile oak forests are largely represented in France except around the Mediterranean basin.⁷⁸ It is a monoecious, wind pollinated and self-incompatible species where male and female flowers both develop on the current year's shoots. Each year, male flowers develop at the base of the first leaves and begin their development at the same time as the leaves break out. The female flowers start to develop shortly after at the base of the intermediate (5th or 6th) or apical leaves of the young shoot. In France, pollination occurs from mid-April to early May while fertilization occurs several weeks later, in early July.⁷⁹ Unfertilized flowers and aborted immature fruits fall all along the reproductive period, with unfertilized flowers massively falling in July. Fruit maturation lasts until late September and the oak acorns fall mostly in October.⁷⁹

METHOD DETAILS

Field design

The annual production of female flowers and acorns was individually monitored for 8 years (from 2013 to 2020) on 150 trees from 15 sites located throughout France. On each site, we randomly selected ten mature trees of comparable size. A 20m² fine-meshed net (4×5m shade cloth) was stretched about 1.80m above ground at the base of each tree, to collect all the female flowers and acorns that fall from the tree. To reliably assign the reproductive items to each monitored tree, the nets were placed under the tree crowns, in a way that avoided contamination from adjacent trees. These positions were fixed for all the trees during the 8-year survey. Each year,

the nets were deployed from April till late December, which safely encompassed the period when the aborted flowers and fruit fall. The net had a hole in the middle and was funnel-shaped so that the fallen items could converge toward a collecting device (80 cm in height and diameter) placed underneath. This collector was surrounded by a wooden fence and was closed with its lid to prevent seed consumption by predators (i.e. birds, rodents and ungulates). This device is, however, unable to quantify the removal of fruits by consumers while still on the tree, which could underestimate fruit production, especially in low fruit production years. Collecting device content was collected twice a year, in August and in December; trees with for which the harvest protocol was incomplete any given year (at least one harvest missing in the year) were omitted in the data set for that year.

During harvesting sessions, whenever the total plant material collected from the net of one tree exceeded 3L volume, it was weighed to the nearest decagram, together with a 3L-sample that was brought back within two days to the laboratory in an individually marked and sealed bucket. At the laboratory, the samples were naturally dried for two months, then weighed again (to the nearest 0.1mg, to estimate the number of aborted flowers (including flowers from 1mm diameter), mature fruits and total female flowers (sum of aborted flowers and mature fruits) produced per m² by each individual.

Flower and fruit variables

For each tree, we gathered the bi-annual harvests made each year (one made during summer and the other one during winter) to estimate the number of aborted flowers, acorns and total flowers produced yearly per m². The annual fruiting rate was computed for each tree by dividing the number of mature fruits (i.e., the fruit production) by the number of flowers produced (i.e., the flowering effort). To overcome inter-individual variability and for illustrative purposes, we also computed the relative flowering and fruit production (Figures 1A and B), by dividing, for each tree, its flowering effort (or fruit production) in a given year by the maximum number of flowers (or fruits) it has annually produced in the eight-year series. We also averaged individual tree data per site to account for annual flowering effort, fruit production and fruiting rate at the population scale.

Meteorological dataset

Each site was characterized for its climatic features, on the basis of a 60-year dataset (1960-2020) including the average daily temperature estimated and extracted from the SAFRAN spatially explicit database (8 x 8 km mesh size grid).⁸⁰

QUANTIFICATION AND STATISTICAL ANALYSIS

Climatic group assignation

The 15 sites were initially assigned to one of two categories depending on whether they belong to oceanic or mediterranean climatic regions (“soft-climate” sites, Figure 2A, red dots) or to semi-continental regions⁸¹ (“harsh-climate” sites, Figure 2A, blue dots). To evaluate the relevance of this partitioning, we ran a discriminant analysis (ade4 package⁷³) from the average temperatures estimated daily at each site using the SAFRAN spatially explicit database (8 x 8 km mesh size grid)⁸⁰ over a 60-year period (1960 - 2020). For each site and each year, we calculated the annual average temperature and the monthly average temperatures to measure the temperature amplitude between the warmest and coldest month within the years. We then computed for each site the mean and standard deviation of the annual temperature and of the annual temperature amplitude. The discriminant analysis allows to find a linear combination of the 4 variables so that the coordinates of sites on the discriminant axis maximize the Mahalanobis distance⁸² between the two a priori defined groups. This analysis perfectly assigned the sites to their groups defined a priori (Figure S1), so that the sites assigned to the soft climate group indeed experienced both higher and less variable averaged annual temperature (Figures S1A and S1B), and lower and less variable within-year thermal amplitude (Figures S1C and S1D), than the sites assigned to the harsh climate group.

To further check the significance of our typology we used a permutation test : we repeated 10 000 times random assignment of the sites to either soft or harsh group followed by the discriminant analysis to generate the empirical distribution of the Mahalanobis distance between the two groups under the assumption of no difference in climate typology between the groups. The Mahalanobis distance observed between the a priori defined soft vs. harsh climate sites is significantly smaller than the one expected under the null hypothesis (p-value = 0.01), confirming the robustness of the typology initially proposed.

Linking flowering effort to fruit production

We tested the relation between fruit production and flowering effort at the individual level (Figure 1A) and at the population level (using population-averaged yearly flowering effort and fruit production, Figure 1B). We used mixed linear models with tree and/or population as random effects (see Table S1). For illustrative purposes, in Figure 1, we removed the variability between trees and between populations, by computing the relative variables. The models best fitting these data, selected from AIC criterion, were linear (panel A) and $y = x/(a * x + r)$ (panel B).

Masting components

Allocation in flowering can have a dual effect on fruit production: (i) it may directly determine the maximum number of fruits that possibly develop each year and (ii) it may influence the fruiting rate and then indirectly fruit production (see main text). Considering the annual mean values at the site level, we assessed the relative contribution of flowering effort (through both their direct and indirect effects) and of fruiting rate (once accounting for the direct and indirect effect of flowering effort) to fruit production, using linear, simple

and multiple regression models. In a first step, we determined the coefficient of determination (R^2 called hereafter “Flowering masting index”), from models where fruit production and flowering effort are the response and explanatory variables, respectively. In a second step, we computed the coefficient of determination (R_{Tot}^2) of the more complete model including additive effects of flowering effort and fruiting rate. The part of the variation in fruit production explained by the fruiting rate (independently of the indirect effect of flowering effort) was called hereafter “Fruit maturation masting index”, and was computed as the difference between R_{Tot}^2 and the Flowering masting index.

From the graph with axes corresponding to “Fruit maturation masting index” (the y – axis) versus the “Flowering masting index” (x – axis) (Figure 2B), we defined a synthetic “Fruit maturation-flowering masting axis”, whose equation is $y = 1 - x$. Each site with coordinates (x,y) is then orthogonally projected on this new axis, and gets a unique value between 0 (fruit production dynamics governed exclusively by fruiting rate) and 1 (fruit production dynamics controlled exclusively by flowering dynamics; Figure 2C). Using a linear regression model, we then tested the relationship between the coordinates of sites along the “Fruit maturation-flowering masting” and the “climate” gradients (Figure S1).

Fruiting rate drivers

To understand the differences between populations in the strength of the coupling between flowering and fruit production dynamics, we examined the form and strength of the link between fruiting rate and flowering effort on the one hand (Figure 3A), and mean April temperatures on the other (Figure 3B). April temperatures are indeed known to influence fruit production in temperate oaks, through their effects on pollination success³¹ and could therefore partly explain the decoupling between flowering and fruit production dynamics. We examined these relationships using the annual mean values per site, fitting Generalized Linear Mixed Models with a binomial error and a $\log(x + 1)$ transformation for the model with flowering effort. We tested the interaction with climatic groups to test for differences between soft and harsh climate sites. Models include population as random effect (Table S2). For illustrative purposes in Figure 3 we used fruiting rate as a response variable and represented two models, one for each climatic group. The best-fitted models were selected between four proposed relation types (linear, quadratic, exponential and saturating) based on AIC criterion.

Masting statistics

We computed several statistics to describe interannual variability in Flowering effort, Fruiting rate and in Fruit production, at the individual and population levels, and their synchrony among trees within populations.

Inter-annual variability

Two statistics can be used to account for interannual variability in seed production. The coefficient of variation (CV)⁸³ which has been used for a long time and in many studies dealing with masting,^{84–88} and a more recent statistic (PV)⁸⁹ computed as :

$$PV(x) = \frac{2}{n(n-1)} \sum_{i=1}^{n-1} \sum_{j=i+1}^n d(x_i, x_j)$$

where $d(x_i, x_j)$ correspond to the distance (i.e the difference) between x_i and x_j .

Which of CV or PV statistics should be used has already been debated in the masting literature.⁸⁹ While PV overcomes some mathematical difficulties encountered by the CV,^{55–57} this statistic has strong limitations. As it is saturating, it might be poodle efficient at discriminating between high levels of interannual variation in fruiting. Moreover, as it is based on the calculation of distances, it does not account for the difference between theoretical fruiting dynamics that would be radically different. For example, the same PV values would be expected for time series composed (i) mainly of very low fruiting and including seldom years of massive fruiting and (ii) mainly of massive fruiting with seldom years of very low fruiting.

To overcome the problems with PV described above, we first ensured that PV and CV captured the same general information (Figure S3) and provided qualitatively similar results (figure 4 and S4).

Results with CVs were put forward in the main text, as this is a thoroughly used statistic and easier to interpret biologically. Results with PVs were also made available in supplemental information because their confidence intervals (obtained by bootstrap from 10,000 replications) are much smaller than those of the CVs (Figure S3), so the PV statistic confers greater statistical power in our analyses (Tables S3 and S4).

The coefficients of variation computed at individual (Figures 4B and 4E) and population scale (Figures 4A and 4D) were called CV_i and CV_p , respectively, while population-averaged CV_i values were noted \overline{CV}_i .

Synchrony

For each variable (flowering effort, fruiting rate, fruit production) and for each pair of trees within a population, we calculated the Spearman correlation coefficient to measure their synchrony (Sy). We then plot the mean of synchrony of tree pairs at the population level (\overline{Sy}), in Figures 4C and 4F.

Comparison of masting patterns

To test whether the masting statistics (CV_p , \overline{CV}_i , \overline{Sy}) for fruit production or fruiting rate are significantly different from those obtained with flowering effort, we calculated 95% confidence intervals of these statistics using a bootstrap approach (random sampling of

values and performing 10 000 random resampling with replacement). Each point in [Figure 4](#) then has a two-dimensioned confidence interval (along the x and the y -axis). The statistics calculated for fruit production ([Figures 4A–4C](#)) or for fruiting rate ([Figures 4D–4F](#)) significantly departed from those associated with flowering (x -axis) if the confidence rectangle defined by the confidence intervals does not overlap the bisector line $y = x$ (black dotted line, [Figure 4G](#)). On the contrary, when the confidence rectangle does overlap with the bisector, the y statistics are considered not significantly different from the x one. See [Figure S4](#) for results with PVs .

To test whether the relationship between flowering and fruit production (or fruiting rate) statistics differs between soft and harsh climate sites, we test the interaction between the climate group and flowering statistics, on fruit production (or fruiting rate) statistics from ANCOVAs (see [Table S3](#) for results of CVs and Sy and [Table S4](#) for PVs).

All statistical analyses were performed using the R free software (v.4.0.2, <http://cran.r-project.org>). Packages `boot`,⁷¹ `latex2exp`,⁷² `ade4`,⁷³ `ImerTest`⁷⁴ and `fitdistrplus`⁷⁵ were used for our analysis in addition to the basic functionalities as well as packages `tmap`⁷⁶ `raster`⁷⁷ to trace map. The datasets used and/or analyzed during the current study are available from the corresponding author on reasonable request.

Current Biology, Volume 33

Supplemental Information

Oak masting drivers vary between populations depending on their climatic environments

Emilie Fleurot, Jean R. Lobry, Vincent Boulanger, François Debias, Camille Mermet-Bouvier, Thomas Caignard, Sylvain Delzon, Marie-Claude Bel-Venner, and Samuel Venner

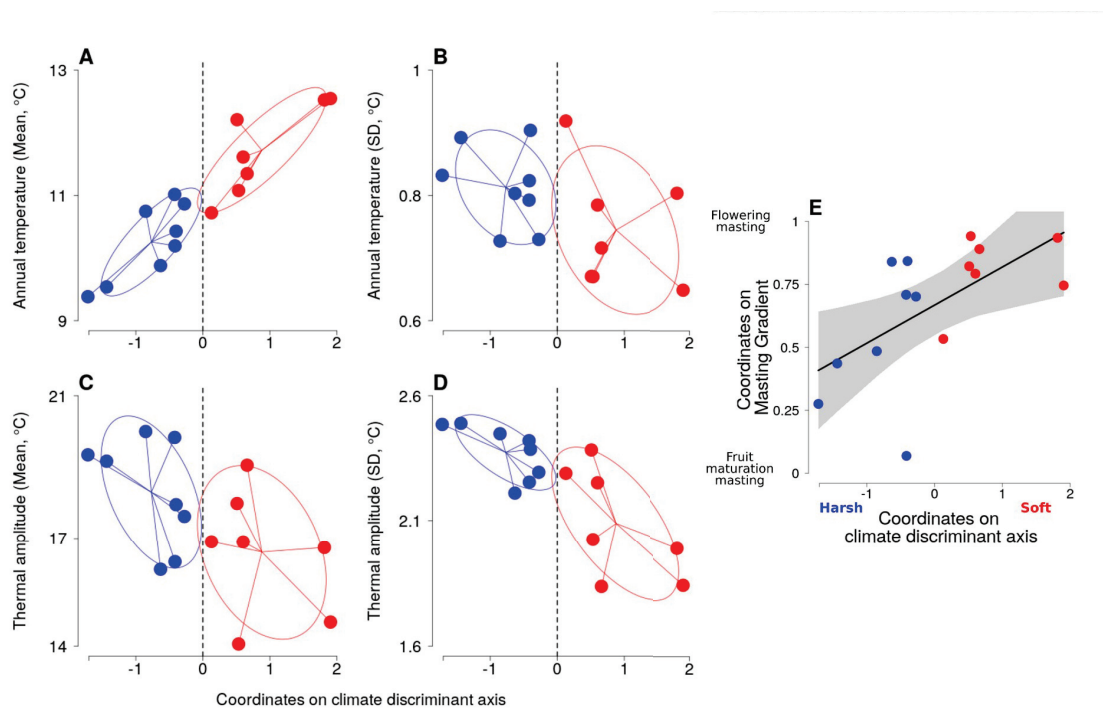


Figure S1 : Discriminant analysis between soft (red dots) and harsh (blue dots) climate sites and correlation between climate and masting gradients. Related to Figure 2. The x-axis is the site coordinate on the discriminant axis. **A - D** : The y-axis is one of the four synthetic weather variables used, calculated over the period 1960-2020: **A** and **B** the mean and standard deviation of the annual mean temperature; **C** and **D** the mean and standard deviation of the annual temperature amplitude (difference between the mean of the temperatures of the warmest and coldest months). **E** : The y-axis is the coordinates of each site on the Fruit Maturation - Flowering Masting gradient described on Figure 2B-C. This gradient goes from 0 to 1 with sites at the zero-end having a fruit production dynamic governed exclusively by fruiting rate while those at the one-end are only driven by flowering dynamic. The full line represents the linear correlation between the y and x variables. Shaded area marks the 95% confidence interval around the model.

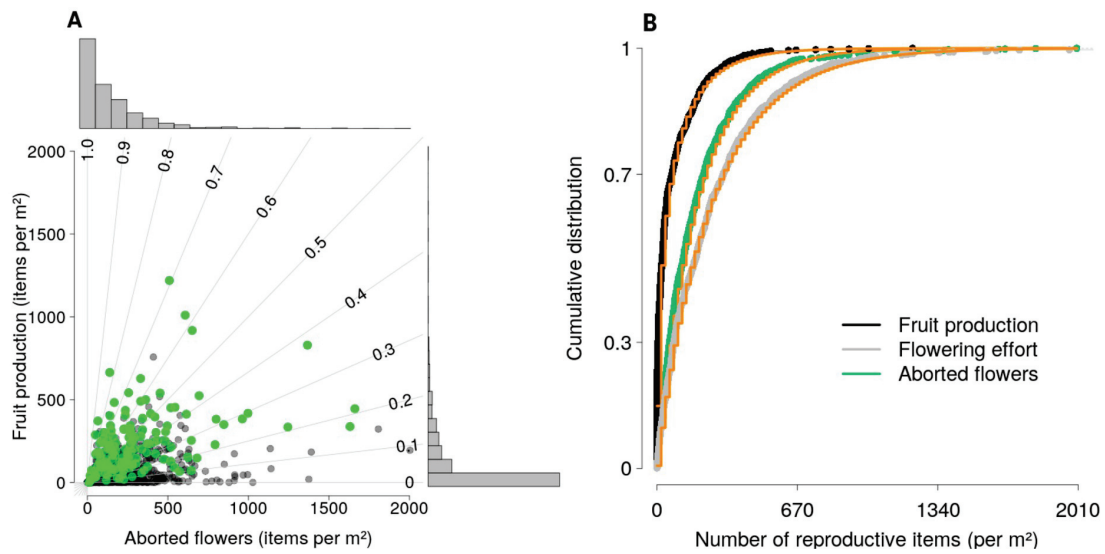


Figure S2 : Distribution of fruit production, aborted flowers and flowering effort. Related to Figure 1. A : Number of fruits according to the number of aborted flowers produced each year by each tree (count per m² sampling surface). Fine lines delimit the graph according to fructing rates whose values are shown on the graph. Green dots correspond to the maximum number of fruits produced by each tree over the 8-year survey. **B :** Cumulative distribution of the number of acorns (black dots), flowers (grey dots) and aborted flowers (green dots) counted per square meter. Orange lines represent the negative binomial distribution that best fits our data, based on AIC criterion (by comparison with normal, poisson, negative binomial and zero inflated negative binomial distributions, from the *r* package `fitdistrplus`^{S1}).

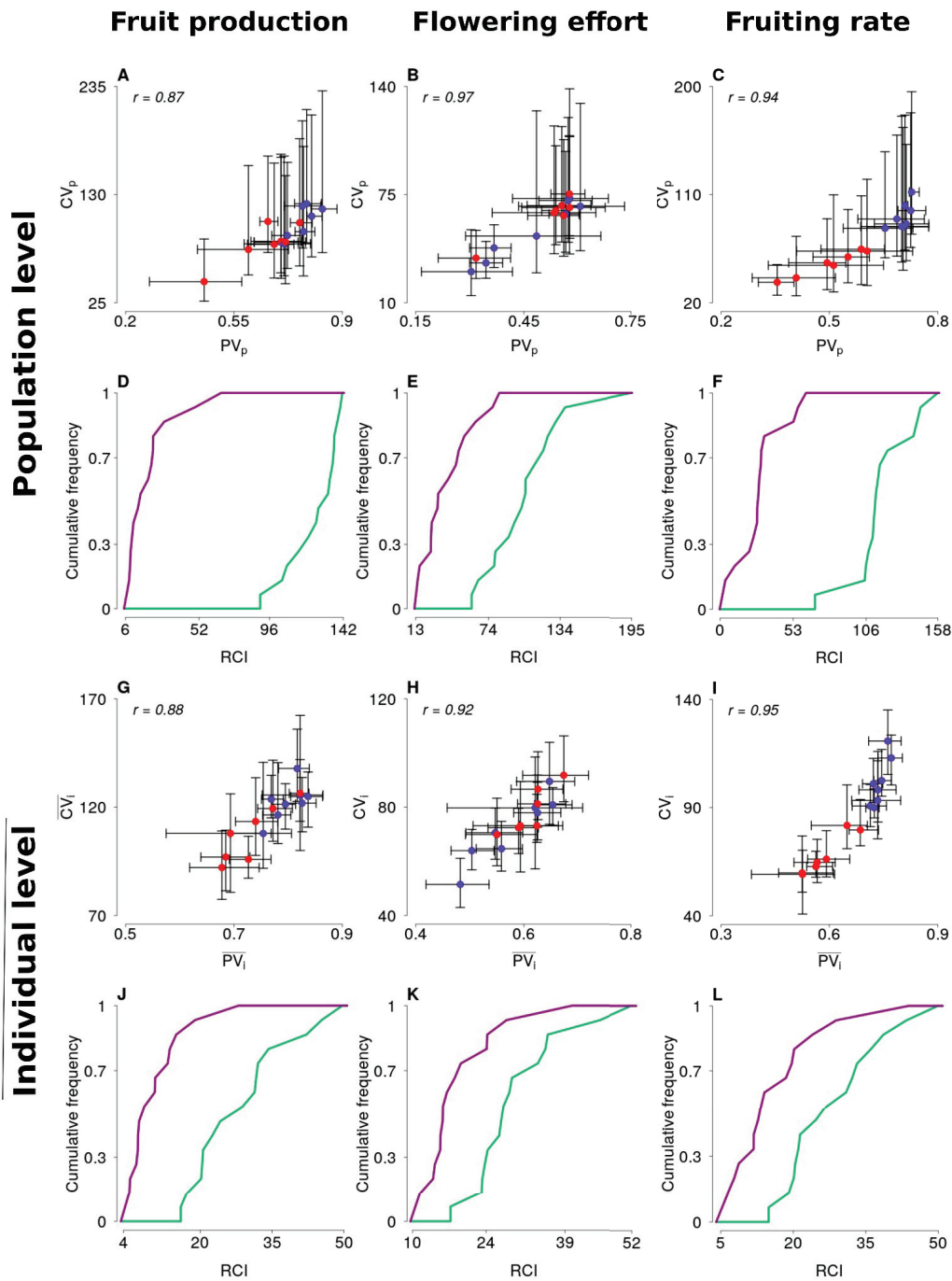


Figure S3: Relationships between PV and CV statistics describing interannual variation in oak reproduction and distribution of their Relative Confidence Intervals (RCI). Related to Figure 4.

A-F : interannual variation at the population level (CV_p and PV_p). G-L : averaged interannual individual variation (\overline{CV}_i and \overline{PV}_i). First column corresponds to estimators computed on fruit production while the second and the third are computed on flowering effort and fruiting rate,

respectively. Red and blue dots on the first and third rows correspond to estimators at soft and hard climate sites, respectively. CIs are obtained from bootstrapping (see method). The R coefficients indicated on those panels correspond to the orthogonal correlation coefficients between the two statistics. The purple curve on the second and fourth rows corresponds to *PVs* and the green curve to *CVs*.

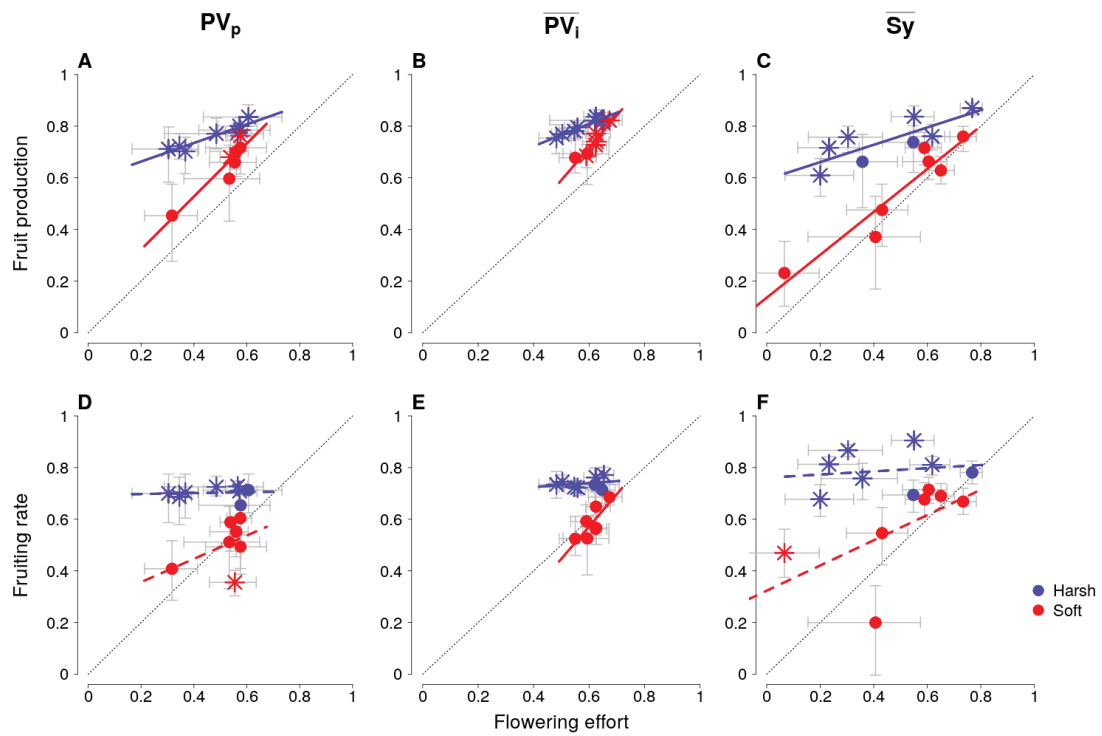


Figure S4 : Relationship between masting statistics applied to fruit production and flowering effort (A,B,C) and to fruiting rate and flowering effort (D,E,F). Related to Figure 4. This figure mirrors Figure 4 when using coefficient of variation (PV) to account for interannual variability in flowering effort, fruit production and fruiting rate. First column (A,D) represents variability at population level (PV_p) while the second one uses statistics computed at individual-level (B,E)(PV_i). The third column illustrates the degree of synchrony between individuals (\overline{Sy} , C and F). Error bars are the 95% confidence intervals of the statistics computed by means of bootstrapping method. Black dotted lines correspond to the first bisector ($y=x$). see legend of figure 4 for details on points and lines shape.

		Estimate	Std.Error	t value	Pr (> t)
Figure 1A	Intercept	-10,199	4,075	-2,503	0,013
	Slope	0,313	0,0008	37,171	< 2e-16
Figure 1B	Intercept	-20,668	7,5	-2,756	0,008
	Slope	0,359	0,0231	15,534	< 2e-16

Table S1 : Mean relationship between fruit production and flowering effort at individual and population level. Related to Figure 1. Summary of Linear Mixed Models with fruit production (resp. mean fruit production) as dependent variable and individual tree (Figure 1A) (resp. population (Figure 1B)) as a random effect. Model linked to Figure 1A includes flowering effort as explanatory variables while the model linked to Figure 1B includes mean flowering effort at population scale. Significant p values are in bold.

		Climatic group	Estimate	Std.Error	Z value	Pr (> z)
Figure 3A	Intercept	Harsh	-6,713	0,113	8,094	5,77E-16
		Soft	-5,387	0,277		
	Slope	Harsh	0,506	0,003	-22,418	< 2e-16
		Soft	0,42	0,007		
Figure 3B	Intercept	Harsh	-5,483	0,105	24,91	< 2e-16
		Soft	-1,66	0,258		
	Slope	Harsh	0,403	0,001	-214,72	< 2e-16
		Soft	0,075	0,003		

Table S2 : Response of fruiting rate to flowering effort and mean april temperatures. Related to Figure 3. Summary of Generalized Linear Mixed Models (GLMMs with binomial family) with fruiting rate as dependent variable and population as random effect. Model linked to Figure 3A includes flowering effort (with a $\log(1+x)$ transformation), climatic group and their interaction as explanatory variables while the model linked to Figure 3B includes mean April's temperature, climatic group and their interaction. Test results for slope and intercept differences between climatic groups are given for each figure. Significant p values are in bold.

		Climatic group	Estimate	Std.Error	t	p value	R ²
Figure 4A	Intercept	Harsh	64,382	12,183	-3,072	0,0106	0,801
		Soft	-10,906	36,692			
	Slope	Harsh	0,697	0,216	1,996	0,0713	
		Soft	1,49	0,614			
Figure 4B	Intercept	Harsh	79,296	12,539	-3,333	0,0067	0,86
		Soft	-2,382	37,046			
	Slope	Harsh	0,596	0,171	2,536	0,0277	
		Soft	1,402	0,489			
Figure 4C	Intercept	Harsh	0,594	0,056	-5,552	0,0002	0,901
		Soft	0,136	0,138			
	Slope	Harsh	0,336	0,115	3,078	0,0105	
		Soft	0,831	0,276			
Figure 4D	Intercept	Harsh	81,31	12,923	-2,139	0,0557	0,829
		Soft	25,692	38,919			
	Slope	Harsh	0,192	0,23	0,558	0,588	
		Soft	0,427	0,651			
Figure 4E	Intercept	Harsh	98,042	22,808	-2,03	0,0672	0,802
		Soft	7,533	67,384			
	Slope	Harsh	0,043	0,312	1,255	0,2355	
		Soft	0,769	0,889			
Figure 4F	Intercept	Harsh	0,761	0,114	-2,593	0,025	0,594
		Soft	0,323	0,283			
	Slope	Harsh	0,061	0,235	1,297	0,2211	
		Soft	0,488	0,564			

Table S3 : Estimated parameters of the relationship between masting statistics. Related to Figure 4. Masting statistics were applied to fruit production and flowering effort (Figure 4A to C) and to fruiting rate and flowering effort (Figure 4D to F). Each linear model includes the statistic computed on flowering effort, climatic group and their interaction. Test results for slope and intercept differences between climatic groups are given for each figure. Significant p values are in bold.

		Climatic Group	Estimate	Std.Error	t	p value	R ²
Figure S4A	Intercept	Harsh	0,591	0,048	-5,433	0,0002	0,913
		Soft	0,117	0,135			
	Slope	Harsh	0,36	0,097	3,946	0,0023	
		Soft	1,026	0,266			
Figure S4B	Intercept	Harsh	0,549	0,055	-4,9	0,0005	0,927
		Soft	-0,036	0,174			
	Slope	Harsh	0,433	0,094	4,166	0,0016	
		Soft	1,254	0,291			
Figure S4D	Intercept	Harsh	0,694	0,097	-2,402	0,0351	0,784
		Soft	0,266	0,275			
	Slope	Harsh	0,018	0,198	1,258	0,2343	
		Soft	0,451	0,542			
Figure S4E	Intercept	Harsh	0,694	0,105	-3,81	0,0029	0,902
		Soft	-0,18	0,334			
	Slope	Harsh	0,076	0,18	3,11	0,0099	
		Soft	1,253	0,559			

Table S4 : Estimated parameters of the relationship between *PV* statistics for masting. Related to Figure 4 and Figure S4. As we did for *CV* and *Sy* statistics, we computed *PV* statistics on fruit production and flowering effort (Figure S4A to S4C) and to fruiting rate and flowering effort (Figure S4D to S4F). Similar to Table S3 and Figure 4, we applied a linear model for each panel, models include the statistic computed on flowering effort, climatic group and their interaction. Test results for slope and intercept differences between climatic groups are given for Figures S4A, B, D and E. See Table S3 for results associated with Figures S4C and F (respectively identical to Figures 4C and F). Significant p values are in bold.

Supplemental Reference

- S1. Delignette-Muller, M.L., and Dutang, C. (2015). `fitdistrplus` : An R Package for Fitting Distributions. *J. Stat. Soft.* 64, 1–34.

CHAPITRE DEUX

La concentration pollinique, meilleure variable pour expliquer le taux de fructification

2

Chapeau

Le Chapitre deux de cette thèse fera l'objet d'une publication qui devrait être soumise prochainement et dont je serai première autrice. L'objectif de ce chapitre était de poursuivre l'exploration des mécanismes qui sous-tendent le masting des chênes de régions tempérées, dans la continuité des travaux du chapitre 1. Dans ce chapitre nous nous sommes plus particulièrement intéressés au processus de limitation pollinique, un processus important dans le masting des chênes et autour duquel des débats subsistent quant à la nature des mécanismes qui le sous-tendent. Nous avons testé deux hypothèses : l'hypothèse du couplage pollinique et l'hypothèse de la synchronisation phénologique (voir *introduction*). Au travers de ce travail nous proposons et testons également une hypothèse alternative, unifiant les deux propositions précédentes, l'hypothèse de la concentration pollinique. Ce travail est basé sur l'analyse conjointe de deux bases de données : le suivi de l'effort de floraison-fructification présenté dans le cadre du chapitre 1 (voir aussi section *matériel et méthodes*) ainsi qu'une large base de données fournie par le Réseau National de Surveillance Aérobiologique (RNSA). Cette dernière est basée sur un suivi de la concentration aérienne journalière en pollen, suivi réalisé dans 40 villes Françaises entre 1987 et 2020 (voir section *matériel et méthodes*).

Nous montrons à travers ce travail que l'hypothèse de la concentration pollinique est celle qui permet d'expliquer le mieux le taux de fructification parmi toutes les hypothèses testées. Ces résultats sont donc en faveur de la prise en compte de l'influence conjointe de la synchronisation saisonnière de la floraison et de la dynamique interannuelle de l'effort de floraison sur la limitation pollinique. Nous mettons également en évidence dans ce chapitre l'influence forte de la dynamique interannuelle de floraison sur la concentration pollinique, notamment lorsque l'effort de floraison est faible. La synchronisation saisonnière joue quant à elle un rôle important dans la concentration pollinique lorsque la quantité de pollen annuelle n'est pas "limitante". Pour finir, via une recherche des déterminants de la concentration pollinique, nous mettons en évidence le lien fort qui existe entre phénologie pollinique et synchronisation saisonnière de la floraison. La phénologie pollinique impacte également la concentration pollinique bien que le lien entre les deux variables soit plus ténu. Nos résultats soulignent la grande part de variabilité restant à expliquer pour comprendre la concentration pollinique et donc la limitation pollinique.

Les annexes (Supplementary information) de cet article sont intégrées à la suite de ce chapitre.

2.1 Introduction	60
2.2 Material and Methods . . .	62
Study species	62
Field survey and sites	
coupling	63
Statistical analyses	64
2.3 Results	67
2.4 Discussion	70
2.5 Supplementary information	73

Abstract

1. Pollen limitation is often described as a key mechanism of masting. However, the mechanisms underlying this effect are still debated. Two major hypotheses concerning these mechanisms, both supported by different studies, stand out in the literature : the pollen coupling hypothesis and the phenological synchrony hypothesis.
2. We compared the performance of these two hypotheses in predicting fruiting rate in sessile oak. Through this work we also propose and test an alternative hypothesis that unifies these two hypotheses : the pollen concentration hypothesis. To do so, we used two field surveys, one quantifying the aerial pollen concentration between 1987 and 2020 in 40 French cities and the other measuring the annual flowering and fruiting intensity of 150 sessile oaks distributed over 15 populations across France.
3. The pollen concentration hypothesis is the best suited hypothesis for predicting fruiting rate, outperforming the pollen coupling and phenological synchrony hypothesis. The annual amount of pollen (pollen coupling hypothesis) and the annual flowering synchrony (phenological synchrony hypothesis) both contribute strongly to the interannual variations of the pollen concentration and thus play an important role in pollen limitation.
4. As pollen concentration is only weakly explained by pollen phenology, a major driver of annual flowering synchrony, further work is needed to identify other variables influencing the interannual variability in pollen concentration. We propose that climatic conditions influencing bud development and survival as well as those influencing the quality of aerial pollen diffusion are important to consider. Due to the strong correlation between pollen amount and pollen concentration, the rules for resource allocation to flowering could also be important to consider.

2.1 Introduction

Masting is a reproductive strategy, found in many perennial wind pollinated species, characterized by the production of highly variable amounts of seed between years, those variations being synchronized within a population [47]. As seeds are a resource for many consumers, their fluctuating availability over the years has large cascading effects on forest community dynamics [58, 203] [221], along with economical and societal issues [53, 60].

The two main, well accepted, hypotheses for masting evolutionary causes are i) pollination efficiency and ii) consumers satiation. The pollination efficiency states that masting trees have an overall higher probability of being pollinated and thus to produce seeds as they invest in reproduction synchronously with neighboring trees, many masting species being self-incompatible [79, 85] [222]. The consumer satiation hypothesis, as for it, proposes that trees that seed synchronously with the rest of the population should produce more viable seedlings, as frequent years of low seed production at the population level starve seed consumers, leading to low predation rates in rare years of mast seeding [74, 85]. Both hypotheses rely on the high degree of reproductive

[221]: OSTFELD et al. (2007), « Pulsed Resources and Community Responses »

[222]: MOREIRA et al. (2014), « Masting promotes individual- and population-level reproduction by increasing pollination efficiency »

synchrony between trees, a feature likely to be affected by the ongoing climate change, along with the interannual variability in the allocation of resources to reproduction [48]. Unraveling the mechanisms underpinning synchronization has thus become a major goal to increase the accuracy of models of mast seeding and make them capable of forecasting its evolution in the context of climate change [88, 145, 147].

Among the non mutually exclusive mechanisms suggested to explain the observed fruiting synchrony between trees, several environmental effects are pinpointed (Moran effect) including weather conditions limiting or preventing the fruiting success [141] [223, 224]. Another mechanism suggested as a possible synchronizing force is the pollen limitation [146, 148] [225]. As the pollination process (especially from a pollen cloud in wind-pollinated species) occurs at the population level and is very sensitive to weather conditions, it may play a key role in explaining the synchronization of reproduction between trees as well as the high fruiting failures in some years.

Many mast-seeding species happen to be wind-pollinated, self-incompatible species, so that trees closely depend on neighboring trees to fertilize their female flowers [80, 222]. Great variations in pollen amounts over the years may likely contribute to those observed in fruiting amounts and could also be partly responsible for the synchrony of the interannual fruiting dynamics of trees [145]. Two main, non mutually exclusive, hypotheses on the mechanisms that could underlie the pollen limitation are proposed in the literature [96].

i) **The pollen coupling hypothesis** is a density-dependent mechanism where the pollination success of a tree in a given year depends on the concomitant allocation of neighbors to flowering [85, 146]. Any tree that flowers out of synchrony likely suffers from a shortage of exogenous pollen and thus experiences low pollination success. Since it is prevented from investing into fruiting that year, unspent resources might be saved and allocated to flowering the following year, possibly in synchrony with the rest of the population. Previous studies modeling this density-dependent mechanism show that it was sufficient on its own to synchronize reproduction [146, 152] [226], even though weather effects could amplify the synchronization [187].

ii) **The phenological synchrony hypothesis** refers to the within-year synchronization of flowering and states that whenever a tree reaches flower maturity outside the time period of the year when most neighboring trees pollinate, it will suffer from pollen shortage and experience pollination failure [157]. The overall phenological synchrony between trees might vary over the years, depending on various weather conditions influencing the timing of reproductive stages from bud maturation, flowering onset up to pollen maturation or stigma receptivity [107]. Two main mechanisms are proposed to explain how weather variability might influence phenological synchrony : the microclimatic hypothesis [155] or the photoperiod-sensitivity hypothesis [164, 168]. Apart from the pollen coupling and the phenological synchrony hypotheses mentioned above, weather conditions might also drive pollen limitation by influencing the probability of pollen release into the air as well as the quality of its diffusion (**weather driven pollen limitation**) [117-119].

Understanding which mechanism is at work in pollen limitation is of importance as it will allow us to forecast how masting will be affected by climate change [155, 164, 180]. This is of particular importance among

[223]: PARMENTER et al. (2018), « Environmental and endogenous drivers of tree mast production and synchrony in piñon-juniper-oak woodlands of New Mexico »

[224]: KOENIG et al. (2000), « Patterns of Annual Seed Production by Northern Hemisphere Trees »

[225]: ABE et al. (2016), « Parameterisation and validation of a resource budget model for masting using spatiotemporal flowering data of individual trees »

[226]: LYLES et al. (2015), « Plant reproduction and environmental noise »

oak species that display very intense masting, which has a deep impact on Northern forest ecosystem dynamics as a whole, and whose drivers remain obscure.

An increasing number of studies recently established that pollen limitation plays a major role in the masting of oaks, but the underlying mechanisms are still debated [119, 157]. For a number of studies, the phenological synchrony hypothesis appears as the most important component as the flowering synchrony level appears to be highly variable over the years within populations [127] [227, 228]. At the same time, other works provide support for the pollen coupling hypothesis as they highlight the negative temporal autocorrelation of pollen dynamics and found that pollen and fruit production were both impacted by the same weather conditions [119, 127] [229]. Another argument supporting the pollen coupling hypothesis lies in the strong correlation between flowering and fruiting dynamics [120] [230].

In a temperate oak species, we crossed field data on flowering/-fruiting dynamics and airborne pollen to address the question of which mechanism (pollen coupling or phenological synchrony) is more likely to underlie pollen limitation in temperate oak masting. We also tested an alternative hypothesis, according to which pollen limitation is driven by the combined effect of pollen coupling and phenological synchrony. We called this alternative **the airborne pollen concentration hypothesis**. We thus tested to what extent the mean annual fruiting rate measured in a population is explained by the annual duration of the pollination period (phenological synchrony hypothesis), by the annual amount of airborne pollen (pollen coupling hypothesis), and by the average daily pollen concentration (airborne pollen concentration hypothesis). Should pollen coupling be the main driver of the fruiting rates, it should be best captured by the annual flowering effort in the population, which would then cancel out the effect that other variables related to pollen would otherwise have on fruiting rate.

2.2 Material and Methods

Study species

We focused on sessile and pedunculate oaks (*Quercus petraea* Liebl. L and *Quercus robur* respectively) that are widely distributed in Europe from southern Scandinavia to Spain, and notably in France where they represent 23 % of the forest cover, except around the Mediterranean basin [231](©IGN 2021). Sessile and pedunculate oaks are phylogenetically close and are able to hybridize, which would allow them to colonize and establish in various environments [232]. Both species have a one year reproductive cycle with male and female flowers developing on the current year's shoots. The majority of buds are compound buds containing leaves and flowers (either male or female flowers) at the same time. Flowers and Leaves phenology are therefore closely linked with male budburst occurring first, in late March [90]. Male flowers reach maturity around mid April, in average two weeks before female flowers. Pollen release and pollination in those self-incompatible wind pollinated species occurs from late April to early May [211] with trees releasing their pollen in 3-4 days [90]. Spring weather conditions are known to have an impact on pollen maturation and diffusion in those species, contributing

[227]: KOENIG et al. (2020), « Intraspecific variation in the relationship between weather and masting behavior in valley oak, *Quercus lobata* »

[228]: BOGDZIEWICZ et al. (2017), « The Moran effect and environmental vetoes »

[229]: GARCÍA-MOZO et al. (2007), « Influence of pollen emission and weather-related factors on variations in holm-oak (*Quercus ilex* subsp. *ballota*) acorn production »

[230]: FLEUROT et al. (2023), « Oak masting drivers vary between populations depending on their climatic environments »

[231]: BADEAU et al. (2017), *Les plantes au rythme des saisons*

[232]: KREMER et al. (2002), « Biologie évolutive et diversité génétique des chênes sessile et pédonculé. »

to interannual fluctuations in the amount of pollen available for pollination [119].

Field survey and sites coupling

We built our analyses by combining data from two independent longitudinal monitoring, one quantifying the daily airborne oak pollen concentration and the other quantifying the female flowering effort and the fruiting intensity of trees allowing us to estimate, at the individual level, the annual fruiting rate.

Airborne pollen

The observed daily concentration of airborne pollen was used to calculate three pollen variables quantifying i) the intra-annual synchronization of floral phenology between trees ('pollen season length'); ii) the annual amount of pollen ('pollen quantity') and iii) the daily average pollen concentration ('pollen concentration'). We then tested their contribution to fruiting rate.

We built the pollen dataset using a large field survey monitoring of the daily aerial concentration of oak pollen on 79 sites, using Hirst traps [214], between 1987 and 2020 (Réseau National de Surveillance Aérobiologique). As pollen could not be reliably assigned to the *Quercus* species on the basis of morphological criteria alone, we only kepted in our dataset the sites for which *Q. robur* and *Q. petraea* represented at least 80 % of the total oak forest cover in a 50km radius (see [119]), which reduced our data set to 40 sites (see Figure 2.5 A for a map). At each site and each year, we computed the three pollen variables as follows. The **pollen amount** corresponds to the cumulative daily concentrations of airborne pollen over the year and is a proxy of the total amount of airborne pollen available for pollination at the population scale. We calculate **pollen season length** as the difference (# days) between the end and the beginning of a pollination window. To avoid any bias on the biologically relevant pollination window to be considered we computed, for each year and each site, 5 distinct pollination windows, based on the date of different quantiles of the pollen distribution. The pollination windows considered in this study correspond to intervals between 50 % (difference between the 75 % and the 25 % quantiles) and 90 % (difference between the 95 % and the 5 % quantiles) of the pollen season (in step of 10 %). The **average pollen concentration** (calculated for the different pollination windows) corresponds to the ratio between the amount of pollen accumulated within the pollination window and its duration (pollen season length).

Flower and fruit production data

Annual fruit and flower production was monitored on 100 trees, located on 10 sites spread across France, between 2013 and 2020 (see Figure 2.5 B for a map) to compute mean fruiting rate and mean flowering effort at population scale and then identify the main explanatory factors for pollen limitation (i.e fruiting rate).

Ten mature trees of similar size and age were randomly selected

on each site, under which we deployed 20m² (4x5m) fine mesh netting to collect reproductive items (i.e mature fruits and aborted flowers) produced by each tree. Nets were placed under each tree's crown in a way that avoided contamination by neighboring trees (flower and fruit production) and their position remained unchanged for the whole survey. Survey devices were deployed in April and remained open till late December to cover both aborted flower and fruit fall periods. Items falling in the nets were forced, once a week, to fall into a collecting device (80 cm in height and diameter) closed with a lid and surrounded by a wooden fence, thus preventing the consumption by predators of fallen seeds (i.e. birds, rodents and ungulates). The content of collecting devices was collected twice a year for each tree, weighted and brought back to the lab. Once dried in individual crates, we exhaustively weighted and outnumbered a representative sample of each tree production. Items counted goes from less than 1 mm aborted flowers to fully mature fruits allowing the estimation for each tree of yearly fruit and flower (sum of mature fruits and aborted flowers) production per m². The annual fruiting rate is computed as the number of mature fruits divided by the number of flowers produced each year. **Flowering effort** and **fruiting rate** were averaged each year for each population.

Data analysis and sites coupling

The analyses, described below, conducted on pollen data alone were carried out using all available pollen data (yearly pollen data computed on 40 sites between 1987 and 2020) (see Figure 2.5 A). We however only computed the coefficient of variation for sites with at least eight years of survey, which reduced our data set to 37 sites. Meanwhile, analyses using pollen and fruiting rate data were carried out on 10 pairs of sites (monitored between 2013 and 2020) (see Figure 2.5 B). Pollen and fruiting rate sites of each pair were selected as these ones were distant by less than 100 km from each other. If several pollen sites were in this 100 km radius from a fruiting rate site, we kept the closest one.

Statistical analyses

Studying the link between pollen variables. We tested the relationship between the three log-transformed pollen variables using linear mixed models. The data used covered the 40 pollen sites followed between 1987 and 2020. Pollen season length and average pollen concentration were measured on a 80 % pollination window (Figure 2.1 A-C, Table 2.2). Each model included population as a random effect.

Quantification of the inter-annual variability of pollen variables. We used the second-order coefficient of variation (kCV) to quantify inter-annual variability of our three pollinic variables (kCV is called $V2$ in Kvålseth, 2017 [233]). We set an 8-years threshold for statistics computation to ensure that no estimate was computed with less than 8 years of data. We computed the statistic at population scale (kCV_p) on pollen variables using data collected on 37 pollen sites between 1987 and 2020. We used a bootstrap approach to compute 95 % confidence intervals around kCV_p estimates (10 000 random resampling with replacement) for each pollen variable. Each kCV_p estimate in Figure 2.1 D-F thus has confidence intervals along both the y and the x-axis. For a population,

[233]: KVÅLSETH (2017), « Coefficient of variation »

the statistic on the y-axis was considered as significantly different from the one on the x-axis whenever the confidence rectangle (i.e the area delimited by the confidence intervals) did not overlap with the bisector line $y=x$. We performed Wilcoxon tests to compare the $kCVp$ statistics computed for the three pollinic variables (see Table 2.3).

Decomposition of pollen concentration. To assess the relative contribution of pollen amount and pollen season length to the average pollen concentration, we used a set of two linear models. The first one allows to evaluate the contribution of pollen amount (R_{pa}^2) which corresponds to the coefficient of determination of the model explaining the relative average pollen concentration with the relative pollen amount. In the second model we added the relative season length to the first model and computed its coefficient of determination (R_{Tot}^2). The difference between the coefficient of determination of the two models ($R_{Tot}^2 - R_{pa}^2$), hereafter called R_{sl}^2 , corresponds to the relative contribution of pollen season length to the average pollen concentration (see Figure 2.2). Relative variables were computed by dividing yearly values by the maximum value observed for each variable during the survey on each site.

Linking Fruiting rate and pollen variables. We tested the relation between fruiting rate and pollen variables at the population level using linear mixed models to determine which pollen variable or combination of pollen variables best predicted fruiting rate. Models were fitted using data for the 10 pairs of sites previously described. We fitted a set of candidate models, all with fruiting rate as response variable and population as a random effect and in which explanatory variables (except pollen season length) were log-transformed. The models, compared using AIC criterion, were (i) a null model, (ii) models including either pollen amount, pollen season length or the average pollen concentration, (iii) models including pollen amount and pollen season length, (iv) models including pollen amount, pollen season length and their interaction, (v) models including the mean flowering effort as a proxy for local pollen production, (vi) models including the mean flowering effort and a pollinic variable (either the average pollen concentration or pollen season length) and (vii) models including the mean flowering effort, a pollinic variable (either the average pollen concentration or pollen season length) and their interaction. As soon as a model includes the pollen season length or the average pollen concentration, models with the different pollination windows (from 50 % to 90 %) have been considered (see Table 2.1 and Table 2.4 and 2.5, Figure 2.3 and 2.6).

Linking pollen variable to pollen phenology. Previous studies found support for a significant link between pollen season length and flowering phenology, suggesting that climate change, through its impact on phenology, might impact masting [164]. Here, we extended the analysis by testing the relation between pollen phenology - defined as the date by which 5 % of pollen amount has been recorded - and (i) the pollen season length, (ii) the pollen amount (log transformed) and (iii) the average pollen concentration (log transformed). We used linear mixed models and data recorded on the 40 sites between 1987 and 2020. Pollen season length and average pollen concentration were measured on a 80 % window size (Figure 2.4).

Prior to model comparison we identified the best suited relation type for each model choosing between linear, quadratic, exponential and saturating relation. The linear relation was chosen whenever it was among the best models (i.e whenever the Δ AIC between the best relation and the linear one was < 2). We computed the marginal coefficient of determination for our linear mixed models using the method described by Nakagawa, Johnson and Schielzen [234]. All analyses were performed with the R free software (v.4.0.2, <http://cran.r-project.org>). Packages lmerTest [235], merTools [236], boot [237], were used to perform analysis in addition to the basic functionalities as well as packages raster [238] and tmap [239] to create maps.

[234]: NAKAGAWA et al. (2017), « The coefficient of determination R^2 and intra-class correlation coefficient from generalized linear mixed-effects models revisited and expanded »
 [235]: KUZNETSOVA et al. (2017), « lmerTest Package »
 [236]: KNOWLES et al. (2020), merTools : Tools for Analyzing Mixed Effect Regression Models
 [237]: KUSHARY (2000), « Bootstrap Methods and Their Application »
 [238]: HIJMANS et al. (2022), raster : Geographic Data Analysis and Modeling
 [239]: TENNEKES (2018), « tmap »

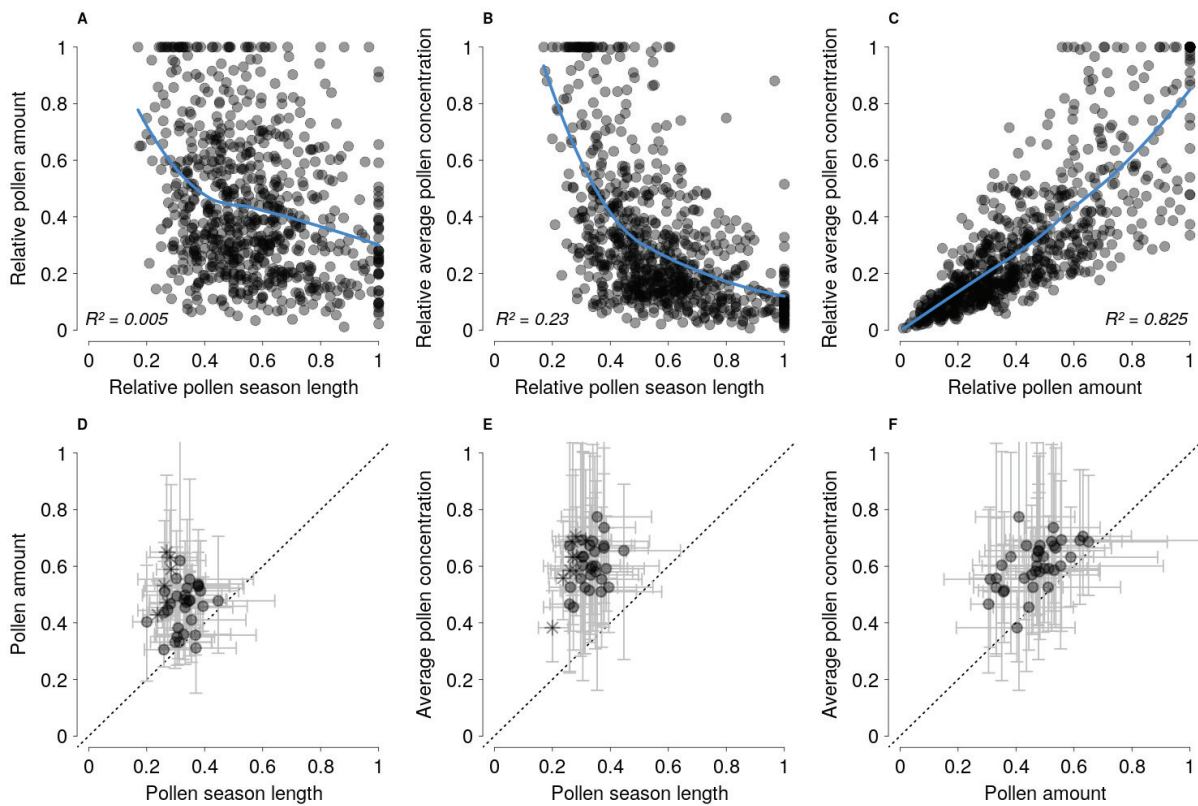


FIGURE 2.1 – Relationship between the three pollen variables and comparison of their inter-annual variability. We represented annual pollen variables (first row) for each site and the associated second-order coefficient of variation ($kCVp$) (second row) for (A,D) pollen amount and pollen season length, (B,E) the average pollen concentration and the pollen season length and (C,F) the airborne pollen concentration and pollen amount. Pollen season length and average pollen concentration were measured on a 80 % pollination window. For graphical purposes, we represent relative pollen variables to release the population effect, $kCVp$ statistics were however computed on untransformed data as well as the models linked to Figures 2.1 A-C (see Table 2.2). Relative airborne pollen concentration, pollen season length and pollen amount were computed by dividing the yearly values by the maximum value recorded at each site. Lines represented on Figure 2.1 A-C are local polynomial regressions performed on relative variables while R^2 values are associated with the linear mixed models computed on untransformed data (see Table 2.2). Error bars represented around $kCVp$ estimates on Figures 2.1 D-F are 95 % confidence intervals computed using a bootstrapping method. Stars are used whenever a significant difference between the x and y statistic is measured, i.e when the bisectors $y = x$ (represented by a dotted line) don't overlap with the confidence rectangle defined by confidence intervals. See Table 2.3 for Wilcoxon tests linked to figures 2.1 D-F.

2.3 Results

Link between the three candidate pollen variables for pollen limitation.

Our analyses revealed a weak yet significant negative relation between pollen season length and pollen amount (Figure 2.1 A, Table 2.2). By construction, the average pollen concentration is negatively correlated to pollen season length (Figure 2.1 B, Table 2.2) while positively correlated to pollen amount (Figure 2.1 C, Table 2.2). The dynamics of the average pollen concentration is however more determined by the interannual variation of pollen quantity than by the interannual variation of pollen season length (Figure 2.1 and 2.2). The length of the pollinic season nevertheless has a decisive influence on the average pollen concentration in years with high airborne pollen abundance. Indeed, while the correlation between pollen amount and the average pollen concentration is very strong for low pollen amounts, this link becomes weaker as the amount of pollen increases (Figure 2.1 C).

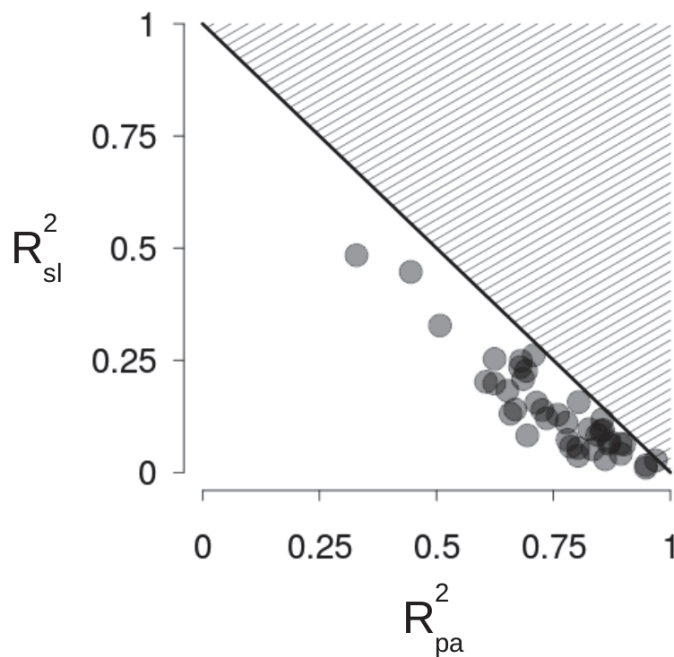


FIGURE 2.2 – The annual amount of pollen contributes more to the average airborne pollen concentration than pollen season length. We measured, for 40 pollen sites, the relative contribution of annual pollen quantity (captured by the R^2_{pa} value, on the x - axis) and pollen season length (measured by the R^2_{sl} value, represented on the y - axis) to airborne pollen concentration. Each pollen site is represented by a black dot.

Airborne pollen concentration drives the fruiting rate.

Among the distinct models including either pollen season length (Figure 2.3 A-B), pollen amount (Figure 2.3 C-D), the average pollen concentration (Figure 2.3 E-F) or a combination of those variables, the most efficient models to explain the fruiting rate, irrespective of pollination window, were those that only included the average pollen concentration (Table 2.1). The models with the average pollen concentration calculated from 60 % to 90 % of the pollinic season occupy the first ranks of our model comparison, models for pollination windows between 70 % and 90 % having similar performance ($\Delta AIC < 2$) (see Table 2.1). In contrast, models including pollen season length alone ($15 < \Delta AIC < 21$) or only pollen amount ($\Delta AIC = 11.4$) were much less efficient (Table 2.1 and 2.4, Figure 2.3).

As the masting of temperate oaks should depend on interannual variations in pollen limitation, we compare the level of interannual va-

TABLE 2.1 – The fruiting rate is better predicted by the average pollen concentration. We performed a model selection based on Akaike Information Criterion (AIC) between several linear mixed models (LMER). Each model included fruiting rate as the response variable and the population as a random effect. Explanatory variables tested were : i) pollen season length, ii) the annual pollen amount, iii) the average pollen concentration, iv) pollen season length and the annual pollen amount and v) pollen season length, the annual pollen amount and their interaction. The averaged pollen concentration and the annual amount of pollen were log transformed. We ranked models based on their AIC value, irrespective of the pollination window, and computed a Δ AIC with the best model. The rank of each model in the model selection is indicated in the “Global rank” column, this rank is based on the Δ AIC value. The null model and the one including only pollen amount are unique and don't belong to any window size.

Window size	Model	AIC	Nb parameter	Δ AIC	Marginal R ²	Global rank
80	Concentration	-56.07	2	0	0.376	1
90	Concentration	-55.54	2	-0.53	0.37	2
70	Concentration	-54.87	2	-1.2	0.364	3
60	Concentration	-51.7	2	-4.37	0.329	4
90	Pollen amount + Pollen season length	-51.51	3	-4.56	0.388	5
80	Pollen amount + Pollen season length	-51.48	3	-4.59	0.39	6
50	Concentration	-50.12	2	-5.95	0.31	7
70	Pollen amount + Pollen season length	-49.47	3	-6.6	0.37	8
90	Pollen amount x Pollen season length	-47.45	4	-8.62	0.399	9
80	Pollen amount x Pollen season length	-46.21	4	-9.86	0.39	10
70	Pollen amount x Pollen season length	-46.2	4	-9.87	0.393	11
60	Pollen amount + Pollen season length	-45.05	3	-11.02	0.323	12
NA	Pollen amount	-44.81	2	-11.26	0.26	13
50	Pollen amount + Pollen season length	-43.95	3	-12.12	0.312	14
60	Pollen amount x Pollen season length	-41.8	4	-14.27	0.353	15
90	Pollen season length	-41.23	2	-14.84	0.18	16
50	Pollen amount x Pollen season length	-40.52	4	-15.55	0.344	17
70	Pollen season length	-40.23	2	-15.84	0.156	18
80	Pollen season length	-39.47	2	-16.6	0.141	19
NA	Null Model	-36.78	NA	-19.29	NA	20
60	Pollen season length	-36.69	2	-19.38	0.108	21
50	Pollen season length	-35.34	2	-20.73	0.089	22

riation of the three pollen variables. The average pollen concentration was more variable from year to year than both pollen season length and pollen amount, pollen season length itself being less variable than the amount of pollen at most sites (Figure 2.1, Table 2.6).

Adding local mean flowering effort as an explanatory variable to the model in addition to the average pollen concentration increased its performance substantially (Figure 2.3 G, H, Table 2.5). The model including only mean flowering effort, or models including mean flowering effort and pollen season length as well as all models integrating an interaction term with flowering effort performed worse (Table 2.5).

Pollen phenology is more strongly correlated with pollen season length than with the average pollen concentration.

Our analyses reveal a strong significant relation between pollen phenology and pollen season length (Figure 2.4 C)(slope \pm s.e = - 0.45 \pm 0.03, t = -13.84, p -value = < 2e-16, R^2 = 0.22). Such relation appears weaker when considering the effect of pollen phenology on the average pollen concentration (Figure 2.4 B)(slope \pm s.e = - 0.02 \pm 0.004, t = 4.33, p -value = 1.66e-5, R^2 = 0.02) and vanishes for pollen amount (Figure 2.4 A)(slope \pm s.e = - 0.002 \pm 0.03, t = -0.67, p -value = 0.51).

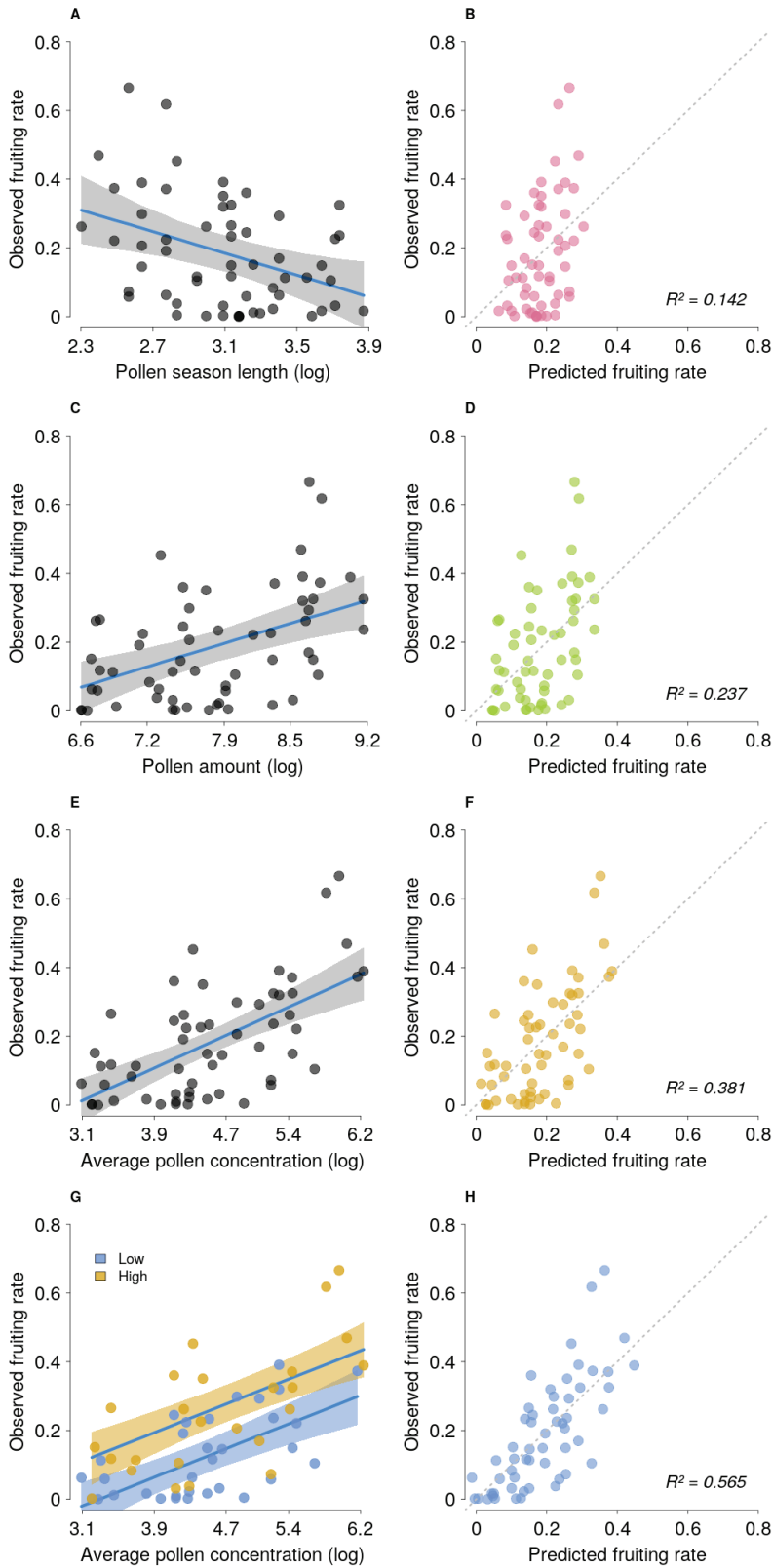


FIGURE 2.3 – The fruiting rate is more or less well predicted by the different pollen variables. The fruiting-rate was used as the response variable in four distinct linear mixed models. Each model includes respectively as explanatory variables A-B) pollen season length, C-D) pollen amount (log-transformed), E-F) the average pollen concentration (log-transformed), G-H) pollen concentration and mean flowering effort (both log-transformed). Pollen season length and the average pollen concentration were computed on a 80 % pollination window. Each model included the factor “population” as a random effect. On the first column, models are represented by fine black lines while shaded areas represent the 95 % confidence intervals of the models. For graphical purposes, we used a qualitative variable for mean flowering effort (G) even though we used a quantitative one in the linear mixed model used to predict fruiting rate. The qualitative variable for mean flowering effort has two levels : “low” and “high” flowering effort. The mean flowering effort was classified as “low” whenever its relative value was below 0.5 (relative values were computed by dividing yearly values by the maximum value recorded at each site). Yellow (respectively blue) shaded area on panel G thus represents the 95 % confidence interval of the model when mean flowering effort is high (respectively low). Predictions of the models of the first column are represented along with the observed fruiting rate in the second column. R^2 values on the second column are related to the $y=x$ relation, which is represented by the dotted lines.

2.4 Discussion

In line with previous studies, we showed that flowering effort (pollen amount) is positively correlated to fruiting rate while the annual flowering synchrony (pollen season length) is negatively correlated with it. More interestingly, our results provide the first argument for pollen concentration as the main driver of pollen limitation in oak masting as the fruiting rate was best predicted by models including this variable. Our results thus argue for a unification of the two dominant hypotheses for pollen limitation : the pollen coupling hypothesis and the phenological synchrony hypothesis.

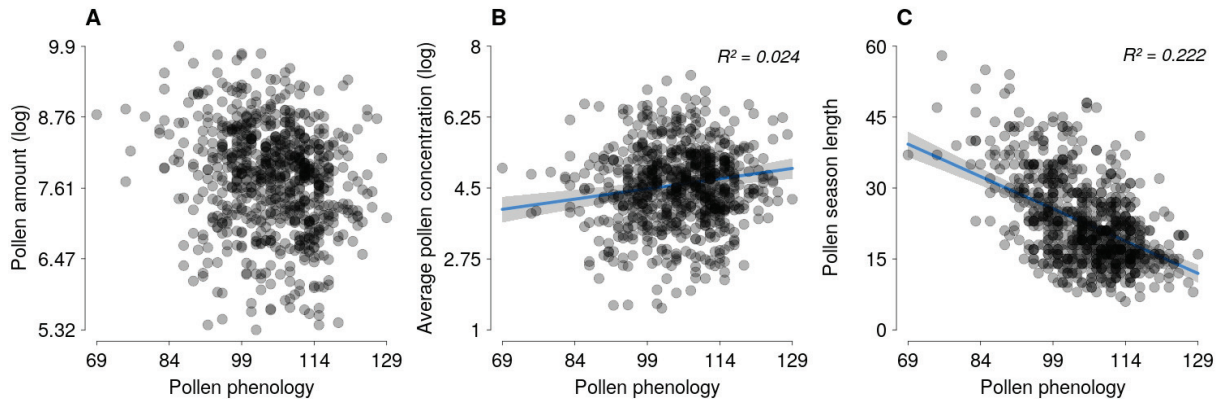


FIGURE 2.4 – Pollen phenology influences pollen season length and the average pollen concentration but has no effect on pollen amount. We represented yearly values of A) pollen amount (log-transformed), B) the average pollen concentration (log-transformed) and C) pollen season length as a function of pollen phenology (on the x - axis). We used the data available for the 40 pollen sites. Fine lines on panels B and C represent the linear mixed model linked to the figure with the pollen variable represented on the y - axis as response variable and the variable on the x - axis (pollen phenology) as an explanatory variable. Each model included the factor “population” as a random effect. Shaded areas represent the 95 % confidence intervals around the models while R^2 values correspond to the marginal coefficient of determination of each model. We did not represent the model linking pollen phenology to the pollen amount (panel A) as the relation was not significant.

Although pollen limitation is widely accepted as a major mechanism driving interannual fruiting synchronization in oaks [145, 146], the forces underlying it remain debated [75, 96]. Two main forces are currently proposed to drive this synchronizing mechanism, the interannual flowering dynamic [85, 146, 152] or the annual flowering synchronization [127, 155]. The average pollen concentration, reflecting these two forces, appears in our analyses to be the variable that best predicts the fruiting rate (Figure 2.2). Moreover, due to its high year to year variability, the average pollen concentration appears to be particularly suitable to underlie pollen limitation (Figure 2.1) [45, 129, 224] [240]. Even though the interannual flowering dynamic and the annual flowering synchronization are presented as non mutually exclusive forces [96], our study is the first to gather robust empirical arguments in favor of their unification.

As flowering effort is often presented as not highly variable from one year to another, the amount of pollen produced is considered as a non-limiting factor in oaks masting [106]. Our work however, in light of the strong correlation between the average pollen concentration and pollen amount (Figure 2.1 et 2.2) and of the link between their interannual variability, insists on the large importance of pollen coupling in pollen limitation for temperate oak species. As we work with aerial pollen data, pollen amount reflects the interaction between allocation to pollen production [105] and weather conditions affecting pollen maturation and/or diffusion [241, 242]. As previous studies found support for

[240]: MONKS et al. (2006), « Testing the resource-matching hypothesis in the mast seeding tree *Nothofagus truncata* (Fagaceae) »

[241]: GARCÍA-MOZO et al. (2012), « A model to account for variations in holm-oak (*Quercus ilex* subsp. *ballota*) acorn production in southern Spain »

[242]: GREWLING et al. (2014), « Variations in *Quercus* sp. pollen seasons (1996–2011) in Poznań, Poland, in relation to meteorological parameters »

the “resource-driven pollen limitation” with strong negative temporal autocorrelation in oak pollen dynamics [119], we can hypothesize that resource allocation to flowering plays an important part in oak pollen limitation. Our results support this hypothesis since the model solely integrating the annual mean flowering effort explains 33.5 % of the interannual variability in fruiting rate (see Table 2.4).

Although there is a strong positive correlation between the average pollen concentration and pollen amount in years with relatively low pollen production (Figure 2.1), in years with higher production the annual flowering synchronization seems to have a strong impact on the average pollen concentration. Oaks being wind pollinated species, a high flowering synchrony might be an important parameter for pollination success to ensure effective pollen exchange while trees are receptive [156]. Our results support this idea as strong flowering synchronizations, associated with sufficient pollen amounts, leads to high pollen concentrations which in turn leads to high fruiting rates (Figure 2.2).

Pollen limitation, the result of an interplay between several mechanisms

Up until recently, flowering intensity was considered as not very variable from year to year in temperate oak species while fruiting rate was believed to drive inter-annual variations in fruit production [75]. In that context, the annual flowering synchrony, first proposed by Koenig et al. in 2015, was often described as the major driver of pollen limitation in oak masting [155]. Here, we highlight the joint effect of the interannual flowering dynamic and the annual flowering synchrony in determining pollen limitation intensity. Such results thus appeal for a better understanding of the aerial pollen concentration by unraveling drivers of resource allocation to flowering and annual flowering synchrony.

Allocation to flowering appears to be a major mechanism for pollen limitation. Studying the cost of flowering would require field monitoring over several years simultaneously quantifying, at tree level, the annual flowering and fruiting intensity. As these data are economically and temporally expensive to acquire, few surveys allow such analyses. An important issue for future masting studies will thus be to consider flowering dynamics [230], either using direct surveys of flowering effort or records of pollen concentration. Flower removal experiments combined with resource measurements might also be useful if we want to understand which resources are involved in allocation to flowering [243]. Studies on Rocky Mountain ponderosa pine showed high variation between trees for sex allocation, with younger trees heavily investing in pollen production while older trees produced more female cones [244]. These differences appear to have an impact on the reproductive synchrony and interannual reproductive variability. Pollen production being the result of resource allocation in the male function, understanding the rules for resources investment in male and female functions could be a necessary step for future studies on oak masting. Such studies would require surveys measuring male and female flower production for multiple trees over several years [109].

In addition to annual flowering synchrony and to the allocation of resources to pollen production, pollen availability can also be affected by weather conditions at the time of pollen maturation/diffusion. These

[243]: LE RONCÉ et al. (2023), « Reproduction alternation in trees »

[244]: WION et al. (2023), « Masting is shaped by tree-level attributes and stand structure, more than climate, in a Rocky Mountain conifer species »

weather conditions are partly determined by flowering phenology (also called pollen phenology, i.e the day by which trees begin to release pollen)[119], itself determined by weather conditions (i.e chilling and forcing accumulation, day-length sensitivity)[245, 246]. Previous studies showed that the sensitivity to those weather conditions can vary within species due to differences in micro-local weather conditions [155, 172, 193] or to hereditary traits, flowering phenology being partly genetically determined [247].

These differences might be worth considering as they could generate important variations in flowering phenology, especially in the context of climate change [96, 202] [248], and thus affect the annual flowering synchrony.

Flowering phenology, an important parameter for pollen limitation

Studies focusing on the annual flowering synchrony put forward the importance of flowering phenology for annual flowering synchrony with late flowering phenology being associated to higher annual flowering synchrony [139, 155]. Our results thus agree with the literature as we found strong negative correlation between pollen phenology and the annual flowering synchrony (Figure 2.3). Beyond this relation flowering phenology partly determines weather conditions for pollen maturation and diffusion thus affecting pollen limitation. A late flowering phenology has been shown to be associated with more often favorable weather conditions for pollen diffusion [119]. In line with those results, we found a positive link between the average pollen concentration and pollen phenology. The higher pollen concentrations could therefore be partly explained by a better diffusion of pollen in the air. However, a large part of the variability in the average pollen concentration remains to be explained (only 2.4 % of the variability is explained by pollen phenology). Further research is therefore needed to identify other drivers of pollen concentration if we are to be able to predict the future of pollen limitation in the context of climate change. Candidate variables to be considered could be related to weather conditions affecting either bud initiation [160], bud mortality [189], pollen maturation/diffusion [249] as well as variables related to resource allocation. Forecasting changes in flowering phenology, jointly with changes in pollen limitation might as well be useful to test how phenological changes might impact pollen limitation and subsequently masting.

To conclude, our work confronting the hypotheses on pollen limitation suggests that interannual flowering dynamics and the annual flowering synchrony both have an important role to play in oak pollen limitation, which can be summarized by working on pollen concentration. Our findings provide a better understanding of the pollen limitation mechanism and identify the knowledge gaps that still need to be filled to understand interannual variations in pollen concentration.

[245]: GAUZERE et al. (2017), « Integrating interactive effects of chilling and photoperiod in phenological process-based models. A case study with two European tree species »

[246]: FLYNN et al. (2018), « Temperature and photoperiod drive spring phenology across all species in a temperate forest community »

[247]: ALEXANDRE et al. (2020), « In situ estimation of genetic variation of functional and ecological traits in *Quercus petraea* and *Q. robur* »

[248]: CARADONNA et al. (2014), « Shifts in flowering phenology reshape a subalpine plant community »

[249]: FAIRLEY et al. (1986), « A study of oak-pollen production and phenology in northern California »

2.5 Supplementary information

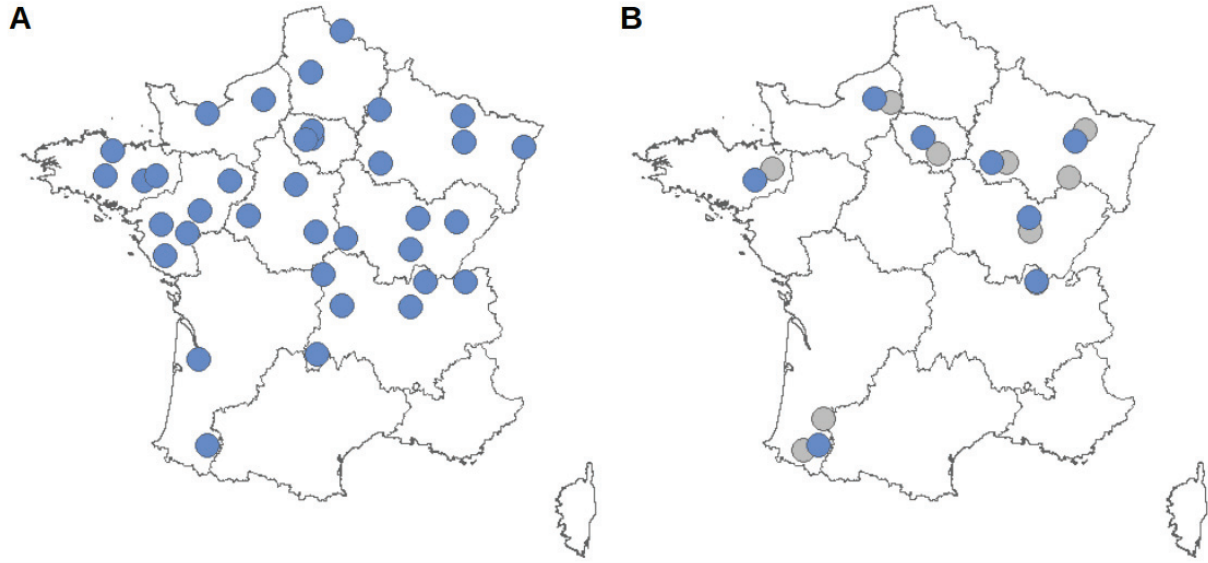


FIGURE 2.5 – Spatial distribution of sites for pollen survey and fruiting rate monitoring. The 40 sites studied by the RNSA from 1987 to 2020 suitable for oak pollen survey are distributed throughout France (A). We then grouped together sites from the airborne pollen survey and sites from the flowering and fruiting monitoring using a distance criterion (B). The blue dots represent sites from the pollen survey while grey ones represent sites monitored for flower and fruit production. Two sites from the pollen survey are involved in two distinct pairs of sites.

TABLE 2.2 – Estimated parameters of the relationship between the three pollinic variables. The pollen concentration and the pollen amount were log transformed in our models. Each model integrates the population as a random factor. For each model we computed the marginal R^2 (i.e the part of variation of the response variable explained by the explanatory variable, see *methods*). Significant p values are in bold.

Figure	Intercept		Slope				Marginal R^2
	est.	s.e	est.	s.e	t	p value	
Figure 2.1 A	9.69	0.22	-0.61	0.06	-9.71	<2e-16	0.08
Figure 2.1 B	9.54	0.22	-1.62	0.06	-25.5	<2e-16	0.37
Figure 2.1 C	-4.64	0.16	1.18	0.02	61.75	<2e-16	0.85

TABLE 2.3 – Estimated parameters of the relationship between $kCVp$ statistics computed for the three pollen variables. $kCVp$ statistics were computed for each pollen variable at population scale for each of the 37 pollen sites followed between 1987 and 2020 during at least 8 years. For each one of the Figures 2.1 D-F the performed a two-sided paired Wilcoxon test to test whether the variable represented along the y - axis was significantly distinct from the one plotted along the x - axis. Significant p values are in bold.

Figure	V	p_value
Figure 2.1 D	693	6.26e-10
Figure 2.1 E	703	1.46e-11
Figure 2.1 F	700	7.28e-11

TABLE 2.4 – The fruiting rate is best explained by the average pollen concentration, regardless of pollination window. We performed a model selection based on Akaike Information Criterion (AIC) between several Linear Mixed Models (LMER). Each model integrated fruiting rate as the response variable and the population as a random effect. Explanatory variables were log-transformed. We compared models integrating explanatory variables computed on the distinct pollination window (pollen season length and the average pollen concentration) and models not affected by the pollination window (pollen amount and null model). For each pollination window we ranked models based on their AIC value and computed a Δ AIC with the best model. The Global rank column gives the rank of each model when we perform a comparison across window sizes (see Table 2.1).

Window size	Model	AIC	Nb parameter	Δ AIC	Marginal R ²	Global rank
50	Concentration	-50.12	2	0	0.31	7
NA	Pollen amount	-44.81	2	-5.31	0.26	13
50	Pollen amount + Pollen season length	-43.95	3	-6.17	0.312	14
50	Pollen amount x Pollen season length	-40.52	4	-9.6	0.344	17
NA	Null Model	-36.78	NA	-13.34	NA	20
50	Pollen season length	-35.34	2	-14.78	0.089	22
60	Concentration	-51.7	2	0	0.329	4
60	Pollen amount + Pollen season length	-45.05	3	-6.65	0.323	12
NA	Pollen amount	-44.81	2	-6.89	0.26	13
60	Pollen amount x Pollen season length	-41.8	4	-9.9	0.353	15
NA	Null Model	-36.78	NA	-14.92	NA	20
60	Pollen season length	-36.69	2	-15.01	0.108	21
70	Concentration	-54.87	2	0	0.364	3
70	Pollen amount + Pollen season length	-49.47	3	-5.4	0.37	8
70	Pollen amount x Pollen season length	-46.2	4	-8.67	0.393	11
NA	Pollen amount	-44.81	2	-10.06	0.26	13
70	Pollen season length	-40.23	2	-14.64	0.156	18
NA	Null Model	-36.78	NA	-18.09	NA	20
80	Concentration	-56.07	2	0	0.376	1
80	Pollen amount + Pollen season length	-51.48	3	-4.59	0.39	6
80	Pollen amount x Pollen season length	-46.21	4	-9.86	0.39	10
NA	Quantity	-44.81	2	-11.26	0.26	13
80	Pollen season length	-39.47	2	-16.6	0.141	19
NA	Null Model	-36.78	NA	-19.29	NA	20
90	Concentration	-55.54	2	0	0.37	2
90	Pollen amount + Pollen season length	-51.51	3	-4.03	0.388	5
90	Pollen amount x Pollen season length	-47.45	4	-8.09	0.399	9
NA	Pollen amount	-44.81	2	-10.73	0.26	13
90	Pollen season length	-41.23	2	-14.31	0.18	16
NA	Null Model	-36.78	NA	-18.76	NA	20

TABLE 2.5 – Adding local flowering effort improves fruiting rate prediction. We performed a model selection based on Akaike Information Criterion (AIC) between several Linear Mixed Models (LMER) with fruiting rate as the response variable. Models included the population as a random effect, explanatory variables were log transformed. Pollen season length and average pollen concentration were measured on a 80 % pollination window. We also included the null model in our comparison. For each window size, we ranked models based on their AIC value and computed a Δ AIC with the best model.

Model	AIC	Nb parameter	Δ AIC	R2_marg
Concentration + Flowering effort	-67.91	3	0	0.562
Concentration x Flowering effort	-60.3	4	-7.61	0.558
Concentration	-56.07	2	-11.84	0.376
Pollen season length + Flowering effort	-53.01	3	-14.9	0.414
Flowering effort	-51.73	2	-16.18	0.335
Pollen season length x Flowering effort	-48.21	4	-19.7	0.419
Pollen season length	-39.47	2	-28.44	0.141
Null Model	-36.78	NA	-31.13	NA

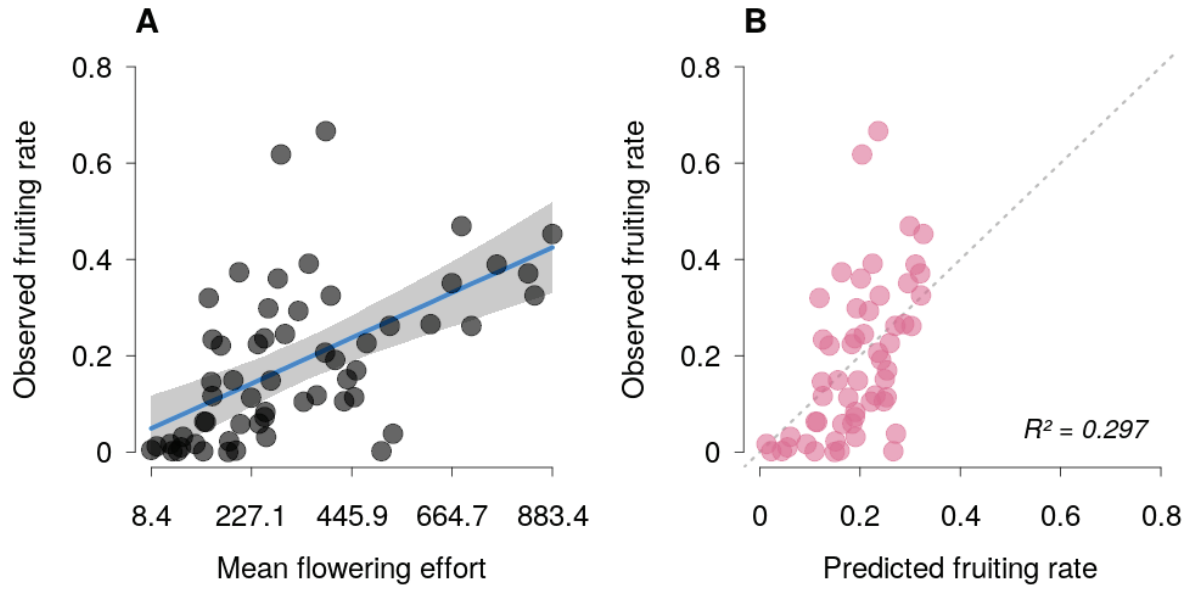


FIGURE 2.6 – Predicting fruiting rate with mean flowering intensity, a proxy for pollen coupling. Fruiting rate was included as response variable in a linear mixed model while mean flowering effort was integrated as an explanatory variable. The model also includes population as a random effect. A) We represent the relation between fruiting rate (on the y axis) and mean flowering effort (on the x-axis). The fine line represents the linear mixed model while the shaded area represents its 95 % confidence interval. B) Predictions of the model (on the x-axis) are represented along with the observed fruiting rate (on the y-axis). The coefficient of determination is related to the y=x relation, which is represented by the dotted line.

CHAPITRE TROIS

Faire le lien entre phénologie pollinique, masting et réponse au changement climatique

3

Chapeau

Le dernier chapitre de cette thèse fera également l'objet d'un article. Celui-ci est actuellement en cours de construction. Je serai première autrice de ce papier, conjointement avec Léa Keurinck qui est actuellement en thèse sur un sujet connexe au mien. L'objectif de ce chapitre était de mettre en évidence, via l'étude de relevés journaliers de la concentration aérienne en pollen, les changements de phénologie pollinique qui avaient pu s'opérer en France au cours des 30 dernières années. Pour cela, nous avons analysé la base de données fournie par le Réseau National de Surveillance Aérobiologique (RNSA) (voir *matériel et méthodes*) en ne travaillant que sur les 20 populations suivies depuis plus de 20 ans. Nous avons également pour objectif, sur la base des résultats présentés dans le chapitre 2 ainsi que des travaux réalisés par Schermer et collaborateurs en 2020 [180], de mettre en évidence de potentiels changements dans l'intensité de la limitation pollinique. Un dernier objectif était de tester l'existence d'un lien entre les éventuels changements de phénologie et ceux de l'intensité de la limitation pollinique.

Nous avons mis en évidence l'existence d'une forte variabilité, entre les 20 populations suivies, dans l'intensité de l'avancement de la phénologie pollinique au cours des 30 dernières années. Les populations sur lesquelles cette phénologie a le plus avancé libèrent leur pollen 6 jours plus tôt qu'au début du suivi, tandis que pour d'autres cette avancée n'est que de 1 jour. Ces fortes différences entre populations sont liées à un impact non uniforme du changement climatique à l'échelle de la France. Les populations ayant subi l'augmentation de température la plus forte sont celles pour lesquelles la phénologie pollinique a le plus avancée. Nos résultats montrent enfin que ces changements de phénologie ne semblent pas être sans conséquences pour le masting des chênes de régions tempérées puisque des changements contrastés ont également été enregistrés pour l'intensité de la limitation pollinique. Une diminution importante de l'intensité de la limitation pollinique a été enregistrée sur les sites où la phénologie pollinique n'a pas avancé au cours des 30 dernières années. Dans leur ensemble, nos résultats suggèrent que, à l'échelle de la France, les patrons de masting pourraient évoluer dans des directions contrastées dans les prochaines années.

Les annexes (Supplementary information) de cet article sont intégrées directement à la suite de ce chapitre.

3.1 Introduction	78
3.2 Material and Methods . . .	79
Field surveys	80
Statistical analyses	80
3.3 Results	82
3.4 Discussion	85
3.5 Supplementary information	89

Abstract

1. Changes in spring phenology in response to climate change have been widely reported in the northern hemisphere in recent decades. By influencing weather conditions affecting pollen maturation and diffusion, pollen phenology is known to influence mast seeding (the production of massive and intermittent quantities of seeds, synchronised between the trees of a population) through pollen limitation. However, to date, no study has quantified how the ongoing phenological changes might impact the pollen limitation mechanism and, consequently, masting and dynamics of forest ecosystems governed by this reproductive strategy.
2. Using a field monitoring quantifying daily airborne pollen concentration at 20 sites across France between 1987 and 2020, we assessed how changes in pollen phenology influenced pollen limitation for temperate oaks. We also compared the intensity of observed changes in pollen phenology, temperature and pollen limitation between populations and sought to understand how to explain the observed differences.
3. Pollen phenology advance over the last three decades differs between populations, with pollen release occurring 1 to 6 days earlier. These differences can be explained by a contrasting increase in temperature across France over the last 30 years. Sites where the advance in pollen phenology was the strongest did not experienced significant changes in the intensity of pollen limitation, in contrast to the sites where the phenology remained unchanged.
4. Pollen phenology has a strong impact on the stochasticity of fruiting dynamics in mast-seeded species. The differences between populations for the advancement of this phenology highlighted here suggest that the fruiting dynamics could evolve in opposite directions in the coming decades at France scale. In view of these results, we suggest that future studies aimed at predicting the future of masting in the context of climate change should pay particular attention to pollen phenology.

3.1 Introduction

Changes in spring phenology of temperate trees have been reported over the last 50 years as a result of climate change [173-175] [250]. While the magnitude of reported changes varies between climatic regions and species [164, 166, 173], an overwhelming majority of studies have shown an advance in spring phenologies in response to increasing temperatures [31, 171] [251].

Despite this, difficulties emerge to forecast the impact of future climate change on spring phenology due to the fact that this phenology reflects the interaction of several mechanisms [172, 210, 246], the relative importance of each one being species specific [164, 245, 246]. Being able to predict changes in plant phenology however appears as an important issue regarding its large impacts on the dynamics of terrestrial ecosystems [196] [252, 253]. In that sense, the floral phenology of forest trees is a key component of forest ecosystem dynamics from its effect

[250]: MENZEL et al. (2006), « European phenological response to climate change matches the warming pattern »

[251]: VITASSE et al. (2021), « Phenological and elevational shifts of plants, animals and fungi under climate change in the <span style="font-variant »

[252]: PEÑUELAS et al. (2001), « Responses to a Warming World »

[253]: PEÑUELAS et al. (2009), « Phenology Feedbacks on Climate Change »

on masting (a reproductive strategy observed in many perennial plants characterized by large, between years, fluctuations in fruiting intensity, those variations being synchronized within the population [254]). In fact, pollen phenology, the period during which trees begin to release their pollen, partly determines the weather conditions for pollen maturation and diffusion, influencing masting patterns [117, 119]. Hence, in temperate oak species, an early phenology can mean that weather conditions are often unfavorable for pollen maturation and diffusion and then pollination success (weather driven pollen limitation) [180]. Pollen phenology can also influence pollen limitation - an important mechanism in oak masting, oaks being wind-pollinated, self-incompatible species - through its impact on annual flowering synchrony. An early phenology leading to low flowering synchrony and then low pollen exchange [164]. Pollen phenology thus partly determines the level of stochasticity (the unpredictability of mast seeding years) in fruiting dynamics and may indirectly influence the dynamics of seed consumers and, in cascade, the success of plant reproduction and forest regeneration [124, 203] [255].

As it requires long pollen records, no study has yet linked the possible consequences of changes in pollen phenology on pollen limitation and masting pattern though it might be urgent to consider in the ongoing climate change. Although spring bud break phenology of temperate oak species is sensitive to weather variations, theoretically making them suitable to track climate warming [134, 173], studies found contrasting results for past phenological shifts in these species [164, 173]. Here, using pollen datasets, covering both large spatial and temporal scale, measuring daily aerial pollen concentration at 20 locations for more than 20 years, we investigate how pollen phenology and pollen concentration changed over time in response to warming climate for temperate oak species whose masting influences ecosystem dynamics in many northern hemisphere forests [256]. If oak pollen phenology is to respond to warming temperatures, we would expect an advance of pollen phenology which should maintain often unfavorable weather conditions for pollen maturation and diffusion. As a result levels of pollen concentration should remain unchanged (no change in pollen limitation). On the contrary if temperate oak species do not track down the rapid ongoing climate change, pollen phenology might remain unchanged or show limited advance, which would lead to more often favorable weather conditions for pollen maturation and diffusion and thus higher pollen concentration (reduction of pollen limitation).

3.2 Material and Methods

We focused on two temperate oak species that share a large part of their European distribution [207], sessile and pedunculate oaks (i.e. *Quercus petraea* Liebl. L and *Quercus robur*). Both species are widely distributed in northern Europe, from Scandinavia to Spain, but are absent from the Mediterranean rim [91]. Sessile and pedunculate oaks are two phylogenetically close, self-incompatible, wind pollinated species which can hybridize [232] [257]. The two species have a one-year reproductive cycle, with bud initiation taking place in the summer the year before reproduction. Most buds are compounds, containing both flowers and leaves at the same time [90], the phenology of those two compartments being thus closely linked. Pollen phenology in France currently occurs

[254]: KOENIG et al. (1994), « Acorn Production by Oaks in Central Coastal California »

[255]: BOGDZIEWICZ et al. (2017), « Effects of nitrogen deposition on reproduction in a masting tree »

[256]: KOENIG et al. (2013), « Acorn Production Patterns »

[257]: TRUFFAUT et al. (2017), « Fine-scale species distribution changes in a mixed oak stand over two successive generations »

around late April in temperate oak species [91], southern populations releasing pollen earlier than the one at higher latitudes. Female flowers develop on the current year's shoots and flush between late April and early May [90].

Field surveys

Airborne pollen

We built a large pollen dataset using a monitoring of the daily aerial oak pollen concentration, performed on 20 sites between 1987 and 2020 (Réseau National de Surveillance Aérobiologique, see Figure 3.4 for a map). Daily aerial pollen concentration was measured using Hirst traps [214]. As it is not possible with this data to assign pollen origin further than the oak genus level, we computed the oak forest cover on a 50km radius around each pollen site (@IGN) to ensure that temperate oak species were abundant. We only kept sites where the relative cover of *Q.petraea* and *Q.robur* represented at least 80 % of total oak forest cover (see [258]). To study the evolution of pollen phenology and concentration in the context of the recent climate change, we only kept sites with at least 20 years of monitoring. The duration of monitoring for each site was therefore between 20 and 32 years. For each site each year, we computed four variables using the daily dynamic of pollen release on each site : i) **Pollen phenology**, defined as the day (# days after the first of January) when 5 % of the annual pollen amount has been detected. ii) **The average pollen concentration**, computed as the amount of pollen detected during the pollinic season (defined as the time period between the quantile 10 % and 90 % of the annual amount of pollen) divided by the length (in # days) of the corresponding period (the third variable computed, hereafter called **pollen season length**) (see *chapter 2*). iv) **The annual amount of pollen** computed as the sum of daily pollen concentration over the year. Using the whole pollen phenology data, we computed **mean pollen phenology** and **mean (log transformed) pollen concentration** for each site between 1987 and 2020.

[258]: SCHEFFER et al. (2018), « Toward a unifying theory of biodiversity »

Meteorological data

Using the spatially explicit database SAFRAN (8 x 8 km mesh grid) [259], we extracted the mean daily temperature for each pollen-sampling site between 1960 and 2020.

[259]: DURAND et al. (1993), « A meteorological estimation of relevant parameters for snow models »

Statistical analyses

Identifying the critical weather period for pollen phenology. To identify the calendar period on which mean temperature was most likely to impact pollen phenology, i.e the period for which mean temperature best correlates with pollen phenology, we built an algorithm that slides a moving window along the daily climate data. The sliding window traveled between 30 days before the 1st of January and 200 days after. The size of the tested window ranked between 5 to 80 consecutive days (the size of the sliding window was increased with a pace of 5 days - overall we tested 16 window sizes). The optimal weather period was defined as the period for which the coefficient of determination of the model linking mean temperature and pollen phenology was the strongest. The

optimal weather period identified started on the 53th day of the year and lasted 54 days, which corresponds approximately to a time period from late February to mid-April (Figure 3.5). This period is hereafter called “preseason”. An **average preseason temperature** was computed for each site using **preseason mean temperatures** between 1987 and 2020. We then tested the influence of yearly preseason mean temperature on pollen phenology using a linear mixed model with site as a random effect (Figure 3.1).

Measuring shifts over the last three decades. In order to highlight possible changes in the five variables studied (pollen phenology, average pollen concentration (log transformed), annual pollen amount (log transformed), pollen season length and preseason mean temperature), we used five separate linear mixed models. Each model used one of the above mentioned variables as a response variable. Models also included the year and the population, respectively as fixed and random effects. The population random effect affected both the intercept and the slope estimates to account for possible differences between sites. For each model, we used the global slope estimate as the overall trend between 1987 and 2020 at France scale (see Table 3.1) and used the slope estimates for each site as estimates of local trends.

Explaining the contrasted changes in pollen phenology and preseason mean temperature between sites. As we observed contrasting patterns for pollen phenology and preseason mean temperature shifts between sites, we tested for the link between observed shifts and the characteristics of each site (mean pollen phenology and mean preseason temperature) for both pollen phenology and preseason mean temperature. We used two linear models, each one including the slopes for pollen phenology (respectively for changes in preseason mean temperature) as a response variable and the mean pollen phenology (respectively average preseason mean temperature), measured between 1987 and 2020 at each site, as an explanatory variable. As pollen phenology is partly determined by climatic factors, we tested whether changes in pollen phenology were related to changes in preseason mean temperature over the last 30 years. To do so, we set a linear model with the slopes for pollen phenology shift at each site as a response variable and the slopes for preseason mean temperature shift as an explanatory variable.

Testing the influence of mean pollen concentration and oak forest cover on pollen concentration shift. As for pollen phenology and preseason mean temperature, we tested whether the contrasted shift patterns of pollen concentration could be explained by differences in mean pollen concentration between sites. We used a linear model which included the slopes for pollen concentration shift as a response variable and mean pollen concentration (measured on each site between 1987 and 2020 using log transformed pollen concentration) as an explanatory variable. Differences in pollen concentration levels might be explained by the large differences in the rate of oak forest cover around each site [119]. If this is the case, mean pollen concentration could be considered as a nuisance factor that need to be taken into account in models explaining the differences in pollen concentration shifts between sites. To test for this possible confounding effect, we used a linear model with mean pollen concentration as a response variable and oak forest cover as an explanatory variable.

Linking observed shift patterns of pollen concentration to changes in pollen phenology. We finally analyzed the sensitivity of the pollen limitation mechanism (driven by pollen concentration, see *chapter 2*) to changes in pollen phenology. We first used two linear models. Each model integrated the slopes for pollen concentration change as a response variable while explanatory variables used were respectively i) mean pollen concentration for each site, and ii) mean pollen concentration and slopes for pollen phenology shift. We then compared the two candidate models, along with a null model, based on their AIC value.

All analyses were performed with the R free software (v.4.0.2, <http://cran.r-project.org>). We computed the marginal coefficient of determination for our linear mixed models using the method described by Nakagawa, Johnson and Schielzen [234]. Packages lmerTest [235], merTools [236] and wesanderson [260], were used to perform analysis in addition to the basic functionalities. We also used packages raster [238] and tmap [239] to create the map.

[260]: RAM et al. (2018), *A Wes Anderson Palette Generator*

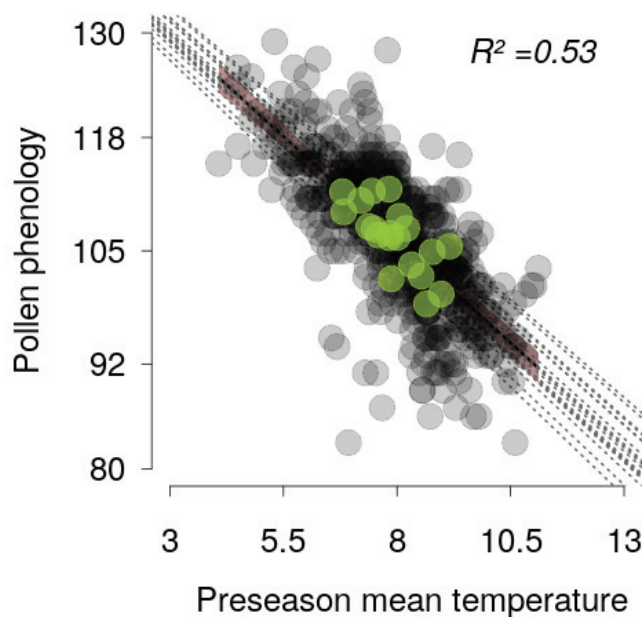


FIGURE 3.1 – Pollen phenology reflects pre-season mean temperature. We represent pollen phenology recorded for each site each year over the 1987-2020 period as a function of the yearly mean temperature during the pre-season (grey dots). The solid line corresponds to the linear mixed model while the shaded area marks the 95 % confidence interval around the model. The coefficient of determination (R^2) corresponds to the marginal R^2 of the mixed model (see *methods*). We extracted slope estimates for each site from the global model and used it to represent the relation between pollen phenology and pre-season mean temperature on each site (dotted lines). Green dots correspond to mean points for each site.

3.3 Results

Shifts in pollen phenology are mainly driven by changes in pre-season mean temperature.

While we observed an overall increase of 0.6°C in pre-season mean temperature during the survey (Figure 3.2 A, Table 3.1), large differences occur between sites, revealing contrasted warming contexts over the last three decades (e.g for the site FRNANC, slope = 0.03 ± 0.006 , which leads to an increase of 0.93°C over the last 3 decades, while for the site FRLARO, slope = 0.009 ± 0.006 , corresponding to an increase of 0.29°C). A parallel story seems to emerge when we look at pollen phenology. If

the pollen phenology advanced by 4.26 days over the last three decades at France scale (Figure 3.2 C, Table 3.1), the strength of this shift strongly varies between sites (e.g FRNANC, slope = -0.21 ± 0.05 , leading to an advance of 6.76 days over the survey while for FRLARO, slope = -0.03 ± 0.05 , which corresponds to an advance of 1 day).

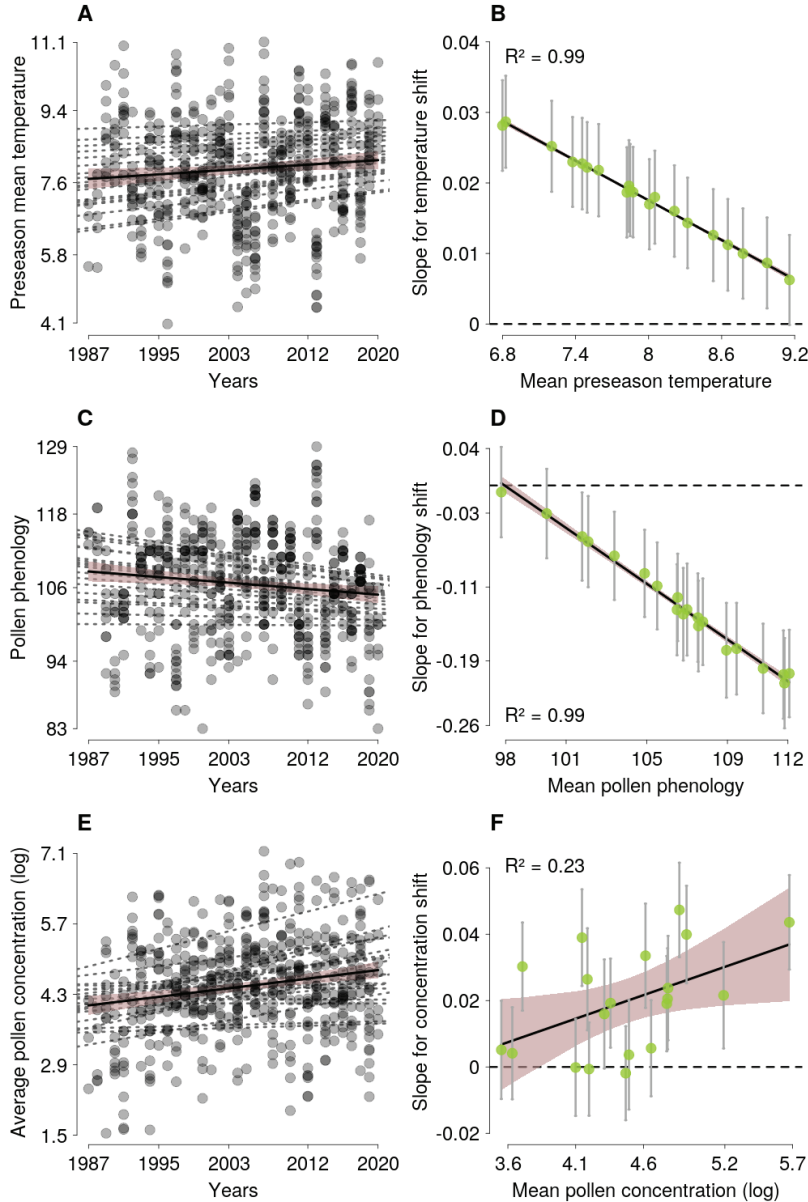


FIGURE 3.2 – Contrasted changes for pre-season temperature (first row), pollen phenology (second row) and average pollen concentration (third row) observed between sites over the past 3 decades (first column) are correlated with the characteristics of each site (second column). Grey dots on the first column represent yearly values per site. On the second column we used green points to represent mean values per site while arrows symbolize the standard error around slope estimates. Dotted lines on the first column represent the strength of the shifts on each site, dashed lines on the second column mark the zero slope values. For all panels, solid lines correspond to the linear model (linear mixed model for the first column and linear model for the second) while shaded areas mark the 95 % confidence interval of the model. Coefficients of determination associated with those linear models are represented on the second column, see Table 3.1 for results associated with linear mixed models of the first column.

Contrasted increases in pre-season mean temperatures are very largely related to the differences in average pre-season temperature measured on each site over the survey (Figure 3.2 B), the largest temperature increases taking place on sites with the lowest mean temperatures (slope = -0.009 ± 0.001 , $t = -64.38$, $p\text{-value} = < 2e-16$, $R^2 = 0.99$). Such spectacular link is also observed between the strength of the shift for pollen phenology and mean pollen phenology, sites that tend to release their pollen late in the season experienced the greatest pollen phenology advance over the last decades (Figure 3.2 D) (slope = -0.015 ± 0.0004 , $t = -39.76$, $p\text{-value} = < 2e-16$, $R^2 = 0.99$). Our results highlight a strong negative

TABLE 3.1 – Quantification of the average value and of the strength of change observed at France scale for each of the five variables studied. The second and third column respectively contain the average value and the standard error for each variable. The average and standard error were computed on untransformed data. The subsequent columns contain the results of the mixed model. Each model included the variable indicated in the first column as a response variable and the year as explanatory variable. Models also included the site as a random variable, affecting both the intercept and the slope. Significant p values are in bold. Estimates in italic correspond to models performed on log transformed data.

	Mean	se	Linear mixed models results						
			Intercept		Slope				
			est	s.e	est	s.e	t	p value	
Pollen phenology	106.575	0.368	108.929	1.319	-0.129	0.04	-3.11	0.0029	
Preseason mean temperature	7.95	0.058	7.61	0.205	0.018	0.006	2.988	0.0035	
Average pollen concentration	137.547	6.782	<i>4.117</i>	<i>0.139</i>	<i>0.02</i>	<i>0.006</i>	3.156	0.0051	
Pollen amount	3046.474	122.798	<i>7.351</i>	<i>0.126</i>	<i>0.019</i>	<i>0.005</i>	3.747	0.0012	
Pollen season length	22.406	0.371	22.584	1.427	-0.015	0.053	-0.291	0.776	

correlation between preseason mean temperature and pollen phenology (Figure 3.1), an increase of 1°C leading to an advance in pollen phenology of 4.74 days (slope = -4.74 ± 0.20 , $t = -23.44$, $p\text{-value} = < 2e-16$). Such sensitivity of pollen phenology to preseason mean temperature seems to be fairly conserved between sites (Figure 3.1). In line with this result, we found out that the observed differences between sites in the strength of the shift for pollen phenology were strongly correlated to differences in preseason mean temperature increase (Figure 3.3 A) (slope = -7.021 ± 1.56 , $t = -4.51$, $p\text{-value} = 2.74e-4$, $R^2 = 0.53$). Sites that experienced a large increase in preseason mean temperature showed the largest advance in pollen phenology.

Shifts in pollen concentration are linked to shifts in pollen phenology.

Regarding pollen concentration, our analyses revealed an overall increase of pollen concentration by 92 % at France scale over the last three decades, mean pollen concentration was 61.4 pollen grains/day in 1987 and 117.92 grains/day after three decades (Figure 3.2 E, Table 3.1). In line with the pattern observed for pollen phenology shift, we evidenced large differences between sites in the strength of pollen concentration shift (e.g FRNANC, slope = -0.0019 ± 0.014 which corresponds to a decrease of pollen concentration by -6.04 % while for FRLARO, slope = 0.040 ± 0.015 , leading to a 273.2 % increase). As for the annual amount of pollen and the pollen season length, we respectively evidenced an increase and a lack of change at France scale over the length of the survey (Table 3.1).

The strength of the shift in pollen concentration over the last 30 years seems to be positively correlated with the average pollen concentration calculated for each site (Figure 3.2 F) (slope = 0.014 ± 0.006 , $t = 2.287$, $p\text{-value} = 0.0345$, $R^2 = 0.23$). The average pollen concentration is itself strongly related to the oak forest cover computed over a 50 km radius (Figure 3.6) (slope = 0.03 ± 0.008 , $t = 3.8$, $p\text{-value} = 0.001$, $R^2 = 0.45$). The best model retained to explain the strength of the shift in pollen concentration on each site integrates both the average pollen concentration and the strength of pollen phenology shift (see Table 3.2 and Figure 3.3 C). According to this model, once the effect of the average pollen concentration is taken into account, changes in pollen concentration are positively correlated with the strength of the shift in pollen phenology (slope = 0.14 ± 0.05 , $t = 3.29$, $p\text{-value} = 0.004$, $R^2 = 0.53$)(Table 3.3). Our results thus reveal that sites which experienced the smallest advance in

their pollen phenology correspond to sites where pollen concentration increased the most over the last three decades (Figure 3.3 B).

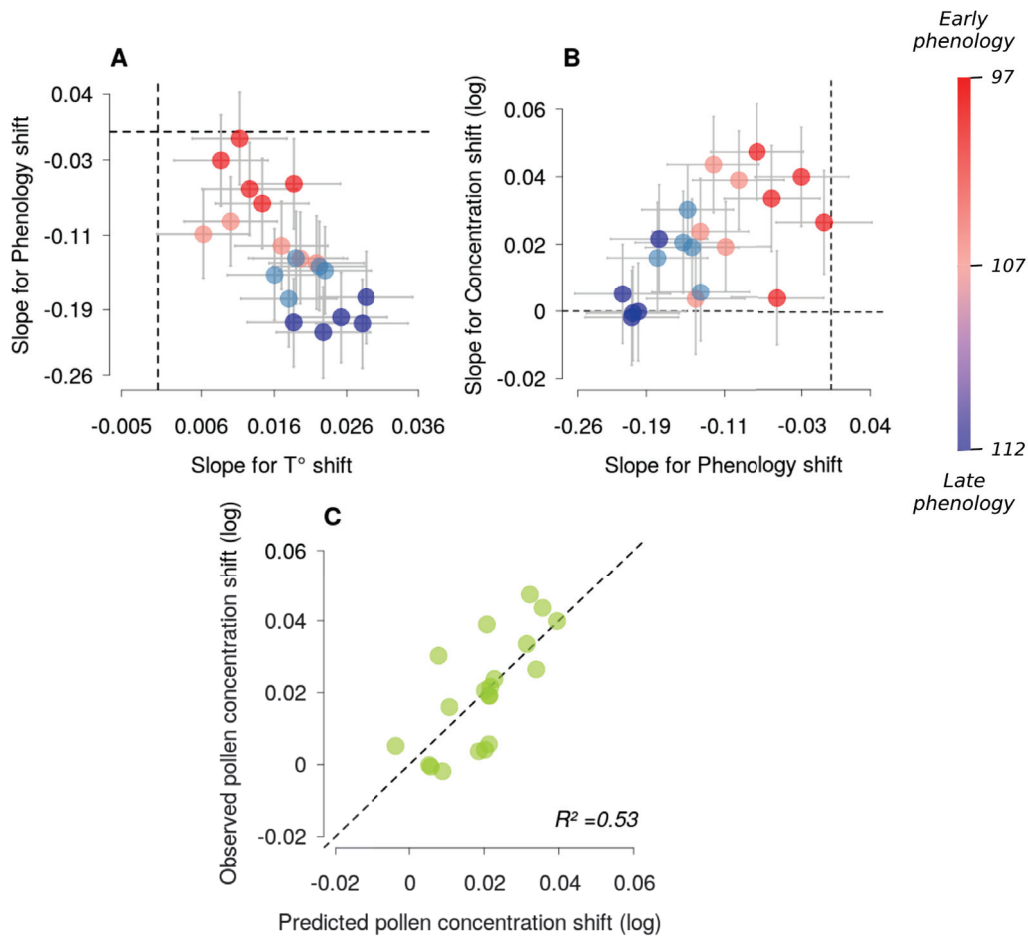


FIGURE 3.3 – Contrasted changes in pre-season temperature on each site drive changes in pollen phenology which then impact pollen concentration shifts. A) Relation between changes observed in pre-season mean temperatures (on the x-axis) and pollen phenology (on the y-axis) on each site B) Link between observed shifts for pollen phenology (on the x-axis) and pollen concentration (on the y-axis). Dots represent the slope values per site (extracted from linear mixed models, see Table 3.1 and Figure 3.2) while arrows represent the standard errors around them. Dashed lines on panels A and B mark the zero slope values. Points are colored according to a color gradient reflecting the mean pollen phenology for each site, a red color corresponds to an early phenology (the earlier mean phenology recorded for our sites being on the 97th day of the year) while blue corresponds to a late pollen phenology (the later phenology recorder being on the 112th day of the year). C) Relation between observed (on the y-axis) and predicted (on the x-axis) changes for pollen concentration. Observed changes correspond to the slope estimates of the linear mixed model integrating pollen concentration (log transformed) as a response variable, year as an explanatory variable and population as a random effect (see Figure 3.2 E). Predicted changes correspond to the predictions of the linear model integrating observed pollen concentration shift as a response variable and mean pollen concentration and pollen phenology shifts as explanatory variables (see Tables 3.2 and 3.3). The coefficient of determination is related to the $y=x$ relation which is represented by the dashed line.

3.4 Discussion

We showed that, at France scale, pollen phenology has advanced over the last three decades. Such a result is in line with the wide majority of studies that focused on monitoring the phenology of tree budding over the same climatic region and time period [172, 174, 175]. We also showed that the strength of the shift measured for pollen phenology is variable among sites (leading to an advance of 1 to 6.76 days in 30 years) and that this shift strength is surprisingly linked to mean pollen phenology : no significant advance of pollen phenology is found on sites where pollen is

generally released early in the season, whereas a large advance can be seen on sites with a later pollen phenology. An even more interesting result is that the strength of the change in pollen phenology seems to partly determine the strength of the shift for pollen concentration, which is known to substantially determine pollination success and fruiting intensity in oak masting (see *chapter 2*).

Observed differences in pollen phenology shift between populations

We report contrasted changes in pollen phenology between sites, those differences being related to the changes in pre-season mean temperature. To our knowledge, only two other studies managed to show differences in phenological changes between populations [261, 262]. However these two studies failed to explain the origin of these differences. Through this novel result, our study highlights the urgent need to study the differences that can exist between populations living under contrasting climatic conditions, an exercise rarely performed in the literature. Although studies on the impact of the latitudinal [263] or altitudinal [173] [264] gradients on phenology usually include populations settled in contrasting climatic situations in their experimental set-up, most of them focus on the comparison of temperature sensitivity and not on differences in temporal trends of phenology [173] [265]. When focusing on this relation, we did not identify any significant difference in the response of pollen phenology to temperature increase. This result is in line with those presented by Vitasse *et al.* for sessile oak in France [173], but contrasts with a recent study that shows strong differences in sensitivity to climatic conditions between oak populations [134].

Pollen phenology, which is highly correlated to leaf phenology in temperate oaks [90], is thought to reflect the interaction of two main mechanisms, chilling and forcing [166, 170, 246] (but see Gauzere *et al.*, 2017 for the possible impact of day-length sensitivity [245]). Chilling requirements correspond to the number of days that must be spent below a threshold temperature in winter, a necessary step to break dormancy [210], while the forcing period consists in heat accumulation in late winter. The two mechanisms are not independent, high chilling exposure lowering the quantity of heat that must be accumulated during the forcing period to achieve bud burst [169, 264]. Such interaction might be of importance in the context of climate change as a growing number of studies draw attention to the possible unfulfillment of chilling requirements [266-269]. In this context, two different hypotheses can explain the lack of change in pollen phenology observed in some populations : i) Climate change might negatively impact the chilling mechanism by reducing the number of days suitable for chill accumulation, leading to higher requirements for heat accumulation before bud burst [270-272]. The heat accumulation during the forcing period might on the contrary be facilitated by ongoing climate change, which might compensate for unfulfilled chilling [273]. ii) On the other hand, the lack of change in pollen phenology might be explained by unchanged temperatures during both chilling and forcing periods. In this case the chilling requirements would still be met. Our results rather support the second hypothesis as the strength of the shift for pollen phenology depends on the magnitude of the change in pre-season mean temperature.

[261]: MATSUMOTO *et al.* (2003), « Climate change and extension of the *Ginkgo biloba* L. growing season in Japan »

[262]: MENZEL *et al.* (2001), « Spatial and temporal variability of the phenological seasons in Germany from 1951 to 1996 »

[263]: LEGAVE *et al.* (2015), « Differentiated Responses of Apple Tree Floral Phenology to Global Warming in Contrasting Climatic Regions »

[264]: DANTEC *et al.* (2014), « Chilling and heat requirements for leaf unfolding in European beech and sessile oak populations at the southern limit of their distribution range »

[265]: CHUINE *et al.* (2000), « A modeling analysis of the genetic variation of phenology between tree populations »

[266]: MORIN *et al.* (2010), « Changes in leaf phenology of three European oak species in response to experimental climate change »

[267]: FU *et al.* (2015), « Declining global warming effects on the phenology of spring leaf unfolding »

[268]: MORIN *et al.* (2009), « Leaf phenology in 22 North American tree species during the 21st century »

[269]: FU *et al.* (2013), « Sensitivity of leaf unfolding to experimental warming in three temperate tree species »

[270]: YU *et al.* (2010), « Winter and spring warming result in delayed spring phenology on the Tibetan Plateau »

[271]: ASSE *et al.* (2018), « Warmer winters reduce the advance of tree spring phenology induced by warmer springs in the Alps »

[272]: ZHANG *et al.* (2021), *Contributions of winter and spring warming to the temporal shifts of leaf unfolding*

[273]: ATKINSON *et al.* (2013), « Declining chilling and its impact on temperate perennial crops »

Pollen phenology shift, an important parameter for pollen limitation response in the context of climate change ?

As we found no evidence for changes in the pollen season length (a proxy of the annual flowering synchronization, see *Chapter 2*) over the last three decades despite changes in pollen phenology, we can hypothesize that changes in pollen concentration most likely reflect changes in the amount of pollen detected. In the context of climate change, the observed increase in pollen concentration might thus be explained by two non-exclusive hypotheses : i) warmer air temperature during pollen maturation and diffusion might improve its diffusion, leading to an increase in the amount of pollen grains detected in the air [119, 191, 192]. ii) Yearly allocation to flowering might increase along with the occurrence of more suitable weather conditions, leading to larger amounts of pollen produced [124, 160] [274]. Pollen phenology can be seen as a key parameter for pollen limitation which partly sets the weather conditions for pollen maturation, release and diffusion [117, 119]. An early pollen phenology results in weather conditions that are often unfavorable for pollen dissemination, while a later phenology results in more favorable conditions. Our results therefore rather support the first hypothesis as we show that strong increase in pollen concentration only occurred at sites where pollen phenology showed a limited advance. As predicted by our hypothesis, sites displaying a large advance of pollen phenology show limited increase of pollen concentration through time, suggesting unchanged weather conditions for pollen maturation and diffusion. Beside the significant link with the strength of pollen phenology shift, we draw attention to the amount of variability that remains to be explained to fully understand the observed trends for pollen concentration shift. An important step to fill this gap will be to investigate locally which time period is more suitable to account for the weather conditions impacting both pollen phenology and pollen concentration [134].

[274]: MENG et al. (2022), « Long-term flowering intensity of European tree species under the influence of climatic and resource dynamic variables »

An alleviation of the constraints on fruit production, such as pollen limitation, might lead to substantial changes in fruiting dynamics as observed for Beech [124]. In that sense, based on previous modeling results for oak masting, we can hypothesize that observed trends for pollen phenology shift might lead to highly contrasted masting patterns on the distinct population surveyed [180]. Following this hypothesis, the fruiting dynamic of sites experiencing the smallest phenological changes, associated with a strong increase in pollen concentration, could shift towards a more cyclic reproduction which could affect the control of seed consumers [124, 201, 203]. On the contrary, if trees are still able to cope with the pace of climate change on sites experiencing temperature increase, the phenological shifts could allow fruiting dynamics to remain stochastic [180].

What's next?

To be able to forecast future pollen phenology shifts in the context of climate change our study, in line with previous works [134, 230], highlights the need for a finer scale approach to address the relevant periods and meteorological mechanisms for each population. For example, while the seasonal peak correlation between seed production and weather

conditions seems to be highly conserved in beech populations [132], no consistent peak could be identified for temperate oak species as populations respond to winter, spring or summer temperatures depending on the location [134]. As temperature is well correlated in space but not in time (warm temperatures in late winter might be followed by a cold spring), such differences in cueing phenology could have large consequences on pollen phenology with locations where chilling requirements might still be fulfilled in the next decades while this mechanism might be altered in others [263][275, 276]. There may also be differences in the intensity of heat accumulation before bud break [277, 278], depending on the chilling intensity in winter, differences that can only be taken into account at a local scale [276] [279, 280].

Our results highlight the large amount of variability that remains to be explained to understand pollen concentration and how this variable might be impacted by the ongoing climate change. A next step might thus be to address which drivers affect allocation to flowering, an important mechanism for pollen concentration and pollen limitation (see *Chapter 2*), and how this allocation might change in the proximate years. A recent study showed for example that the increase of ambient CO_2 concentration, another aspect of climate change not addressed in our study, leads to an increase in the amount of pollen produced per tree [160].

A major result of our study is the statement that to address the future of pollen concentration (and thus pollen limitation) in the context of climate change it is necessary to pay attention to pollen phenology shift. An important step in forecasting masting will thus be to build more complex masting models by binding resource budget models, modeling fruit production, to models of pollen phenology. However, even the more complex models of masting will not be able to accurately forecast masting success and forest regeneration if they do not integrate a clear modeling of seed consumers dynamic and their impact on regeneration probability. For example, if we focus on the amount of seed produced, the recent increase in seed production observed in beech populations, coupled with a decrease in inter-annual variability in fruit intensity, could be seen as a good omen for the future of the beech forests in the context of climate change. However, if we look at predation rate, such increase in seed production might raise concern about a possible collapse of the control of consumers community in these populations, greatly impacting the probability of regeneration [124]. As pollen phenology is thought to impact the stochasticity of fruiting dynamics [180], modeling consumer dynamics together with masting dynamics appears as a step forward to forecast masting and forest regeneration in the next decades [86, 203].

Conclusion

Much work remains to be done in order to be able to propose realistic scenarios on the future of masting, forest regeneration and the dynamics of forest ecosystems driven by masting. Our study constitutes an important step forward in this direction by underlining that the strength of pollen phenology shift can be very different according to local weather conditions, which could lead to contrasted fruiting trajectories in the upcoming years. These results thus call for greater consideration of the

[275]: MORIN et al. (2007), « Process-based modeling of species distributions »
 [276]: DARBYSHIRE et al. (2013), « Impact of future warming on winter chilling in Australia »

[277]: WORRALL (1983), « Temperature–bud-burst relationships in amabilis and subalpine fir provenance tests replicated at different elevations »

[278]: VON WUEHLISCH et al. (1995), « Variation in temperature sum requirement for flushing of beech provenances »

[279]: WENDEN et al. (2020), « Shifts in the temperature-sensitive periods for spring phenology in European beech and pedunculate oak clones across latitudes and over recent decades »

[280]: LUEDELING et al. (2011), « Climate Change Affects Winter Chill for Temperate Fruit and Nut Trees »

impact of this phenology on the reproduction of masting species.

3.5 Supplementary information

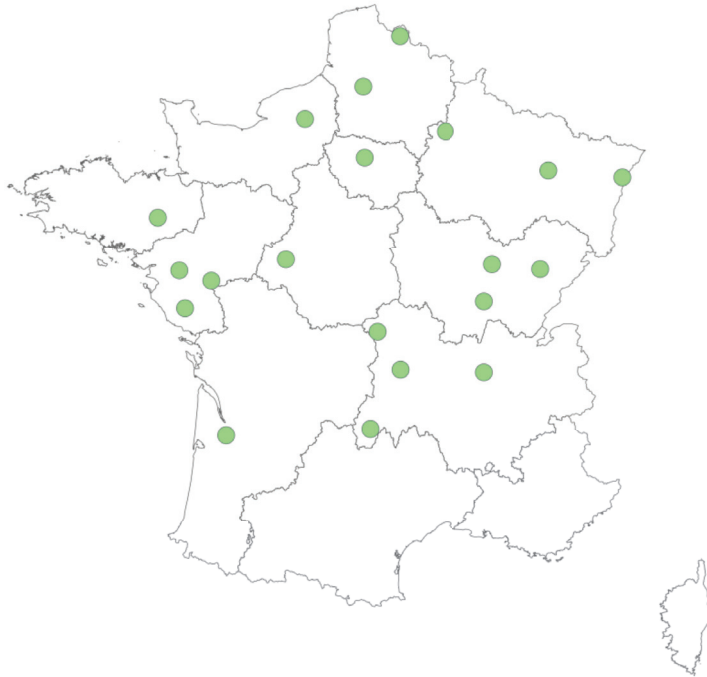


FIGURE 3.4 – Spatial distribution of sites used for pollen and weather survey.

TABLE 3.2 – The strength of the shift for pollen concentration is better predicted when integrating mean pollen concentration and pollen phenology shift in the model. We performed a model comparison between three linear models respectively integrating i) mean pollen concentration computed for each site, ii) the strength of pollen phenology change, iii) mean pollen concentration and the strength of the shift for pollen phenology. We compared and ranked models based on their AIC value and computed a Δ AIC with the best model.

Model	Nb parameter	AIC	Δ AIC
Concentration shift ~Mean concentration + Pollen phenology shift	3	-117.39	0
Concentration shift ~Pollen phenology shift	2	-113.45	-3.94
Concentration shift ~Mean concentration	2	-109.56	-7.83

TABLE 3.3 – Summary of the model that best predicts the strength of the shift for pollen concentration. We report here the results of the linear model integrating pollen concentration shifts as a response variable and mean pollen concentration and the strength of the shift for pollen phenology as explanatory variables (see Table 3.2). Significant p values are in bold.

Variable	Est.	s.e	t	p value
Intercept	-0.016	0.024	-0.67	0.51
Mean concentration	0.012	0.005	2.43	0.027
Phenology shift	0.145	0.044	3.29	0.004

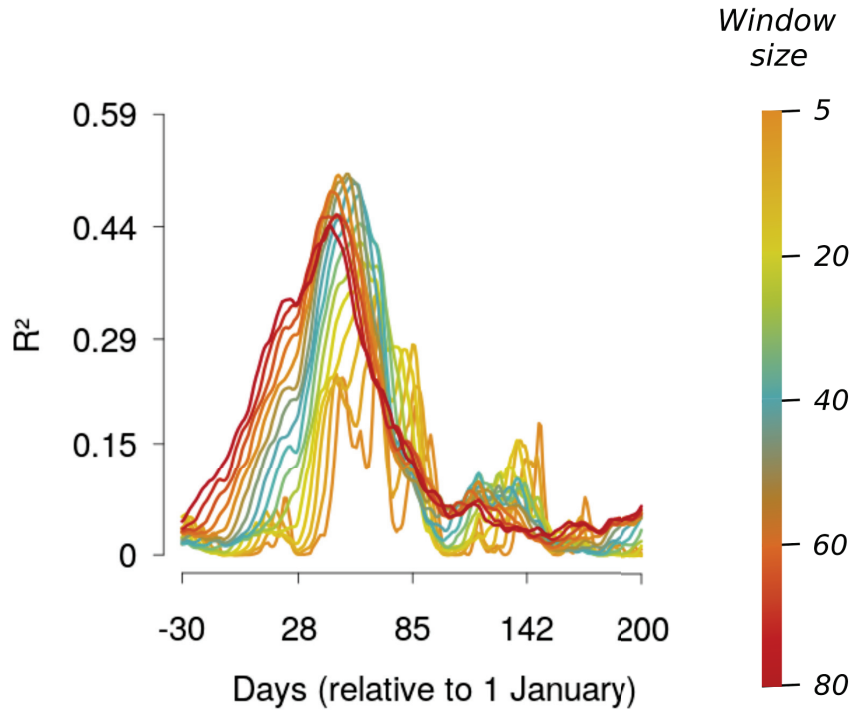


FIGURE 3.5 – Identification of the best suited time period to account for preseason period. Colored lines represent the evolution of the coefficient of determination for the linear model using pollen phenology as a response variable and preseason mean temperature as an explanatory variable. Preseason mean temperature was computed for each window size, using a sliding window on daily mean temperature. The x-axis corresponds to the starting date (in number of days compared to 1 January) of the sliding window. Lines are colored according to the size of the sliding window used (see the colored gradient).

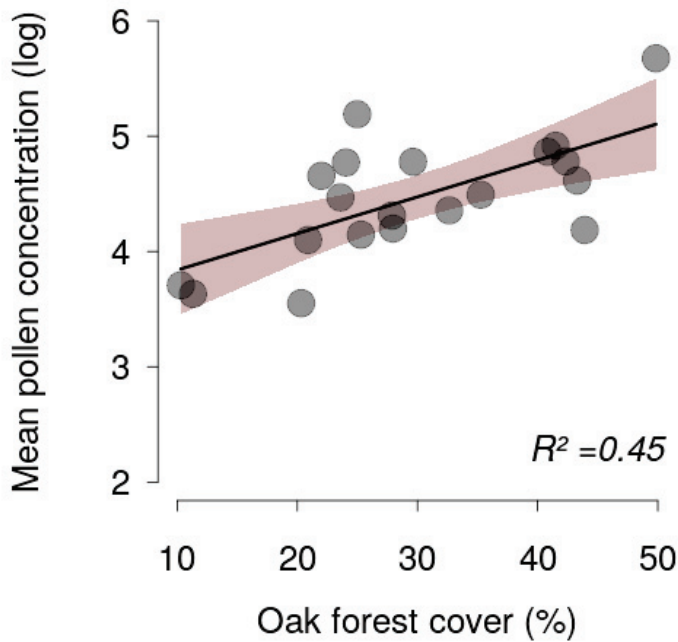
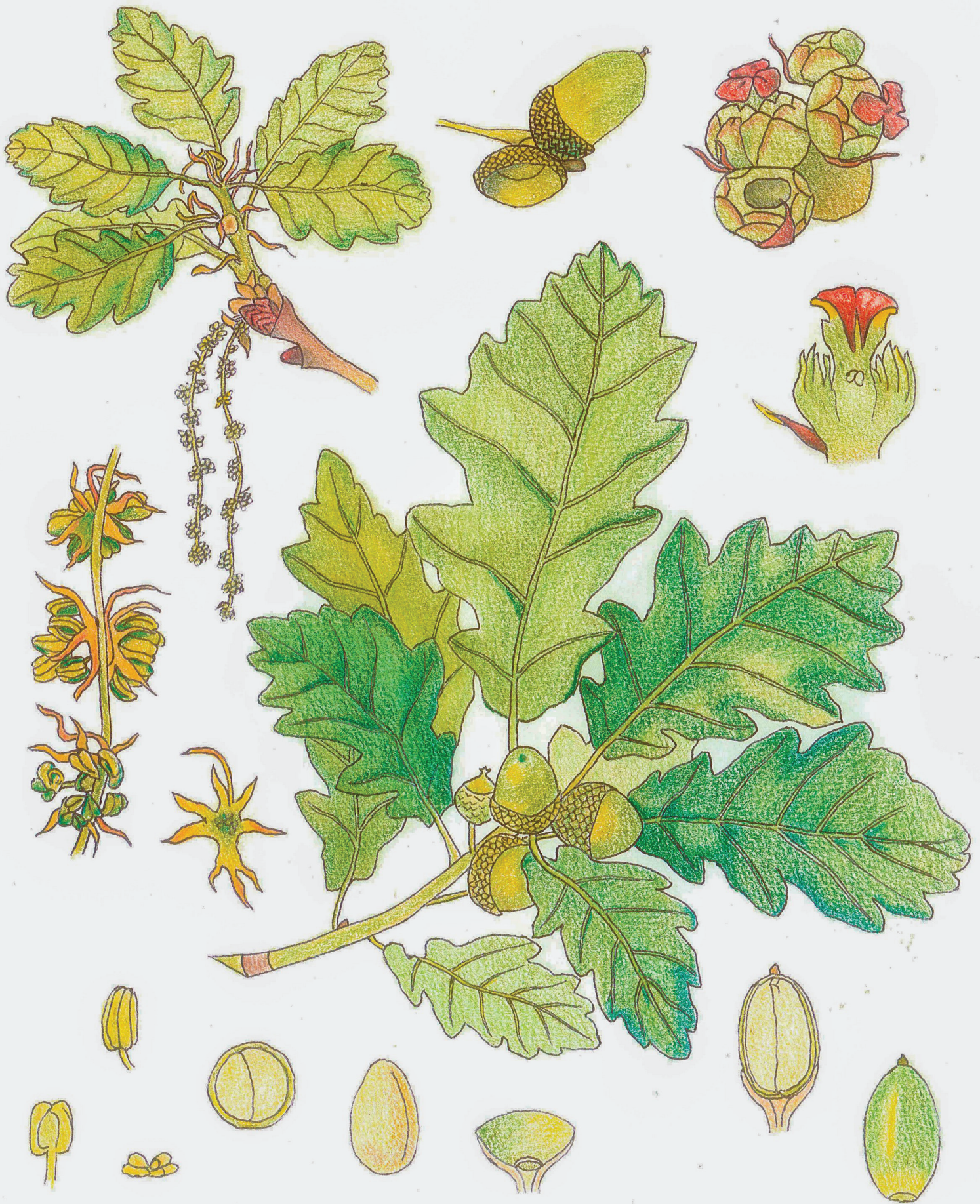


FIGURE 3.6 – Mean pollen concentration is linked to the oak forest cover within a 50km radius. We represent the log-transformed mean pollen concentration (on the y-axis) as a function of the rate of temperate oak forest cover computed within a 50km radius around each site. The full line represents the linear model while the shaded area represents the 95 % confidence interval around it. The coefficient of determination (R^2) is associated with the model.



Quercus petraea

EF

DISCUSSION GÉNÉRALE

Discussion générale

4

L'objectif général de cette thèse était, dans un premier temps, de mieux comprendre quels sont les déterminants du masting des chênes de régions tempérées et comment ceux-ci varient entre populations en fonction des conditions climatiques. J'avais dans un deuxième temps pour objectif de comprendre comment le changement climatique en cours peut influencer le masting et conduire à des dynamiques de fructification contrastées en fonction des localités.

Pour atteindre cet objectif, j'ai assemblé et analysé deux jeux de données. Le premier est un suivi sur 8 ans de la floraison et de la fructification de 150 arbres répartis sur 15 sites à travers la France. La finesse inédite de ce suivi a permis de quantifier l'effort de floraison et ses variations interannuelles chez le chêne sessile, un aspect rare dans la littérature sur le masting. Le deuxième jeu de données exploité pendant cette thèse est un suivi journalier de la concentration atmosphérique en pollen. Ce suivi, mis en place par le Réseau National de Surveillance Aérobiologique, a été mené dans 79 villes. Les plus anciens suivis remontant à 1987, ces données ont permis de retracer de manière fine l'évolution des patrons de pollinisation chez les chênes de régions tempérées en France au cours des 30 dernières années.

Par l'analyse de ces deux jeux de données, j'ai mis en évidence la forte variabilité qui existe entre populations pour les déterminants du masting des chênes, cette variabilité étant fortement corrélée aux différences climatiques entre nos populations. Le chapitre 1 de cette thèse est centré sur l'identification de la contribution relative de la floraison et du taux de fructification à la variabilité interannuelle de la fructification chez le chêne sessile. J'ai montré que, loin d'être négligeable, l'effort de floraison est une composante majeure du masting chez le chêne sessile. Sa contribution aux variations interannuelles de la fructification, par rapport à celle du taux de fructification, varie néanmoins entre populations en fonction des conditions climatiques. La dynamique de fructification des populations vivant dans des conditions climatiques souvent favorables à la pollinisation est ainsi majoritairement influencée par les fluctuations de l'effort de floraison. À l'inverse, pour les populations subissant des conditions météorologiques plus souvent défavorables, les variations du taux de fructification sont plus déterminantes pour expliquer les patrons de fructification.

Dans le chapitre 2 je me suis intéressée au processus de limitation pollinique. J'ai ainsi mis en évidence que la concentration pollinique aérienne est la variable pollinique capable d'expliquer au mieux les fluctuations du taux de fructification. La concentration pollinique aérienne reflète à la fois l'investissement dans la floraison mâle des arbres voisins et la synchronisation saisonnière de la floraison. Ce résultat est donc en faveur d'une unification des hypothèses classiquement présentées dans la littérature concernant la limitation pollinique : l'hypothèse du couplage pollinique et l'hypothèse de la synchronisation phénologique.

Pour finir, l'objectif du dernier chapitre de cette thèse était d'étudier le lien entre phénologie pollinique et masting et ses potentielles

4.1 La floraison, une source de variabilité importante chez le chêne sessile	94
4.2 De l'intérêt de considérer la concentration pollinique pour comprendre la limitation pollinique . . .	97
4.3 Prendre en compte la phénologie pollinique et ses changements pour comprendre l'impact du changement climatique sur le masting	99
4.4 Comprendre l'allocation à la floraison, un enjeu clé .	101
4.5 D'une vision globale à une vision locale, prendre en compte la variabilité à plusieurs échelles	102
4.6 Complexifier les modèles pour mieux comprendre le devenir du masting et de la régénération forestière dans le contexte du changement climatique .	104
4.7 Conclusion	106

implications pour le devenir du masting dans le contexte du changement climatique. J'ai montré que si la phénologie pollinique a avancé à l'échelle de la France au cours des 30 dernières années, la force de cette avancée est contrastée à l'échelle locale, tout comme l'augmentation des températures déterminant cette phénologie. Le résultat majeur de ce chapitre est la mise en évidence du lien entre le niveau d'avancement de la phénologie pollinique et l'intensité des changements enregistrés pour la limitation pollinique. Les sites sur lesquels la phénologie pollinique n'a pratiquement pas avancé en 30 ans sont également les sites sur lesquels la baisse de la limitation pollinique est la plus forte. Ce résultat souligne l'importance de l'approche inter-populationnelle pour l'étude de l'impact du changement climatique, celui-ci n'étant pas uniforme à l'échelle du territoire.

Je propose dans la suite de cette discussion de détailler les implications écologiques de mes résultats de thèse. J'aborderai également les limites et perspectives de mon travail.

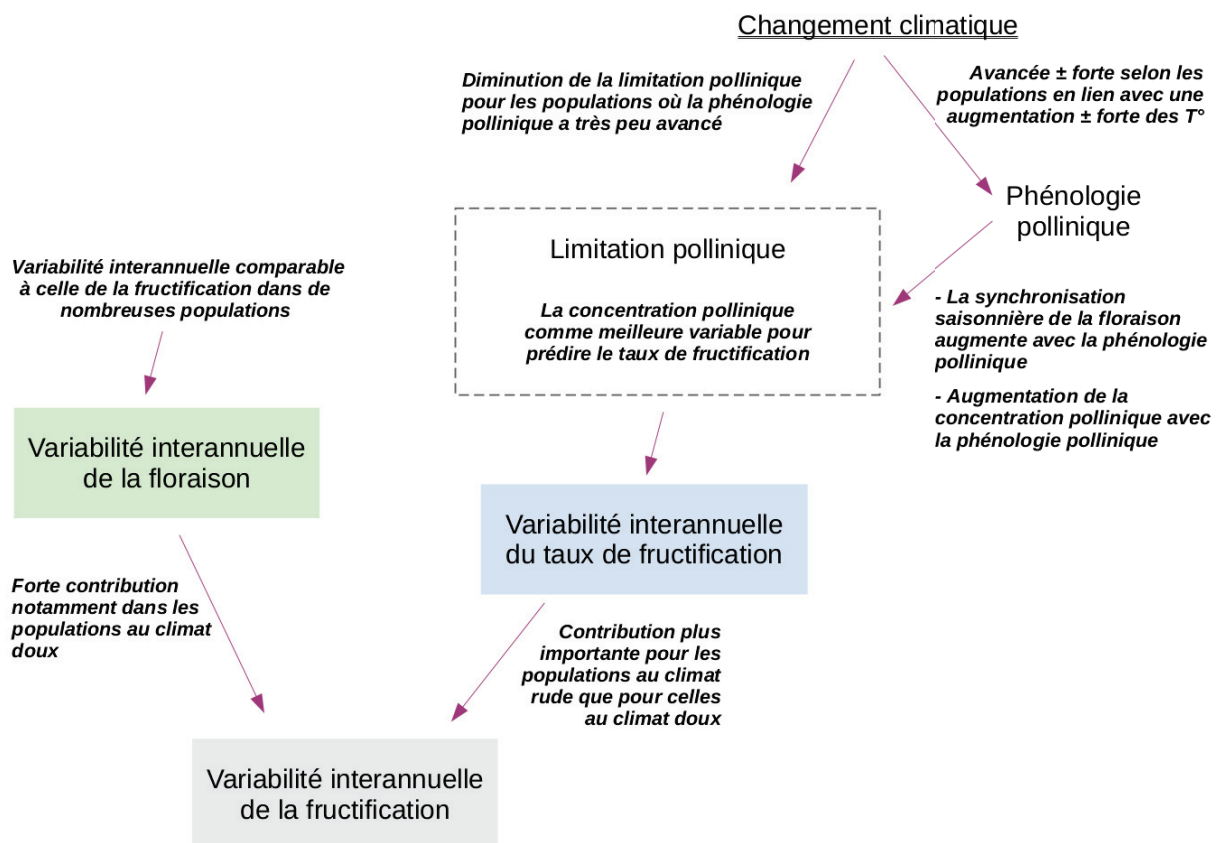


FIGURE 4.1 – Résumé schématique de l'organisation générale de la thèse et des résultats forts obtenus

4.1 La floraison, une source de variabilité importante chez le chêne sessile

Dans la littérature, les espèces faisant du masting sont couramment classées en deux catégories distinctes : les espèces dites à masting de floraison et les espèces à masting de taux de fructification [75]. Chez

les espèces dites à masting de floraison, les variations interannuelles de l'intensité de la fructification sont dues aux fortes variations de l'effort de floraison. À l'inverse, chez les espèces à **masting de taux de fructification**, ce sont les variations interannuelles du taux de fructification qui sous-tendent la forte variabilité de la production de fruits.

Si les suivis longs permettant d'étudier ces patrons de reproduction sont de plus en plus courant dans la littérature, seuls quelques uns quantifient de manière fine de l'effort de floraison conjointement au suivi de l'effort de fructification. Malgré cette quasi absence de quantification de la floraison dans les suivis de terrain, les chênes sont couramment décrits dans la littérature comme des espèces à masting de taux de fructification.

Mes résultats ont permis de mettre au jour la forte variabilité interannuelle de la floraison chez le chêne sessile, variabilité qui, à l'échelle de la population, est comparable à celle mesurée pour la production de fruits dans 14 des 15 sites suivies. La variabilité de l'effort de floraison, loin d'être négligeable, apparaît alors comme déterminante pour expliquer les patrons de masting dans les deux tiers des populations étudiées (*Chapitre 1*). Ces résultats permettent de remettre en question la description qui est classiquement faite du masting des chênes dans la littérature actuelle. Ces derniers vont dans le sens de précédentes études qui avaient montré que l'effort de floraison et le taux de fructification contribuaient tout deux fortement à la variabilité interannuelle de la production de fruits chez les chênes blancs et noirs ainsi que chez les chênes sessiles [119, 120, 126].

Un autre résultat fort de ce premier chapitre est la mise en évidence de la forte variabilité des déterminants du masting des chênes en fonction des conditions climatiques expérimentées localement. La production de fruits chaque année est fortement impactée par les conditions météorologiques au moment de la maturation et diffusion du pollen pour les populations expérimentant un climat "rude". Ces conditions climatiques semblent en revanche peu déterminantes pour les populations vivant dans un climat plus "doux"; pour lesquelles l'intensité annuelle de la fructification est alors majoritairement expliquée par l'effort de floraison (voir *Chapitre 1*). La période de la pollinisation est connue pour être une période particulièrement sensible pour le masting des chênes, nos résultats sont donc en accord avec précédents travaux ayant montré un impact positif des températures printanières sur la diffusion du pollen dans l'air ainsi que sur la production de glands [40, 119].

Si les résultats de ce chapitre remettent en question la description astuellement acceptée des chênes sessiles comme une espèce à "masting de taux de fructification", ils appellent également à repenser cette classification. Le masting est une stratégie de reproduction complexe dans laquelle de nombreuses variables météorologiques peuvent intervenir - et ce à tout moment du cycle de reproduction - de même que d'autres déterminants liés par exemple à la disponibilité en ressources pour la reproduction. Répartir les espèces en deux catégories distinctes semble alors artificiel et peu pertinent pour rendre compte de la forte variabilité des situations pouvant être rencontrées lorsque l'on s'intéresse au masting [281]. En ce sens, nous avons proposé dans le chapitre 1 de cette thèse de remplacer cette vision dichotomique du masting par une vision plus continue. Nous proposons ainsi d'utiliser un gradient pour décrire

[281]: KELLY (2023), « Mast seeding »

ce qui sous-tend les variations interannuelles de la production de fruits. Les deux extrémités de ce gradient décriraient alors deux situations distinctes particulières pour lesquelles les variations interannuelles de la fructification seraient respectivement uniquement expliquées par les variations du taux de fructification (masting de taux de fructification) ou par les variations de l'effort de floraison (masting de floraison), voir Figure 4.2.

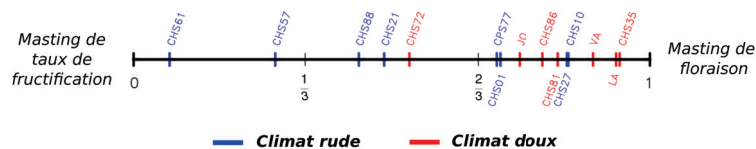


FIGURE 4.2 – Positionnement de plusieurs populations le long d'un gradient entre masting de floraison et masting de taux de fructification. Les populations sont placées en fonction de la contribution relative de l'effort de floraison et du taux de fructification à la variabilité interannuelle de la fructification (voir Chapitre 1). Les couleurs représentent la nature du climat sur chaque population.

Le masting, une définition à revoir ?

La dichotomie entre masting de floraison et masting de taux de fructification n'est pas la seule classification qui existe dans la littérature sur le masting. La notion même de masting peut ainsi être interrogée pour examiner ce qui se trouve réellement derrière cette définition. Le masting est traditionnellement décrit comme une stratégie de reproduction caractérisée par de fortes variations interannuelles de la taille des fructifications, ces variations étant synchronisées entre individus d'une même population [48, 74]. Malgré cette définition assez complète, portant sur plusieurs aspects de la dynamique de production de fruits, le fait de classer une espèce comme étant une espèce "à masting" ou au contraire comme "ne faisant pas de masting" est souvent basé sur la seule évaluation du coefficient de variabilité interannuelle. L'existence d'une dichotomie entre espèces "à masting" et espèces "ne faisant pas de masting" laisse penser que la distribution du coefficient de variabilité serait bimodale avec d'un côté les espèces ayant une production de fruits très variable entre années et de l'autre les espèces avec une production plus constante. Or, lorsque l'on regarde cette distribution, on observe une distribution continue et non bimodale [282]. Cette distribution continue rend alors la définition du masting plus difficile à justifier sur le seul critère de la variabilité entre années. Du fait de cette absence de limite claire entre ce qui peut être désigné comme du masting ou non, on observe un fort biais d'identification entre auteurs de ce qui est considéré comme une espèce "à masting". Ainsi, certains auteurs considèrent que des espèces comme le bambou avec une dynamique de fructification marquée par des événements de reproduction extrêmement rares, entourés de très nombreuses années sans production de fruits peuvent être décrites comme des espèces faisant du masting [47]. D'autres études utilisent quant à elles le terme de masting pour décrire des dynamiques de fructification avec des événements de reproduction plus fréquents (plus de 50% des années sans reproduction) [283, 284]. La définition du masting apparaît alors comme une notion assez floue, utilisée pour définir des systèmes eux-mêmes très distincts. De ce fait, plusieurs études soulèvent la nécessité d'une définition formelle de ce que l'on appelle masting et ce grâce à une quantification précise des différentes caractéristiques des patrons de fructification (variabilité interannuelle, synchronisation entre individus, autocorrélation temporelle négative, fréquence de reproduction *etc.*) et

[282]: HERRERA (1998), « Population-Level Estimates of Interannual Variability in Seed Production »

[283]: BOGDZIEWICZ et al. (2020), « Does masting scale with plant size ? »

[284]: BOGDZIEWICZ et al. (2021), « Seed predation selects for reproductive variability and synchrony in perennial plants »

plus seulement basée sur la seule mesure de la variabilité interannuelle [220].

Si la notion de masting me semble refléter une réalité biologique et me paraît donc utile à conserver, certains auteurs suggèrent quant à eux de la laisser de côté pour adopter une description plus quantitative. Fernández-Martínez et Peñuelas ont ainsi proposé en 2021 une description des patrons de fructification, basée sur la variabilité interannuelle de la fructification et sur la fréquence de non reproduction, voir figure 4.3 [217].

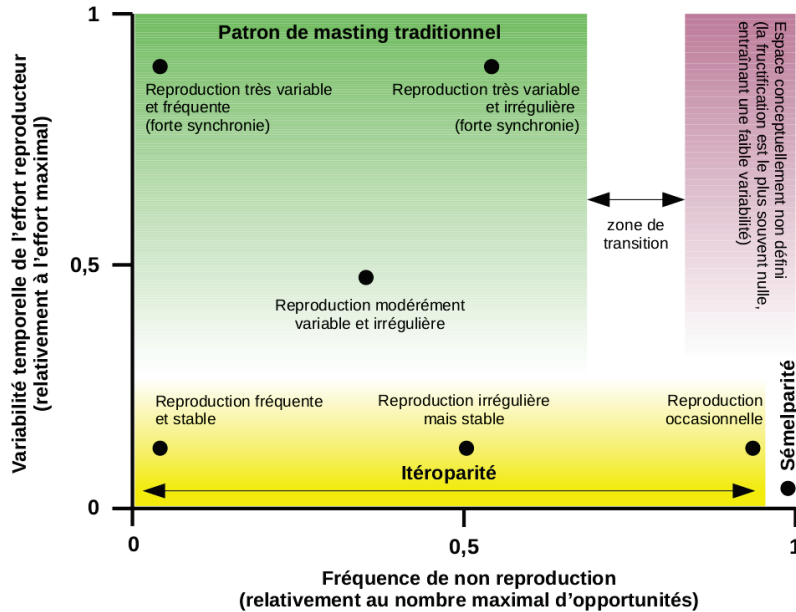


FIGURE 4.3 – Illustration des différents types de comportements reproducteurs qui peuvent être définis en fonction de la fréquence de non reproduction (en abscisse) et de la variabilité temporelle de la reproduction (en ordonnée). Les patrons de reproduction traditionnellement décrits comme du masting seraient localisés dans la zone verte, avec une forte variabilité interannuelle de la reproduction et une reproduction plus ou moins fréquente. Le masting fait partie des stratégies de reproduction itéropares (plusieurs événements de reproduction au cours de la vie), à distinguer de la sémelparité (un seul événement de reproduction au cours de la vie). Il faut noter qu'il n'est conceptuellement pas possible d'avoir une reproduction très variable entre années lorsque les années de non reproduction sont très fréquentes, la majorité des valeurs de la série temporelle étant alors égales à zéro (zone violette). Cette figure a été recrée à partir de la figure 3 de l'article de Fernández-Martínez et Peñuelas de 2021 [217].

De la même manière, plusieurs auteurs suggèrent de ne plus utiliser la notion "d'année à masting", censée décrire une année de fructification exceptionnelle à l'échelle de la population, mais dont l'intensité reste à l'appréciation de chacun [220]. Dans l'ensemble, ces réflexions soulèvent le besoin de clarifier les caractéristiques importantes à décrire pour parler du masting ainsi que les statistiques pertinentes à utiliser pour le faire. Actuellement, on assiste par exemple à une réflexion autour de la pertinence du coefficient de variation pour décrire la variabilité interannuelle de la production de fruits. Plusieurs travaux proposent ainsi des alternatives à cette statistique [233] [285, 286].

Pour finir, bien que ces réflexions dépassent le cadre de cette thèse, les résultats présentés ici suggèrent que cette volonté de mieux décrire et quantifier le masting et ses caractéristiques devrait s'appliquer à l'échelle de la population et non pas uniquement à l'échelle de l'espèce.

4.2 De l'intérêt de considérer la concentration pollinique pour comprendre la limitation pollinique

L'existence d'une limitation en pollen chez les plantes anémogames - c'est à dire les plantes dont la pollinisation est assurée par le vent - est débattue dans la littérature. Les arguments à l'encontre de cette

[285]: LOBRY et al. (), « The CV is dead, long live the CV (submitted) »

[286]: FERNÁNDEZ-MARTÍNEZ et al. (2018), « The consecutive disparity index, D »

théorie s'appuient notamment sur le fait que l'on détecte chaque année du pollen dans l'air [150, 151] [287] ainsi que sur les résultats contrastés des expériences de supplémentation en pollen [103, 123] [288]. Malgré cela, la pollinisation est présentée dans la littérature comme une étape clé du masting des chênes [43, 119]. La limitation en pollen serait alors l'une des forces majeures permettant de synchroniser la dynamique de fructification interannuelle des arbres d'une même population [147]. Les deux hypothèses majeures proposées dans la littérature pour expliquer le fonctionnement de ce processus de limitation pollinique sont i) l'hypothèse du couplage pollinique et ii) l'hypothèse de la synchronisation phénologique.

Aucun consensus clair n'étant établi dans la littérature concernant les déterminants de la limitation pollinique chez les chênes de régions tempérées, nous avons mis à profit les jeux de données dont nous disposons pour identifier la ou les variables susceptibles de sous-tendre la limitation pollinique. Mes résultats ont ainsi mis en évidence que le taux de fructification est mieux expliqué par la concentration aérienne en pollen que par la quantité de pollen annuelle (hypothèse du couplage pollinique) ou la synchronisation saisonnière de la floraison seule (hypothèse de la synchronisation phénologique) (voir *Chapitre 2*). Ce résultat, en faveur d'une unification des hypothèses de couplage pollinique et de synchronisation phénologique, est en accord avec le fait que ces deux hypothèses reposent sur des mécanismes distincts qui ne sont pas mutuellement exclusifs et qui pourraient donc conjointement influencer la limitation pollinique [96].

Au delà de sa forte variabilité interannuelle (voir *Chapitre 2*), la concentration pollinique semble être la variable la plus pertinente biologiquement pour sous-tendre la limitation pollinique. Par construction, la concentration pollinique reflète l'effort de floraison des arbres voisins ainsi que la synchronisation saisonnière de la floraison. La pollinisation étant anémogame chez les chênes, une méthode de pollinisation bien moins efficace que le transport de pollen par les insectes par exemple [78], la probabilité de succès de la pollinisation sera positivement influencée par la quantité de pollen libérée dans l'air par les voisins [80] [289]. Les fleurs femelles ne sont réceptives au pollen que sur une courte fenêtre temporelle [90]. La production d'une forte quantité de pollen seule ne suffit de ce fait pas à assurer le succès de la pollinisation ; le pollen doit être émis de manière synchrone avec le reste de la population [128].

Les résultats présentés ici reposent sur l'hypothèse forte selon laquelle les arbres relâchent leur pollen sur une durée relativement courte et peu variable entre années. Dans le cas des chênes de régions tempérées cette période de relargage du pollen durerait entre 3 et 4 jours pour un arbre [90]. Faire l'hypothèse de la faible variabilité interannuelle de cette période nous permet ainsi d'interpréter la durée d'une saison pollinique, mesurée à l'échelle d'une population, comme le reflet de la synchronisation saisonnière de la floraison entre arbres. Une saison pollinique particulièrement longue serait alors le résultat d'une faible synchronisation de la floraison : chaque arbre émet son pollen à une date distincte, entraînant de faibles échanges génétiques à l'échelle de la population. À l'inverse, une saison pollinique courte signifierait que tous les arbres émettent leur pollen en même temps, augmentant ainsi la probabilité de succès de la pollinisation. Si cette hypothèse semble

[287]: GEBUREK et al. (2012), « Temporal pollen pattern in temperate trees »

[288]: FRIEDMAN et al. (2009), « Wind of change »

[289]: CRONE et al. (2004), « Causes of synchronous flowering in *Astragalus scaphoides*, an iteroparous perennial plant »

biologiquement acceptable, nous pouvons cependant imaginer que la vitesse de relargage du pollen à l'échelle de l'arbre soit influencée par des conditions météorologiques, telles que la température ambiante ou le taux d'humidité relative [117], ou bien par des caractéristiques morphologiques des bourgeons. Une étude récente a en effet montré que l'albédo des bourgeons - la fraction de lumière réfléchie par les bourgeons en fonction de leur coloration - semble avoir une influence forte sur leur date de débourrement [211]. De fortes variations morphologiques entre bourgeons pourraient ainsi entraîner un relargage du pollen étalé dans le temps. À ma connaissance, peu de suivi de terrain quantifient la dynamique annuelle de la floraison mâle à l'échelle de l'arbre. Une telle approche pourrait permettre d'affiner notre compréhension de cette période du cycle de reproduction.

Plus largement, la pollinisation et le passage de la fleur pollinisée à la fleur fécondée restent des étapes encore assez mal décrites et comprises dans la littérature. Une approche expérimentale pourrait permettre d'affiner nos connaissances sur le déroulement de ces phases et permettrait par ailleurs de tester la pertinence biologique de la concentration pollinique comme déterminant de la limitation pollinique. Une telle expérience pourrait être menée via une approche de supplémentation en pollen comme cela a été fait par Bogdziewicz et ses collaborateurs en 2020 pour tester l'effet de la synchronisation de la floraison sur le taux de fructification [128].

4.3 Prendre en compte la phénologie pollinique et ses changements pour comprendre l'impact du changement climatique sur le masting

Avec l'intensification des effets du changement climatique observée ces dernières années, de nombreuses études se sont penchées sur l'avancée de la phénologie, et notamment la phénologie foliaire chez les arbres [166]. Ces études ont permis de décrire l'avancée de cette phénologie en Europe au cours des dernières décennies, avancée dont la force est dépendante de l'espèce et de la zone géographique considérée. Les résultats du *Chapitre 3* de cette thèse vont dans le sens de ces observations avec une avancée moyenne de la phénologie pollinique de 4,26 jours à l'échelle de la France au cours des trois dernières décennies.

L'originalité forte de ce travail par rapport à la littérature existante réside dans la comparaison de l'avancée de la phénologie pollinique entre les vingt populations suivies. Ce travail a ainsi permis de mettre en évidence la forte variabilité de l'avancée de la phénologie entre sites avec une large avancée pour certaines populations, contrastant avec l'absence de changement pour d'autres (*Chapitre 3*). Ces différences peuvent s'expliquer par une augmentation différentielle de la température atmosphérique sur chaque population, soulignant ainsi l'aspect spatialisé du changement climatique [263] [290, 291].

Si de nombreuses études se sont penchées sur l'avancée de la phénologie, peu ont étudié l'impact potentiel de tels changements sur la reproduction des arbres. Notre étude a ainsi permis de faire le lien entre les différences d'avancée de la phénologie pollinique et les change-

[290]: KOTLARSKI et al. (2012), « Elevation gradients of European climate change in the regional climate model COSMO-CLM »

[291]: DOBROWSKI (2011), « A climatic basis for microrefugia »

ments observés dans l'intensité de la limitation pollinique sur chaque site (*Chapitre 3*). Ce lien n'avait, à notre connaissance, encore jamais été identifié. La corrélation entre une forte avancée de la phénologie pollinique et l'absence de changement dans l'intensité de la limitation pollinique est cohérente avec l'hypothèse selon laquelle une avancée de la phénologie serait, pour les arbres, un mécanisme de réponse au changement climatique. La phénologie pollinique contrôle en effet en partie les conditions météorologiques qui influencent la maturation ainsi que la diffusion du pollen [180]. Avancer sa phénologie serait donc un moyen de maintenir ces conditions de maturation et diffusion du pollen relativement inchangées. Toutefois, les changements de température enregistrés ces dernières années étant particulièrement importants et rapides, plusieurs études s'interrogent sur la capacité des arbres à continuer à avancer leur phénologie dans les années à venir [267]. Mesurer cette baisse de réponse au changement climatique nécessite d'utiliser des suivis longs. Les données exploitées dans le cadre du chapitre 3 de cette thèse proviennent d'un suivi d'au moins 20 ans de la concentration journalière en pollen dans l'air. Il pourrait donc être envisagé de découper ce jeu de données en plusieurs périodes de temps afin de mesurer si l'avancement de la phénologie en réponse à l'augmentation des températures a diminué dans le temps sur chacun des sites. L'étude de la phénologie est un sujet d'actualité mais néanmoins complexe du fait de la connaissance encore partielle des mécanismes impliqués [245]. Identifier de manière fine ces mécanismes apparaît comme un prérequis indispensable pour être capable d'anticiper les changements qui auront lieu dans les années à venir. Ce sujet, qui dépasse le cadre de cette thèse, fait actuellement l'objet d'une autre thèse au laboratoire ce qui devrait permettre d'affiner nos connaissances et prédictions à ce sujet.

Des travaux de modélisation menés précédemment dans l'équipe ont permis d'émettre l'hypothèse selon laquelle, une amélioration des conditions météorologiques pour la diffusion-maturation du pollen entraînerait une baisse de la limitation pollinique et pourrait ainsi conduire à une dynamique de fructification plus cyclique [180]. Si les résultats présentés ici vont dans ce sens avec une baisse de la limitation pollinique sur les sites où la phénologie pollinique n'a pas avancé (*Chapitre 3*), il serait intéressant de pouvoir tester cette prédiction sur des données de fructification. Les données de terrain exploitées dans le cadre de cette thèse n'offrent pas assez d'années de suivi pour permettre de telles analyses. Il serait cependant intéressant d'exploiter une base de données récemment publiée et offrant 1122 séries temporelles de plus de 20 ans pour l'étude de la reproduction chez 974 espèces différentes, MASTREE+ [292]. Les données de cette base couvrent un nombre important de populations réparties dans 66 pays différents. Celle-ci pourrait alors nous permettre de tester nos prédictions et ainsi de mesurer l'impact du changement climatique sur la dynamique de reproduction pour des populations localisées dans des conditions climatiques contrastées.

Enfin, dans le cadre de cette thèse je me suis particulièrement focalisée sur l'effet de la hausse des températures. Il est néanmoins important de noter que, pour comprendre comment le masting pourrait être impacté par le changement climatique dans les années à venir, d'autres études sont nécessaires. Des travaux récents ont par exemple montré l'impact

[292]: HACKETT-PAIN et al. (2022), « MASTREE+ »

que pourrait avoir l'augmentation de la concentration atmosphérique en CO₂ sur la production de pollen des arbres [160]. Cet impact pourrait s'ajouter aux changements déjà enregistrés concernant l'intensité de la limitation pollinique.

4.4 Comprendre l'allocation à la floraison, un enjeu clé

L'effort de floraison, que nous avons identifié comme une source importante de variabilité potentielle chez les chênes de régions tempérées, est le reflet de plusieurs composantes : i) l'allocation des ressources à la reproduction, ii) l'influence des conditions environnementales sur cette allocation et iii) le compromis d'allocation des ressources entre fonctions mâle et femelle.

Deux hypothèses adaptatives majeures existent concernant l'allocation des ressources dans la reproduction : l'hypothèse de shift des ressources (resource switching) et l'hypothèse de stockage des ressources (resource storage hypothesis) [96]. La reproduction étant présentée comme quelque chose de coûteux, de nombreux modèles font l'hypothèse que les plantes accumulent des ressources sur plusieurs années pour atteindre un niveau de ressources suffisant pour assurer la reproduction (resource storage hypothesis) [145, 146]. Cette hypothèse est soutenue par des études montrant une forte autocorrélation négative entre la production de fruits une année et celle de l'année suivante [243]. Cette forte autocorrélation est alors interprétée comme une déplétion des ressources lors de la production de fruits, empêchant totalement ou partiellement la reproduction l'année suivante. D'après plusieurs études empiriques, le carbone stocké [195] mais aussi le phosphore et l'azote [112, 225] sont des ressources qui peuvent être limitantes pour la reproduction chez les chênes.

Une analyse prometteuse, qui pourrait être menée à court terme à partir des données exploitées dans le chapitre 1, serait de mesurer le coût de la floraison chez le chêne sessile. L'effort de floraison chez cette espèce est en effet présenté dans la littérature comme relativement constant entre années car peu coûteux et ce malgré le faible nombre d'études quantifiant finement l'effort de floraison. Une telle analyse consisterait à étudier l'impact de la reproduction d'une année sur l'effort de floraison de l'année suivante. Les résultats nous renseigneront sur le coût de la floraison et seraient une première étape vers une compréhension plus fine de l'allocation des ressources dans la floraison (voir Annexe B).

D'après mes résultats, le nombre de fruits produits par un arbre une année est fortement corrélé au nombre de fleurs femelles produites cette même année (*Chapitre 1*). Cette allocation des ressources à la floraison femelle est souvent considérée comme "équivalente" à l'allocation dans la fonction mâle. C'est à dire que l'on fait l'hypothèse que les individus investissent autant dans la production de fleurs mâles que de fleurs femelles. Cette hypothèse semble cohérente au vu de certains travaux qui ont montré une corrélation positive entre les ressources investies dans les fonctions mâle et femelle [112]. Les chênes étant des espèces monoïques strictes - c'est à dire que les inflorescences mâles et femelles sont séparées

mais portées par le même individu - nous pouvons néanmoins nous demander si ce compromis d'allocation de ressources entre fonctions mâle et femelle varie entre individus. Par exemple, il a été montré chez le cèdre de l'Atlas, une autre espèce monoïque faisant du masting, que l'investissement dans les fonctions mâle et femelle est très variable entre individus avec certains arbres investissant majoritairement dans l'un des deux sexes [293]. Le compromis pour l'allocation des ressources pourrait également varier au cours de la vie d'un individu. Des travaux menés chez le pin ponderosa, une espèce de résineux monoïque tout comme le chêne, ont montré que la proportion de branches portant des cônes femelles ou mâles variait au cours de la vie de l'individu [244]. D'après ces mêmes travaux, les jeunes arbres investissent plus dans la production de pollen, moins coûteuse en ressources [105], que dans celle de fleurs femelles.

À l'heure actuelle, peu d'études de terrain permettent cependant de tester ces hypothèses chez les chênes car cela nécessiterait la mise en place de suivis pluriannuels de la floraison mâle et femelle sur plusieurs individus. Affiner nos connaissances dans l'allocation à la floraison et plus précisément dans l'allocation à la floraison mâle et femelle semble être une étape importante pour la compréhension future du masting. Une autre étude menée sur le pin ponderosa a montré que la variabilité interannuelle de la production de pollen était plus faible que celle pour la production de fleurs femelles. Cette observation va dans le sens de l'hypothèse selon laquelle les arbres investissent chaque année dans la fonction mâle [294]. Cette hypothèse, si elle était vérifiée chez le chêne, serait à prendre en considération dans les travaux portant sur la limitation pollinique.

[293]: KROUCHI et al. (2004), « Year and tree effect on reproductive organisation of *Cedrus atlantica* in a natural forest »

[294]: MOONEY et al. (2011), « Masting in ponderosa pine »

4.5 D'une vision globale à une vision locale, prendre en compte la variabilité à plusieurs échelles

À l'heure actuelle, on explique environ seulement 16 % de la variabilité observée dans les patrons de fructification des chênes de régions tempérées [107]. Si l'ambition de cette thèse était au départ d'améliorer notre compréhension du masting via l'identification de nouveaux déterminants, notamment des variables météorologiques, je me suis rapidement heurtée à la complexité que représente l'identification de variables candidates (voir Annexe B). Les résultats présentés dans le cadre de cette thèse nous ont appris l'importance des conditions météorologiques locales. Dans ce contexte, il me semble que les futures études sur le masting devraient envisager de changer d'échelle pour étudier les déterminants de la floraison et de la fructification.

De l'importance de travailler à la bonne échelle spatiale

Les résultats des chapitres 1 et 3 soulignent la nécessité de prendre en compte la variabilité inter-populationnelle dans les études sur le masting. Jusqu'à présent beaucoup d'études sont en effet réalisées sur une population unique ou sur un petit nombre de populations situées dans des conditions climatiques similaires, ce qui ne permet pas de mettre

en évidence l'impact fort que des conditions climatiques contrastées peuvent avoir sur les patrons de masting [295].

Il pourrait alors être pertinent de chercher à identifier les déterminants du masting ainsi que les périodes de sensibilité à ces déterminants (comme par exemple la période de sensibilité au gel [189]) à l'échelle de la population et non de l'espèce. Une deuxième étape serait ensuite de comparer les résultats obtenus sur chaque population afin de mesurer l'ampleur de la variabilité inter-populationnelle. Cette approche en deux temps a été utilisée dans une étude récente qui a mis en évidence la forte variabilité qui pouvait exister entre populations de chênes dans la sensibilité aux conditions météorologiques [134]. D'après cette étude, l'identification d'un signal fort pour le lien entre production de fruits et variable climatique est dur à établir à l'échelle de l'espèce chez le chêne car les périodes de sensibilité à ces conditions environnementales peuvent varier de plusieurs mois entre populations.

Cette recherche des déterminants météorologiques à l'échelle de la population serait pertinente à mettre en oeuvre dans la continuité des travaux présentés dans cette thèse, notamment dans le cadre du chapitre 3. Travailler à l'échelle de la population permettrait ainsi de répondre à plusieurs objectifs : i) déterminer quelle fenêtre météorologique doit être considérée pour chaque population lorsque l'on s'intéresse aux conditions climatiques influençant la phénologie pollinique ou la limitation pollinique. ii) Mesurer les différences temporelles de sensibilité aux conditions météorologiques entre nos populations. iii) Calculer précisément les changements de températures qui ont été subis sur ces périodes par chacune des populations dans le contexte du changement climatique.

À une échelle spatiale encore plus fine, plusieurs études ont d'ores et déjà souligné la forte variabilité qui pouvait exister entre individus d'une même population, que ce soit pour la sensibilité aux conditions environnementales [202], ou pour la fécondité des individus [283]. Prendre en compte cette source de variabilité dans les études améliorerait sans doute notre compréhension du masting. Intégrer ce niveau de finesse dans les analyses nécessiterait cependant un effort supplémentaire dans les suivis de terrain qui sont pour beaucoup réalisés à l'échelle de la population et non de l'arbre. Le suivi de la dynamique de floraison et fructification exploité dans le cadre de ce travail de thèse pourrait permettre de mener de telles analyses.

De l'importance de travailler à la bonne échelle temporelle

Dans le cadre de ma thèse, j'ai eu la chance d'exploiter un suivi exceptionnel de l'effort de floraison et de fructification mené à l'échelle de l'arbre. Ce jeu de données offre un niveau de finesse supplémentaire, celui de la connaissance du stade d'avortement des items reproducteurs. Ainsi, les items reproducteurs collectés dans le cadre de ce suivi sont systématiquement analysés en laboratoire et le stade de développement de chaque item est identifié, de la fleur non fécondée au fruit mature (voir la description du suivi faite dans la section textitMatériel et méthodes). Le cycle reproducteur des arbres forestiers est constitué de nombreuses étapes pendant lesquelles des perturbations extérieures, telles que des perturbations liées aux conditions météorologiques, peuvent survenir.

[295]: CRONE et al. (2014), « Resource depletion, pollen coupling, and the ecology of mast seeding »

Du fait de l'accumulation de ces influences au cours du temps, il peut être difficile d'identifier *a posteriori* toutes les variables météorologiques ayant eu un impact sur le cycle reproducteur en analysant uniquement le nombre de fruits matures produits chaque année.

Un moyen plus efficace de détecter ces différents déterminants serait alors de travailler à une échelle temporelle plus fine en étudiant les différents stades de développement des fleurs et fruits et en cherchant les variables météorologiques susceptibles d'avoir causé l'arrêt du développement à ce stade précis. Ce genre d'approche a notamment été mise en oeuvre par Iris Le Roncé dans le cadre de ses travaux de thèse sur le masting du chêne vert. Elle a pu déterminer que le passage du stade fruit noué (stade initial de la formation du fruit qui correspond au moment où l'ovaire de la fleur se transforme en fruit après la fécondation) au stade fruit mature était une période particulièrement sensible chez le chêne vert.

Au cours de cette thèse, plusieurs approches ont été envisagées pour exploiter la finesse de notre jeu de données et ainsi comprendre, à chacun des stades de développement, quelles étaient la ou les variables météorologiques importantes à considérer (voir Annexe B). Parmi les approches envisagées l'approche par random forest me semble particulièrement pertinente pour répondre à cette question. Cette méthode, basée sur une approche de machine-learning, permet de mettre en évidence des relations de hiérarchie entre variables explicatives et de détecter ainsi l'influence de combinaisons de variables météorologiques. Lebourgeois et collaborateurs ont déterminé, grâce à cette méthode, que le meilleur modèle pour prédire la production de fruits chez le chêne était un modèle intégrant, entre autres, la température atmosphérique moyenne 16 jours après le début de la période de pollinisation ainsi que la température moyenne du mois d'avril [107].

Les changements d'échelle proposés ici offrent selon moi des perspectives intéressantes pour les futures études sur le masting, études qui pourraient permettre d'identifier de nouveaux déterminants du masting et ainsi contribuer à la construction de modèles capables de prédire de manière fine les fructifications et leur devenir dans le contexte du changement climatique.

4.6 Complexifier les modèles pour mieux comprendre le devenir du masting et de la régénération forestière dans le contexte du changement climatique

L'ambition initiale de ce projet de thèse, une fois les déterminants climatiques majeurs du masting des chênes identifiés, était de construire un modèle global du masting qui rassemble trois modèles majeurs : un modèle RBM permettant de simuler la dynamique de production des glands [152], un modèle permettant de simuler la réponse quotidienne des processus physiologiques de l'arbre aux conditions environnementales (phénologie, croissance et résistance au stress hydrique et thermique)(PHENOFIT) [296] et enfin, un modèle permettant de simuler

[296]: CHUINE et al. (2001), « Phenology is a major determinant of tree species range »

l'acquisition des ressources en carbone et azote au cours de l'année (CASTANEA)[297]. Si un tel projet n'a pas pu être mené à bien dans le cadre de ce travail, développer une approche de modélisation intégrative du masting me semble toujours être une étape importante si l'on veut être capable de prédire comment la dynamique de production de glands devrait évoluer dans les années à venir. J'aimerais détailler ici certains éléments qui me semblent importants à prendre en compte dans la perspective de la construction d'un tel modèle.

De la nécessité de modéliser la phénologie pollinique

À travers cette thèse j'ai pu mettre en évidence l'influence que pouvait avoir la phénologie pollinique sur le masting des chênes et notamment sur la limitation pollinique. Mes résultats confirment ceux de précédents travaux qui proposaient l'hypothèse selon laquelle la phénologie pollinique a un rôle clé dans le masting des chênes en contrôlant partiellement les conditions météorologiques expérimentées pendant la maturation et diffusion du pollen, influençant ainsi le niveau de stochasticité des dynamiques de fructification [180]. Intégrer la phénologie pollinique dans un modèle mécaniste du masting semble donc être une étape importante à franchir. J'ai entrepris, en collaboration avec Léa Keurincq dont la thèse porte sur la modélisation de la phénologie du chêne, une réflexion autour de ce projet. Si ce projet n'a pu aboutir pendant cette thèse, il devrait pouvoir être concrétisé prochainement au sein de l'équipe.

De la production de fruits au succès de régénération

Dans le cadre de ce travail, et au même titre qu'une large partie de la littérature sur le masting, nous nous sommes largement concentrés sur la production de fruits. Or, si l'on souhaite s'intéresser au devenir des forêts et de leur succès de régénération dans le contexte du changement climatique, la réflexion ne peut s'arrêter à la production des fruits. Plusieurs études attirent en effet notre attention sur le fait qu'une forte production de graines ne garantit pas nécessairement un fort succès de régénération. Comprendre les éléments pouvant impacter les étapes qui viennent après la production des fruits telle que la germination [298] ou le recrutement des descendants [204] me semble être un but important des années à venir. Cet objectif est d'autant plus important dans un contexte où le changement climatique et les modifications de pratiques de gestion pourraient interférer avec le bon déroulement de la régénération forestière [34].

Si l'on s'intéresse au succès de régénération des chênaies, il est important de connaître les espèces composant la communauté de consommateurs des glands (voir Annexe A) et de prendre en compte leur impact. Le contrôle des communautés de consommateurs est en effet une des pistes les plus mises en avant concernant les causes évolutives du masting. Malgré cela, l'impact des consommateurs est souvent négligé, que ce soit dans les études de terrain ou dans les approches de modélisation. La consommation des glands, notamment par les consommateurs spécifiques tels que les espèces du genre *Curculio*, a pourtant de lourdes conséquences sur la capacité de ces derniers à germer [184].

De précédents travaux menés dans l'équipe faisaient l'hypothèse, grâce à une approche de modélisation, que la dynamique de fructification

[297]: GUILLEMOT et al. (2017), « Environmental control of carbon allocation matters for modelling forest growth »

[298]: DOVČIAK et al. (2003), « Seed rain, safe sites, competing vegetation, and soil resources spatially structure white pine regeneration and recruitment »

des chênes pourrait demeurer assez stochastique ou au contraire devenir plus cyclique en fonction de l'évolution de la phénologie pollinique [180]. De tels changements pourraient avoir un impact majeur sur les communautés de consommateurs spécialistes [203]. Une dynamique plus cyclique pourrait entraîner une explosion démographique des consommateurs et une consommation de la majorité des glands produits chaque année. À l'inverse, une dynamique de fructification qui resterait stochastique pourrait permettre de maintenir le contrôle sur cette communauté. Au vu des enjeux en termes de régénération forestière, une modélisation conjointe de la dynamique des consommateurs et de la dynamique de fructification pourrait s'avérer utile et ouvrir de nouvelles perspectives pour la compréhension du masting et du devenir de la régénération forestière dans le contexte du changement climatique (voir Annexe C.2) [86].

4.7 Conclusion

Les résultats obtenus au cours de cette thèse apportent un nouvel éclairage sur le masting des chênes de régions tempérées et ouvrent de nouvelles perspectives pour l'étude de cette stratégie de reproduction. Dans un premier temps, la forte variabilité interannuelle de l'effort de floraison révèle l'importance de ce compartiment jusqu'ici peu étudié, soulignant ainsi la nécessité d'approfondir nos connaissances quant aux déterminants de l'allocation dans la floraison. De plus, une meilleure prise en compte de la variabilité inter-populationnelle et inter-individuelle pourrait permettre l'identification de nouveaux déterminants du masting des chênes et rendre possible le développement de modèles mécanistes plus fiables quant à leurs prédictions du devenir du masting dans le contexte du changement climatique. Au-delà de l'étude des déterminants influençant la production de fruits matures, la prise en compte des variables pouvant influencer le cycle reproducteur dans son ensemble, de l'initiation florale au recrutement des jeunes plants, pourrait permettre d'avoir une vision plus claire du devenir de la régénération des chênaies dans les années à venir. Les fortes variations mises en évidence concernant l'avancée de la phénologie pollinique en France au cours des 3 dernières décennies laissent présager des changements contrastés entre populations en réponse au changement climatique.

ANNEXES

Allométrie des tailles de rostres et partitionnement temporel de l'exploitation des glands

A

Au cours de ma thèse j'ai participé à des travaux portant sur l'analyse de la relation d'allométrie - c'est à dire le rapport de taille entre deux traits - entre la taille du corps et la taille du rostre chez des espèces parasites des glands. Les quatre principales espèces parasites des glands chez les chênes de régions tempérées appartiennent au genre *Curculio*. Ces espèces sont dotées d'un rostre, un appendice piqueur, qui permet aux femelles de forer un trou dans les glands avant de venir y pondre leurs oeufs [299]. On observe une très forte variabilité entre espèces dans la relation d'allométrie entre la taille du rostre et la taille du corps (voir Figure A.1). L'objectif de ce travail était de tester l'hypothèse selon laquelle cette forte variabilité de la relation d'allométrie taille du rostre - taille du corps pouvait être expliquée par un partitionnement temporel de la ponte chez ces quatre espèces.

[299]: BONAL et al. (2011), « Complex selection on life-history traits and the maintenance of variation in exaggerated rostrum length in acorn weevils »

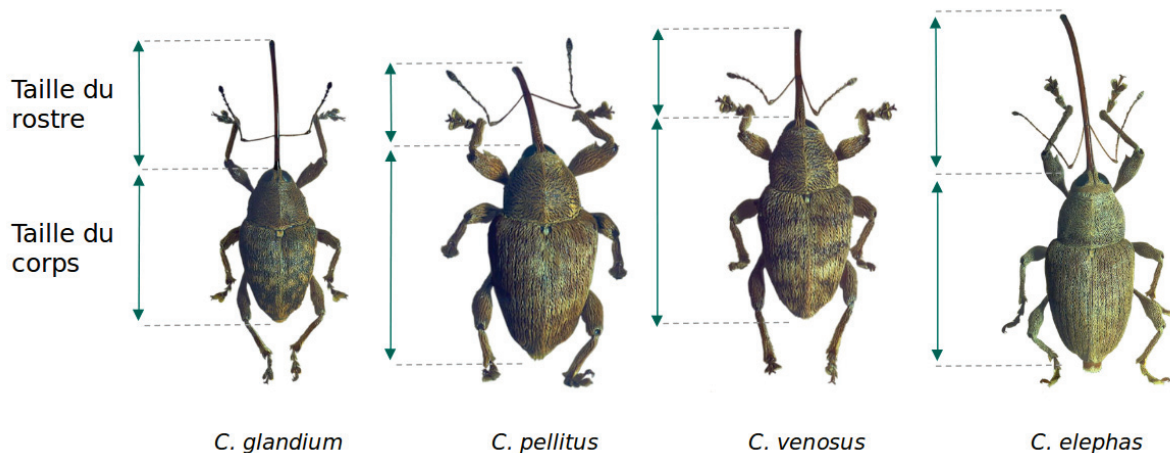


FIGURE A.1 – Illustration des différences de relation d'allométrie observées entre la taille du rostre et la taille du corps chez quatre espèces de Balanins parasites des glands chez les chênes sessiles et pédonculés. Crédits photos : Claude Schott.

Nous avons ainsi montré que les quatre espèces étudiées exploitent les glands à des moments différents au cours de la saison et que la relation d'allométrie entre taille du rostre et taille du corps est en lien avec la taille des fruits exploités. De plus, nous avons montré que l'espèce avec la plus petite taille de corps, *Curculio glandium*, possède la taille de rostre la plus variable. Cette forte variabilité entre individus de la même espèce peut-être expliquée par la longueur de la période de ponte. Cette dernière est plus longue que pour les trois autres espèces étudiées, ce qui conduit les différentes femelles *C. glandium* à exploiter des fruits de taille très variée.

Ce travail a donné lieu à une publication, dont je suis première autrice, dans la revue *Oecologia*. Une version en ligne de cet article peut-être trouvée via ce lien : <https://doi.org/10.1007/s00442-022-05249-x>. Ma contribution dans ce projet a porté sur les analyses, que j'ai réalisé en collaboration avec Marie-Claude Bel-Venner, ainsi que sur la rédaction de l'article en collaboration avec les autres co-auteurs.



The morphological allometry of four closely related and coexisting insect species reveals adaptation to the mean and variability of the resource size

E. Fleurot¹ · S. Venner¹ · P-F. Péliçon¹ · F. Débias¹ · M-C. Bel-Venner¹

Received: 14 April 2022 / Accepted: 22 August 2022

© The Author(s), under exclusive licence to Springer-Verlag GmbH Germany, part of Springer Nature 2022

Abstract

The size of organisms may result from various, sometimes antagonistic forces operating on distinct traits, within an evolutionary framework that may also be constraining. Morphological allometry, referring to the way trait size scales with body size, has been shown to reflect ecological adaptation to the mean size of the resource exploited. We examined the allometric relationships between rostrum and body size among four insect (*Curculio* spp.) specialists of oak acorns. In all four species, weevil females drill a hole with their rostrum prior depositing one or a few eggs inside the seed. The four weevil species, that coexist on the same individual trees, displayed partitioned egg-laying periods in the year, thereby encountering acorns of different size and maturation stage. We found marked differences in the allometric slope among females: species laying eggs late in the season had a steeper slope, leading to increasingly longer rostrum relative to body length, along with the mean size of the growing acorns. Females of the smallest species had the longest oviposition period and also had the steepest slope, which provided them with the most variable rostrum length, thereby matching the variable size of the resource through time. Our work highlights the need to consider not only the average size but also the degree of variability in resource size to understand the adaptive value of allometric relationships.

Keywords Rostrum size · Scaling relationship · Oak weevil · *Curculio* spp. · Egg-laying · Variability in resource size

Introduction

The ways the size of traits covaries with body size are a major issue in evolutionary ecology, and scaling relationships have been shown to result from various, sometimes opposite, selective forces operating on various traits, while being embedded in a conservative phylogenetic framework. Allometric relationships can be measured during growth (ontogenetic allometry), among individuals of the same population and status (static allometry), or between populations or species (evolutionary allometry) (Pélabon et al. 2014). Quantifying the impact of biomechanical, developmental or genetic constraints on trait expression (allometric

constraints) and that of functional optimisation (allometric adaptation) would help to understand the diversity of traits and reveal their evolutionary potential (Brakefield and Roskam 2006; Voje and Hansen 2013; Pélabon et al. 2014; Harrison 2015; Poe et al. 2021).

The evolution of morphological allometry has been extensively studied in sexual selection and has major impact on primary and secondary sexual traits (Green 1992; Baker and Wilkinson 2001; Mezey and Houle 2005; Kodric-Brown et al. 2006; Eberhard 2009; Eberhard et al. 2009; Houle et al. 2011; Voje et al. 2013; Lemaître et al. 2014; Pélabon et al. 2014; Hansen 2015). The traits of an organism may be subject to various selection pressures, which may lead to changes in their scaling relationship with body size and in the overall body shape. Such evolutionary changes have been shown to promote ecological adaptation to biophysical environmental features (e.g., shell shape characterizing distinct ecotypes in a snail, Hollander et al. 2006), or to the size of the exploited resource (Boag 1984; Toju and Sota 2006; Skandalis et al. 2017; Pigot et al. 2020). There is a paradox between the evolutionary potential of scaling relationships

Communicated by Klaus Fischer .

✉ M-C. Bel-Venner
marie-claude.venner@univ-lyon1.fr

¹ Laboratoire de Biométrie et de Biologie Évolutive, UMR-CNRS 5558, Université de Lyon, Université Claude Bernard Lyon 1, Villeurbanne, France

revealed in artificial selection experiments, and the very conserved size allometries observed on a broad taxonomic scale (Bolstad et al. 2015), suggesting that allometric constraints are responsible for preventing rapid divergent adaptation (Rombaut et al. 2022).

Most studies examining the scaling relationships between the traits involved in resource use, and discussing their adaptive value, have considered the average size and not the variability in the size of the items used. We explored the relationship between allometric size relationships in weevils (*Curculio* spp.) and the mean and variability of the resource used. Weevils provide a biological system well suited to study evolutionary aspects of morphological allometric relationships: they are phytophagous insects' specialist of plant host species, mainly nut seeds, which females use for oviposition. In a number of species, females cling to the nut to bore a hole with their rostrum before depositing one or a few eggs inside with their extended ovipositor (Donaldson 1992; Bonal et al. 2011; Zhang et al. 2021). Rostrum is an oral appendage notably elongated in Curculionid species (Davis 2017) and its size differs greatly among *Curculio* species, resulting from an ecological adaptation to the average size of mature seeds exploited (Hughes and Vogler 2004a). Previous studies suggest highly conserved scaling relationships between rostrum and body size among *Curculio* species (Bonal et al. 2011; Toju and Sota 2006; but see Donaldson 1992), with species or populations differing from each other in mean body size and/or rostrum-to-body size ratio. In this study, we examined the allometric relationships between rostrum and body length in four oak weevil species that are phylogenetically close to each other, coexist on the same trees, and are all specialised in exploiting oak acorns in which females lay their eggs and the larvae fully develop (Coutin 1992; Hughes and Vogler 2004b; Venner et al. 2011).

We first determined the size of oak acorns at the time each of the four species oviposit, then we tested which of the two opposite predictions the observed patterns most accurately fitted: (i) conserved scaling relationships among species and between males and females within species, provided that these are phylogenetically close to each other (Hughes and Vogler 2004b; Pélişson et al. 2011). Differences in rostrum size would then possibly occur as a consequence of mean differences between the weevil species in either body size or rostrum-to-body size ratios. This prediction would be in line with previous results found on weevil species (Toju and Sota 2006; Bonal et al. 2011). (ii) As these four species have partitioned oviposition period over the year (Pélişson et al. 2013), the oak acorns that females encounter should have distinct size characteristics (mean and variance), which could support distinct rostrum size and possibly distinct scaling relationship between rostrum and body size. Rostrum size would

be expected to increase, on average, as females lay eggs late in the season (i.e., into big nuts), and this should be accompanied by increased hypermetry in the rostrum vs body size relationship. In the species with the longest oviposition period, females are likely to encounter acorns of more variable size throughout the season; rostrum size should therefore be more variable between females, which would be achieved through either increased variability in body size or stronger hypermetry.

Materials and methods

Insect sampling

The weevil communities under study are composed of four closely related species (*Curculio elephas*, *C. glandium*, *C. pellitus*, *C. venosus*) infesting and competing for acorns of the same oak trees. Adults of three species (*C. pellitus*, *C. venosus* and *C. glandium*) emerge in April, in a rather synchronous way, which is 2–3 months before the earliest female was found ready to oviposit (Venner et al. 2011; Pélişson et al. 2012). Adults of the remaining species (*C. elephas*) emerge far later in the season, i.e., between the end of July and the beginning of August, and females are sexually receptive and ready to lay eggs into the acorns from their first day of emergence. Adults of all four species die at the end of the breeding season.

For all species, adults of both sexes were sampled over 5 years (2004–2009 except 2008) on 4~150–200 year-old sessile oak trees located in a fragmented, agricultural landscape near Lyon (France) (*Quercus petraea*: N 45°45'; E 5° 16'). Each year, we sampled insects on oak trees on a weekly basis from early April to mid-October, i.e., from the time when the first adult weevils emerge above ground until no more adult weevil could be trapped on two consecutive sampling sessions.

The weevils were live-trapped by consistently beating each of several branches with a wooden stick within 1 h after sunrise (Schauff 1986). Insect weevils that had fallen from the branches were collected on a textile sheet on the ground under the canopy, brought back to the laboratory in a cooling box, and their sex and species were identified on the basis of morphological criteria (Hoffmann 1954; Venner et al. 2011; Pélişson et al. 2013). Body and rostrum length were measured on the live-trapped insects to the nearest 0.1 mm using a binocular microscope (Zeiss stemi-C; Zeiss, Illkirch, France; magnification $\times 16$): body length was measured from the head—excluding the rostrum—to the end of the elytra covering the end of the abdomen, and rostrum was sized after being gently flattened.

Determination of the egg-laying period

To detect the onset of the breeding period for each species, two females of each species were randomly selected, whenever available, at each sampling session in 2009. These females were dissected under a binocular microscope and their total oocytes were counted (mature and immature). We also checked the presence of spermatozoa in the spermathecae of females using DAPI staining (DiAminido Phenyl Indol). For each spermatheca, we used a 20 µl staining solution (15 µl of Vectashield without DAPI blended with 5 µl of Vectashield with DAPI) to fix the coverslip on the glass slide. Following staining, each sample was stored 2 days at 4 °C in the dark before checking the presence of sperm with a fluorescence microscope (Imager Z1 AxioCam). The onset of the breeding period was set for each species as the day when the first female had chorionated eggs and sperm in her spermatheca. The end of the breeding season was the day when the last female was sampled on the trees. After discarding females trapped outside their breeding period, we calculated the laying period for each species as the time interval when 90% of the females were trapped (5–95 percentiles).

Acorn sampling

As the acorns used for oviposition by female oak weevils grow and mature throughout the season, their size was likely to differ depending on the species and its oviposition period. In 2009, we collected oak acorns from the branches of the trees weekly from mid-June, i.e., from fruit initiation until the 2 October, when no more fruit could be found on the branches and the very last female weevils were caught. At each sampling session, 15 healthy (i.e., unparasitized) acorns were randomly selected and brought back to the laboratory. The acorns were removed from their cups whenever feasible, measured with an electronic caliper to the nearest 0.1 mm for their maximum length (L1), and their maximum diameter taken along two perpendicular axes (L2 and L3).

We estimated their volume considering acorns as ellipsoids, computing the formulae

$$volume = \frac{4}{3} \times \pi \times \frac{L_1}{2} \times \frac{L_2}{2} \times \frac{L_3}{2}.$$

We used the cubic root of the estimated acorn volume for subsequent analyses, since it was in the same dimension unit as body or rostrum length of insects, for comparative purposes. At the first two sampling sessions, the acorns were too immature to be removed from their cup prior to being sized, yet these dates were outside the

egg-laying period for any of the weevil species, thereby allowing unbiased analyses of the fruit size.

Statistical treatment

We used a non-parametric Kruskal–Wallis test to detect interspecific differences in the egg-laying period, using the Julian date of capture of fertile females of each species as the variable of interest. We also used Bartlett's test on the same variable to see if these periods could vary in duration between species.

We set up a general model to test whether the allometric relationships between rostrum and body length are likely to differ between the four weevil species, between males and females within the same species, or whether the inter-sexual differences depend on the species considered. To this end, we fitted linear relationships between log-transformed rostrum and body lengths, testing the effect of sex, species, and their interaction using ANCOVA (Pélabon et al. 2014; Kilmer and Rodríguez 2017). We then tested for interspecific differences in the scaling relationship between rostrum and body length in males and females separately, to detect possible sex-specific differences. We estimated the allometric coefficients between rostrum and body length from the most complete model and calculated their 95% confidence intervals.

We also examined a possible non-linear allometric relationship between rostrum and body length in females. For each species, we selected the best-fitted model out of five models, based on AIC values: Neutral, Segmented Neutral (single step model), Linear (already fitted in the previous section), Quadratic, and Segmented (with a single breakpoint estimated, separating the two best-fitted linear regression models).

We examined whether the variability in weevil size could be linked to that of acorn size: we computed for each weevil sex and species the coefficient of variation of rostrum length, body length, and the rostrum-to-body length ratio, which we plotted against the coefficient of variation of the acorn size at the time acorns were used by each species. 95% confidence intervals were computed for these values by means of bootstrapping, a resampling method robust to the actual non-normal distribution of the statistic (Hinkley 1988).

All analyses were performed with the R free software environment, using the 'boot' and 'segmented' packages in addition to the basic functionalities (R core team 2018).

Results

Seasonal distribution of oviposition, size of acorns at oviposition, and size of females of the four oak weevil species

The females of all four species laid their eggs into oak acorns at very different times of the year (Fig. 1a; Table S1;

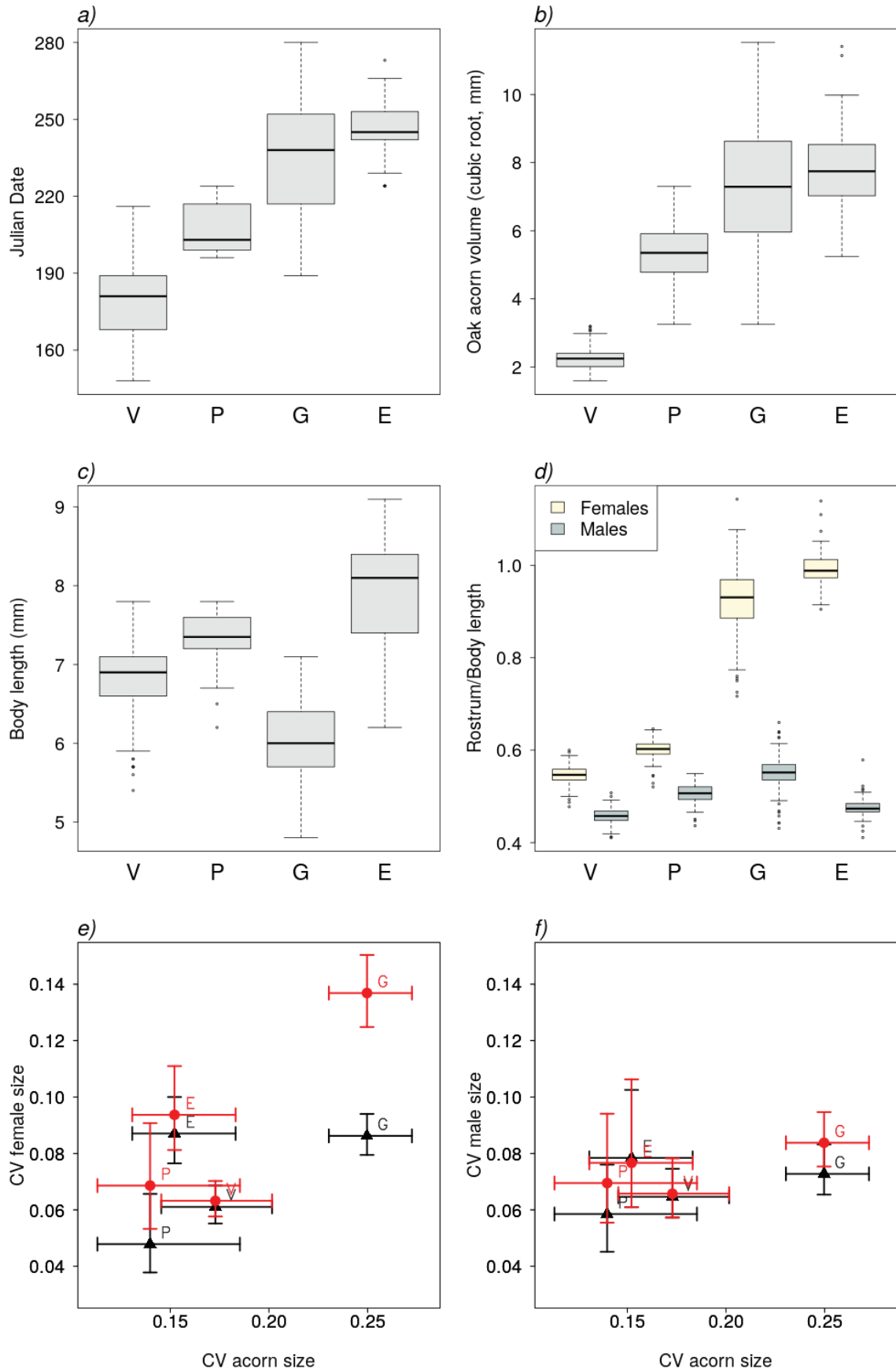


Fig. 1 a Seasonal time partitioning of egg-laying and **b** size characteristics of the oak acorns at the time of egg-laying by females belonging to each of the four oak weevil species (*C. venosus* (V), *C. pellitus* (P), *C. glandium* (G), and *C. elephas* (E)), **c** body length of females of the four weevil species, **d** species and sex differences in the rostrum-to-body length ratio, **e** variability in the size of females as a function of the variability in the size of acorns at the time of egg-laying per species, and **f** idem for males. Coefficients of variation of the rostrum (red dots) and body (black triangles) size are shown together with their 95% confidence intervals

Kruskal–Wallis test: $\chi^2 = 332.4$, $df = 3$, $P < 2.2 \times 10^{-16}$) and the laying period was very variable (Bartlett test: $\chi^2 = 103.72$, $df = 3$, $P < 2.2 \times 10^{-16}$).

Females of all four species exhibited distinct size characteristics (Table 1; ANOVA test of the effect of species on body length variation: $F_{obs} = 310.9$, $df = 3$ and 569, $P < 0.0001$; $R^2 = 0.62$), and due to the temporal sharing of the resource, laid eggs into oak acorns of very different sizes (Fig. 1b; Table S2; Kruskal–Wallis test: $\chi^2 = 194.3$, $df = 3$, $P < 2.2 \times 10^{-16}$; Bartlett test: $\chi^2 = 150.2$, $df = 3$, $P < 2.2 \times 10^{-16}$). *C. glandium* and *C. elephas* are the smallest and largest species, respectively (Fig. 1c). All four species were similarly ranked for both rostrum length and average acorn size at oviposition. Considering the ratio of rostrum-to-body length, however, the females of *C. glandium* almost reached the maximum values of *C. elephas* (Fig. 1d), while *C. venosus* and *C. pellitus* (the two early species that oviposit in small fruits) had much lower ratio values.

C. glandium was the species where females had the most variable rostrum-to-body length ratio (Table 1; Bartlett's test: $\chi^2 = 186$, $df = 3$, $P < 0.0001$), and the highest coefficient of variation of rostrum length while experiencing the greatest variation in acorn size (Fig. 1e, dots). Their body size was not especially variable, compared to other female species (Fig. 1e, triangles). Males *C. glandium* did not show any particular variability, neither in their rostrum nor their body size (Fig. 1f).

Allometric relationships between rostrum and body length as a function of species and sex

The linear relationship between log-transformed rostrum and body length differed significantly between the four species and the two sexes, indicating different allometry rules in this group (Table 2a). Considering females and males separately, the slope of the regression statistically differed among females but not among males (Table 2b, 2c).

Sex differences

In two of the four species, i.e., *C. elephas* and *C. glandium*, females showed a significantly greater allometric slope than males (*C.g.*: 0.606 ± 0.067 (estimated

difference \pm s.e.), $t = 9.07$, $P < 0.0001$; *C.e.*: 0.278 ± 0.107 , $t = 2.61$, $P = 0.0091$), while no significant difference was found between the two sexes for *C. venosus* and *C. pellitus* (*C.v.*: 0.008 ± 0.090 , $t = 0.09$, $P = 0.93$; *C.p.*: 0.204 ± 0.207 , $t = 0.99$, $P = 0.32$). Overall, within each of the four species, females had a longer rostrum than males at the same body size (Fig. 2 A–D) and had a greater rostrum-to-body length ratio compared to conspecific males (ANCOVA: Species:Sex interaction, $F_{obs} = 1226.5$, $df = 3$ and 943, $P < 2.2 \times 10^{-16}$). The largest differences between the two sexes were found for the species *C. glandium* and *C. elephas* (Table S3, Fig. 2C, D).

Interspecific differences among females

Only *C. glandium* females showed marked hypermetry between rostrum and body length (Table 3, Fig. 2), while *C. elephas* and *C. pellitus* females did not deviate statistically from the isometric relationship and while *C. venosus* females showed hypometry. All species showed a monotonic linear static allometry between rostrum and body length (see Table S4, Fig. 3), with the exception of *C. glandium* females which fitted a segmented linear model with a single breakpoint dividing the sample into 45 and 173 females further assigned to the 'small-bodied' and 'large-bodied' groups, respectively (Fig. 3 and S1; $R^2 = 0.79$).

In *C. glandium*, small-bodied females experienced greater increase in their rostrum length for a given variation in body size than did large-bodied females ('small-bodied' group, slope = 1.968 [1.53–2.41; 95% CI]; 'large-bodied' group, slope = 1.236 [1.07–1.40; 95% CI]; ANOVA, interaction body length \times group size on rostrum size: $F_{obs} = 9.54$, $df = 1$ and 214, $P = 0.0023$). Large *C. glandium* females, being consistently smaller than *C. elephas* females, had on average a greater slope value than *C. elephas* females (ANOVA, interaction body length \times species: $F_{obs} = 5.56$, $df = 1$ and 261, $P = 0.02$). The size of *C. glandium* females at the time of their capture did not vary during the egg-laying period (see fig S2).

Discussion

Allometry rules between traits of organisms are usually highly conserved between related species, which is acknowledged to be the result of constraints or stabilizing selection (Pélabon et al. 2014; Bolstad et al. 2015; Uyeda et al. 2017; Marcy et al. 2020). Examining the scaling relationships between rostrum and body size in four species of phytophagous insects of the genus *Curculio*, we found strong divergences between species despite being phylogenetically closely related, coexisting and dependent on the same resource. Our results suggest that rostrum size may evolve, as well as its relationship with body size, towards an

Table 1 Size characteristics of females from the four oak weevil species

	<i>n</i>	Rostrum size (mm)		Body size (mm)		Rostrum-to-body size ratio	
		Mean	Sd	Mean	Sd	Mean	Sd
<i>C. venosus</i>	221	3.73	0.24	6.83	0.42	0.546	0.020
<i>C. pellitus</i>	42	4.38	0.30	7.31	0.35	0.599	0.028
<i>C. glandium</i>	218	5.57	0.76	6.00	0.52	0.925	0.070
<i>C. elephas</i>	92	7.84	0.74	7.90	0.69	0.993	0.037

Table 2 Analysis of variance of models testing the effects of sex, species, and their interaction in the relationships between log-transformed rostrum length and body length: (a) full model ($R^2=0.97$), (b) females only ($R^2=0.968$), and (c) males only ($R^2=0.729$)

a) Full Model sex*species						
	Df	Sum of squares	Mean square	F value	P	
Body length (log)	1	15.649	15.65	5953.6	<2.2e-16	
Species	3	36.07	12.02	4574.4	<2.2e-16	
Sex	1	30.60	30.60	11642.8	<2.2e-16	
Body length (log): Species	3	1.42	0.47	179.5	<2.2e-16	
Body length (log): Sex	1	0.016	0.016	6.1	0.01375	
Species: Sex	3	8.60	2.87	1090.6	<2.2e-16	
Body length (log): Species: Sex	3	0.083	0.028	10.5	8.4e-07	
Residuals	935	2.46	0.003			
b) Females only						
Body length (log)	1	4.77	4.77	1829.4	<2.2e-16	
Species	3	40.28	13.43	5148.6	<2.2e-16	
Body length (log): Species	3	0.22	0.07	28.4	<2.2e-16	
Residuals	565	1.47	0.0026			
c) Males only						
Body length (log)	1	1.48	1.48	556.3	<2.2e-16	
Species	3	1.23	0.41	153.6	<2.2e-16	
Body length (log): Species	3	0.0049	0.0016	0.6	0.6066	
Residuals	370	0.98	0.0027			

optimized use of the acorns whose mean size and variance differ according to their period of exploitation by the insect species.

The weevils of the genus *Curculio* are mostly host plant specialists and constitute an ecologically diverse group, and it has been shown that the rostrum size of females belonging to this genus has evolved with the size of the mature seeds of the host plant (Hughes and Vogler 2004a). At the intraspecific level, female rostrum size has been shown to coincide with the average thickness of plant tissue that females must drill through before oviposition, consistent with the high adaptive value of this female trait associated with oviposition behavior (Toju and Sota 2006; Toju 2008). Here, we found marked differences in mean rostrum size, paralleling the seasonal partitioning of oviposition that encompasses the period of acorn growth and maturation (Pélissier et al. 2013). Species that oviposited earlier in the season, on small and immature fruits, had smaller rostrums than those that oviposited later, on larger fruits. Our results suggest that the seasonal partitioning of the oviposition period, which leads

to strong differences in fruit size at oviposition, promoted a divergent evolution of rostrum size among coexisting species, amplified by distinct scaling relationships between this trait and body size.

In this study, the consistent hypometry found in males contrasted with the diversity of the scaling relationships observed in females of the four weevil species, suggesting that the rostrum size of females may be under divergent selection. Rostrum length in females may ultimately be determined by the morphological attributes of the seeds—and/or their variability—at the time these are exploited. The early laying species *C. venosus* showed hypometric relationships: large females had a relatively smaller rostrum than small females, a conserved trait that may be optimal for laying eggs into small, immature fruits. Females of the later species, *C. elephas*, did not differ statistically in their slope from *C. pellitus*, but had the longest rostrum size for a given body size. In *C. elephas* females, the largest of the four oak weevil species, rostrum is proportional to body size, allowing them to excavate a deep hole to reach the base of

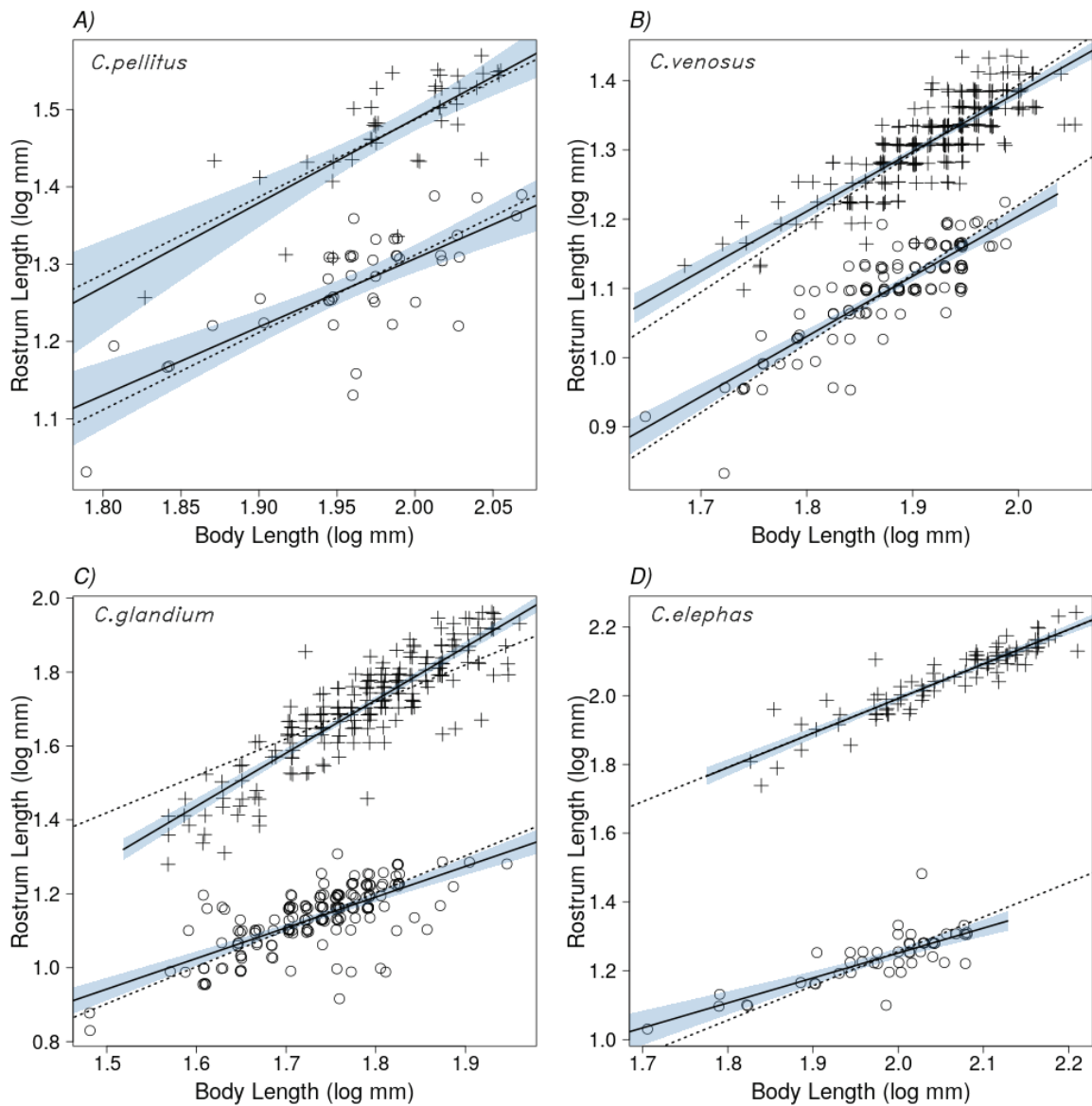


Fig. 2 Allometric relationship between rostrum and body length in females (cross) and males (open circles) of the four oak weevil species: **A** *C. elephas*, **B** *C. glandium*, **C** *C. pellitus*, and **D** *C. venosus*. Data are log-transformed. Linear regression models are shown (full

lines) with their confidence interval (95%, grey shade). Dotted dark lines in the panels **A-D** have a slope of 1 and pass through the mean points for males and females, for illustrative purposes

Table 3 Estimated parameters of the allometric relationship between rostrum and body length (log-transformed values) of males and females of the four oak weevil species

	Sex	Sample size	Intercept	Slope (s.e)	Slope CI 95%
<i>C. venosus</i>	Male	119	- 0.533	0.869 (0.071) ^a	[0.728;1.009]
<i>C. pellitus</i>	Male	43	- 0.460	0.883 (0.130) ^a	[0.628;1.138]
<i>C. glandium</i>	Male	167	- 0.303	0.830 (0.054) ^a	[0.723;0.937]
<i>C. elephas</i>	Male	49	- 0.199	0.725 (0.088) ^a	[0.550;0.901]
<i>C. venosus</i>	Female	221	- 0.338	0.861 (0.055) ^{a,b}	[0.752;0.970]
<i>C. pellitus</i>	Female	42	- 0.687	1.087 (0.161) ^{a,b}	[0.772;1.403]
<i>C. glandium</i>	Female	218	- 0.861	1.436 (0.040) ^c	[1.358;1.514]
<i>C. elephas</i>	Female	92	- 0.015	1.003 (0.060) ^b	[0.886;1.121]

Letters in uppercase indicate statistically distinct slope values

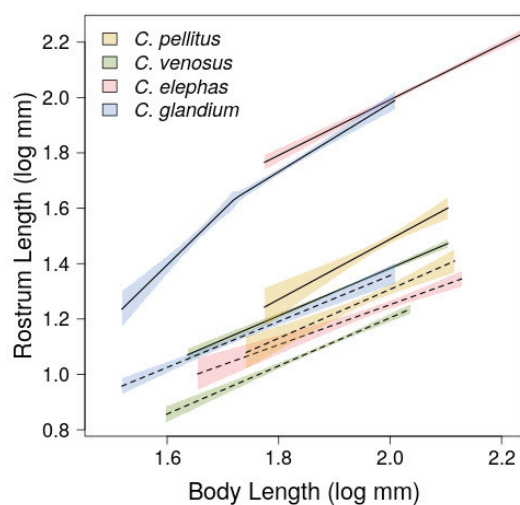


Fig. 3 Allometric relationship between rostrum and body length in males (dotted lines) and females (full lines) of all four species. Only the model is shown (linear regression estimates together with their CI 95%) for clarity purpose

large, mature acorns where they lay their eggs (Merville et al. 2014).

Of the four weevil species, *C. glandium* females had the steepest allometric slope of rostrum versus body size, higher by 32 to 66% than females of the other three *Curculio* species. Furthermore, *C. glandium* females are the only ones for which the non-linear scaling relationship best-fitted the observations: females above a threshold body size experienced shallower, yet still hypermetric slope. Such hypermetry gives females exaggerated variability in rostrum size relative to body size, and the ability to infest acorns of different sizes and developmental stages. Of the four weevil species, *C. glandium* females exhibited the greatest variability in rostrum size, but not body size, suggesting stabilizing selection on body size and/or stronger selectional direction on trait than on body size (Blanckenhorn 2000; Bonduriansky and Day 2003).

Our results differ from those described by Bonal et al. (2011) who found that *C. glandium* and *C. elephas* females had the same relationship between rostrum and body length (slope and intercept), suggesting that the longer rostrum of *C. elephas* was merely due to their greater body size. Their study may differ from ours in three ways: (i) data were not log-transformed, (ii) the insect weevil populations were trapped on different oak species, with *Q. ilex* and *Q. humilis* producing smaller mature fruits than those produced by *Q. petraea* studied here, and (iii) rostrum size is adjusted to elytron length, not body length as in our study. Still, their results seem consistent with a possible non-linear scaling relationship in *C. glandium* females (Fig. 1 of Bonal et al.

2011), similar to our results, although the non-linearity of the relationship was not tested in their study.

All four weevil species are specialists of oak acorns, a resource whose availability is highly fluctuating from year to year (Schermer et al. 2019, 2020). In years of low fruit abundance, early species should have an advantage, because they exploit the resource first: their small rostrum allows them to lay eggs optimally in these small, immature fruits. In years of high fruit abundance, late weevil species would benefit most as they lay eggs in safe, large, mature acorns with their large rostrum. A series of low and high fruiting years would then alternately favor early and late ovipositing females. In contrast to the other species, *C. glandium* females have a prolonged oviposition period, and also show the most variable rostrum length, afforded by a strong hypermetry with their body size. The heterogeneity of rostrum length among individuals may result from a bet-hedging strategy, induced by maternal effects: the variable number of eggs laid per acorn should lead to variable larval mass and adult size, and females would then have offspring with highly variable rostrum size. In this sense, the hypermetry found in *C. glandium* females would favor risk spreading, allowing the same genotype to efficiently exploit the resource earlier or later in the season, depending on the quantity of acorns available, which varies from year to year. Future investigations are needed to assess whether females in this species do select acorns assortatively with their own size and/or whether egg-laying efficiency varies according to the degree of assortment between the acorns and their own size.

Our study reveals diverse scaling relationships between rostrum and body size in females of four phylogenetically related species: this suggests divergent evolution of the allometric rules underlying morphological traits in this group of insects. Scaling relationships between traits and body size in insects have been experimentally shown to evolve in response to direct selection (Bolstad et al. 2015). From a broader perspective, the responsiveness of allometric relationships can have a decisive impact on the assembly of species within communities. Body size is often considered sufficient to summarize the ecological niche of competing species, given that many traits covary with body size, and mainly differentiate species in the way they interact with each other and with the environment (Ritchie 2009; Almaraz and Oro 2011; Mancini et al. 2014; Ofstad et al. 2016). Our work, however, calls for going beyond body size by reconsidering species of similar size but with distinct allometric relationships that could generate cryptic niche partitioning, thereby stabilizing their coexistence. In that sense, the variability of the size of the resource shared by the species may have a major impact on divergent evolution of morphological allometry, ecological niche partitioning, and species assemblage.

Supplementary Information The online version contains supplementary material available at <https://doi.org/10.1007/s00442-022-05249-x>.

Acknowledgements We are grateful to Adrien Merville and Benjamin Rey for their help in sampling insects in the field.

Author contributions statement MCBV, PFP and SV: conceived and designed the experiment. FD and PFP: performed the field work, PFP and MCBV: measured the insects. EF and MCBV: analyzed the data. EF, SV, and MCBV: wrote the manuscript.

Funding This study was funded by the NRA Program FOREPRO (ANR-19-CE32-0008).

Availability of data and materials The datasets used and/or analyzed during the current study are available from the corresponding author on reasonable request.

Code availability Not applicable.

Declarations

Conflict of interest The authors declare that they have no conflict of interest.

Ethical approval All applicable institutional and/or national guidelines for the care and use of animals were followed.

Consent to participate All patients included in this study gave written informed consent to participate in this research.

Consent for publication All patients provided written informed consent to publish the data contained within this article.

References

- Almaraz P, Oro D (2011) Size-mediated non-trophic interactions and stochastic predation drive assembly and dynamics in a seabird community. *Ecology* 92:1948–1958. <https://doi.org/10.1890/11-0181.1>
- Baker RH, Wilkinson GS (2001) Phylogenetic analysis of sexual dimorphism and eye-span allometry in stalk-eyed flies (Diopsidae). *Evolution* 55:1373–1385. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2001.tb00659.x>
- Blanckenhorn WU (2000) The evolution of body size: what keeps organisms small? *Q Rev Biol* 75:385–407. <https://doi.org/10.1086/393620>
- Boag PT (1984) Growth and allometry of external morphology in Darwin's finches (*Geospiza*) on Isla Daphne Major, Galapagos. *J Zool* 204:413–441. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1984.tb02380.x>
- Bolstad GH, Cassara JA, Márquez E et al (2015) Complex constraints on allometry revealed by artificial selection on the wing of *Drosophila melanogaster*. *Proc Natl Acad Sci USA* 112:13284–13289. <https://doi.org/10.1073/pnas.1505357112>
- Bonal R, Espelta JM, Vogler AP (2011) Complex selection on life-history traits and the maintenance of variation in exaggerated rostrum length in acorn weevils. *Oecologia* 167:1053–1061. <https://doi.org/10.1007/s00442-011-2036-7>
- Bonduriansky R, Day T (2003) The evolution of static allometry in sexually selected traits. *Evolution* 57(11):2450–2458. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2003.tb01490.x>
- Brakefield PM, Roskam JC (2006) Exploring evolutionary constraints is a task for an integrative evolutionary biology. *Am Nat* 168:4–13. <https://doi.org/10.1086/509049>
- Coutin R (1992) Original characteristics of the evolving cycles of some European weevil species: *Curculio elephas* Gyll, *C nucum* L, *C glandium* Marsh, *C venosus* Grav and *C villosus* F In: *Memoires de la Societe Royale Belge d' Entomologie* (Belgium). *Memoires van de Koninklijk Belgische Vereniging voor Entomologie* 35:259–266
- Davis SR (2017) The weevil rostrum (coleoptera: curculionoidea): internal structure and evolutionary trends. *Bull Am Mus Nat Hist* 416:1–76. <https://doi.org/10.1206/0003-0090-416.1.1>
- Donaldson JS (1992) Adaptation for oviposition into concealed cycad ovules in the cycad weevils *Antliarhinus zamiae* and *A. signatus* (Coleoptera: Curculionoidea). *Biol J Linn Soc* 47:23–35. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1992.tb00653.x>
- Eberhard WG (2009) Static allometry and animal genitalia. *Evolution* 63:48–66. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2008.00528.x>
- Eberhard W, Rodriguez RL, Polihronakis M (2009) Pitfalls in understanding the functional significance of genital allometry. *J Evol Biol* 22:435–445. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2008.01654.x>
- Green AJ (1992) Positive allometry is likely with mate choice, competitive display and other functions. *Anim Behav* 43:170–172. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(05\)80086-7](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(05)80086-7)
- Hansen TF (2015) *Evolutionary Constraints*. Oxford University Press
- Harrison JF (2015) Evolvability and nonevolvability of allometric slopes. *Proc Natl Acad Sci USA* 112:13426–13427. <https://doi.org/10.1073/pnas.1517621112>
- Hinkley DV (1988) Bootstrap methods. *J R Stat Soc Series B* 50:321–337. <https://doi.org/10.1111/j.2517-6161.1988.tb01731.x>
- Hoffmann A (1954) *Faune de France. Coleopteres Curculionides, (Deuxième partie)*. P. Lechevalier, Paris, France
- Hollander J, Adams DC, Johannesson K (2006) Evolution of adaptation through allometric shifts in a marine snail. *Evolution* 60:2490–2497. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2006.tb01884.x>
- Houle D, Pélabon C, Wagner GP, Hansen TF (2011) Measurement and meaning in biology. *Q Rev Biol* 86:3–34. <https://doi.org/10.1086/658408>
- Hughes J, Vogler AP (2004a) Ecomorphological adaptation of acorn weevils to their oviposition site. Query ID="Q2" Text="a, b process is done in reference.Please check." *Evolution* 58:1971–1983. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2004.tb00483.x>
- Hughes J, Vogler AP (2004b) The phylogeny of acorn weevils (genus *Curculio*) from mitochondrial and nuclear DNA sequences: the problem of incomplete data. *Mol Phylogenet Evol* 32:601–615. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2004.02.007>
- Kilmer JT, Rodriguez RL (2017) Ordinary least squares regression is indicated for studies of allometry. *J Evol Biol* 30:4–12. <https://doi.org/10.1111/jeb.12986>
- Kodric-Brown A, Sibly RM, Brown JH (2006) The allometry of ornaments and weapons. *Proc Natl Acad Sci USA* 103:8733–8738. <https://doi.org/10.1073/pnas.0602994103>
- Lemaître J-F, Vanpé C, Plard F, Gaillard J-M (2014) The allometry between secondary sexual traits and body size is nonlinear among cervids. *Biol Lett* 10:20130869
- Mancini P, Hobson K, Bugoni L (2014) Role of body size in shaping the trophic structure of tropical seabird communities. *Mar Ecol Prog Ser* 497:243–257. <https://doi.org/10.3354/meps10589>
- Marcy AE, Guillerme T, Sherratt E et al (2020) Australian rodents reveal conserved cranial evolutionary allometry across 10 million years of murid evolution. *Am Nat* 196:755–768. <https://doi.org/10.1086/711398>

- Merville A, Vallier A, Venner S et al (2014) Determining the instar of a weevil larva (Coleoptera: curculionidae) using a parsimonious method. *Eur J Entomol*. 111:567–573
- Mezey JG, Houle D (2005) The dimensionality of genetic variation for wing shape in *Drosophila melanogaster*. *Evolution* 59:1027–1038. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2005.tb01041.x>
- Ofstad EG, Herfindal I, Solberg EJ, Sæther B-E (2016) Home ranges, habitat and body mass: simple correlates of home range size in ungulates. *Proc R Soc B* 283:20161234. <https://doi.org/10.1098/rspb.2016.1234>
- Pélabon C, Fimat C, Bolstad GH et al (2014) Evolution of morphological allometry. *Ann NY Acad Sci* 1320:58–75. <https://doi.org/10.1111/nyas.12470>
- Péllisson PF, Henri H, Bel-Venner MC et al (2011) Identification at the larval stage of four *Curculio* species coexisting on oak trees using PCR-RFLP. *Entomol Exp Appl* 138:77–82. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2010.01077.x>
- Péllisson P-F, Bel-Venner M-C, Rey B et al (2012) Contrasted breeding strategies in four sympatric sibling insect species: When a proovigenic and capital breeder copes with a stochastic environment. *Funct Ecol* 26:198–206. <https://doi.org/10.2307/41428802>
- Péllisson P-F, Bernstein C, François D et al (2013) Dispersal and dormancy strategies among insect species competing for a pulsed resource. *Ecol Entomol* 38:470–477. <https://doi.org/10.1111/een.12038>
- Pigot AL, Sheard C, Miller ET et al (2020) Macroevolutionary convergence connects morphological form to ecological function in birds. *Nat Ecol Evol* 4:230–239. <https://doi.org/10.1038/s41559-019-1070-4>
- Poe S, Donald LAH, Anderson C (2021) What constrains adaptive radiation? Documentation and explanation of under-evolved morphologies in *Anolis* lizards. *Proc R Soc B* 288:20210340. <https://doi.org/10.1098/rspb.2021.0340>
- R Core Team (2018). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. [URL https://www.R-project.org/](https://www.R-project.org/).
- Ritchie ME (2009) Scale, Heterogeneity, and the Structure and Diversity of Ecological Communities. Princeton University Press
- Rombaut LMK, Capp EJR, Cooney CR et al (2022) Allometric conservatism in the evolution of bird beaks. *Evol Lett* 6:83–91. <https://doi.org/10.1002/evl3.267>
- Schauff ME (1986) Collecting and preserving insects and mites: Tools and techniques, Systematic Entomology Laboratory
- Schermer É, Bel-Venner M, Fouchet D et al (2019) Pollen limitation as a main driver of fruiting dynamics in oak populations. *Ecol Lett* 22:98–107. <https://doi.org/10.1111/ele.13171>
- Schermer É, Bel-Venner M, Gaillard J et al (2020) Flower phenology as a disruptor of the fruiting dynamics in temperate oak species. *New Phytol* 225:1181–1192. <https://doi.org/10.1111/nph.16224>
- Skandalis DA, Segre PS, Bahlman JW et al (2017) The biomechanical origin of extreme wing allometry in hummingbirds. *Nat Commun* 8:1047. <https://doi.org/10.1038/s41467-017-01223-x>
- Toju H (2008) Fine-scale local adaptation of weevil mouthpart length and camellia pericarp thickness: altitudinal gradient of a putative arms race. *Evolution* 62:1086–1102. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2008.00341.x>
- Toju H, Sota T (2006) Adaptive divergence of scaling relationships mediates the arms race between a weevil and its host plant. *Biol Lett* 2:539–542. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2006.0514>
- Uyeda JC, Pennell MW, Miller ET et al (2017) The evolution of energetic scaling across the vertebrate tree of life. *Am Nat* 190:185–199. <https://doi.org/10.1086/692326>
- Venner S, Péllisson P-F, Bel-Venner M-C et al (2011) Coexistence of insect species competing for a pulsed resource: toward a unified theory of biodiversity in fluctuating environments. *PLoS ONE* 6:e18039. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0018039>
- Voje KL, Hansen TF (2013) Evolution of static allometries: adaptive change in allometric slopes of eye span in stalk-eyed flies. *Evolution* 67:453–467. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2012.01777.x>
- Voje KL, Hansen TF, Egset CK et al (2013) Allometric constraints and the evolution of allometry. *Evolution* 68:866–885. <https://doi.org/10.1111/evo.12312>
- Zhang G, Guo W, Wang X et al (2021) Structural comparison of the rostra of two species of weevils coexisting on *Ailanthus altissima*: the response to ecological demands of egg deposition. *Ecol Evol* 21:101. <https://doi.org/10.1186/s12862-021-01824-7>

Springer Nature or its licensor holds exclusive rights to this article under a publishing agreement with the author(s) or other rightsholder(s); author self-archiving of the accepted manuscript version of this article is solely governed by the terms of such publishing agreement and applicable law.

La partie immergée de l'iceberg : d'autres approches sont possibles pour étudier le masting

B

Cette thèse est centrée sur l'analyse exploratoire de deux jeux de données inédits. En ce sens, elle a fait l'objet de nombreux essais-erreurs et m'a conduit à envisager de nombreuses pistes de recherche qui ont parfois été abandonnées en cours de route au profit d'autres pistes plus prometteuses. J'aimerais retracer brièvement ici ces quelques pistes qui n'ont pas permis d'envisager une valorisation à court terme mais qui m'ont aidée à découvrir les données et à développer des compétences méthodologiques que je pourrais mobiliser dans d'autres contextes. Ces travaux m'ont également permis de mûrir ma réflexion et ont de ce fait contribué aux résultats présentés dans les trois chapitres de cette thèse. Pour finir, au vu des résultats préliminaires qui ont pu être dégagés avec ces approches, il me semble que celles-ci pourraient être reprise à l'avenir ou servir de base à de nouvelles approches.

Mesurer l'impact de la limitation des ressources

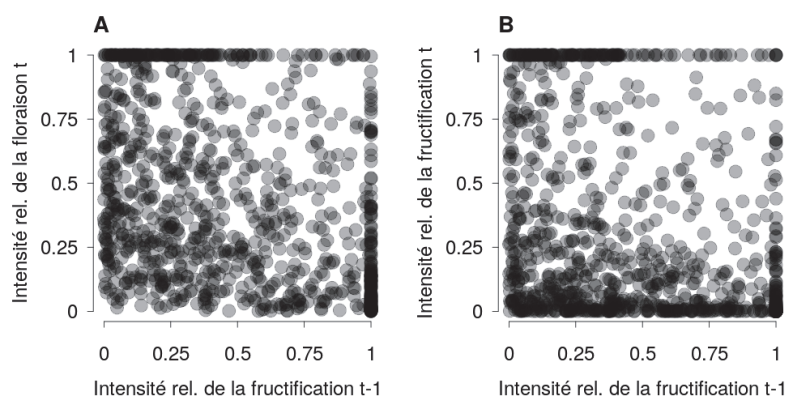


FIGURE B.1 – Mise en évidence de l'existence d'un effet de limitation des ressources chez le chêne sessile. Cette limitation des ressources est visible pour A) l'intensité relative de la floraison l'année t et B) l'intensité relative de la fructification l'année t lorsque l'on représente ces variables en fonction de l'intensité relative de la fructification l'année t-1. Chaque point représente la production d'un arbre une année. Les variables relatives ont été calculées pour chaque arbre en divisant le nombre de fleurs (respectivement de fruits) produites chaque année par le nombre maximum de fleurs (respectivement de fruits) produites au cours du suivi.

Une hypothèse centrale des modèles de budget de ressources (RBM) utilisés pour modéliser le masting est l'existence d'une déplétion des ressources. Cela signifie qu'un événement de reproduction une année entraîne la consommation de ressources qui seront alors moins disponibles pour la reproduction l'année précédente. Un argument en faveur de cette hypothèse est l'existence d'une forte corrélation négative (ou auto-corrélation négative) entre l'intensité de la reproduction une année et l'intensité de la reproduction l'année suivante. L'existence de cette forte auto-corrélation négative a été mise en évidence chez les chênes de régions tempérées pour la production de pollen et de fruits [119]. Dans la littérature, la floraison chez les chênes et notamment la floraison femelle est traditionnellement présentée comme quelque chose de peu variable d'une année à l'autre. Les arbres produiraient donc des fleurs en grande quantité chaque année, la production de celles-ci n'étant pas coûteuse. Afin de tester cette hypothèse, nous avons utilisé une approche graphique simple ainsi que des modèles linéaires mixtes sur les données de suivi de la floraison et de la fructification du chêne sessile. Ces approches nous ont permis de mettre en évidence que l'intensité de la floraison une année donnée (voir figure B.1 panel a), tout comme l'intensité de la

fructification (voir figure B.1 panel b) est négativement influencée par l'intensité de la production de fruits l'année passée.

Ce résultat suggère l'existence d'une limitation des ressources impactant aussi bien la production de fruits que de fleurs chez le chêne sessile. Ce résultat intéressant permet de remettre en question la vision classique de la floraison comme un élément peu coûteux chez le chêne (fait écho aux résultats présentés dans le *Chapitre 1*). De nouvelles analyses seraient nécessaires pour, par exemple, prendre en compte l'influence du taux de fructification de l'année précédente sur l'investissement dans la floraison l'année suivante.

Utiliser une approche graphique sans *a priori* pour détecter l'influence de variables météorologiques

Une des ambitions premières de ces travaux de thèse était d'identifier de nouveaux déterminants du masting chez le chêne sessile et plus particulièrement des déterminants liés aux conditions climatiques. Nous souhaitions pour cela mettre à profit la grande finesse du suivi de terrain mis en place au sein du laboratoire, suivi qui quantifie le stade de développement des items reproducteurs collectés. Afin d'identifier les variables météorologiques susceptibles d'avoir causé l'avortement à chacun des stades quantifiés, j'ai construit une approche graphique permettant de représenter de manière automatisée le nombre d'items reproducteurs collectés pour un stade de développement (exemple le stade fleurs avant nouaison) en fonction de conditions climatiques mensuelles (exemple la température moyenne d'avril, voir figure B.2). Cet algorithme permettait ainsi de passer en revue de manière rapide l'influence potentielle de diverses conditions météorologiques (température moyenne, précipitation etc.), mesurées pour chacun des mois de l'année. Cette approche, assez grossière, s'est révélée plutôt fastidieuse à analyser. Le suivi utilisé distingue 7 stades de développement pour les items reproducteurs et nous avons accès à 7 variables météorologiques, calculées pour chaque mois de l'année. De plus, les résultats étaient assez difficiles à interpréter car ils reposaient sur une interprétation graphique subjective.

Approche par random forest pour identifier l'influence de variables météorologiques

Face aux difficultés rencontrées avec l'approche graphique sans *a priori*, nous nous sommes tournés vers une approche par random forest pour essayer d'identifier, là encore sans *a priori*, les variables météorologiques qui pourraient influencer le cycle reproducteur chez le chêne sessile. Les random forest sont basés sur une approche de machine learning. À partir d'un ensemble de variables explicatives et d'une variable réponse, cette méthode teste de nombreuses combinaisons de variables (ou arbres de décision) afin d'identifier quelle combinaison est la plus pertinente pour expliquer la variable réponse. La force de cette approche est qu'elle ne nécessite pas de définir en amont la nature des relations qui peuvent exister entre une variable réponse et une variable explicative (relation linéaire, quadratique etc.). De plus, cette méthode permet d'identifier des interactions entre variables explicatives. Cette méthode permet de passer en revue un très grand nombre de variables et de

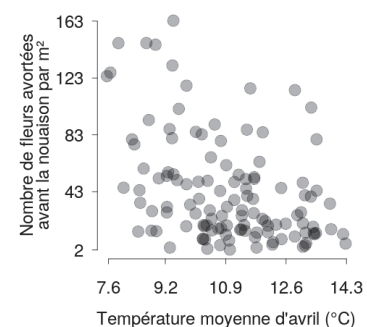


FIGURE B.2 – Illustration de l'utilisation de l'approche graphique sans *a priori* pour la recherche des déterminants météorologiques du masting chez le chêne sessile. On représente ici la relation entre la température moyenne d'avril (en abscisse) et le nombre de fleurs avortées avant la nouaison (transformation de l'ovaire en fruit après fécondation) (en ordonnée). Chaque point représente le nombre moyen par m² de fleurs avortées avant la nouaison à l'échelle de la population.

combinaisons de variables de manière automatisée. Là encore, c'est cette grande diversité de variables climatiques à considérer qui s'est révélée difficile à interpréter biologiquement et qui a conduit à l'abandon de cette approche. L'utilisation de cette méthode nous a néanmoins permis de retrouver des résultats connus comme par exemple l'influence des températures d'avril sur le taux de fructification [180]. Ce résultat est encourageant et laisse penser que l'approche est prometteuse et fonctionne sur nos données. Il pourrait donc être intéressant pour de futurs travaux de la reprendre, avec un nombre de variables candidates plus réduit, pour identifier de nouveaux déterminants du masting, peut-être en adoptant une approche à l'échelle de la population cette fois-ci.

Construction d'un modèle bayésien du masting

Un modèle de budget de ressources (RBM) permettant de simuler des dynamiques de fructification pour les chênes de régions tempérées a été développé il y a quelques années au sein de mon laboratoire [152]. Ce modèle est un modèle mécaniste qui repose sur plusieurs hypothèses comme par exemple celle de l'existence d'un mécanisme de limitation des ressources empêchant la production d'importantes quantités de fruits deux années de suite. Les relations modélisées dans ce modèle RBM ont été établies sur la base d'autres modèles décrits dans la littérature ou de résultats issus d'analyses de données [119]. Si ce modèle permet de générer des dynamiques de fructification cohérentes avec celles observées sur le terrain, il repose néanmoins sur des hypothèses fortes, imposées au moment de la conception du modèle. Une des ambitions de ce projet de thèse a ainsi été de construire un modèle bayésien du masting qui permettrait de simuler les dynamiques interannuelles de l'effort de floraison, de fructification et de taux de fructification. L'avantage des modèles bayésiens est d'estimer les paramètres d'intérêt (par exemple l'effet des températures d'avril sur la qualité de diffusion du pollen dans l'air) sans pour autant leur imposer des valeurs prédéfinies. Ce modèle aurait notamment dû intégrer les déterminants météorologiques identifiés par l'approche random forest.

Construction d'un modèle multi-état du masting du chêne sessile

Comme décrit précédemment, le suivi de la floraison et de la fructification mené au sein de mon laboratoire a pour avantage de quantifier le stade de développement de tous les items reproducteurs collectés dans l'année. Une telle finesse permet ainsi de quantifier la probabilité de transition (ou d'avortement) entre les différents stades de développement. Afin d'exploiter toute la richesse de ce jeu de données, nous avons envisagé d'utiliser un modèle multi-état qui est un type de modèle couramment utilisé dans des domaines comme la cancérologie ou l'épidémiologie. Ces modèles offrent la possibilité d'étudier l'évolution d'un sujet à travers différents états (exemple le statut d'un patient : sain, malade, en rémission etc.) et de se focaliser sur le risque d'apparition d'évènements perturbateurs (exemple contamination ou seconde infection) à chacun des états. Les différents états sont clairement définis au préalable dans ces modèles (dans notre cas il s'agit des stades de développement). Cette approche se recoupe avec celle décrite précédemment

(le modèle bayésien envisagé ne modélisait pas l'entièreté des stades de développement) et aurait pu, je pense, être extrêmement intéressante à mener. Une étape d'identification des variables climatiques d'intérêt pour chacun des stades de développement serait néanmoins nécessaire avant d'envisager de reprendre cette approche. Celle-ci me semble prometteuse dans une optique de prédiction de l'intensité annuelle de la fructification des chênes, une connaissance qui est notamment très demandée par les gestionnaires forestiers. Les connaissances actuelles sur le masting ne permettent, au mieux, de prédire l'intensité d'une fructification que quelques semaines avant la chute des fruits [120]. Une compréhension plus fine du cycle reproducteur dans son ensemble, couplée à un suivi des conditions climatiques pendant l'année pourraient peut-être permettre d'améliorer nos capacités de prédiction.

Co-encadrement de stages

C

Pendant ma thèse j'ai eu la chance de co-encadrer deux stages de master avec mon directeur de thèse. Ces deux expériences m'ont permis d'avoir un aperçu de ce qu'est l'encadrement et m'ont également permis de m'intéresser à des sujets de recherche voisins du mien. Ces derniers m'ont, je pense, permis de mûrir mes réflexions sur mon propre sujet de thèse et m'ont apporté une vision à plus large échelle du masting et de ses conséquences. Je détaille ci-dessous les thématiques ainsi que les résultats principaux de ces deux stages.

- C.1 Comparaison des dynamiques de masting chez deux espèces Européennes 123
- C.2 Masting et contrôle des communautés de consommateurs, une approche de modélisation 124

C.1 Comparaison des dynamiques de masting chez deux espèces Européennes

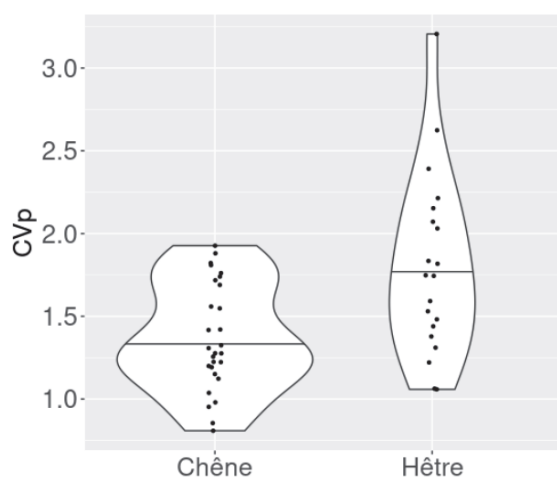


FIGURE C.1 – Comparaison de la variabilité interannuelle (CV_p) de la production de fruits chez les chênes de régions tempérées et le hêtre commun. On représente ici un point par site suivi. La forme des boîtes traduit la distribution des données. Crédit : Léa Keurinck.

Le premier de ces stages a été réalisé par Léa Keurinck en 2021 durant sa deuxième année de master et avait pour titre "**Dynamiques cycliques vs. stochastiques de la reproduction des plantes pérennes : le rôle de la phénologie florale**". Ce stage portait sur la comparaison de la phénologie pollinique ainsi que des dynamiques interannuelles de production de pollen et de fruits de deux groupes d'espèces Européennes : les chênes de régions tempérées et le hêtre commun. Ce stage s'est pour cela appuyé sur la base de données polliniques fournie par le Réseau National de Surveillance Aérobiologique (voir *matériel et méthodes*). La base de données RENECOFOR a également été étudiée. Cette dernière, collectée par le réseau Européen pour les suivis forestiers, suit la production de fruits de différentes essences forestières entre 1994 et 2007 (dont les chênes sessiles et pédonculés ainsi que le hêtre) sur différentes placettes réparties à travers la France [300].

Ce travail a, entre autres, permis de montrer que les dynamiques de production de fruits sont plus cycliques chez le hêtre que chez les chênes de régions tempérées (voir Figure C.1). Ce travail suggère également que la phénologie pollinique des chênes est plus sensible aux conditions environnementales que celle du hêtre. Pendant ce stage, mon rôle a essentiellement été de fournir un appui technique en construisant en

[300]: ULRICH (1995), « Le réseau renecofor »

amont la base de données polliniques qui a été exploitée mais aussi en fournissant certains codes nécessaires à la réalisation des analyses. J'ai également participé aux réunions d'échanges autour des résultats et contribué à la relecture du rapport de stage.

C.2 Masting et contrôle des communautés de consommateurs, une approche de modélisation

Le deuxième stage que j'ai eu la chance de co-encadrer a été effectué par Emma Acacia en 2022 à l'occasion de sa première année de master. Son stage s'intitulait "**Reproduction du chêne et contrôle des insectes consommateurs de fruits : Approche par la modélisation**" et portait sur la construction d'un modèle mécaniste de la dynamique des communautés de Balanins parasites des glands. Ce travail s'est en parti appuyé sur un modèle de budget de ressources, pré-existant dans l'équipe, permettant de simuler la production de glands d'une population de chênes sur de nombreuses années [152]. Le modèle de dynamique des communautés de consommateurs a quant à lui été intégralement conçu par Emma, en s'appuyant toutefois sur de précédents travaux de stage qui avaient été menés au sein de l'équipe. Ce stage a permis de mettre en évidence le rôle clé que pouvait jouer la stochasticité de la fructification dans le contrôle des communautés de parasites telle que celle présente chez les chênes de régions tempérées et composée de quatre espèces de Balanins. En effet, ces espèces pouvant effectuer des diapauses plus ou moins longues, une stratégie de fructification régulière ou trop cyclique ne saurait être pertinente biologiquement pour les arbres, leurs fructifications se retrouvant systématiquement lourdement parasitées (voir Figure C.2)

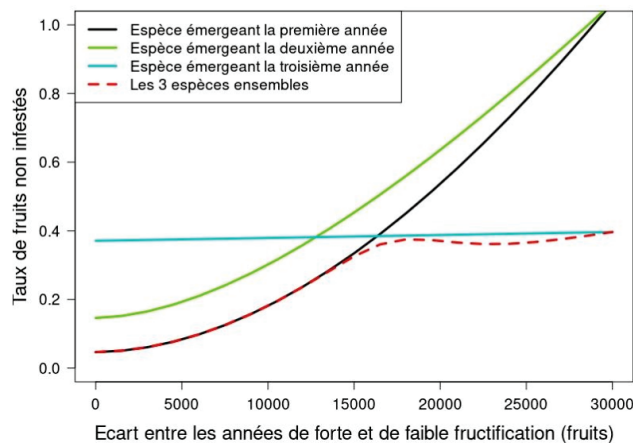


FIGURE C.2 – Illustration du taux de fruits non infestés en fonction de la variabilité interannuelle des fructifications du chêne (CV_p), lorsque la fréquence des bonnes années de production de fruits est de 3 ans. Ces résultats sont issus du modèle simulant la dynamique de communauté de trois espèces parasites des glands, ces espèces diffèrent les unes des autres par le nombre d'années de diapause qu'elles sont capables de faire. Voir la boîte 5 en introduction pour une illustration de ce modèle. Le nombre moyen de fruits produits est constant, seule l'amplitude entre les bonnes et les mauvaises années varie. Le taux moyen de fruits non infestés a été mesuré après chaque simulation. Crédit : Emma Acacia.

Pendant ce stage mon rôle a été de faire tourner le modèle de budget de ressources permettant de simuler les dynamiques de fructification qui ont alimenté le modèle construit par Emma. J'ai par ailleurs apporté un soutien technique en fournissant certains codes nécessaires à la réalisation d'analyses statistiques. J'ai également participé aux réunions d'échanges autour des résultats et ai contribué à la relecture du rapport de stage.

Bibliography

- [1] Gordon B. BONAN. « Forests and Climate Change : Forcings, Feedbacks, and the Climate Benefits of Forests ». In : *Science* 320.5882 (13 juin 2008), p. 1444-1449. DOI : [10.1126/science.1155121](https://doi.org/10.1126/science.1155121). (Visité le 18/02/2023) (cf. p. 1, 3).
- [2] Ministerial Conference on the PROTECTION OF FORESTS IN EUROPE - FOREST EUROPE. *FOREST EUROPE, 2020 : State of Europe's Forests 2020*. Ministerial Conference on the Protection of Forests in Europe - FOREST EUROPE, déc. 2020, p. 394 (cf. p. 1).
- [3] Millenium Ecosystem ASSESSMENT. *Ecosystem and Human Well-being : Opportunities and Challenges for Business and Industry*. Washington, DC : Island Press, 2005 (cf. p. 1).
- [4] G. DAILY. « Introduction : What Are Ecosystem Services? » In : *Nature's Services : Societal Dependence on Natural Ecosystems*. Island Press. Washington DC, 1997, p. 1-10 (cf. p. 1).
- [5] Bojie FU et al. « Linking ecosystem processes and ecosystem services ». In : *Current Opinion in Environmental Sustainability* 5.1 (mars 2013), p. 4-10. DOI : [10.1016/j.cosust.2012.12.002](https://doi.org/10.1016/j.cosust.2012.12.002). (Visité le 06/05/2023) (cf. p. 1).
- [6] Yude PAN et al. « A Large and Persistent Carbon Sink in the World's Forests ». In : *Science* 333.6045 (19 août 2011), p. 988-993. DOI : [10.1126/science.1201609](https://doi.org/10.1126/science.1201609). (Visité le 07/03/2023) (cf. p. 1, 3).
- [7] David W. PEARCE. « The Economic Value of Forest Ecosystems ». In : *Ecosystem Health* 7.4 (déc. 2001), p. 284-296. DOI : [10.1046/j.1526-0992.2001.01037.x](https://doi.org/10.1046/j.1526-0992.2001.01037.x). (Visité le 06/05/2023) (cf. p. 1).
- [8] Paul K DAYTON. « Toward an understanding of community resilience and the potential effects of enrichments to the benthos at McMurdo Sound, Antarctica ». In : *Proceedings of the colloquium on conservation problems in Antarctica*. Blacksberg, VA, 1972, p. 81-96 (cf. p. 2).
- [9] Aaron M. ELLISON et al. « Loss of foundation species : consequences for the structure and dynamics of forested ecosystems ». In : *Frontiers in Ecology and the Environment* 3.9 (nov. 2005), p. 479-486. DOI : [10.1890/1540-9295\(2005\)003\[0479:L0FSCF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1540-9295(2005)003[0479:L0FSCF]2.0.CO;2). (Visité le 08/03/2023) (cf. p. 2).
- [10] Sonja KIVINEN et al. « A keystone species, European aspen (*Populus tremula* L.), in boreal forests : Ecological role, knowledge needs and mapping using remote sensing ». In : *Forest Ecology and Management* 462 (avr. 2020), p. 118008. DOI : [10.1016/j.foreco.2020.118008](https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118008). (Visité le 15/04/2023) (cf. p. 2).
- [11] Scott R. LOARIE et al. « The velocity of climate change ». In : *Nature* 462.7276 (déc. 2009), p. 1052-1055. DOI : [10.1038/nature08649](https://doi.org/10.1038/nature08649). (Visité le 16/04/2023) (cf. p. 2, 3).
- [12] Simon L. LEWIS et Mark A. MASLIN. « Defining the Anthropocene ». In : *Nature* 519.7542 (mars 2015), p. 171-180. DOI : [10.1038/nature14258](https://doi.org/10.1038/nature14258). (Visité le 16/04/2023) (cf. p. 2).
- [13] Lesley HUGHES. « Biological consequences of global warming : is the signal already apparent? » In : *Trends in Ecology & Evolution* 15.2 (fév. 2000), p. 56-61. DOI : [10.1016/S0169-5347\(99\)01764-4](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(99)01764-4). (Visité le 16/04/2023) (cf. p. 2).
- [14] METEOFRANCE. *6e rapport du GIEC : que faut-il retenir?* 20 mars 2023. URL : <https://meteofrance.com/actualites-et-dossiers-0/6e-rapport-du-giec-que-faut-il-retenir> (cf. p. 2).
- [15] Afif HEDHLY, José I. HORMAZA et María HERRERO. « Global warming and sexual plant reproduction ». In : *Trends in Plant Science* 14.1 (jan. 2009), p. 30-36. DOI : [10.1016/j.tplants.2008.11.001](https://doi.org/10.1016/j.tplants.2008.11.001). (Visité le 30/03/2023) (cf. p. 2).
- [16] METEOFRANCE. *Ressource en eau, sécheresses et changement climatique*. 21 mars 2023. URL : <https://meteofrance.com/changement-climatique/observer/changement-climatique-eau-et-secheresses> (cf. p. 2).

- [17] Jesse A. LOGAN, Jacques RÉGNIÈRE et James A. POWELL. « Assessing the impacts of global warming on forest pest dynamics ». In : *Frontiers in Ecology and the Environment* 1.3 (avr. 2003), p. 130-137. DOI : [10.1890/1540-9295\(2003\)001\[0130:ATI0GW\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1540-9295(2003)001[0130:ATI0GW]2.0.CO;2). (Visité le 16/04/2023) (cf. p. 2).
- [18] Edward E. BERG et al. « Spruce beetle outbreaks on the Kenai Peninsula, Alaska, and Kluane National Park and Reserve, Yukon Territory : Relationship to summer temperatures and regional differences in disturbance regimes ». In : *Forest Ecology and Management* 227.3 (juin 2006), p. 219-232. DOI : [10.1016/j.foreco.2006.02.038](https://doi.org/10.1016/j.foreco.2006.02.038). (Visité le 16/04/2023) (cf. p. 2).
- [19] Jeffrey A. HICKE et al. « Changing temperatures influence suitability for modeled mountain pine beetle (*Dendroctonus ponderosae*) outbreaks in the western United States : CLIMATE CHANGE AND INSECT OUTBREAKS ». In : *Journal of Geophysical Research : Biogeosciences* 111 (G2 juin 2006), n/a-n/a. DOI : [10.1029/2005JG000101](https://doi.org/10.1029/2005JG000101). (Visité le 16/04/2023) (cf. p. 2).
- [20] Barbara J. BENTZ et al. « Climate Change and Bark Beetles of the Western United States and Canada : Direct and Indirect Effects ». In : *BioScience* 60.8 (sept. 2010), p. 602-613. DOI : [10.1525/bio.2010.60.8.6](https://doi.org/10.1525/bio.2010.60.8.6). (Visité le 16/04/2023) (cf. p. 2).
- [21] Jianbang GAN. « Risk and damage of southern pine beetle outbreaks under global climate change ». In : *Forest Ecology and Management* 191.1 (avr. 2004), p. 61-71. DOI : [10.1016/j.foreco.2003.11.001](https://doi.org/10.1016/j.foreco.2003.11.001). (Visité le 16/04/2023) (cf. p. 2).
- [22] Jinho AHN et al. « Atmospheric CO₂ over the last 1000 years : A high-resolution record from the West Antarctic Ice Sheet (WAIS) Divide ice core : CO₂ OVER THE LAST 1000 YEARS ». In : *Global Biogeochemical Cycles* 26.2 (juin 2012), n/a-n/a. DOI : [10.1029/2011GB004247](https://doi.org/10.1029/2011GB004247). (Visité le 16/04/2023) (cf. p. 2).
- [23] H.-O RAMA et al. *Climate Change 2022 : Impacts, Adaptation and Vulnerability Working Group II Contribution to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Août 2022 (cf. p. 2, 3).
- [24] Rodolfo DIRZO et al. « Defaunation in the Anthropocene ». In : *Science* 345.6195 (25 juill. 2014), p. 401-406. DOI : [10.1126/science.1251817](https://doi.org/10.1126/science.1251817). (Visité le 04/04/2023) (cf. p. 2).
- [25] Gerardo CEBALLOS et al. « Accelerated modern human-induced species losses : Entering the sixth mass extinction ». In : *Science Advances* 1.5 (5 juin 2015), e1400253. DOI : [10.1126/sciadv.1400253](https://doi.org/10.1126/sciadv.1400253). (Visité le 04/04/2023) (cf. p. 2).
- [26] William R. L. ANDEREGG et al. « Tree mortality from drought, insects, and their interactions in a changing climate ». In : *New Phytologist* 208.3 (nov. 2015), p. 674-683. DOI : [10.1111/nph.13477](https://doi.org/10.1111/nph.13477). (Visité le 16/04/2023) (cf. p. 2).
- [27] OXFAM. *Populations contraintes de fuir : des séplacements exacerbés par le changement climatique*. 12 fév. 2019. URL : https://www.oxfamfrance.org/wp-content/uploads/2019/11/Brief-media-01_d%C3%A9plac%C3%A9s-climatiques-Dec-2019_pdf-1.pdf (cf. p. 2).
- [28] FRANCEINFO et AFP. « Le coût des catastrophes naturelles en France en 2022 évalué à 10 milliards d'euros par France Assureurs, un record depuis 1999 ». In : *Franceinfo* (26 jan. 2023). (Visité le 26/01/2023) (cf. p. 3).
- [29] Camille PARMESAN. « Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change ». In : *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 37.1 (1^{er} déc. 2006), p. 637-669. DOI : [10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110100](https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110100). (Visité le 09/03/2023) (cf. p. 3).
- [30] Joseph HUGHES et Alfried P. VOGLER. « Ecomorphological Adaptation of Acorn Weevils to Their Oviposition Site ». In : *Evolution* 58.9 (2004). Number : 9_eprint : <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1111/j.0014-3820.2004.tb00483.x>, p. 1971-1983. DOI : [10.1111/j.0014-3820.2004.tb00483.x](https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2004.tb00483.x). (Visité le 10/10/2021) (cf. p. 3).
- [31] Terry L. ROOT et al. « Fingerprints of global warming on wild animals and plants ». In : *Nature* 421.6918 (jan. 2003), p. 57-60. DOI : [10.1038/nature01333](https://doi.org/10.1038/nature01333). (Visité le 09/03/2023) (cf. p. 3, 78).
- [32] Joanna KIJOWSKA-OBERC et al. « Adaptation of Forest Trees to Rapidly Changing Climate ». In : *Forests* 11.2 (21 jan. 2020), p. 123. DOI : [10.3390/f11020123](https://doi.org/10.3390/f11020123). (Visité le 14/04/2023) (cf. p. 3).

- [33] Marco PATACCA et al. « Significant increase in natural disturbance impacts on European forests since 1950 ». In : *Global Change Biology* (12 déc. 2022), gcb.16531. DOI : [10.1111/gcb.16531](https://doi.org/10.1111/gcb.16531). (Visité le 13/12/2022) (cf. p. 3).
- [34] Daniel C. DEY et al. « Barriers to natural regeneration in temperate forests across the USA ». In : *New Forests* 50.1 (jan. 2019), p. 11-40. DOI : [10.1007/s11056-018-09694-6](https://doi.org/10.1007/s11056-018-09694-6). (Visité le 10/10/2022) (cf. p. 3, 19, 21, 105).
- [35] Office National des FORÊTS. *L'ONF prépare l'avenir des forêts publiques*. 7 sept. 2020. URL : <https://www.onf.fr/vivre-la-foret/raconte-moi-la-foret/comprendre-la-foret/foret-et-changement-climatique/+7a2::lonf-prepare-lavenir-des-forets-publiques.html> (cf. p. 3, 4).
- [36] Craig D. ALLEN, David D. BRESHEARS et Nate G. McDOWELL. « On underestimation of global vulnerability to tree mortality and forest die-off from hotter drought in the Anthropocene ». In : *Ecosphere* 6.8 (août 2015), art129. DOI : [10.1890/ES15-00203.1](https://doi.org/10.1890/ES15-00203.1). (Visité le 16/04/2023) (cf. p. 3, 14).
- [37] Phillip J. van MANTGEM et al. « Widespread Increase of Tree Mortality Rates in the Western United States ». In : *Science* 323.5913 (23 jan. 2009), p. 521-524. DOI : [10.1126/science.1165000](https://doi.org/10.1126/science.1165000). (Visité le 16/04/2023) (cf. p. 3, 18).
- [38] Office National des FORÊTS. *Changement climatique et dépérissement : pourquoi il faut agir en forêt*. 14 sept. 2022. URL : <https://www.onf.fr/vivre-la-foret/raconte-moi-la-foret/comprendre-la-foret/foret-et-changement-climatique/+1544::deperissements-et-changement-climatique.html> (visité le 27/01/2023) (cf. p. 3).
- [39] Nate G. McDOWELL et al. « Pervasive shifts in forest dynamics in a changing world ». In : *Science* 368.6494 (29 mai 2020), eaaz9463. DOI : [10.1126/science.aaz9463](https://doi.org/10.1126/science.aaz9463). (Visité le 29/03/2023) (cf. p. 3).
- [40] Thomas CAIGNARD et al. « Increasing spring temperatures favor oak seed production in temperate areas ». In : *Scientific Reports* 7.1 (déc. 2017), p. 8555. DOI : [10.1038/s41598-017-09172-7](https://doi.org/10.1038/s41598-017-09172-7). (Visité le 21/09/2022) (cf. p. 4, 9, 19, 95).
- [41] Sven MUTKE, Javier GORDO et Luis GIL. « Variability of Mediterranean Stone pine cone production : Yield loss as response to climate change ». In : *Agricultural and Forest Meteorology* 132.3 (oct. 2005), p. 263-272. DOI : [10.1016/j.agrformet.2005.08.002](https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2005.08.002). (Visité le 16/04/2023) (cf. p. 4).
- [42] R. OVERGAARD, P. GEMMEL et M. KARLSSON. « Effects of weather conditions on mast year frequency in beech (*Fagus sylvatica* L.) in Sweden ». In : *Forestry* 80.5 (24 oct. 2007), p. 555-565. DOI : [10.1093/forestry/cpm020](https://doi.org/10.1093/forestry/cpm020). (Visité le 16/04/2023) (cf. p. 4, 10, 19).
- [43] O. BYKOVA et al. « Water deficit disrupts male gametophyte development in *Quercus ilex* ». In : *Plant Biology* 20.3 (mai 2018). Sous la dir. de S. PFAUTSCH, p. 450-455. DOI : [10.1111/plb.12692](https://doi.org/10.1111/plb.12692). (Visité le 20/09/2022) (cf. p. 4, 9, 98).
- [44] I. M. PÉREZ-RAMOS et al. « Mast seeding under increasing drought : results from a long-term data set and from a rainfall exclusion experiment ». In : *Ecology* 91.10 (oct. 2010), p. 3057-3068. DOI : [10.1890/09-2313.1](https://doi.org/10.1890/09-2313.1). (Visité le 20/09/2022) (cf. p. 4, 10, 11).
- [45] Walter KOENIG et Johannes KNOPS. « Some trees reproduce synchronously over large areas, with widespread ecological effects, but how and why? » In : *American Scientist* 93.4 (2005), p. 340-347 (cf. p. 4, 6, 70).
- [46] Akiko SATAKE et Dave KELLY. « Studying the genetic basis of masting ». In : *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences* 376.1839 (6 déc. 2021), p. 20210116. DOI : [10.1098/rstb.2021.0116](https://doi.org/10.1098/rstb.2021.0116). (Visité le 20/09/2022) (cf. p. 4, 8).
- [47] Daniel H. JANZEN. « Why Bamboos Wait So Long to Flower ». In : *Annual Review of Ecology and Systematics* 7.1 (nov. 1976), p. 347-391. DOI : [10.1146/annurev.es.07.110176.002023](https://doi.org/10.1146/annurev.es.07.110176.002023). (Visité le 10/10/2022) (cf. p. 4, 60, 96).
- [48] Dave KELLY. « The evolutionary ecology of mast seeding ». In : *Trends in Ecology And Evolution* 9.12 (déc. 1994). Number : 12, p. 465-470. DOI : [10.1016/0169-5347\(94\)90310-7](https://doi.org/10.1016/0169-5347(94)90310-7). (Visité le 01/11/2021) (cf. p. 5, 12, 61, 96).

- [49] François LEBOURGEOIS et Nicolas DELPIERRE. « Les réponses observées des arbres aux variations du climat (croissance, phénologie foliaire et fructification) ». In : *Rendez-Vous Techniques ONF* 58 - 59 - 60 (2018), p. 25 (cf. p. 5).
- [50] Richard S. OSTFELD et Felicia KEESING. « Pulsed resources and community dynamics of consumers in terrestrial ecosystems ». In : *Trends in Ecology & Evolution* 15.6 (juin 2000), p. 232-237. DOI : [10.1016/S0169-5347\(00\)01862-0](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)01862-0). (Visité le 13/09/2022) (cf. p. 5).
- [51] Andrew LIEBHOLD et al. « Within-population spatial synchrony in mast seeding of North American oaks ». In : *Oikos* 104.1 (jan. 2004), p. 156-164. DOI : [10.1111/j.0030-1299.2004.12722.x](https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2004.12722.x). (Visité le 18/11/2021) (cf. p. 5, 12).
- [52] X. MOREIRA et al. « Masting behaviour in a Mediterranean pine tree alters seed predator selection on reproductive output ». In : *Plant Biology* 18.6 (nov. 2016). Sous la dir. de D. BYERS, p. 973-980. DOI : [10.1111/plb.12491](https://doi.org/10.1111/plb.12491). (Visité le 23/04/2023) (cf. p. 5).
- [53] B.R. FREY et al. « Topographic and temporal patterns in tree seedling establishment, growth, and survival among masting species of southern New England mixed-deciduous forests ». In : *Forest Ecology and Management* 245.1 (juin 2007), p. 54-63. DOI : [10.1016/j.foreco.2007.03.069](https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.03.069). (Visité le 13/04/2023) (cf. p. 5, 60).
- [54] Dorota CZESZCZEWIK et al. « Climate change has cascading effects on tree masting and the breeding performance of a forest songbird in a primeval forest ». In : *Science of The Total Environment* 747 (déc. 2020), p. 142084. DOI : [10.1016/j.scitotenv.2020.142084](https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.142084). (Visité le 26/10/2022) (cf. p. 5).
- [55] Patrick BERGERON et al. « Anticipation and tracking of pulsed resources drive population dynamics in eastern chipmunks ». In : *Ecology* 92.11 (nov. 2011), p. 2027-2034. DOI : [10.1890/11-0766.1](https://doi.org/10.1890/11-0766.1). (Visité le 23/04/2023) (cf. p. 5).
- [56] Kenneth A. SCHMIDT et Richard S. OSTFELD. « Numerical and behavioral effects within a pulse-driven system : consequences for shared prey ». In : *Ecology* 89.3 (mars 2008), p. 635-646. DOI : [10.1890/07-0199.1](https://doi.org/10.1890/07-0199.1). (Visité le 23/04/2023) (cf. p. 5).
- [57] William J. McSHEA. « The influence of acorn crops on annual variation in rodent and bird populations ». In : *Ecology* 81.1 (jan. 2000), p. 228-238. DOI : [10.1890/0012-9658\(2000\)081\[0228:TIOACO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[0228:TIOACO]2.0.CO;2). (Visité le 23/04/2023) (cf. p. 6).
- [58] Richard S. OSTFELD, Clive G. JONES et Jerry O. WOLFF. « Of Mice and Mast ». In : *BioScience* 46.5 (mai 1996), p. 323-330. DOI : [10.2307/1312946](https://doi.org/10.2307/1312946). (Visité le 13/04/2023) (cf. p. 6, 60).
- [59] Éliane SCHERMER et al. « Fluctuations des glandées chez les chênes : mieux les comprendre pour mieux gérer la régénération des chênaies. » In : *Rendez-Vous Techniques ONF* 50 (2016), p. 21-29 (cf. p. 6, 9).
- [60] Richard S OSTFELD et al. « Climate, Deer, Rodents, and Acorns as Determinants of Variation in Lyme-Disease Risk ». In : *PLoS Biology* 4.6 (9 mai 2006). Sous la dir. d'Andy DOBSON, p. 10058-1068. DOI : [10.1371/journal.pbio.0040145](https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0040145). (Visité le 13/09/2022) (cf. p. 6, 60).
- [61] Richard S. OSTFELD et Felicia KEESING. « Biodiversity and Disease Risk : The Case of Lyme Disease ». In : *Conservation Biology* 14.3 (2000). Publisher : [Wiley, Society for Conservation Biology], p. 722-728. (Visité le 13/04/2023) (cf. p. 6).
- [62] Michał BOGDZIEWICZ et Jakub SZYMKOWIAK. « Oak acorn crop and Google search volume predict Lyme disease risk in temperate Europe ». In : *Basic and Applied Ecology* 17.4 (juin 2016). Number : 4, p. 300-307. DOI : [10.1016/j.baee.2016.01.002](https://doi.org/10.1016/j.baee.2016.01.002). (Visité le 01/11/2021) (cf. p. 6).
- [63] Jean-Michel GAILLARD et al. « How does climate change influence demographic processes of widespread species? Lessons from the comparative analysis of contrasted populations of roe deer ». In : *Ecology Letters* 16 (mai 2013). Sous la dir. d'Hector ARITA, p. 48-57. DOI : [10.1111/ele.12059](https://doi.org/10.1111/ele.12059). (Visité le 23/04/2023) (cf. p. 7).
- [64] Marlène GAMELON et al. « Reproductive allocation in pulsed-resource environments : a comparative study in two populations of wild boar ». In : *Oecologia* 183.4 (avr. 2017), p. 1065-1076. DOI : [10.1007/s00442-017-3821-8](https://doi.org/10.1007/s00442-017-3821-8). (Visité le 26/10/2022) (cf. p. 7).

- [65] Juan HERRERO et al. « Fruits and roots : Wild boar foods during the cold season in the southwestern Pyrenees ». In : *Italian Journal of Zoology* 72.1 (1^{er} jan. 2005), p. 49-52. DOI : [10.1080/11250000509356652](https://doi.org/10.1080/11250000509356652). (Visité le 23/04/2023) (cf. p. 7).
- [66] Akitaka OMORI et Eiji HOSOI. « Contribution of Acorn Masting to Food Composition and Body Condition of and Crop Damage by Wild Boars (*Sus scrofa*) Inhabiting Evergreen Forests in Japan ». In : *Mammal Study* 47.2 (15 déc. 2021). DOI : [10.3106/ms2021-0024](https://doi.org/10.3106/ms2021-0024). (Visité le 23/04/2023) (cf. p. 7).
- [67] Office National des FORÊTS. *Le trésor caché des forêts d'Île-de-France : les graines*. 16 nov. 2020. URL : <https://www.onf.fr/onf/+882::le-trésor-cache-des-forets-dile-de-france-les-graines.html> (cf. p. 7, 21).
- [68] Ian S. PEARSE et al. « Understanding mast seeding for conservation and land management ». In : *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences* 376.1839 (6 déc. 2021), p. 20200383. DOI : [10.1098/rstb.2020.0383](https://doi.org/10.1098/rstb.2020.0383). (Visité le 15/04/2023) (cf. p. 7).
- [69] Andrew J. TANENTZAP et Adrian MONKS. « Making the mast of a rainy day : environmental constraints can synchronize mass seeding across populations ». In : *New Phytologist* 219.1 (juill. 2018), p. 6-8. DOI : [10.1111/nph.15219](https://doi.org/10.1111/nph.15219). (Visité le 18/01/2023) (cf. p. 7).
- [70] Esther E. DALE et al. « Macroevolutionary consequences of mast seeding ». In : *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences* 376.1839 (6 déc. 2021), p. 20200372. DOI : [10.1098/rstb.2020.0372](https://doi.org/10.1098/rstb.2020.0372). (Visité le 20/09/2022) (cf. p. 7).
- [71] Ian S. PEARSE et al. « Biogeography and phylogeny of masting : do global patterns fit functional hypotheses? ». In : *New Phytologist* 227.5 (sept. 2020), p. 1557-1567. DOI : [10.1111/nph.16617](https://doi.org/10.1111/nph.16617). (Visité le 23/04/2023) (cf. p. 7).
- [72] M. FERNÁNDEZ-MARTÍNEZ et al. « Nutrient scarcity as a selective pressure for mast seeding ». In : *Nature Plants* 5.12 (2 déc. 2019), p. 1222-1228. DOI : [10.1038/s41477-019-0549-y](https://doi.org/10.1038/s41477-019-0549-y). (Visité le 23/04/2023) (cf. p. 7).
- [73] Andrew HACKET-PAIN et Michał BOGDZIEWICZ. « Climate change and plant reproduction : trends and drivers of mast seeding change ». In : *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences* 376.1839 (6 déc. 2021), p. 20200379. DOI : [10.1098/rstb.2020.0379](https://doi.org/10.1098/rstb.2020.0379). (Visité le 28/09/2022) (cf. p. 7, 9).
- [74] Jonathan W. SILVERTOWN. « The evolutionary ecology of mast seeding in trees ». In : *Biological Journal of the Linnean Society* 14.2 (sept. 1980), p. 235-250. DOI : [10.1111/j.1095-8312.1980.tb00107.x](https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1980.tb00107.x). (Visité le 14/09/2022) (cf. p. 7, 60, 96).
- [75] Ian S. PEARSE, Walter D. KOENIG et Dave KELLY. « Mechanisms of mast seeding : resources, weather, cues, and selection ». In : *New Phytologist* 212.3 (nov. 2016). Number : 3, p. 546-562. DOI : [10.1111/nph.14114](https://doi.org/10.1111/nph.14114). (Visité le 01/11/2021) (cf. p. 7-9, 13, 70, 71, 94).
- [76] M D LOVELESS et J L HAMRICK. « Ecological Determinants of Genetic Structure in Plant Populations ». In : *Annual Review of Ecology and Systematics* 15.1 (1984). _eprint : <https://doi.org/10.1146/annurev.es.15.110184.000433>, p. 65-95. DOI : [10.1146/annurev.es.15.110184.000433](https://doi.org/10.1146/annurev.es.15.110184.000433) (cf. p. 7).
- [77] V. L. SORK. « Evolutionary ecology of mast-seeding in temperate and tropical oaks (*Quercus* spp.) ». In : *Vegetatio* 107-108.1 (juin 1993), p. 133-147. DOI : [10.1007/BF00052217](https://doi.org/10.1007/BF00052217). (Visité le 29/04/2023) (cf. p. 7, 9).
- [78] P J REGAL. « Pollination by Wind and Animals : Ecology of Geographic Patterns ». In : *Annual Review of Ecology and Systematics* 13.1 (nov. 1982), p. 497-524. DOI : [10.1146/annurev.es.13.110182.002433](https://doi.org/10.1146/annurev.es.13.110182.002433). (Visité le 29/04/2023) (cf. p. 7, 98).
- [79] D. A. NORTON et D. KELLY. « Mast Seeding Over 33 Years by *Dacrydium cupressinum* Lamb. (rimu) (Podocarpaceae) in New Zealand : The Importance of Economies of Scale ». In : *Functional Ecology* 2.3 (1988), p. 399. DOI : [10.2307/2389413](https://doi.org/10.2307/2389413). (Visité le 29/04/2023) (cf. p. 7, 60).
- [80] Christopher C. SMITH, J. L. HAMRICK et Charles L. KRAMER. « The Advantage of Mast Years for Wind Pollination ». In : *The American Naturalist* 136.2 (août 1990), p. 154-166. DOI : [10.1086/285089](https://doi.org/10.1086/285089). (Visité le 27/04/2023) (cf. p. 7, 61, 98).

- [81] Xoaquín MOREIRA et al. « Masting promotes individual- and population-level reproduction by increasing pollination efficiency ». In : *Ecology* 95.4 (avr. 2014), p. 801-807. DOI : [10.1890/13-1720.1](https://doi.org/10.1890/13-1720.1). (Visité le 29/04/2023) (cf. p. 7).
- [82] Barbara SEGET et al. « Masting increases seedling recruitment near and far : Predator satiation and improved dispersal in a fleshy-fruited tree ». In : *Journal of Ecology* 110.10 (oct. 2022), p. 2321-2331. DOI : [10.1111/1365-2745.13949](https://doi.org/10.1111/1365-2745.13949). (Visité le 06/05/2023) (cf. p. 8).
- [83] M. J. CRAWLEY et C. R. LONG. « Alternate Bearing, Predator Satiation and Seedling Recruitment in *Quercus Robur L.* ». In : *The Journal of Ecology* 83.4 (août 1995), p. 683. DOI : [10.2307/2261636](https://doi.org/10.2307/2261636). (Visité le 29/03/2023) (cf. p. 8).
- [84] P. D. GOODRUM, V. H. REID et C. E. BOYD. « Acorn Yields, Characteristics, and Management Criteria of Oaks for Wildlife ». In : *The Journal of Wildlife Management* 35.3 (juill. 1971), p. 520. DOI : [10.2307/3799707](https://doi.org/10.2307/3799707). (Visité le 30/03/2023) (cf. p. 8).
- [85] Dave KELLY, Deirdre E. HART et Robert B. ALLEN. « Evaluating the wind pollination benefits of mast seeding ». In : *Ecology* 82.1 (jan. 2001), p. 117-126. DOI : [10.1890/0012-9658\(2001\)082\[0117:ETWPB0\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[0117:ETWPB0]2.0.CO;2). (Visité le 21/10/2022) (cf. p. 8, 12, 13, 60, 61, 70).
- [86] Yuuya TACHIKI et Yoh IWASA. « Both seedling banks and specialist seed predators promote the evolution of synchronized and intermittent reproduction (masting) in trees : Evolution of masting in trees ». In : *Journal of Ecology* 98.6 (nov. 2010), p. 1398-1408. DOI : [10.1111/j.1365-2745.2010.01729.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01729.x). (Visité le 16/01/2023) (cf. p. 8, 11, 88, 106).
- [87] Yuuya TACHIKI et Yoh IWASA. « Coevolution of mast seeding in trees and extended diapause of seed predators ». In : *Journal of Theoretical Biology* 339 (déc. 2013), p. 129-139. DOI : [10.1016/j.jtbi.2013.05.026](https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2013.05.026). (Visité le 30/04/2023) (cf. p. 8).
- [88] Akiko SATAKE et Yoh IWASA. « The synchronized and intermittent reproduction of forest trees is mediated by the Moran effect, only in association with pollen coupling : *Synchronized reproduction of trees* ». In : *Journal of Ecology* 90.5 (oct. 2002), p. 830-838. DOI : [10.1046/j.1365-2745.2002.00721.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2002.00721.x). (Visité le 26/10/2022) (cf. p. 8, 11, 61).
- [89] Colleen K. KELLY et al. « Evolution of synchronised and intermittent reproduction (masting) of trees : key role of regeneration dynamics ». In : *Temporal Dynamics and Ecological Process*. 1^{re} éd. Cambridge University Press, 16 jan. 2014, p. 191-223. DOI : [10.1017/CB09781139048170.011](https://doi.org/10.1017/CB09781139048170.011). (Visité le 06/05/2023) (cf. p. 8).
- [90] « Biologie florale et cycle de reproduction de quelques arbres ». In : Paul PESSON et LOUVEAUX JEAN. *Pollinisation et productions végétales*. Book Authors : _ :n619. Paris : Quae, 1984, p. 226-242 (cf. p. 8, 17, 25, 62, 79, 80, 86, 98).
- [91] Vincent V. BADEAU et al. *Plants from Season to Season : A phenological observation guidebook*. Biotope, juin 2022 (cf. p. 8, 17, 79, 80).
- [92] Walter D. KOENIG et Johannes M. H. KNOPS. « Environmental correlates of acorn production by four species of Minnesota oaks ». In : *Population Ecology* 56.1 (jan. 2014), p. 63-71. DOI : [10.1007/s10144-013-0408-z](https://doi.org/10.1007/s10144-013-0408-z). (Visité le 30/03/2023) (cf. p. 8, 9).
- [93] A G STEPHENSON. « Flower and Fruit Abortion : Proximate Causes and Ultimate Functions ». In : *Annual Review of Ecology and Systematics* 12.1 (nov. 1981), p. 253-279. DOI : [10.1146/annurev.es.12.110181.001345](https://doi.org/10.1146/annurev.es.12.110181.001345). (Visité le 30/04/2023) (cf. p. 8, 10).
- [94] Robert B. ALLEN, Peter MILLARD et Sarah J. RICHARDSON. « A Resource Centric View of Climate and Mast Seeding in Trees ». In : *Progress in Botany Vol. 79*. Sous la dir. de Francisco M. CÁNOVAS, Ulrich LÜTTGE et Rainer MATYSSEK. T. 79. Series Title : Progress in Botany. Cham : Springer International Publishing, 2017, p. 233-268. DOI : [10.1007/124_2017_8](https://doi.org/10.1007/124_2017_8). (Visité le 06/05/2023) (cf. p. 8).
- [95] Xoaquín MOREIRA et al. « Effects of climate on reproductive investment in a masting species : assessment of climatic predictors and underlying mechanisms ». In : *Journal of Ecology* 103.5 (sept. 2015). Sous la dir. d'Akiko SATAKE, p. 1317-1324. DOI : [10.1111/1365-2745.12434](https://doi.org/10.1111/1365-2745.12434). (Visité le 06/05/2023) (cf. p. 8).

- [96] Michał BOGDZIEWICZ et al. « From theory to experiments for testing the proximate mechanisms of mast seeding : an agenda for an experimental ecology ». In : *Ecology Letters* 23.2 (fév. 2020). Sous la dir. de Richard OSTFELD. Number : 2, p. 210-220. DOI : [10.1111/ele.13442](https://doi.org/10.1111/ele.13442). (Visité le 01/11/2021) (cf. p. 8, 12-14, 20, 61, 70, 72, 98, 101).
- [97] SAMARTH et al. « Molecular control of masting : an introduction to an epigenetic summer memory ». In : *Annals of Botany* 125.6 (13 mai 2020), p. 851-858. DOI : [10.1093/aob/mcaa004](https://doi.org/10.1093/aob/mcaa004). (Visité le 26/09/2022) (cf. p. 8).
- [98] Marcos FERNÁNDEZ-MARTÍNEZ, Jordina BELMONTE et Josep MARIA ESPELTA. « Masting in oaks : Disentangling the effect of flowering phenology, airborne pollen load and drought ». In : *Acta Oecologica* 43 (août 2012), p. 51-59. DOI : [10.1016/j.actao.2012.05.006](https://doi.org/10.1016/j.actao.2012.05.006). (Visité le 01/11/2021) (cf. p. 9, 17).
- [99] Iris LE RONCÉ et al. « Holm oak fecundity does not acclimate to a drier world ». In : *New Phytologist* 231.2 (juill. 2021), p. 631-645. DOI : [10.1111/nph.17412](https://doi.org/10.1111/nph.17412). (Visité le 20/09/2022) (cf. p. 9).
- [100] Dave KELLY et al. « Of mast and mean : differential-temperature cue makes mast seeding insensitive to climate change ». In : *Ecology Letters* 16.1 (jan. 2013). Sous la dir. de Marcel REJMANEK, p. 90-98. DOI : [10.1111/ele.12020](https://doi.org/10.1111/ele.12020). (Visité le 26/09/2022) (cf. p. 9, 11).
- [101] Afif HEDHLY, J. HORMAZA et Maria HERRERO. « Warm temperatures at bloom reduce fruit set in sweet cherry ». In : *Journal of Applied Botany and Food Quality* 81 (juin 2007), p. 158-164 (cf. p. 9).
- [102] Anita NUSSBAUMER et al. « Impact of weather cues and resource dynamics on mast occurrence in the main forest tree species in Europe ». In : *Forest Ecology and Management* 429 (déc. 2018), p. 336-350. DOI : [10.1016/j.foreco.2018.07.011](https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.07.011). (Visité le 02/04/2023) (cf. p. 9).
- [103] Elizabeth E. CRONE et Peter LESICA. « Pollen and water limitation in *Astragalus scaphoides*, a plant that flowers in alternate years ». In : *Oecologia* 150.1 (9 oct. 2006), p. 40-49. DOI : [10.1007/s00442-006-0506-0](https://doi.org/10.1007/s00442-006-0506-0). (Visité le 27/09/2022) (cf. p. 9, 12, 98).
- [104] Mitsue SHIBATA et al. « Synchronized annual seed production by 16 principal tree species in a temperate deciduous forest, Japan ». In : *Ecology* 83.6 (juin 2002), p. 1727-1742. DOI : [10.1890/0012-9658\(2002\)083\[1727:SASBPB\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[1727:SASBPB]2.0.CO;2). (Visité le 14/10/2022) (cf. p. 9).
- [105] Daniel MONTESINOS, Patricio GARCÍA-FAYOS et Miguel VERDÚ. « Masting uncoupling : mast seeding does not follow all mast flowering episodes in a dioecious juniper tree ». In : *Oikos* 121.11 (nov. 2012), p. 1725-1736. DOI : [10.1111/j.1600-0706.2011.20399.x](https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.20399.x). (Visité le 21/10/2022) (cf. p. 9, 10, 70, 102).
- [106] Michał BOGDZIEWICZ et al. « Environmental Veto Synchronizes Mast Seeding in Four Contrasting Tree Species ». In : *The American Naturalist* 194.2 (août 2019), p. 246-259. DOI : [10.1086/704111](https://doi.org/10.1086/704111). (Visité le 20/09/2022) (cf. p. 9, 70).
- [107] François LEBOURGEOIS et al. « Assessing the roles of temperature, carbon inputs and airborne pollen as drivers of fructification in European temperate deciduous forests ». In : *European Journal of Forest Research* 137.3 (juin 2018), p. 349-365. DOI : [10.1007/s10342-018-1108-1](https://doi.org/10.1007/s10342-018-1108-1). (Visité le 13/09/2022) (cf. p. 10, 18, 21, 61, 102, 104).
- [108] Hirokazu KON et al. « Evolutionary advantages of mast seeding in *Fagus crenata* : Evolutionary advantages of mast seeding in *Fagus crenata* ». In : *Journal of Ecology* 93.6 (déc. 2005), p. 1148-1155. DOI : [10.1111/j.1365-2745.2005.01040.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2005.01040.x). (Visité le 06/04/2023) (cf. p. 10).
- [109] Joshua M. RAPP, Eliot J. B. MCINTIRE et Elizabeth E. CRONE. « Sex allocation, pollen limitation and masting in whitebark pine ». In : *Journal of Ecology* 101.5 (sept. 2013). Sous la dir. de Pieter ZUIDEMA, p. 1345-1352. DOI : [10.1111/1365-2745.12115](https://doi.org/10.1111/1365-2745.12115). (Visité le 29/03/2023) (cf. p. 10, 71).
- [110] Q. HAN et al. « Masting in *Fagus crenata* and its influence on the nitrogen content and dry mass of winter buds ». In : *Tree Physiology* 28.8 (1^{er} août 2008), p. 1269-1276. DOI : [10.1093/treephys/28.8.1269](https://doi.org/10.1093/treephys/28.8.1269). (Visité le 29/03/2023) (cf. p. 10).
- [111] Elizabeth E. CRONE, Elizabeth MILLER et Anna SALA. « How do plants know when other plants are flowering ? Resource depletion, pollen limitation and mast-seeding in a perennial wildflower ». In : *Ecology Letters* 12.11 (nov. 2009), p. 1119-1126. DOI : [10.1111/j.1461-0248.2009.01365.x](https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01365.x). (Visité le 21/09/2022) (cf. p. 10).

- [112] Yufei WANG et al. « Resource allocation strategies in the reproductive organs of Fagaceae species ». In : *Ecological Research* (3 août 2022), p. 1-11. DOI : [10.1111/1440-1703.12350](https://doi.org/10.1111/1440-1703.12350). (Visité le 20/09/2022) (cf. p. 10, 101).
- [113] Andrew J. TANENTZAP, William G. LEE et David A. COOMES. « Soil nutrient supply modulates temperature-induction cues in mast-seeding grasses ». In : *Ecology* 93.3 (mars 2012), p. 462-469. DOI : [10.1890/11-1750.1](https://doi.org/10.1890/11-1750.1). (Visité le 29/03/2023) (cf. p. 10).
- [114] Dave KELLY et al. « Mast seeding, predator satiation, and temperature cues in *Chionochloa* (Poaceae) ». In : *Population Ecology* 50.4 (oct. 2008), p. 343-355. DOI : [10.1007/s10144-008-0109-1](https://doi.org/10.1007/s10144-008-0109-1). (Visité le 29/03/2023) (cf. p. 10).
- [115] Simeon J. SMAILL et al. « Climate cues and resources interact to determine seed production by a masting species : Climatic cues, resources and seed production ». In : *Journal of Ecology* 99.3 (mai 2011), p. 870-877. DOI : [10.1111/j.1365-2745.2011.01803.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01803.x). (Visité le 29/03/2023) (cf. p. 10).
- [116] Montgomery SLATKIN. « Hedging one's evolutionary bets ». In : *Nature* 250.5469 (août 1974), p. 704-705. DOI : [10.1038/250704b0](https://doi.org/10.1038/250704b0). (Visité le 29/03/2023) (cf. p. 10).
- [117] Silvio SCHUELER et Katharina Heinke SCHLÜNZEN. « Modeling of oak pollen dispersal on the landscape level with a mesoscale atmospheric model ». In : *Environmental Modeling & Assessment* 11.3 (août 2006), p. 179-194. DOI : [10.1007/s10666-006-9044-8](https://doi.org/10.1007/s10666-006-9044-8). (Visité le 27/04/2023) (cf. p. 10, 17, 61, 79, 87, 99).
- [118] G. D'AMATO et al. « Allergenic pollen and pollen allergy in Europe ». In : *Allergy* 62.9 (sept. 2007), p. 976-990. DOI : [10.1111/j.1398-9995.2007.01393.x](https://doi.org/10.1111/j.1398-9995.2007.01393.x). (Visité le 30/04/2023) (cf. p. 10, 61).
- [119] Éliane SCHERMER et al. « Pollen limitation as a main driver of fruiting dynamics in oak populations ». In : *Ecology Letters* 22.1 (jan. 2019). Sous la dir. de Jérôme CHAVE, p. 98-107. DOI : [10.1111/ele.13171](https://doi.org/10.1111/ele.13171). (Visité le 03/01/2022) (cf. p. 10, 14, 17, 19, 20, 29, 61-63, 71, 72, 79, 81, 87, 95, 98, 119, 121).
- [120] Robert A CECICH et Neal H SULLIVAN. « Influence of weather at time of pollination on acorn production of *Quercus alba* and *Quercus velutina* ». In : *Canadian Journal of Forest Research* 29.12 (15 déc. 1999), p. 1817-1823. DOI : [10.1139/x99-165](https://doi.org/10.1139/x99-165). (Visité le 29/03/2023) (cf. p. 10, 21, 62, 95, 122).
- [121] Valentin JOURNÉ et al. « Leaf phenology correlates with fruit production in European beech (*Fagus sylvatica*) and in temperate oaks (*Quercus robur* and *Quercus petraea*) ». In : *European Journal of Forest Research* 140.3 (juin 2021), p. 733-744. DOI : [10.1007/s10342-021-01363-2](https://doi.org/10.1007/s10342-021-01363-2). (Visité le 14/02/2023) (cf. p. 10, 17, 18).
- [122] Masahiro NAKAMURA et al. « Experimental branch warming alters tall tree leaf phenology and acorn production ». In : *Agricultural and Forest Meteorology* 150.7 (15 juill. 2010), p. 1026-1029. DOI : [10.1016/j.agrformet.2010.04.001](https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2010.04.001). (Visité le 30/03/2023) (cf. p. 10).
- [123] Ian S. PEARSE et al. « Pollen limitation and flower abortion in a wind-pollinated, masting tree ». In : *Ecology* 96.2 (fév. 2015), p. 587-593. DOI : [10.1890/14-0297.1](https://doi.org/10.1890/14-0297.1). (Visité le 22/09/2022) (cf. p. 10, 11, 98).
- [124] Michał BOGDZIEWICZ et al. « Climate warming disrupts mast seeding and its fitness benefits in European beech ». In : *Nature Plants* 6.2 (fév. 2020). Number : 2, p. 88-94. DOI : [10.1038/s41477-020-0592-8](https://doi.org/10.1038/s41477-020-0592-8). (Visité le 01/11/2021) (cf. p. 10, 14, 16, 19, 79, 87, 88).
- [125] Mitsue SHIBATA et al. « Decadal changes in masting behaviour of oak trees with rising temperature ». In : *Journal of Ecology* 108.3 (mai 2020). Sous la dir. de Lorena GOMEZ-APARICIO, p. 1088-1100. DOI : [10.1111/1365-2745.13337](https://doi.org/10.1111/1365-2745.13337). (Visité le 28/09/2022) (cf. p. 10).
- [126] Victoria L. SORK, Judy BRAMBLE et Owen SEXTON. « Ecology of Mast-Fruiting in Three Species of North American Deciduous Oaks ». In : *Ecology* 74.2 (mars 1993), p. 528-541. DOI : [10.2307/1939313](https://doi.org/10.2307/1939313). (Visité le 20/09/2022) (cf. p. 10, 11, 95).
- [127] Michał BOGDZIEWICZ et al. « Masting in wind-pollinated trees : system-specific roles of weather and pollination dynamics in driving seed production ». In : *Ecology* 98.10 (oct. 2017), p. 2615-2625. DOI : [10.1002/ecy.1951](https://doi.org/10.1002/ecy.1951). (Visité le 06/04/2023) (cf. p. 10, 14, 62, 70).
- [128] Michał BOGDZIEWICZ et al. « Flowering synchrony drives reproductive success in a wind-pollinated tree ». In : *Ecology Letters* 23.12 (déc. 2020). Sous la dir. de Richard OSTFELD, p. 1820-1826. DOI : [10.1111/ele.13609](https://doi.org/10.1111/ele.13609). (Visité le 24/09/2022) (cf. p. 10-12, 20, 98, 99).

- [129] Dave KELLY et Victoria L. SORK. « Mast Seeding in Perennial Plants : Why, How, Where? » In : *Annual Review of Ecology and Systematics* 33.1 (nov. 2002), p. 427-447. DOI : [10.1146/annurev.ecolsys.33.020602.095433](https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.33.020602.095433). (Visité le 03/05/2023) (cf. p. 11, 16, 70).
- [130] Davide ASCOLI et al. « Modes of climate variability bridge proximate and evolutionary mechanisms of masting ». In : *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences* 376.1839 (6 déc. 2021), p. 20200380. DOI : [10.1098/rstb.2020.0380](https://doi.org/10.1098/rstb.2020.0380). (Visité le 05/05/2023) (cf. p. 11).
- [131] M. MENCUCINI, P. PIUSSI et A. ZANZI SULLI. « Thirty years of seed production in a subalpine Norway spruce forest : Patterns of temporal and spatial variation ». In : *Forest Ecology and Management* 76.1 (août 1995), p. 109-125. DOI : [10.1016/0378-1127\(95\)03555-0](https://doi.org/10.1016/0378-1127(95)03555-0). (Visité le 05/05/2023) (cf. p. 11).
- [132] Giorgio VACCHIANO et al. « Spatial patterns and broad-scale weather cues of beech mast seeding in Europe. » In : *New Phytologist* (juill. 2017). Avec la coll. d'Apollo-University Of Cambridge REPOSITORY et Apollo-University Of Cambridge REPOSITORY. Publisher : Apollo - University of Cambridge Repository. DOI : [10.17863/CAM.17008](https://doi.org/10.17863/CAM.17008). (Visité le 24/03/2023) (cf. p. 11, 88).
- [133] Anita NUSSBAUMER et al. « Patterns of mast fruiting of common beech, sessile and common oak, Norway spruce and Scots pine in Central and Northern Europe ». In : *Forest Ecology and Management* 363 (mars 2016), p. 237-251. DOI : [10.1016/j.foreco.2015.12.033](https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.12.033). (Visité le 24/03/2023) (cf. p. 11).
- [134] Michał BOGDZIEWICZ et al. « Mechanisms driving interspecific variation in regional synchrony of trees reproduction ». In : *Ecology Letters* 26.5 (mai 2023), p. 754-764. DOI : [10.1111/ele.14187](https://doi.org/10.1111/ele.14187). (Visité le 25/04/2023) (cf. p. 11, 79, 86-88, 103).
- [135] Walter D. KOENIG et Johannes M. H. KNOPS. « Scale of mast-seeding and tree-ring growth ». In : *Nature* 396.6708 (nov. 1998), p. 225-226. DOI : [10.1038/24293](https://doi.org/10.1038/24293). (Visité le 24/03/2023) (cf. p. 11).
- [136] Mathieu BOUCHARD et Clémentine PERNOT. « Climate and size of previous cone crops contribute to large-scale synchronous cone production in balsam fir ». In : *Canadian Journal of Forest Research* 51.5 (mai 2021), p. 638-646. DOI : [10.1139/cjfr-2020-0054](https://doi.org/10.1139/cjfr-2020-0054). (Visité le 24/03/2023) (cf. p. 11).
- [137] Jalene M. LAMONTAGNE et al. « Mast seeding patterns are asynchronous at a continental scale ». In : *Nature Plants* 6.5 (27 avr. 2020), p. 460-465. DOI : [10.1038/s41477-020-0647-x](https://doi.org/10.1038/s41477-020-0647-x). (Visité le 11/04/2023) (cf. p. 11).
- [138] Marcos FERNÁNDEZ-MARTÍNEZ et al. « Nature beyond Linearity : Meteorological Variability and Jensen's Inequality Can Explain Mast Seeding Behavior ». In : *Frontiers in Ecology and Evolution* 5 (1^{er} nov. 2017), p. 134. DOI : [10.3389/fevo.2017.00134](https://doi.org/10.3389/fevo.2017.00134). (Visité le 05/05/2023) (cf. p. 11).
- [139] Michał BOGDZIEWICZ et al. « The effects of local climate on the correlation between weather and seed production differ in two species with contrasting masting habit ». In : *Agricultural and Forest Meteorology* 268 (15 avr. 2019), p. 109-115. DOI : [10.1016/j.agrformet.2019.01.016](https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2019.01.016) (cf. p. 11, 72).
- [140] Walter D. KOENIG et Johannes M. H. KNOPS. « Large-scale spatial synchrony and cross-synchrony in acorn production by two California oaks ». In : *Ecology* 94.1 (jan. 2013), p. 83-93. DOI : [10.1890/12-0940.1](https://doi.org/10.1890/12-0940.1). (Visité le 05/05/2023) (cf. p. 11).
- [141] Andreas P. WION et al. « Aridity drives spatiotemporal patterns of masting across the latitudinal range of a dryland conifer ». In : *Ecography* 43.4 (avr. 2020), p. 569-580. DOI : [10.1111/ecog.04856](https://doi.org/10.1111/ecog.04856). (Visité le 11/04/2023) (cf. p. 11, 19, 61).
- [142] Pap MORAN. « The statistical analysis of the Canadian Lynx cycle. » In : *Australian Journal of Zoology* 1.3 (1953), p. 291. DOI : [10.1071/Z09530291](https://doi.org/10.1071/Z09530291). (Visité le 05/05/2023) (cf. p. 11).
- [143] Chia-Hao CHANG-YANG et al. « ENSO and frost codetermine decade-long temporal variation in flower and seed production in a subtropical rain forest ». In : *Journal of Ecology* 104.1 (jan. 2016). Sous la dir. de Nicole RAFFERTY, p. 44-54. DOI : [10.1111/1365-2745.12481](https://doi.org/10.1111/1365-2745.12481). (Visité le 17/04/2023) (cf. p. 11).
- [144] P. S. ASHTON, T. J. GIVNISH et S. APPANAH. « Staggered Flowering in the Dipterocarpaceae : New Insights Into Floral Induction and the Evolution of Mast Fruiting in the Aseasonal Tropics ». In : *The American Naturalist* 132.1 (juill. 1988), p. 44-66. DOI : [10.1086/284837](https://doi.org/10.1086/284837). (Visité le 05/05/2023) (cf. p. 11).
- [145] Y. ISAGI et al. « How Does Masting Happen and Synchronize? » In : *Journal of Theoretical Biology* 187.2 (juill. 1997), p. 231-239. DOI : [10.1006/jtbi.1997.0442](https://doi.org/10.1006/jtbi.1997.0442). (Visité le 20/09/2022) (cf. p. 11, 12, 20, 61, 70, 101).

- [146] Akiko SATAKE et Yoh IWASA. « Pollen Coupling of Forest Trees : Forming Synchronized and Periodic Reproduction out of Chaos ». In : *Journal of Theoretical Biology* 203.2 (mars 2000), p. 63-84. DOI : [10.1006/jtbi.1999.1066](https://doi.org/10.1006/jtbi.1999.1066). (Visité le 26/10/2022) (cf. p. 11, 13, 61, 70, 101).
- [147] Akiko SATAKE et Yoh IWASA. « Spatially limited pollen exchange and a long-range synchronization of trees ». In : *Ecology* 83.4 (avr. 2002), p. 993-1005. DOI : [10.1890/0012-9658\(2002\)083\[0993:SLPEAA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[0993:SLPEAA]2.0.CO;2). (Visité le 21/09/2022) (cf. p. 11, 20, 61, 98).
- [148] Michał BOGDZIEWICZ et al. « Environmental variation drives continental-scale synchrony of European beech reproduction ». In : *Ecology* 102.7 (juill. 2021). DOI : [10.1002/ecy.3384](https://doi.org/10.1002/ecy.3384). (Visité le 04/01/2023) (cf. p. 12, 61).
- [149] Walter D. KOENIG et al. « Drivers of synchrony of acorn production in the valley oak (*Quercus lobata*) at two spatial scales ». In : *Ecology* 98.12 (déc. 2017), p. 3056-3062. DOI : [10.1002/ecy.2010](https://doi.org/10.1002/ecy.2010). (Visité le 06/05/2023) (cf. p. 12).
- [150] Bernard CLOT. « Trends in airborne pollen : An overview of 21 years of data in Neuchâtel (Switzerland) ». In : *Aerobiologia* 19.3 (sept. 2003), p. 227-234. DOI : [10.1023/B:AER0.0000006572.53105.17](https://doi.org/10.1023/B:AER0.0000006572.53105.17). (Visité le 27/04/2023) (cf. p. 12, 98).
- [151] F.Th.M. SPIEKSMAN et al. « Quantitative trends in annual totals of five common airborne pollen types (Betula, Quercus, Poaceae, Urtica, and Artemisia), at five pollen-monitoring stations in western Europe ». In : *Aerobiologia* 19.3 (sept. 2003), p. 171-184. DOI : [10.1023/B:AER0.0000006528.37447.15](https://doi.org/10.1023/B:AER0.0000006528.37447.15). (Visité le 27/04/2023) (cf. p. 12, 98).
- [152] Samuel VENNEN et al. « Fruiting Strategies of Perennial Plants : A Resource Budget Model to Couple Mast Seeding to Pollination Efficiency and Resource Allocation Strategies ». In : *The American Naturalist* 188.1 (juill. 2016), p. 66-75. DOI : [10.1086/686684](https://doi.org/10.1086/686684). (Visité le 25/04/2023) (cf. p. 13, 20, 61, 70, 104, 121, 124).
- [153] Eric E. KNAPP, Michael A. GOEDDE et Kevin J. RICE. « Pollen-limited reproduction in blue oak : implications for wind pollination in fragmented populations ». In : *Oecologia* 128.1 (juin 2001), p. 48-55. DOI : [10.1007/s004420000623](https://doi.org/10.1007/s004420000623). (Visité le 06/05/2023) (cf. p. 13).
- [154] Qingmin HAN et al. « Nitrogen storage dynamics are affected by masting events in *Fagus crenata* ». In : *Oecologia* 174.3 (mars 2014), p. 679-687. DOI : [10.1007/s00442-013-2824-3](https://doi.org/10.1007/s00442-013-2824-3). (Visité le 05/05/2023) (cf. p. 13).
- [155] Walter D. KOENIG et al. « What drives masting? The phenological synchrony hypothesis ». In : *Ecology* 96.1 (jan. 2015). Number : 1, p. 184-192. DOI : [10.1890/14-0819.1](https://doi.org/10.1890/14-0819.1). (Visité le 01/11/2021) (cf. p. 13, 61, 70-72).
- [156] Gordon FOX. « Assortative mating and plant phenology : Evolutionary and practical consequences ». In : *Evolutionary ecology research* 5 (jan. 2003), p. 1-18 (cf. p. 13, 71).
- [157] Mario B. PESENDORFER et al. « Individual resource limitation combined with population-wide pollen availability drives masting in the valley oak (*Quercus lobata*) ». In : *Journal of Ecology* 104.3 (mai 2016). Sous la dir. de Kenneth WHITNEY, p. 637-645. DOI : [10.1111/1365-2745.12554](https://doi.org/10.1111/1365-2745.12554). (Visité le 22/04/2023) (cf. p. 14, 61, 62).
- [158] Marc SANTANDREU et FRANCISCO LLORET. « Effect of flowering phenology and habitat on pollen limitation in *Erica multiflora* ». In : *Canadian Journal of Botany* 77.5 (16 oct. 1999), p. 734-743. DOI : [10.1139/b99-015](https://doi.org/10.1139/b99-015). (Visité le 06/05/2023) (cf. p. 14).
- [159] Johanna SCHMITT. « Individual flowering phenology, plant size, and reproductive success in *Linanthus androsaceus*, a California annual ». In : *Oecologia* 59.1 (août 1983), p. 135-140. DOI : [10.1007/BF00388084](https://doi.org/10.1007/BF00388084). (Visité le 06/05/2023) (cf. p. 14).
- [160] Kyu Rang KIM et al. « Does the increase in ambient CO₂ concentration elevate allergy risks posed by oak pollen? » In : *International Journal of Biometeorology* 62.9 (sept. 2018), p. 1587-1594. DOI : [10.1007/s00484-018-1558-7](https://doi.org/10.1007/s00484-018-1558-7). (Visité le 14/02/2023) (cf. p. 14, 72, 87, 88, 101).

- [161] Cynthia L. PÉREZ-RUIZ et al. « Climate change in forest ecosystems : A field experiment addressing the effects of raising temperature and reduced rainfall on early life cycle stages of oaks ». In : *Acta Oecologica* 92 (oct. 2018), p. 35-43. DOI : [10.1016/j.actao.2018.08.006](https://doi.org/10.1016/j.actao.2018.08.006). (Visité le 02/05/2023) (cf. p. 14).
- [162] Ian S. PEARSE, Jalene M. LAMONTAGNE et Walter D. KOENIG. « Inter-annual variation in seed production has increased over time (1900–2014) ». In : *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences* 284.1868 (6 déc. 2017), p. 20171666. DOI : [10.1098/rspb.2017.1666](https://doi.org/10.1098/rspb.2017.1666). (Visité le 20/09/2022) (cf. p. 14, 19).
- [163] Michał BOGDZIEWICZ et al. « Climate warming causes mast seeding to break down by reducing sensitivity to weather cues ». In : *Global Change Biology* 27.9 (mai 2021), p. 1952-1961. DOI : [10.1111/gcb.15560](https://doi.org/10.1111/gcb.15560). (Visité le 28/09/2022) (cf. p. 14).
- [164] M. BOGDZIEWICZ et al. « What drives phenological synchrony? Warm springs advance and desynchronize flowering in oaks ». In : *Agricultural and Forest Meteorology* 294 (nov. 2020), p. 108140. DOI : [10.1016/j.agrformet.2020.108140](https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2020.108140). (Visité le 27/09/2022) (cf. p. 14, 18, 61, 65, 78, 79).
- [165] Helmut LIETH. *Phenology and Seasonality Modeling*. OCLC : 851803757. Berlin, Heidelberg : Springer Berlin Heidelberg, 1974 (cf. p. 14).
- [166] Shilong PIAO et al. « Plant phenology and global climate change : Current progresses and challenges ». In : *Global Change Biology* 25.6 (juin 2019), p. 1922-1940. DOI : [10.1111/gcb.14619](https://doi.org/10.1111/gcb.14619). (Visité le 20/03/2023) (cf. p. 15, 78, 86, 99).
- [167] Nicolas DELPIERRE et al. « Temperate and boreal forest tree phenology : from organ-scale processes to terrestrial ecosystem models ». In : *Annals of Forest Science* 73.1 (mars 2016), p. 5-25. DOI : [10.1007/s13595-015-0477-6](https://doi.org/10.1007/s13595-015-0477-6). (Visité le 06/05/2023) (cf. p. 15).
- [168] Yongshuo H. FU et al. « Daylength helps temperate deciduous trees to leaf-out at the optimal time ». In : *Global Change Biology* 25.7 (juill. 2019), p. 2410-2418. DOI : [10.1111/gcb.14633](https://doi.org/10.1111/gcb.14633). (Visité le 17/01/2023) (cf. p. 15, 61).
- [169] Frederik BAUMGARTEN et al. « Chilled to be forced : the best dose to wake up buds from winter dormancy ». In : *New Phytologist* 230.4 (mai 2021), p. 1366-1377. DOI : [10.1111/nph.17270](https://doi.org/10.1111/nph.17270). (Visité le 12/04/2023) (cf. p. 15, 86).
- [170] A. K. ETTINGER et al. « Winter temperatures predominate in spring phenological responses to warming ». In : *Nature Climate Change* 10.12 (déc. 2020), p. 1137-1142. DOI : [10.1038/s41558-020-00917-3](https://doi.org/10.1038/s41558-020-00917-3). (Visité le 06/05/2023) (cf. p. 15, 86).
- [171] Y. VITASSE et al. « The great acceleration of plant phenological shifts ». In : *Nature Climate Change* 12.4 (avr. 2022), p. 300-302. DOI : [10.1038/s41558-022-01283-y](https://doi.org/10.1038/s41558-022-01283-y). (Visité le 12/04/2023) (cf. p. 15, 78).
- [172] Yann VITASSE et al. « Assessing the effects of climate change on the phenology of European temperate trees ». In : *Agricultural and Forest Meteorology* 151.7 (juill. 2011), p. 969-980. DOI : [10.1016/j.agrformet.2011.03.003](https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2011.03.003). (Visité le 12/04/2023) (cf. p. 15, 72, 78, 85).
- [173] Yann VITASSE et al. « Leaf phenology sensitivity to temperature in European trees : Do within-species populations exhibit similar responses? ». In : *Agricultural and Forest Meteorology* 149.5 (mai 2009), p. 735-744. DOI : [10.1016/j.agrformet.2008.10.019](https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2008.10.019). (Visité le 01/02/2023) (cf. p. 15, 78, 79, 86).
- [174] R. AHAS et al. « Changes in European spring phenology ». In : *International Journal of Climatology* 22.14 (30 nov. 2002), p. 1727-1738. DOI : [10.1002/joc.818](https://doi.org/10.1002/joc.818). (Visité le 02/02/2023) (cf. p. 15, 78, 85).
- [175] Annette MENZEL et Peter FABIAN. « Growing season extended in Europe ». In : *Nature* 397.6721 (fév. 1999), p. 659-659. DOI : [10.1038/17709](https://doi.org/10.1038/17709). (Visité le 02/02/2023) (cf. p. 15, 78, 85).
- [176] Chang-Kyun PARK et al. « Spatial and temporal changes in leaf coloring date of *Acer palmatum* and *Ginkgo biloba* in response to temperature increases in South Korea ». In : *PLOS ONE* 12.3 (27 mars 2017). Sous la dir. de Sylvain DELZON, e0174390. DOI : [10.1371/journal.pone.0174390](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0174390). (Visité le 12/04/2023) (cf. p. 15).
- [177] Sara Beatriz MENDES et al. « Fruiting phenology matters ». In : *PLANTS, PEOPLE, PLANET* 5.3 (mai 2023), p. 324-328. DOI : [10.1002/ppp3.10359](https://doi.org/10.1002/ppp3.10359). (Visité le 06/05/2023) (cf. p. 15).

- [178] Eugene W SCHUPP et al. « Intrinsic and extrinsic drivers of intraspecific variation in seed dispersal are diverse and pervasive ». In : *AoB PLANTS* 11.6 (1^{er} nov. 2019). Sous la dir. de Kim McCONKEY, plz067. DOI : [10.1093/aobpla/plz067](https://doi.org/10.1093/aobpla/plz067). (Visité le 06/05/2023) (cf. p. 15).
- [179] Jessica CACHELOU et al. « Does mast seeding shape mating time in wild boar? A comparative study ». In : *Biology Letters* 18.7 (juill. 2022), p. 20220213. DOI : [10.1098/rsbl.2022.0213](https://doi.org/10.1098/rsbl.2022.0213). (Visité le 21/09/2022) (cf. p. 15).
- [180] Éliane SCHERMER et al. « Flower phenology as a disruptor of the fruiting dynamics in temperate oak species ». In : *New Phytologist* 225.3 (fév. 2020). Number : 3, p. 1181-1192. DOI : [10.1111/nph.16224](https://doi.org/10.1111/nph.16224). (Visité le 01/11/2021) (cf. p. 16, 17, 61, 77, 79, 87, 88, 100, 105, 106, 121).
- [181] Pierre-François PÉLISSON et al. « From Income to Capital Breeding : When Diversified Strategies Sustain Species Coexistence ». In : *PLOS ONE* 8.9 (27 sept. 2013). Number : 9 Publisher : Public Library of Science, e76086. DOI : [10.1371/journal.pone.0076086](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0076086). (Visité le 10/10/2021) (cf. p. 16).
- [182] Pierre-François PÉLISSON et al. « Contrasted breeding strategies in four sympatric sibling insect species : When a proovigenic and capital breeder copes with a stochastic environment ». In : *Functional Ecology* 26.1 (1^{er} fév. 2012). Number : 1, p. 198-206. DOI : [10.2307/41428802](https://doi.org/10.2307/41428802) (cf. p. 16).
- [183] Frédéric MENU et Emmanuel DESOUHANT. « Bet-hedging for variability in life cycle duration : bigger and later-emerging chestnut weevils have increased probability of a prolonged diapause ». In : *Oecologia* 132.2 (1^{er} juill. 2002). Number : 2, p. 167-174. DOI : [10.1007/s00442-002-0969-6](https://doi.org/10.1007/s00442-002-0969-6). (Visité le 27/10/2021) (cf. p. 16).
- [184] Harmony J. DALGLEISH, John T. SHUKLE et Robert K. SWIHART. « Weevil seed damage reduces germination and seedling growth of hybrid American chestnut ». In : *Canadian Journal of Forest Research* 42.6 (juin 2012), p. 1107-1114. DOI : [10.1139/x2012-067](https://doi.org/10.1139/x2012-067). (Visité le 22/04/2023) (cf. p. 16, 105).
- [185] M. J. CRAWLEY. « Seed predators and plant population dynamics. » In : *Seeds : the ecology of regeneration in plant communities*. Sous la dir. de M. FENNER. 2^e éd. UK : CABI Publishing, jan. 2000, p. 167-182. DOI : [10.1079/9780851994321.0167](https://doi.org/10.1079/9780851994321.0167). (Visité le 28/04/2023) (cf. p. 16, 25).
- [186] Herminia GARCÍA-MOZO et al. « Catkin frost damage in Mediterranean cork-oak (*Quercus suber* L.) » In : *Israel Journal of Plant Sciences* 49.1 (1^{er} jan. 2001), p. 42-47. DOI : [10.1560/JR25-EB31-9JTG-WTD6](https://doi.org/10.1560/JR25-EB31-9JTG-WTD6). (Visité le 05/05/2023) (cf. p. 17).
- [187] Michał BOGDZIEWICZ et al. « Correlated seed failure as an environmental veto to synchronize reproduction of masting plants ». In : *New Phytologist* 219.1 (juill. 2018), p. 98-108. DOI : [10.1111/nph.15108](https://doi.org/10.1111/nph.15108). (Visité le 17/10/2022) (cf. p. 17, 61).
- [188] Ignacio M. PÉREZ-RAMOS et al. « Environmental drivers of mast-seeding in Mediterranean oak species : does leaf habit matter? » In : *Journal of Ecology* 103.3 (mai 2015). Sous la dir. de Matthew TURNBULL, p. 691-700. DOI : [10.1111/1365-2745.12400](https://doi.org/10.1111/1365-2745.12400). (Visité le 05/05/2023) (cf. p. 17).
- [189] Frederik BAUMGARTEN, Arthur GESSLER et Yann VITASSE. « No risk—no fun : Penalty and recovery from spring frost damage in deciduous temperate trees ». In : *Functional Ecology* 37.3 (mars 2023), p. 648-663. DOI : [10.1111/1365-2435.14243](https://doi.org/10.1111/1365-2435.14243). (Visité le 04/04/2023) (cf. p. 17, 72, 103).
- [190] Yann VITASSE, Armando LENZ et Christian KÄRNER. « The interaction between freezing tolerance and phenology in temperate deciduous trees ». In : *Frontiers in Plant Science* 5 (10 oct. 2014). DOI : [10.3389/fpls.2014.00541](https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00541). (Visité le 31/03/2023) (cf. p. 17).
- [191] Arie MANANGAN et al. « Long-term pollen trends and associations between pollen phenology and seasonal climate in Atlanta, Georgia (1992-2018) ». In : *Annals of Allergy, Asthma & Immunology* 127.4 (oct. 2021), 471-480.e4. DOI : [10.1016/j.anai.2021.07.012](https://doi.org/10.1016/j.anai.2021.07.012). (Visité le 06/05/2023) (cf. p. 17, 87).
- [192] M. RECIO et al. « Intensity and temporality of airborne *Quercus* pollen in the southwest Mediterranean area : Correlation with meteorological and phenoclimatic variables, trends and possible adaptation to climate change ». In : *Agricultural and Forest Meteorology* 250-251 (mars 2018), p. 308-318. DOI : [10.1016/j.agrformet.2017.11.028](https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2017.11.028). (Visité le 06/05/2023) (cf. p. 17, 87).
- [193] Constantin M. ZÖHNER et Susanne S. RENNER. « Perception of photoperiod in individual buds of mature trees regulates leaf-out ». In : *New Phytologist* 208.4 (déc. 2015), p. 1023-1030. DOI : [10.1111/nph.13510](https://doi.org/10.1111/nph.13510). (Visité le 02/05/2023) (cf. p. 17, 72).

- [194] Yann VITASSE et al. « Increase in the risk of exposure of forest and fruit trees to spring frosts at higher elevations in Switzerland over the last four decades ». In : *Agricultural and Forest Meteorology* 248 (jan. 2018), p. 60-69. DOI : [10.1016/j.agrformet.2017.09.005](https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2017.09.005). (Visité le 06/05/2023) (cf. p. 17).
- [195] Günter HOCH et al. « Fruit production in three masting tree species does not rely on stored carbon reserves ». In : *Oecologia* 171.3 (mars 2013), p. 653-662. DOI : [10.1007/s00442-012-2579-2](https://doi.org/10.1007/s00442-012-2579-2). (Visité le 31/03/2023) (cf. p. 18, 101).
- [196] Marcel E. VISSER et Leonard J. M. HOLLEMAN. « Warmer springs disrupt the synchrony of oak and winter moth phenology ». In : *Proceedings of the Royal Society of London. Series B : Biological Sciences* 268.1464 (7 fév. 2001), p. 289-294. DOI : [10.1098/rspb.2000.1363](https://doi.org/10.1098/rspb.2000.1363). (Visité le 31/03/2023) (cf. p. 18, 78).
- [197] Eiko WAGENHOFF et al. « Temporal synchrony of Thaumetopoea processionea egg hatch and Quercus robur budburst ». In : *Journal of Pest Science* 86.2 (juin 2013), p. 193-202. DOI : [10.1007/s10340-012-0457-7](https://doi.org/10.1007/s10340-012-0457-7). (Visité le 31/03/2023) (cf. p. 18).
- [198] Margriet van ASCH et Marcel E. VISSER. « Phenology of Forest Caterpillars and Their Host Trees : The Importance of Synchrony ». In : *Annual Review of Entomology* 52.1 (1^{er} jan. 2007), p. 37-55. DOI : [10.1146/annurev.ento.52.110405.091418](https://doi.org/10.1146/annurev.ento.52.110405.091418). (Visité le 31/03/2023) (cf. p. 18).
- [199] Sarah J. RICHARDSON et al. « Climate and Net Carbon Availability Determine Temporal Patterns of Seed Production by Nothofagus ». In : *Ecology* 86.4 (2005). Publisher : Ecological Society of America, p. 972-981. (Visité le 02/04/2023) (cf. p. 19).
- [200] Arne BUECHLING et al. « Climate drivers of seed production in *Picea engelmannii* and response to warming temperatures in the southern Rocky Mountains ». In : *Journal of Ecology* 104.4 (juill. 2016). Sous la dir. de Nicole RAFFERTY, p. 1051-1062. DOI : [10.1111/1365-2745.12572](https://doi.org/10.1111/1365-2745.12572). (Visité le 02/04/2023) (cf. p. 19).
- [201] Mark. J. MCKONE, Dave KELLY et William G. LEE. « Effect of climate change on mast-seeding species : frequency of mass flowering and escape from specialist insect seed predators ». In : *Global Change Biology* 4.6 (août 1998), p. 591-596. DOI : [10.1046/j.1365-2486.1998.00172.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.1998.00172.x). (Visité le 14/09/2022) (cf. p. 19, 87).
- [202] Constantin M ZOHNER, Lidong MO et Susanne S RENNER. « Global warming reduces leaf-out and flowering synchrony among individuals ». In : *eLife* 7 (2018), e40214. DOI : [10.7554/eLife.40214](https://doi.org/10.7554/eLife.40214). (Visité le 06/01/2023) (cf. p. 19, 72, 103).
- [203] Laura TOUZOT et al. « How does increasing mast seeding frequency affect population dynamics of seed consumers? Wild boar as a case study ». In : *Ecological Applications* 30.6 (sept. 2020). Number : 6. DOI : [10.1002/eap.2134](https://doi.org/10.1002/eap.2134). (Visité le 01/11/2021) (cf. p. 19, 60, 79, 87, 88, 106).
- [204] Andrzej BOBIEC, Albert REIF et Kinga ÖLLERER. « Seeing the oakscape beyond the forest : a landscape approach to the oak regeneration in Europe ». In : *Landscape Ecology* 33.4 (avr. 2018), p. 513-528. DOI : [10.1007/s10980-018-0619-y](https://doi.org/10.1007/s10980-018-0619-y). (Visité le 27/04/2023) (cf. p. 19, 21, 105).
- [205] Matts LINDBLADH et David R. FOSTER. « Dynamics of long-lived foundation species : the history of Quercus in southern Scandinavia : The history of Quercus in southern Scandinavia ». In : *Journal of Ecology* 98.6 (nov. 2010), p. 1330-1345. DOI : [10.1111/j.1365-2745.2010.01733.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01733.x). (Visité le 14/04/2023) (cf. p. 19).
- [206] Kimberley T. DAVIS et al. « Wildfires and climate change push low-elevation forests across a critical climate threshold for tree regeneration ». In : *Proceedings of the National Academy of Sciences* 116.13 (26 mars 2019), p. 6193-6198. DOI : [10.1073/pnas.1815107116](https://doi.org/10.1073/pnas.1815107116). (Visité le 14/03/2023) (cf. p. 19).
- [207] Alexis DUCOUSO et E. BORDACS. « Fiche technique d'EUFORGEN pour la conservation génétique et l'utilisation des chênes sessile et pédonculé (*Quercus robur*/*Quercus petraea*) ». In : *Biodiversity international, Rome, Italie et Min. Agriculture, Paris, France* (2011) (cf. p. 20, 25, 79).
- [208] Yann VITASSE. « Ontogenic changes rather than difference in temperature cause understory trees to leaf out earlier ». In : *New Phytologist* 198.1 (avr. 2013), p. 149-155. DOI : [10.1111/nph.12130](https://doi.org/10.1111/nph.12130). (Visité le 12/04/2023) (cf. p. 20).

- [209] Noriyuki OSADA et Tsutomu HIURA. « Intraspecific differences in spring leaf phenology in relation to tree size in temperate deciduous trees ». In : *Tree Physiology* 39.5 (1^{er} mai 2019). Sous la dir. de Sean THOMAS, p. 782-791. DOI : [10.1093/treephys/tpz011](https://doi.org/10.1093/treephys/tpz011). (Visité le 12/04/2023) (cf. p. 20).
- [210] Isabelle CHUINE et al. « Can phenological models predict tree phenology accurately in the future? The unrevealed hurdle of endodormancy break ». In : *Global Change Biology* 22.10 (oct. 2016), p. 3444-3460. DOI : [10.1111/gcb.13383](https://doi.org/10.1111/gcb.13383). (Visité le 16/02/2023) (cf. p. 20, 78, 86).
- [211] Yann VITASSE et al. « Impact of microclimatic conditions and resource availability on spring and autumn phenology of temperate tree seedlings ». In : *New Phytologist* 232.2 (oct. 2021), p. 537-550. DOI : [10.1111/nph.17606](https://doi.org/10.1111/nph.17606). (Visité le 12/04/2023) (cf. p. 25, 62, 99).
- [212] B. D. DOW et M.V. ASHLEY. « High levels of gene flow in bur oak revealed by paternity analysis using microsatellites ». In : *Journal of Heredity* 89.1 (1^{er} jan. 1998), p. 62-70. DOI : [10.1093/jhered/89.1.62](https://doi.org/10.1093/jhered/89.1.62). (Visité le 19/03/2023) (cf. p. 25).
- [213] STREIFF et al. « Pollen dispersal inferred from paternity analysis in a mixed oak stand of *Quercus robur* L. and *Q. petraea* (Matt.) Liebl. ». In : *Molecular Ecology* 8.5 (mai 1999), p. 831-841. DOI : [10.1046/j.1365-294X.1999.00637.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.1999.00637.x). (Visité le 30/04/2023) (cf. p. 25).
- [214] J. M. HIRST. « An automatic volumetric spore trap ». In : *Annals of Applied Biology* 39.2 (juin 1952), p. 257-265. DOI : [10.1111/j.1744-7348.1952.tb00904.x](https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.1952.tb00904.x). (Visité le 28/04/2023) (cf. p. 29, 63, 80).
- [215] IGN. *Inventaire forestier national français, Données brutes, Campagnes annuelles 2005 et suivantes*. 17 sept. 2020. URL : <https://inventaire-forestier.ign.fr/spip.php?rubrique159> (visité le 17/09/2020) (cf. p. 29).
- [216] John P. BUONACCORSI et al. « Measuring mast seeding behavior : relationships among population variation, individual variation and synchrony ». In : *Journal of Theoretical Biology* 224.1 (sept. 2003), p. 107-114. DOI : [10.1016/S0022-5193\(03\)00148-6](https://doi.org/10.1016/S0022-5193(03)00148-6). (Visité le 14/09/2022) (cf. p. 30).
- [217] MARCOS FERNÁNDEZ-MARTÍNEZ et Josep PEÑUELAS. « Measuring temporal patterns in ecology : The case of mast seeding ». In : *Ecology and Evolution* 11.7 (avr. 2021), p. 2990-2996. DOI : [10.1002/ece3.7291](https://doi.org/10.1002/ece3.7291). (Visité le 15/09/2022) (cf. p. 30, 97).
- [218] John P. BUONACCORSI et al. « Measuring and testing for spatial synchrony ». In : *Ecology* 82.6 (juin 2001), p. 1668-1679. DOI : [10.2307/2679809](https://doi.org/10.2307/2679809). (Visité le 23/04/2023) (cf. p. 30).
- [219] Walter D. KOENIG et al. « Dissecting components of population-level variation in seed production and the evolution of masting behavior ». In : *Oikos* 102.3 (sept. 2003), p. 581-591. DOI : [10.1034/j.1600-0706.2003.12272.x](https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.12272.x). (Visité le 15/09/2022) (cf. p. 30).
- [220] Carlos M. HERRERA et al. « Annual Variability in Seed Production by Woody Plants and the Masting Concept : Reassessment of Principles and Relationship to Pollination and Seed Dispersal ». In : *The American Naturalist* 152.4 (oct. 1998), p. 576-594. DOI : [10.1086/286191](https://doi.org/10.1086/286191). (Visité le 26/09/2022) (cf. p. 30, 97).
- [221] Richard S. OSTFELD et Felicia KEESING. « Pulsed Resources and Community Responses ». In : *Temporal Dimensions of Landscape Ecology*. Sous la dir. de John A. BISSONETTE et Ilse STORCH. Boston, MA : Springer US, 2007, p. 30-42. DOI : [10.1007/978-0-387-45447-4_3](https://doi.org/10.1007/978-0-387-45447-4_3). (Visité le 13/04/2023) (cf. p. 60).
- [222] Xoaquín MOREIRA et al. « Masting promotes individual- and population-level reproduction by increasing pollination efficiency ». In : *Ecology* 95.4 (avr. 2014), p. 801-807. DOI : [10.1890/13-1720.1](https://doi.org/10.1890/13-1720.1). (Visité le 29/03/2023) (cf. p. 60, 61).
- [223] Robert R. PARMENTER et al. « Environmental and endogenous drivers of tree mast production and synchrony in piñon-juniper-oak woodlands of New Mexico ». In : *Ecosphere* 9.8 (août 2018). DOI : [10.1002/ecs2.2360](https://doi.org/10.1002/ecs2.2360). (Visité le 03/05/2023) (cf. p. 61).
- [224] Walter D. KOENIG et Johannes M. H. KNOPS. « Patterns of Annual Seed Production by Northern Hemisphere Trees : A Global Perspective ». In : *The American Naturalist* 155.1 (jan. 2000). Number : 1, p. 59-69. DOI : [10.1086/303302](https://doi.org/10.1086/303302). (Visité le 01/11/2021) (cf. p. 61, 70).
- [225] Tomoyuki ABE et al. « Parameterisation and validation of a resource budget model for masting using spatiotemporal flowering data of individual trees ». In : *Ecology Letters* 19.9 (sept. 2016). Sous la dir. de Liza COMITA, p. 1129-1139. DOI : [10.1111/ele.12651](https://doi.org/10.1111/ele.12651). (Visité le 21/10/2022) (cf. p. 61, 101).

- [226] Danielle LYLES, Todd S. ROSENSTOCK et Alan HASTINGS. « Plant reproduction and environmental noise : How do plants do it? » In : *Journal of Theoretical Biology* 371 (avr. 2015), p. 137-144. DOI : [10.1016/j.jtbi.2015.02.009](https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2015.02.009). (Visité le 03/05/2023) (cf. p. 61).
- [227] Walter D. KOENIG, Johannes M.H. KNOPS et William J. CARMEN. « Intraspecific variation in the relationship between weather and masting behavior in valley oak, *Quercus lobata* ». In : *Canadian Journal of Forest Research* 50.12 (déc. 2020), p. 1299-1306. DOI : [10.1139/cjfr-2020-0098](https://doi.org/10.1139/cjfr-2020-0098). (Visité le 18/10/2022) (cf. p. 62).
- [228] Michał BOGDZIEWICZ et al. « The Moran effect and environmental vetoes : phenological synchrony and drought drive seed production in a Mediterranean oak ». In : *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences* 284.1866 (15 nov. 2017). Number : 1866, p. 20171784. DOI : [10.1098/rspb.2017.1784](https://doi.org/10.1098/rspb.2017.1784). (Visité le 01/11/2021) (cf. p. 62).
- [229] H. GARCÍA-MOZO et al. « Influence of pollen emission and weather-related factors on variations in holm-oak (*Quercus ilex* subsp. *ballota*) acorn production ». In : *Environmental and Experimental Botany* 61.1 (sept. 2007), p. 35-40. DOI : [10.1016/j.envexpbot.2007.02.009](https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2007.02.009). (Visité le 20/09/2022) (cf. p. 62).
- [230] Emilie FLEUROT et al. « Oak masting drivers vary between populations depending on their climatic environments ». In : *Current Biology* (fév. 2023), S0960982223000684. DOI : [10.1016/j.cub.2023.01.034](https://doi.org/10.1016/j.cub.2023.01.034). (Visité le 10/02/2023) (cf. p. 62, 71, 87).
- [231] Vincent BADEAU et al. *Les plantes au rythme des saisons*. Avec la coll. de Bernard SEGUIN. OCLC : 1002835225. Mèze : Biotope, 2017. 336 p. (cf. p. 62).
- [232] Antoine KREMER, Rémy-J PETIT et Alexis DUCOUSO. « Biologie évolutive et diversité génétique des chênes sessile et pédonculé. » In : *Revue Forestière Française* 2 (2002), p. 111. DOI : [10.4267/2042/4907](https://doi.org/10.4267/2042/4907). (Visité le 03/05/2023) (cf. p. 62, 79).
- [233] Tarald O. KVÅLSETH. « Coefficient of variation : the second-order alternative ». In : *Journal of Applied Statistics* 44.3 (17 fév. 2017), p. 402-415. DOI : [10.1080/02664763.2016.1174195](https://doi.org/10.1080/02664763.2016.1174195). (Visité le 27/04/2023) (cf. p. 64, 97).
- [234] Shinichi NAKAGAWA, Paul C. D. JOHNSON et Holger SCHIELZETH. « The coefficient of determination R^2 and intra-class correlation coefficient from generalized linear mixed-effects models revisited and expanded ». In : *Journal of The Royal Society Interface* 14.134 (sept. 2017), p. 20170213. DOI : [10.1098/rsif.2017.0213](https://doi.org/10.1098/rsif.2017.0213). (Visité le 03/05/2023) (cf. p. 66, 82).
- [235] Alexandra KUZNETSOVA, Per B. BROCKHOFF et Rune H. B. CHRISTENSEN. « **lmerTest** Package : Tests in Linear Mixed Effects Models ». In : *Journal of Statistical Software* 82.13 (2017). DOI : [10.18637/jss.v082.i13](https://doi.org/10.18637/jss.v082.i13). (Visité le 21/09/2022) (cf. p. 66, 82).
- [236] Jared KNOWLES, Carl FREDERICK et Alex WHITWORTH. *merTools : Tools for Analyzing Mixed Effect Regression Models*. Version 0.5.2. 23 juin 2020 (cf. p. 66, 82).
- [237] Debashis KUSHARY. « Bootstrap Methods and Their Application ». In : *Technometrics* 42.2 (mai 2000), p. 216-217. DOI : [10.1080/00401706.2000.10486018](https://doi.org/10.1080/00401706.2000.10486018). (Visité le 21/09/2022) (cf. p. 66).
- [238] Robert J. HIJMANS et al. *raster : Geographic Data Analysis and Modeling*. Version 3.6-3. 18 sept. 2022 (cf. p. 66, 82).
- [239] Martijn TENNEKES. « **tmap** : Thematic Maps in R ». In : *Journal of Statistical Software* 84.6 (2018). DOI : [10.18637/jss.v084.i06](https://doi.org/10.18637/jss.v084.i06). (Visité le 21/09/2022) (cf. p. 66, 82).
- [240] Adrian MONKS et Dave KELLY. « Testing the resource-matching hypothesis in the mast seeding tree *Nothofagus truncata* (Fagaceae) ». In : *Austral Ecology* 31.3 (mai 2006), p. 366-375. DOI : [10.1111/j.1442-9993.2006.01565.x](https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2006.01565.x). (Visité le 03/05/2023) (cf. p. 70).
- [241] Herminia GARCÍA-MOZO, Eugenio DOMINGUEZ-VILCHES et Carmen GALÁN. « A model to account for variations in holm-oak (*Quercus ilex* subsp. *ballota*) acorn production in southern Spain ». In : *Annals of agricultural and environmental medicine : AAEM* 19.3 (2012), p. 403-408 (cf. p. 70).
- [242] Łukasz GREWLING, Bogdan JACKOWIAK et Matt SMITH. « Variations in *Quercus* sp. pollen seasons (1996–2011) in Poznań, Poland, in relation to meteorological parameters ». In : *Aerobiologia* 30.2 (juin 2014), p. 149-159. DOI : [10.1007/s10453-013-9313-3](https://doi.org/10.1007/s10453-013-9313-3). (Visité le 02/05/2023) (cf. p. 70).

- [243] Iris LE RONCÉ et al. « Reproduction alternation in trees : testing the resource depletion hypothesis using experimental fruit removal in *Quercus ilex* ». In : *Tree Physiology* (9 mars 2023). Sous la dir. de Frida PIPER, tpad025. DOI : [10.1093/treephys/tpad025](https://doi.org/10.1093/treephys/tpad025). (Visité le 22/04/2023) (cf. p. 71, 101).
- [244] Andreas P. WION et al. « Masting is shaped by tree-level attributes and stand structure, more than climate, in a Rocky Mountain conifer species ». In : *Forest Ecology and Management* 531 (mars 2023), p. 120794. DOI : [10.1016/j.foreco.2023.120794](https://doi.org/10.1016/j.foreco.2023.120794). (Visité le 21/04/2023) (cf. p. 71, 102).
- [245] J. GAUZERE et al. « 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* ». In : *Agricultural and Forest Meteorology* 244-245 (oct. 2017), p. 9-20. DOI : [10.1016/j.agrformet.2017.05.011](https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2017.05.011). (Visité le 14/04/2023) (cf. p. 72, 78, 86, 100).
- [246] D. F. B. FLYNN et E. M. WOLKOVICH. « Temperature and photoperiod drive spring phenology across all species in a temperate forest community ». In : *New Phytologist* 219.4 (sept. 2018), p. 1353-1362. DOI : [10.1111/nph.15232](https://doi.org/10.1111/nph.15232). (Visité le 02/05/2023) (cf. p. 72, 78, 86).
- [247] Hermine ALEXANDRE et al. « In situ estimation of genetic variation of functional and ecological traits in *Quercus petraea* and *Q. robur* ». In : *Tree Genetics & Genomes* 16.2 (avr. 2020), p. 32. DOI : [10.1007/s11295-019-1407-9](https://doi.org/10.1007/s11295-019-1407-9). (Visité le 02/05/2023) (cf. p. 72).
- [248] Paul J. CARADONNA, Amy M. ILER et David W. INOUE. « Shifts in flowering phenology reshape a subalpine plant community ». In : *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111.13 (avr. 2014), p. 4916-4921. DOI : [10.1073/pnas.1323073111](https://doi.org/10.1073/pnas.1323073111). (Visité le 02/05/2023) (cf. p. 72).
- [249] D FAIRLEY et G BATCHELDER. « A study of oak-pollen production and phenology in northern California : Prediction of annual variation in pollen counts based on geographic and meteorologic factors* ». In : *Journal of Allergy and Clinical Immunology* 78.2 (août 1986), p. 300-307. DOI : [10.1016/S0091-6749\(86\)80080-X](https://doi.org/10.1016/S0091-6749(86)80080-X). (Visité le 28/04/2023) (cf. p. 72).
- [250] Annette MENZEL et al. « European phenological response to climate change matches the warming pattern ». In : *Global Change Biology* 12.10 (oct. 2006), p. 1969-1976. DOI : [10.1111/j.1365-2486.2006.01193.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01193.x). (Visité le 30/01/2023) (cf. p. 78).
- [251] Yann VITASSE et al. « Phenological and elevational shifts of plants, animals and fungi under climate change in the European Alps ». In : *Biological Reviews* 96.5 (oct. 2021), p. 1816-1835. DOI : [10.1111/brv.12727](https://doi.org/10.1111/brv.12727). (Visité le 05/05/2023) (cf. p. 78).
- [252] Josep PEÑUELAS et Iolanda FILELLA. « Responses to a Warming World ». In : *Science* 294.5543 (26 oct. 2001), p. 793-795. DOI : [10.1126/science.1066860](https://doi.org/10.1126/science.1066860). (Visité le 05/05/2023) (cf. p. 78).
- [253] Josep PEÑUELAS, This RUTISHAUSER et Iolanda FILELLA. « Phenology Feedbacks on Climate Change ». In : *Science* 324.5929 (15 mai 2009), p. 887-888. DOI : [10.1126/science.1173004](https://doi.org/10.1126/science.1173004). (Visité le 05/05/2023) (cf. p. 78).
- [254] Walter D. KOENIG et al. « Acorn Production by Oaks in Central Coastal California : Variation within and among Years ». In : *Ecology* 75.1 (jan. 1994), p. 99-109. DOI : [10.2307/1939386](https://doi.org/10.2307/1939386). (Visité le 23/09/2022) (cf. p. 79).
- [255] Michał BOGDZIEWICZ et al. « Effects of nitrogen deposition on reproduction in a masting tree : benefits of higher seed production are trumped by negative biotic interactions ». In : *Journal of Ecology* 105.2 (mars 2017). Sous la dir. de Nicole RAFFERTY, p. 310-320. DOI : [10.1111/1365-2745.12673](https://doi.org/10.1111/1365-2745.12673). (Visité le 21/09/2022) (cf. p. 79).
- [256] Walter D. KOENIG et al. « Acorn Production Patterns ». In : *Mediterranean Oak Woodland Working Landscapes*. Sous la dir. de Pablo CAMPOS et al. T. 16. Series Title : Landscape Series. Dordrecht : Springer Netherlands, 2013, p. 181-209. DOI : [10.1007/978-94-007-6707-2_7](https://doi.org/10.1007/978-94-007-6707-2_7). (Visité le 23/09/2022) (cf. p. 79).
- [257] Laura TRUFFAUT et al. « Fine-scale species distribution changes in a mixed oak stand over two successive generations ». In : *New Phytologist* 215.1 (juill. 2017), p. 126-139. DOI : [10.1111/nph.14561](https://doi.org/10.1111/nph.14561). (Visité le 05/05/2023) (cf. p. 79).

- [258] Marten SCHEFFER, Egbert H. van NES et Remi VERGNON. « Toward a unifying theory of biodiversity ». In : *Proceedings of the National Academy of Sciences* 115.4 (23 jan. 2018), p. 639-641. DOI : [10.1073/pnas.1721114115](https://doi.org/10.1073/pnas.1721114115). (Visité le 22/11/2021) (cf. p. 80).
- [259] Y. DURAND et al. « A meteorological estimation of relevant parameters for snow models ». In : *Annals of Glaciology* 18 (1993), p. 65-71. DOI : [10.3189/S0260305500011277](https://doi.org/10.3189/S0260305500011277). (Visité le 26/10/2022) (cf. p. 80).
- [260] Karthik RAM et al. *A Wes Anderson Palette Generator*. Version 0.3.6.9000. 29 mars 2018 (cf. p. 82).
- [261] Kazuho MATSUMOTO et al. « Climate change and extension of the *Ginkgo biloba* L. growing season in Japan : CLIMATE CHANGE AND EXTENSION ». In : *Global Change Biology* 9.11 (nov. 2003), p. 1634-1642. DOI : [10.1046/j.1365-2486.2003.00688.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2003.00688.x). (Visité le 07/04/2023) (cf. p. 86).
- [262] Annette MENZEL, Nicole ESTRELLA et Peter FABIAN. « Spatial and temporal variability of the phenological seasons in Germany from 1951 to 1996 : CHANGES IN PHENOLOGICAL SEASONS IN GERMANY ». In : *Global Change Biology* 7.6 (août 2001), p. 657-666. DOI : [10.1111/j.1365-2486.2001.00430.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2001.00430.x). (Visité le 07/04/2023) (cf. p. 86).
- [263] Jean-Michel LEGAVE et al. « Differentiated Responses of Apple Tree Floral Phenology to Global Warming in Contrasting Climatic Regions ». In : *Frontiers in Plant Science* 6 (15 déc. 2015). DOI : [10.3389/fpls.2015.01054](https://doi.org/10.3389/fpls.2015.01054). (Visité le 08/02/2023) (cf. p. 86, 88, 99).
- [264] Cécile F. DANTEC et al. « Chilling and heat requirements for leaf unfolding in European beech and sessile oak populations at the southern limit of their distribution range ». In : *International Journal of Biometeorology* 58.9 (nov. 2014), p. 1853-1864. DOI : [10.1007/s00484-014-0787-7](https://doi.org/10.1007/s00484-014-0787-7). (Visité le 12/04/2023) (cf. p. 86).
- [265] I. CHUINE, J. BELMONTE et A. MIGNOT. « A modelling analysis of the genetic variation of phenology between tree populations ». In : *Journal of Ecology* 88.4 (août 2000), p. 561-570. DOI : [10.1046/j.1365-2745.2000.00468.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2000.00468.x). (Visité le 12/04/2023) (cf. p. 86).
- [266] Xavier MORIN et al. « Changes in leaf phenology of three European oak species in response to experimental climate change ». In : *New Phytologist* 186.4 (juin 2010), p. 900-910. DOI : [10.1111/j.1469-8137.2010.03252.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03252.x). (Visité le 05/05/2023) (cf. p. 86).
- [267] Yongshuo H. FU et al. « Declining global warming effects on the phenology of spring leaf unfolding ». In : *Nature* 526.7571 (1^{er} oct. 2015), p. 104-107. DOI : [10.1038/nature15402](https://doi.org/10.1038/nature15402). (Visité le 04/02/2023) (cf. p. 86, 100).
- [268] Xavier MORIN et al. « Leaf phenology in 22 North American tree species during the 21st century ». In : *Global Change Biology* 15.4 (avr. 2009), p. 961-975. DOI : [10.1111/j.1365-2486.2008.01735.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01735.x). (Visité le 24/10/2022) (cf. p. 86).
- [269] Yongshuo H. FU et al. « Sensitivity of leaf unfolding to experimental warming in three temperate tree species ». In : *Agricultural and Forest Meteorology* 181 (nov. 2013), p. 125-132. DOI : [10.1016/j.agrformet.2013.07.016](https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2013.07.016). (Visité le 06/05/2023) (cf. p. 86).
- [270] Haiying YU, Eike LUEDELING et Jianchu XU. « Winter and spring warming result in delayed spring phenology on the Tibetan Plateau ». In : *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107.51 (21 déc. 2010), p. 22151-22156. DOI : [10.1073/pnas.1012490107](https://doi.org/10.1073/pnas.1012490107). (Visité le 05/05/2023) (cf. p. 86).
- [271] Daphné ASSE et al. « Warmer winters reduce the advance of tree spring phenology induced by warmer springs in the Alps ». In : *Agricultural and Forest Meteorology* 252 (avr. 2018), p. 220-230. DOI : [10.1016/j.agrformet.2018.01.030](https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2018.01.030). (Visité le 06/05/2023) (cf. p. 86).
- [272] Haicheng ZHANG et al. *Contributions of winter and spring warming to the temporal shifts of leaf unfolding*. preprint. In Review, 17 juin 2021. DOI : [10.21203/rs.3.rs-505838/v1](https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-505838/v1). (Visité le 06/05/2023) (cf. p. 86).
- [273] C.J. ATKINSON, R.M. BRENNAN et H.G. JONES. « Declining chilling and its impact on temperate perennial crops ». In : *Environmental and Experimental Botany* 91 (juill. 2013), p. 48-62. DOI : [10.1016/j.envexpbot.2013.02.004](https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2013.02.004). (Visité le 05/05/2023) (cf. p. 86).
- [274] Fanxiang MENG et al. « Long-term flowering intensity of European tree species under the influence of climatic and resource dynamic variables ». In : *Agricultural and Forest Meteorology* 323 (août 2022), p. 109074. DOI : [10.1016/j.agrformet.2022.109074](https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2022.109074). (Visité le 06/05/2023) (cf. p. 87).

- [275] Xavier MORIN, Carol AUGSPURGER et Isabelle CHUINE. « Process-based modeling of species distributions : What limits temperate tree species range boundaries? » In : *Ecology* 88.9 (sept. 2007), p. 2280-2291. DOI : [10.1890/06-1591.1](https://doi.org/10.1890/06-1591.1). (Visité le 05/05/2023) (cf. p. 88).
- [276] Rebecca DARBYSHIRE et al. « Impact of future warming on winter chilling in Australia ». In : *International Journal of Biometeorology* 57.3 (mai 2013), p. 355-366. DOI : [10.1007/s00484-012-0558-2](https://doi.org/10.1007/s00484-012-0558-2). (Visité le 04/04/2023) (cf. p. 88).
- [277] J WORRALL. « Temperature–bud-burst relationships in amabilis and subalpine fir provenance tests replicated at different elevations ». In : *Silvae Genet* 32.5 (1983), p. 203-209 (cf. p. 88).
- [278] G VON WUEHLISCH, D KRUSCHE et H-J MUHS. « Variation in temperature sum requirement for flushing of beech provenances ». In : *Silvae Genetica* 44.5 (1995), p. 343-346 (cf. p. 88).
- [279] Bénédicte WENDEN et al. « Shifts in the temperature-sensitive periods for spring phenology in European beech and pedunculate oak clones across latitudes and over recent decades ». In : *Global Change Biology* 26.3 (mars 2020), p. 1808-1819. DOI : [10.1111/gcb.14918](https://doi.org/10.1111/gcb.14918). (Visité le 30/01/2023) (cf. p. 88).
- [280] Eike LUEDELING et al. « Climate Change Affects Winter Chill for Temperate Fruit and Nut Trees ». In : *PLoS ONE* 6.5 (24 mai 2011). Sous la dir. d'Anna TRAVESET, e20155. DOI : [10.1371/journal.pone.0020155](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0020155). (Visité le 14/04/2023) (cf. p. 88).
- [281] Dave KELLY. « Mast seeding : Study of oak mechanisms carries wider lessons ». In : *Current Biology* 33.6 (mars 2023), R231-R233. DOI : [10.1016/j.cub.2023.02.043](https://doi.org/10.1016/j.cub.2023.02.043). (Visité le 21/04/2023) (cf. p. 95).
- [282] Carlos M. HERRERA. « Population-level estimates of interannual variability in seed Production : what do they actually tell us? » In : *Oikos* 82.3 (sept. 1998), p. 612-616. DOI : [10.2307/3546384](https://doi.org/10.2307/3546384). (Visité le 14/09/2022) (cf. p. 96).
- [283] Michał BOGDZIEWICZ et al. « Does masting scale with plant size? High reproductive variability and low synchrony in small and unproductive individuals ». In : *Annals of Botany* 126.5 (6 oct. 2020), p. 971-979. DOI : [10.1093/aob/mcaa118](https://doi.org/10.1093/aob/mcaa118). (Visité le 25/04/2023) (cf. p. 96, 103).
- [284] Michał BOGDZIEWICZ et al. « Seed predation selects for reproductive variability and synchrony in perennial plants ». In : *New Phytologist* 229.4 (fév. 2021). Number : 4, p. 2357-2364. DOI : [10.1111/nph.16835](https://doi.org/10.1111/nph.16835). (Visité le 01/11/2021) (cf. p. 96).
- [285] Jean R. LOBRY et al. « The CV is dead, long live the CV (submitted) ». In : () (cf. p. 97).
- [286] Marcos FERNÁNDEZ-MARTÍNEZ et al. « The consecutive disparity index, D : a measure of temporal variability in ecological studies ». In : *Ecosphere* 9.12 (déc. 2018), e02527. DOI : [10.1002/ecs2.2527](https://doi.org/10.1002/ecs2.2527). (Visité le 21/09/2022) (cf. p. 97).
- [287] Thomas GEBUREK et al. « Temporal pollen pattern in temperate trees : expedience or fate? » In : *Oikos* 121.10 (oct. 2012), p. 1603-1612. DOI : [10.1111/j.1600-0706.2011.20140.x](https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.20140.x). (Visité le 27/04/2023) (cf. p. 98).
- [288] Jannice FRIEDMAN et Spencer C. H. BARRETT. « Wind of change : new insights on the ecology and evolution of pollination and mating in wind-pollinated plants ». In : *Annals of Botany* 103.9 (juin 2009), p. 1515-1527. DOI : [10.1093/aob/mcp035](https://doi.org/10.1093/aob/mcp035). (Visité le 27/04/2023) (cf. p. 98).
- [289] Elizabeth E. CRONE et Peter LESICA. « Causes of synchronous flowering in *Astragalus scaphoides*, an iteroparous perennial plant ». In : *Ecology* 85.7 (juill. 2004), p. 1944-1954. DOI : [10.1890/03-0256](https://doi.org/10.1890/03-0256). (Visité le 07/05/2023) (cf. p. 98).
- [290] S. KOTLARSKI et al. « Elevation gradients of European climate change in the regional climate model COSMO-CLM ». In : *Climatic Change* 112.2 (mai 2012), p. 189-215. DOI : [10.1007/s10584-011-0195-5](https://doi.org/10.1007/s10584-011-0195-5). (Visité le 27/04/2023) (cf. p. 99).
- [291] Solomon Z. DOBROWSKI. « A climatic basis for microrefugia : the influence of terrain on climate ». In : *Global Change Biology* 17.2 (fév. 2011), p. 1022-1035. DOI : [10.1111/j.1365-2486.2010.02263.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02263.x). (Visité le 02/02/2023) (cf. p. 99).
- [292] Andrew HACKETT-PAIN et al. « MASTREE+ : Time-series of plant reproductive effort from six continents ». In : *Global Change Biology* 28.9 (mai 2022), p. 3066-3082. DOI : [10.1111/gcb.16130](https://doi.org/10.1111/gcb.16130). (Visité le 27/04/2023) (cf. p. 100).

- [293] Fazia KROUCHI, Arezki DERRIDJ et François LEFÈVRE. « Year and tree effect on reproductive organisation of *Cedrus atlantica* in a natural forest ». In : *Forest Ecology and Management* 197.1 (août 2004), p. 181-189. DOI : [10.1016/j.foreco.2004.05.013](https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.05.013). (Visité le 21/04/2023) (cf. p. 102).
- [294] Kailen A. MOONEY, Yan B. LINHART et Marc A. SNYDER. « Masting in ponderosa pine : comparisons of pollen and seed over space and time ». In : *Oecologia* 165.3 (mars 2011), p. 651-661. DOI : [10.1007/s00442-010-1742-x](https://doi.org/10.1007/s00442-010-1742-x). (Visité le 21/04/2023) (cf. p. 102).
- [295] Elizabeth E. CRONE et Joshua M. RAPP. « Resource depletion, pollen coupling, and the ecology of mast seeding : Mechanisms of mast seeding ». In : *Annals of the New York Academy of Sciences* 1322.1 (août 2014). Number : 1, p. 21-34. DOI : [10.1111/nyas.12465](https://doi.org/10.1111/nyas.12465). (Visité le 01/11/2021) (cf. p. 103).
- [296] Isabelle CHUINE et Elisabeth G. BEAUBIEN. « Phenology is a major determinant of tree species range ». In : *Ecology Letters* 4.5 (sept. 2001), p. 500-510. DOI : [10.1046/j.1461-0248.2001.00261.x](https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2001.00261.x). (Visité le 25/04/2023) (cf. p. 104).
- [297] Joannès GUILLEMOT et al. « Environmental control of carbon allocation matters for modelling forest growth ». In : *New Phytologist* 214.1 (avr. 2017), p. 180-193. DOI : [10.1111/nph.14320](https://doi.org/10.1111/nph.14320). (Visité le 25/04/2023) (cf. p. 105).
- [298] Martin DOVČIAK, Peter B REICH et Lee E FRELICH. « Seed rain, safe sites, competing vegetation, and soil resources spatially structure white pine regeneration and recruitment ». In : *Canadian Journal of Forest Research* 33.10 (1^{er} oct. 2003), p. 1892-1904. DOI : [10.1139/x03-115](https://doi.org/10.1139/x03-115). (Visité le 27/04/2023) (cf. p. 105).
- [299] Raul BONAL, Josep Maria ESPELTA et Alfried P. VOGLER. « Complex selection on life-history traits and the maintenance of variation in exaggerated rostrum length in acorn weevils ». In : *Oecologia* 167.4 (déc. 2011). Number : 4, p. 1053-1061. DOI : [10.1007/s00442-011-2036-7](https://doi.org/10.1007/s00442-011-2036-7). (Visité le 11/10/2021) (cf. p. 108).
- [300] E. ULRICH. « Le réseau renecofor : objectifs et réalisation ». In : *Revue Forestière Française* 2 (1995), p. 107. DOI : [10.4267/2042/26634](https://doi.org/10.4267/2042/26634). (Visité le 09/05/2023) (cf. p. 123).