



AVERTISSEMENT

Ce document est le fruit d'un long travail approuvé par le jury de soutenance et mis à disposition de l'ensemble de la communauté universitaire élargie.

Il est soumis à la propriété intellectuelle de l'auteur. Ceci implique une obligation de citation et de référencement lors de l'utilisation de ce document.

D'autre part, toute contrefaçon, plagiat, reproduction illicite encourt une poursuite pénale.

Contact : ddoc-memoires-contact@univ-lorraine.fr

LIENS

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 122. 4

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 335.2- L 335.10

http://www.cfcopies.com/V2/leg/leg_droi.php

<http://www.culture.gouv.fr/culture/infos-pratiques/droits/protection.htm>

2011-2012

MASTER FAGE

Biologie et Ecologie pour la Forêt, l'Agronomie et l'Environnement

Spécialité FAGE

**Impact du changement climatique sur le hêtre et l'épicéa, le long
d'un gradient altitudinal.**

Claire BERTHELON

Mémoire de stage, soutenu à Nancy le 03/09/2012

Pr. Alexandre BUTTLER

Dr. Constant SIGNARBIEUX

ECOS (Laboratoire des systèmes écologiques)

Composante de l'Institut fédéral de recherches sur la forêt, la neige et le
paysage (WSL)

Ecole polytechnique de Lausanne

REMERCIEMENTS

Je tiens tout particulièrement à remercier Alexandre Buttler et Constant Signarbieux pour m'avoir offert un stage tout à fait dans mes attentes et passionnant, ainsi que pour leurs présences continuelles à mes côtés, leurs bonnes humeurs, leurs incroyables gentillesse et dévouements pour leurs stagiaires. Ils m'ont fait confiance tout au long de mon stage, et m'ont confié de grandes responsabilités me donnant un rôle important à mes yeux.

Je remercie également Manuel Froidevaux, Constant Signarbieux, Konstantin Kavanov, Pierre Mariotte, Alexandre Buttler, Lucas Bragazza, Vincent Jassey de m'avoir aidé à mettre en place le projet Climarbre, et m'avoir fait part de leurs incroyables connaissances théoriques.

Je tiens aussi à remercier Vincent Jassey pour sa formation sur le logiciel R et sa patience.

Je remercie aussi tous les membres du laboratoire ECOS de m'avoir accueillie au sein de leur incroyable équipe.

Je voudrai aussi remercier Legrand Sophie pour ces connaissances sur la pagination de documents.

Table des matières

I) STRUCTURE D'ACCEUIL	1
II) INTRODCUTION	1
1) CONTEXTE GENERAL	1
2) LES EFFETS SUR LA VEGETATION ARBORESCENTE, SA CROISSANCE ET SA COMPOSITION	2
3) PROBLEMATIQUE DU STAGE	4
III) METHODOLOGIE D'ETUDE DES CHANGEMENTS CLIMATIQUES	4
1) LES SITES D'ETUDES SUR LE GRADIENT ALTITUDINAL	4
· DESCRIPTION DU SITE DE PRELEVEMENT DES PLANTULES ET DU SITE TEMOIN	5
· DESCRIPTION DES SITES DE TRANSPLANTATION	5
· DESCRIPTION DU GRADIENT ALTITUDINAL	6
2) DESIGN EXPERIMENTAL	7
· MATERIEL VEGETAL	7
· LES DIFFERENTS TRAITEMENTS APPLIQUES AUX PLANTULES	7
· LE PRELEVEMENT DES PLANTULES	7
· LA TRANSPLANTATION DES PLANTULES	8
· LES EQUIPEMENTS DES SITES	9
3) LES MESURES EFFECTUEES	9
· MESURE DES ECHANGES GAZEUX	10
· LA FLUORESCENCE DE LA CHLOROPHYLLE A	10
· LE POTENTIEL HYDRIQUE (Ψ)	11
4) LES ANALYSES STATISTIQUES	11
III) RESULTATS	11
1) LE CLIMAT	11
2) LES DIFFERENTS TRAITEMENTS APPLIQUES AUX PLANTULES	12
3) LES COURBES DE SUIVI ECOPHYSIOLOGIQUE	12
4) PARAMETRES A_N , G_S , Ψ_B ET Ψ_M MESURES LE LONG DU GRADIENT ALTITUDINAL	14
· LE SITE DE REFERENCE : LES AMBURNEX	14
· LE PREMIER SITE RECEVEUR : SAINT GEORGE	15
· LE SECOND SITE RECEVEUR, L'ARBORETUM D'AUBONNE	16
· LE DERNIER SITE RECEVEUR : BOIS CHAMBLARD	17
5) PARAMETRES DE REGULATION NON-STOMATIQUE DE LA PHOTOSYNTHESE (FV/FM , $V_{C,MAX}$ ET A_{MAX})	18
· $V_{C,MAX}$ ET A_{MAX} POUR LES 4 SITES DU GRADIENT ALTITUDINAL	18
· FV/FM POUR LES 4 SITES LE LONG DU GRADIENT ALTITUDINAL	19
IV) DISCUSSION	20
V) CONCLUSION	22

ANNEXES

- ANNEXE I : REPARTITION DE LA TOTALITE DES PLANTULES D'UNE ESPECE (EXEMPLE DU HETRE A SAINT-GEORGE)
- ANNEXE II : DESIGN EXPERIMENTAL DU SITE DE L'ARBORETUM D'AUBONNE
- ANNEXE III : TABLEAU STATISTIQUE REPRESENTANT LES PARAMETRES PHYSIOLOGIQUES POUR LES DEUX ESPECES A CHAQUE ALTITUDE AU COURS DES DIFFERENTES CAMPAGNES DE MESURES

RESUME

I. Structure d'accueil

J'ai été accueillie pendant les 7 mois de mon stage au sein de l'équipe du laboratoire des systèmes écologiques (ECOS). Ce dernier résulte d'une « joint venture » dans laquelle se sont engagés, en 2003, l'Ecole Polytechnique Fédérale de Lausanne (EPFL) et l'Institut fédéral de recherches sur la forêt, la neige et le paysage (WSL). Le laboratoire ECOS est installé sur le site de l'EPFL, à Lausanne, dans le canton de Vaud (Suisse).

L'Ecole Polytechnique Fédérale de Lausanne

L'EPFL est une université technique européenne, accueillant près de 120 nationalités, réparties entre étudiants, professeurs et collaborateurs. Elle a pour but l'enseignement, la recherche et le partenariat avec le secteur privé. Elle aborde des disciplines très diverses comme l'ingénierie, l'informatique, l'architecture, les sciences de la vie, la physique, la chimie, et bien d'autres encore. Elle possède plus de 350 laboratoires et groupes de recherche.

L'EPFL est située à Lausanne, en Suisse, au bord du plus grand lac d'Europe, le lac Léman, au pied des Alpes et du Mont-Blanc. Son campus principal réunit près de 12 000 personnes. Il est situé à côté de celui de l'Université de Lausanne (UNIL), qui aborde des disciplines comme les sciences économiques, humaines et sociales, environnementales, ainsi que la biologie et la médecine. Au total, les deux campus regroupent environ 20 000 étudiants.

Le Laboratoire des Systèmes Ecologiques (ECOS)

Le laboratoire ECOS base ses recherches sur l'organisation, le fonctionnement et la dynamique des communautés végétales, animales ou microbiennes terrestres en rapport avec les processus écosystémiques et les habitats. Il agit dans divers écosystèmes comme les milieux humides (tourbières, zones humides), les forêts, les pâturages boisés du Jura suisse, les prairies (pâturées ou fauchées), le plus souvent dans les zones de montagne.

Les résultats des travaux scientifiques permettent de fournir des outils de gestion pour entreprendre des mesures de conservation, de restauration et de gestion adaptées pour des habitats des plus sensibles.

ECOS aborde différents domaines de recherches:

- ✓ Impact de l'homme et des changements climatiques sur les écosystèmes,
- ✓ Interactions biotiques au sein des communautés végétales,
- ✓ Interactions plantes - sol - microorganismes souterrains,
- ✓ Cycles biogéochimiques (carbone, azote),
- ✓ Invasions biologiques et résistance des communautés végétales,
- ✓ Gestion et restauration des écosystèmes,
- ✓ Tomographie.

Tout au long de mon stage, j'ai travaillé sur le domaine de recherche: « Impact des changements climatiques sur les écosystèmes » qui s'intéresse de près aux changements climatiques et aux conséquences qu'ils pourraient avoir sur le fonctionnement des écosystèmes. Pour se faire, plusieurs écosystèmes différents sont étudiés: pâturages, forêts et tourbières.

II. Introduction

1) Contexte général

Le climat est un des facteurs essentiels expliquant la répartition des communautés végétales (Theurillat & Guisan, 2001). De nombreuses études ont montré que les changements climatiques à plus ou moins long terme peuvent avoir un impact majeur sur la végétation (Theurillat & Guisan, 2001).

Au cours du 20^{ème} siècle, la température moyenne du globe a augmenté d'environ 0,6°C, mais en Suisse, le réchauffement climatique a été plus fort que la moyenne globale (IPCC, Bern, 2007). En effet, au cours du 20^{ème} siècle, la Suisse a vu ses températures augmenter deux fois plus rapidement que dans les siècles précédents.

Le régime des précipitations s'est également modifié. En effet, les précipitations annuelles ont augmenté d'environ 8%, soit 120mm durant le 20^{ème} siècle. Le fait le plus impressionnant se situe dans les espaces alpins, où les précipitations moyennes en hiver ont augmenté de 20 à 30% (IPCC, Bern, 2007).

L'ampleur et la rapidité de ces changements climatiques auront des conséquences majeures sur la végétation naturelle et notamment sur les forêts (Thuiller *et al.*, 2005). Par exemple, un déplacement altitudinal vers les sommets de la distribution des forêts a déjà été démontré (Lenoir *et al.*, 2008) et serait dû principalement au changement du régime des précipitations. De plus, la faible capacité d'adaptation de certaines espèces forestières engendrerait une entrée en compétition avec des espèces mieux adaptées à une température plus chaude et une sécheresse plus intense (Bonn, 2000). En outre, les espèces ayant de meilleures facultés d'adaptation vont augmenter leur aire de distribution, ce qui va engendrer une limitation de cette aire pour des espèces se trouvant déjà à la limite de leur aire de distribution (Jump *et al.*, 2006).

En Suisse, le déplacement de la distribution altitudinale du hêtre (*Fagus sylvatica* (L.)) et de l'épicéa (*Picea abies* (L.)), deux espèces majeures dans l'économie forestière, représentant 60.4% du volume forestier total (Brändlhi *et al.*, 2010) a été démontré par de nombreuses études (Theurillat et Guisan, 2001). Les conséquences écologiques de cette élévation en altitude pour ces espèces forestières sont variées. Nous pourrions assister à la perte de diversité biologique et de biocénoses entières, à des modifications des formes de couvertures du sol (forêts, prairies...), à la perte de substances et de qualité du sol, ou encore à des modifications des services écosystémiques (Buttler *et al.*, 2012).

L'abondance du hêtre et de l'épicéa, espèces typiques des forêts subalpines et jurassiennes suisses, pourrait changer suite au réchauffement climatique. En effet, le hêtre pourrait, entre autres, profiter de la hausse des températures afin de coloniser les zones de plus hautes altitudes, initialement plus fraîches, actuellement occupées par l'épicéa. Cependant, il est également possible que les baisses de précipitations saisonnières mènent à un dépérissement du hêtre (Piovesan *et al.*, 2008). Ce dernier ayant pour particularité d'être sensible à la sécheresse, sa survie et sa régénération sont donc limitées par le stress hydrique (Gärtner *et al.*, 2008), tout comme l'épicéa qui subit de fortes perturbations de croissance lors des périodes sèches (Badot, 1991). Ainsi, du point de vue de l'économie forestière, la diminution de la croissance annuelle, suite à des changements de conditions environnementales, induit une diminution de la valeur économique future des parcelles exploitées.

Aujourd'hui, le réchauffement climatique est bel et bien une réalité mondiale (IPCC, Bern, 2007). Ainsi, une meilleure connaissance de la sensibilité des espèces forestières au climat est essentielle pour mieux appréhender les changements futurs qui auront lieu dans les écosystèmes forestiers subalpins, et de ce fait, d'entreprendre une gestion adaptée.

2) Les effets sur la végétation arborescente, sa croissance et sa composition

Le réchauffement climatique provoque essentiellement une migration des espèces à plus haute altitude ou en direction des plus hautes latitudes, là où elles retrouvent des conditions proches de leur niche écologique (Theurillat & Guisan, 2001). Ce constat est également observé pour les espèces arborescentes. Cependant, celles-ci ont un cycle de reproduction beaucoup plus lent que les espèces herbacées et il est probable que les changements surviennent trop rapidement pour leur permettre une adaptation (Beniston, 2003). L'augmentation de la fréquence, de l'intensité et de la durée des périodes de sécheresses estivales suite aux diminutions des précipitations et de la disponibilité en eau, affecte également la distribution des espèces.

De telles modifications, trop rapides, rendent les espèces plus sensibles aux perturbations. De plus, les fonctions de production (bois, matériel photosynthétique et métabolites), quant à elles, pourraient fortement varier en fonction de la localisation, notamment en relation avec la température et la disponibilité en eau (Körner et al, 2007). Les études scientifiques dans ce domaine prévoient qu'une augmentation de la température en climat froid ou tempéré devrait globalement stimuler la photosynthèse (pour autant que les ressources en eau soient suffisantes) et ainsi augmenter la production de biomasse (Shaver *et al.*, 2000). L'augmentation de la concentration atmosphérique en CO₂ a également un effet stimulant pour la photosynthèse et permet une meilleure gestion des ressources en eau par les végétaux (Brinkman & Sombroek, 1997). Dans ce contexte, les plantes devront s'adapter sur place et faire face aux nouvelles conditions environnementales (Allen *et al.*, 2010 ; Petriccione, 2005 ; Bonn, 2000). En réponse au réchauffement climatique, le hêtre pourrait démarrer un processus de défense en fermant ses stomates de façon à limiter l'évapotranspiration. Toutefois, ce processus provoque une diminution de l'activité photosynthétique, et ainsi de la croissance (Jump *et al.*, 2006). En revanche, un effet positif des températures élevées sur les forêts de conifères a aussi été démontré, grâce à l'activité photosynthétique hors-saison de végétation de l'épicéa, des températures modérées à cette saison impactent le bilan de carbone de la plante et favorisent une croissance précoce (Guehl, 1985). Cela permet aussi une diminution de l'embolisme des tissus conducteurs, favorise le débourrement des feuilles, et augmente la période de végétation (Rolland & al., 1998).

Le fonctionnement physiologique des arbres est affecté de façon importante par l'augmentation de la pression partielle de CO₂ et des températures, ainsi que par les modifications de régime hydrique. Une synthèse récente (Gerhart & Ward 2010) des études réalisées sur la réponse des plantes au CO₂ fait le point de ces effets sur la photosynthèse depuis les feuilles d'un individu jusqu'au fonctionnement de l'écosystème. Au niveau le plus fin, la courbe de réponse de la photosynthèse au CO₂ intercellulaire (courbe A/Ci) apporte des renseignements sur les mécanismes sous-jacents : à faible pression partielle de CO₂, l'assimilation augmente rapidement et est limitée par la quantité de CO₂, ensuite ce sont des processus métaboliques (propriétés cinétiques enzymatiques) qui freinent l'activité photosynthétique pour arriver à un plateau de saturation (Collatz et al. 1990). Au niveau de l'écosystème, les expérimentations en conditions naturelles d'augmentation du montrent généralement une augmentation de la photosynthèse plus ou moins prononcée selon l'espèce et l'environnement considérés (Ainsworth & Rogers 2007). En effet, le CO₂ présent en plus grande quantité va réduire la compétition pour le dioxygène (O₂) au niveau de la RubisCO (enzyme clé de la photosynthèse), diminuant ainsi la photorespiration et augmentant la photosynthèse (Urban 2003).

En plus de l'impact sur photosynthèse, les changements de pression partielle de CO₂ ont aussi un impact sur la conductance stomatique (g_s) donc sur transpiration et l'efficacité d'utilisation de l'eau (WUE) (Maherali et al. 2003). Une conductance stomatique plus élevée permet d'augmenter l'apport de CO₂ en réduisant la résistance à la diffusion du CO₂ mais en augmentant la perte d'eau. D'autre part, elle est affectée négativement par un déficit en eau du sol ou une sécheresse de l'air élevée (Damour et al. 2010). Au niveau de la densité stomatique les résultats sont assez contrastés, mais globalement on observe une diminution en réponse à une augmentation de CO₂ (Körner, 1981), pouvant ainsi freiner le taux de photosynthèse potentielle. La réponse d'un individu est donc complexe à déterminer et doit prendre en compte l'interaction des différentes réponses physiologiques entre elles et l'interaction avec les différents facteurs du milieu.

Les espèces forestières sont particulièrement sensibles aux changements climatiques car la longévité des arbres limiterait leurs réponses adaptatives aux changements environnementaux. Les capacités adaptatives des arbres et des forêts ont deux composantes : 1) les capacités adaptatives inhérentes aux arbres et écosystèmes forestiers et 2). Les facteurs socioéconomiques déterminant la possibilité de mettre en place de telles mesures d'adaptation (Bresson et al., 2009) Un grand nombre de résultats basés sur des tests de provenances montre que les populations d'arbres se sont génétiquement différenciées durant les évolutions climatiques naturelles qui ont eu lieu à l'Holocène

→ Globalement, nous constatons que les modifications attendues sur la végétation sont encore incertaines et peuvent être très variées en fonction de paramètres encore peu connus, comme l'évolution de

la pluviométrie et des ressources en eau. Elles sont, de plus, fortement liées à l'utilisation de l'espace. Le paysage a en effet été défini par les activités humaines pendant des millénaires. La réponse de la végétation peut donc être très différente d'un endroit à l'autre en fonction de facteurs anthropiques. De plus cette utilisation peut, à l'avenir, freiner ou accélérer les processus de réponse aux changements climatiques (Theurillat & Guisan, 2007). Une utilisation traditionnelle du paysage est selon ces auteurs, un facteur clé pour freiner l'effet des changements climatiques lors des prochaines décennies et préserver la diversité et les écosystèmes sensibles.

3) Problématique du stage

La réalisation d'expérimentations concrètes du comportement des espèces est essentielle lorsque l'on prend en compte que la modélisation de la distribution future des espèces est toujours liée à des incertitudes par rapports à leurs adaptations physiologiques, morphologiques et anatomiques (Buisson *et al.* 2010).

Mon travail de master propose d'étudier les réponses écophysiologiques de deux espèces montagnardes, le hêtre (*Fagus sylvatica* L.) et l'épicéa (*Picea abies* L.), prélevées à 1400 m d'altitude dans le Jura suisse et transplantées le long d'un gradient altitudinal qui simule une augmentation des températures et une diminution des précipitations, deux conséquences majeures du réchauffement climatique.

L'objectif de ce stage a été d'aboutir à une meilleure compréhension des changements au sein des plantes et de leurs facultés d'adaptation face au changement climatique. Pour se faire plusieurs questions seront abordées:

- Les paramètres climatiques (effets combinés: précipitations/températures et températures seules) influent-il sur la performance et le fonctionnement de jeunes plants de hêtre et d'épicéa ?
- Quels processus physiologiques sont affectés par la modification des paramètres climatiques le long du gradient altitudinal, et de quelle manière?
- Y'a-t-il une variabilité dans les réponses entre ces deux espèces?

Afin de répondre à ces questions, l'effet des précipitations et des températures sur les processus physiologiques (capacité photosynthétique, conductance stomatique, relation hydrique dans la plante et paramètres non stomatiques) ont été analysés pendant une partie de la saison de végétation. Les expérimentations ont été mises en place le long d'un gradient altitudinal correspondant à un gradient climatique.

III. Méthodologie d'étude du changement climatique

1) Les sites d'études sur le gradient altitudinal

Ce chapitre situe les sites d'étude et le gradient altitudinal utilisés pour la transplantation. Nous pouvons les visualiser sur la carte ci-dessous :

- L'alpage des Amburnex, proche du col du Marchairuz (1 340 m), site donneur des plantules et aussi site témoin,
- Le site de la commune de Saint-George (1071m),
- Le site de l'Arboretum de la commune d'Aubonne (571m)
- Le site situé au lieu dit Bois Chamblard (371m), au bord du lac Léman.

Ces derniers sont les sites de transplantation choisis sur un gradient altitudinal. (cf. Fig. 1)



Figure 1 : Carte de situation des sites d'étude et de transplantation.

Description du site de prélèvement des plantules et du site témoin

Appartenant au Parc Jurassien Vaudois, le domaine des Amburnex, située entre le col de Marchairuz et le Brassus, abrite divers paysages comme des pâturages, des forêts, des marais protégés et deux chalets d'alpage. Le paysage jurassien se caractérise par une succession de combes (synclinal) et croupes (anticlinal), résultat de la structure plissée des couches calcaires qui constituent la chaîne du Jura. Le sol souvent calcaire est caractérisé par une porosité qui facilite l'infiltration des eaux, mais des surfaces non négligeables sont couvertes de sols acides en raison de dépôt éoliens (loess). Les dolines et les entonnoirs confèrent à cette région une infiltration maximale et sont des points d'entrée vers un vaste réseau hydrologique souterrain. L'alpage des Amburnex, à proximité du col du Marchairuz, est la propriété de la commune de Lausanne qui a accepté de mettre une petite parcelle à disposition de l'EPFL pour différents projets. Les plantules des deux espèces âgées de 2 à 3 ans ont été prélevées autour du site de cet alpage des Amburnex (1340 m d'altitude).

Description des sites de transplantation

Le premier site de transplantation se situe sur la commune de Saint-George dans le canton de Vaud (VD), à 1071m d'altitude, sur une parcelle qui a été mise à disposition de l'EPFL par la commune de Saint-George. Cette parcelle est habituellement fauchée 1 à 2 fois par an par un exploitant agricole du village.

Le second site de transplantation se situe à l'Arboretum National de la commune d'Aubonne (VD) à 571m d'altitude. Un emplacement a été mis à disposition de l'EPFL par la fondation de l'Arboretum qui encourage les recherches scientifiques sur son site.

Le dernier site d'accueil est situé non loin des rives du lac Léman, dans un lieu-dit nommé « Bois Chamblard » (371m d'altitude). Il est la propriété d'une fondation liée à l'EPFL, ayant pour buts d'encourager des recherches fondamentales et appliquées dans le domaine d'activité des ingénieurs touchant la préservation de la biosphère et de ses ressources. (<http://bois-chamblard.epfl.ch/page.php?page=fondation>)

Description du gradient altitudinal

La transplantation sur un gradient altitudinal naturel va permettre de simuler le réchauffement climatique (Körner, 2007). Ce gradient a déjà été utilisé, notamment pour le projet Mountland de l'EPFL (Buttler et al., 2012, Huber et al., 2012). D'un point de vue géographique, il s'étend entre le Lac Léman (site Bois Chamblard) et les crêtes du Jura (Alpage des Amburnex). Il présente une différence altitudinale d'environ 1000m entre ses deux extrêmes. (cf. Fig. 2)

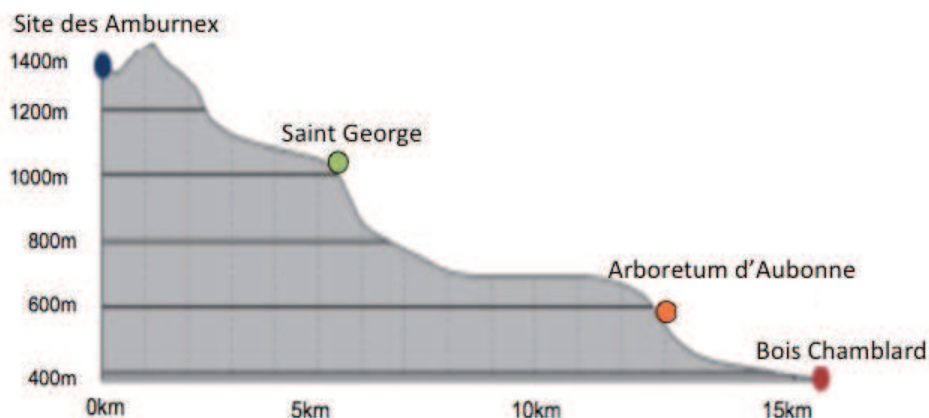


Figure 2 : Profil du gradient altitudinal et des 4 sites expérimentaux

D'un point de vue climatique ce sont essentiellement les températures et les précipitations (plus abondantes sur les crêtes) qui varient avec l'altitude. La figure 3 montre pour chaque site les moyennes des températures et la somme des précipitations pour la saison de végétation de l'année 2011. Ces données sont issues des stations météorologiques Sensorscopes (Sensorscope AG, Lausanne) mises en place sur les sites d'expérimentations en 2010. Le site Bois Chamblard n'étant pas équipé de station, nous avons utilisé les données d'une autre station Sensorscope, proche du site et aussi située au bord du lac Léman.

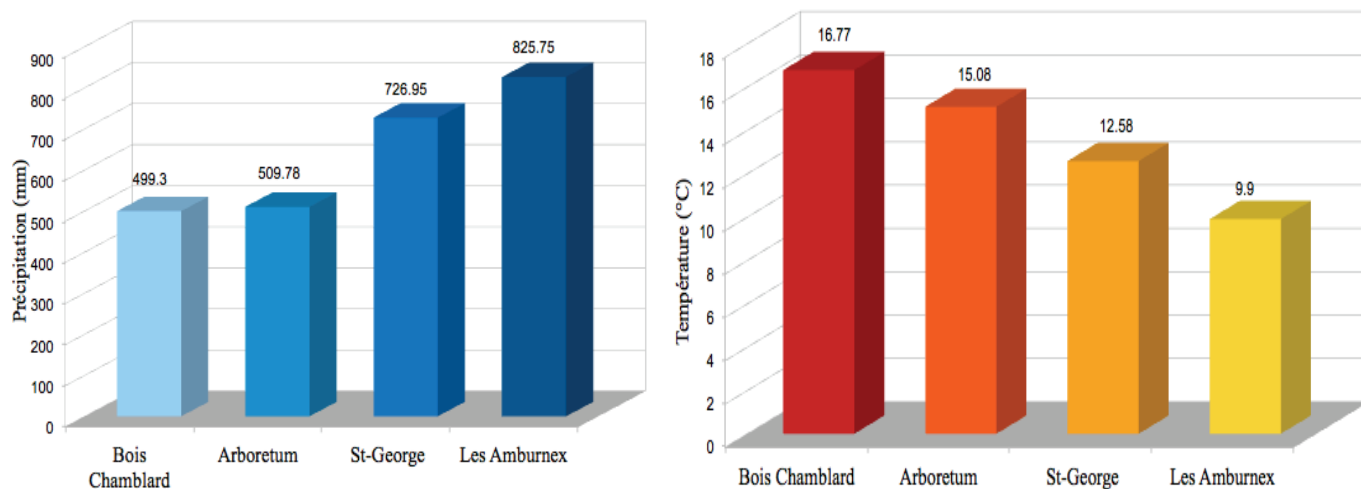


Figure 3 : Moyenne des températures journalières et somme des précipitations des sites d'expérimentation d'Avril 2011 à Octobre 2011

Nous remarquons tout d'abord qu'il existe des différences entre les sites pour les deux paramètres climatiques, précipitations et températures. En effet, il en ressort que plus le site est haut en altitude, plus les températures sont basses et les précipitations élevées et inversement. En moyenne, la température augmente de 0,67 °C tous les 100 m, et les précipitations de 30 mm pour la même tranche d'altitude. D'après Beniston (2006), concernant la Suisse, l'élévation probable de la température due au réchauffement global prévue pour la fin du siècle est de l'ordre de +4 °C en hiver et entre +5,5 °C et +6 °C en été. Or, nous obtenons une différence de température moyenne entre les deux régions situées aux extrémités du gradient de l'ordre de +4,8 °C en hiver et +7,2 °C. Ces valeurs correspondent donc aux

amplitudes de changement que l'on pourrait attendre pour le siècle prochain. Cette différence de température se fait remarquer également par le risque de gel présent toute l'année en altitude, alors qu'il n'existe que d'octobre à mai au bord du lac, de même que l'effet de la couverture neigeuse.

Concernant les précipitations, nous remarquons que les crêtes du Jura sont fortement exposées à des précipitations abondantes et totalisant presque deux fois plus d'eau que la région de Bois Chamblard au bord du lac. Cependant, les sols karstiques du Jura ne retiennent que très peu l'eau et donc, malgré ces fortes pluies, ils restent sensibles à la sécheresse, spécialement en été lors des plus fortes chaleurs. L'évolution des régimes des précipitations pour la Suisse, dans le contexte du changement global, est encore très incertain (Rebetez, 2006). Nous pouvons en effet observer une forte variabilité avec des années très sèches et d'autres au contraire, très humides. Ce n'est donc pas tellement l'évolution de l'abondance des pluies qui va causer un effet sur l'environnement, mais plus leur répartition saisonnière, leur forme (pluie, neige) ou la part des extrêmes (fréquence des sécheresses, inondations) qui vont avoir un impact direct sur l'environnement (Rebetez, 2006) et en particulier sur la végétation.

Ainsi la transplantation entre les deux extrêmes correspond à une projection de l'horizon 2100. L'évolution des températures y est bien représenté, de même pour les précipitations, avec un effet plus incertain sur le régime des précipitations (moins de précipitations, mais pas forcément plus de sécheresses pour autant).

2) Design expérimental

Le design expérimental a été conçu dans le but de comprendre la réaction du hêtre et de l'épicéa face au changement climatique. Pour ce faire, une transplantation de ces espèces a été réalisée le long d'un gradient altitudinal.

Matériel végétal

Au total, 100 plantules de chaque espèce âgées de 2 à 3 ans ont été prélevées aux proches alentours du col des Amburnex. Ainsi, un total de 200 plantules a été soigneusement prélevé avec leur motte d'une trentaine de centimètres de large et d'une vingtaine de centimètres de profondeur, afin de conserver au maximum l'habitat de ces derniers (mycorhizes, racines, sol et litière). Ces plantules ont ensuite été placées dans des pots de 22 litres (30*30 cm, 35 cm de profondeur) remplis au 2/3 avec du sol provenant du site de prélèvement des arbres, la partie supérieure du pot étant remplie par la motte de terre restée attachée aux racines de la plante. Un géotextile a été placé au fond des pots afin que les racines ne prospectent pas dans le sol du site receveur. Ces pots ont été soigneusement annotés avec le lieu de destination, l'espèce et le traitement prévu.

Sur le site des Amburnex, non loin du col du Marchairuz, 10 plantules de chaque espèce ont été transplantées, faisant de ce site (20 plantules), le site témoin par rapport aux 3 autres sites receveurs. Sur ces trois autres sites, 60 plantules ont été transplantées de la manière suivante:

- 20 hêtres provenant du col du Marchairuz,
- 20 épicéas provenant du col du Marchairuz,
- 10 hêtres provenant du même site receveur, dont 5 transplantés avec du sol provenant du col du Marchairuz et les 5 autres avec du sol provenant du site receveur.
- 10 épicéas provenant du même site receveur, dont 5 transplantés avec du sol provenant du col du Marchairuz et les 5 autres avec du sol provenant du site receveur (cf. annexe 1)

Les différents traitements appliqués aux plantules

Différents paramètres climatiques sont testés avec différentes combinaisons: l'effet des régimes des précipitations et simultanément l'effet de la température, ainsi que l'effet de la température seule. Les 10

plantules de chaque espèce transplantées sur le site des Amburnex servent de témoin pour les deux paramètres combinés. Sur les 20 autres plantules de chaque espèce transplantées sur les 3 sites, 10 individus servent à tester l'effet de l'augmentation des températures et de la diminution des précipitations (notés « TP ») et les 10 autres, qui profitent d'un arrosage ajusté toutes les semaines à une quantité égale aux précipitations tombées sur le site des Amburnex, permettent de tester l'effet des températures seules (notés « T »). Les 5 hêtres et les 5 épicéas prélevés sur le site receveur et transplantés avec le sol provenant du col du Marchairuz servent de témoin pour le site en question (notés « sol M, TP »), pour les effets températures et précipitations combinés. Ceux qui ont été transplantés avec du sol du site receveur servent à tester un éventuel effet du sol pour les mêmes paramètres climatiques en comparaison des « sol M, TP » (notés par exemple « sol SG, TP » pour le sol provenant du site de Saint-George).

Le prélèvement des plantules

Les plantules ont été prélevées mi-mai 2012 (cf. tableau 1), peu de temps après la fonte des neiges, cette date tardive permettant aussi d'éviter d'éventuelles gelées tardives, surtout pour les sites d'altitude (cf. figure 4).

Les 70 hêtres provenant du col du Marchairuz ont tous été pris au même endroit, de même pour le sol, qui servira à la transplantation des 5 plantules qui seront prélevées sur chaque site receveur. Les 70 épicéas qui proviennent du col du Marchairuz ont été prélevés à divers endroits, à l'intérieur d'une zone de 2 à 3 kilomètres de rayon, à cause d'une faible présence de jeunes plants et en conséquence, d'une autorisation de prélèvement limitée.

Les 10 individus de chaque espèce provenant des sites receveurs ont été prélevés aux alentours du site de transplantation (< à 500 mètres). Un problème est néanmoins survenu. Aucun épicéa ne fut trouvé aux abords du site de Bois Chamblard, non pas pour des raisons climatiques, mais parce que les rives du lac Léman sont aménagées et il ne s'y trouve que des individus adultes et pour la plupart issu de plantations.

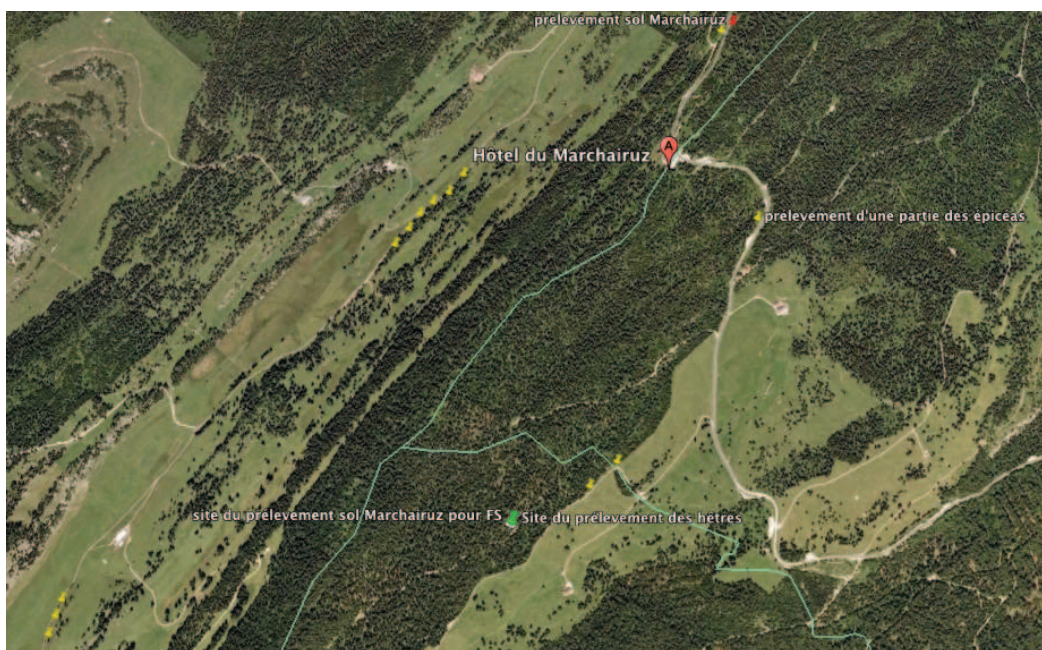


Figure 4 : Carte représentant les sites de prélèvements des plantules de hêtres et d'épicéas

La transplantation des plantules

Toutes les transplantations ont été effectuées séparément (cf. tableau 1). La totalité des plantules d'un site a été prélevée sur une journée et ces dernières ont ensuite été transplantées le jour même ou le lendemain matin. Les pots de 22 litres contenant les plantules ont été enterrés en totalité afin de limiter un assèchement du sol et d'éviter de trop hautes températures dans les pots.

	Date de prélèvement	Date de transplantation
Bois Chamblard	Lundi 14, mardi 15 mai	Mercredi 16 mai
Arboretum d'Aubonne	Mardi 22 mai	Mercredi 23 mai
Commune de St-George	Mercredi 23 mai	Jeudi 24 mai
Col du Marchairuz/Amburnex	Lundi 21 mai	Mardi 22 mai

Tableau 1 : Date de prélèvement et de transplantation sur chaque site

L'emplacement des pots sur chaque site a été tiré au hasard grâce un outil de randomisation (Excel 2011). Le tirage a été effectué au préalable pour chacun des sites. (cf. annexe 2)



Figure 5: Site de Saint-George

Les équipements des sites

Chaque site a été équipé d'une station météo Sensorscope qui enregistre toutes les 15 minutes la température (°C), le cumul des précipitations (mm), ainsi que l'humidité de l'air (%). Ces stations vont donc nous permettre de suivre en temps réel via un accès internet les paramètres climatiques avec précision. Un pot de chaque traitement sur les 4 sites sera équipé dans un futur proche d'une sonde de température et d'humidité du sol, soit un total de 14 sondes (2 sur le site des Amburnex et 4 sur chacun des autres sites). Tous les sites disposent d'une clôture électrique et d'un grillage afin d'éviter d'éventuels piétinement par le bétail ou le gibier.



Figure 6 : Site de l'Arboretum d'Aubonne

3) Les mesures effectuées

Pour chaque paramètre, excepté le potentiel hydrique de base, les mesures ont été effectuées entre 11h et 15h lors de journées ensoleillées sans nuages, permettant ainsi des conditions de mesures optimales. De

plus, les mesures sur les 4 sites n'ont pu être effectuées le même jour pour des raisons techniques évidentes. Nous avons donc regroupé les mesures par campagne (semaines calendaires) permettant ainsi une comparaison par site des mesures dans le temps. Nous aboutissons donc à quatre campagnes de mesures réparties comme suit :

- Campagne 1 (C1) : mesures effectuées aux Amburnex et à Aubonne la semaine 24 et la semaine 26 pour Saint-Georges et Bois Chamblard
- Campagne 2 (C2) : mesures effectuées aux Amburnex et à Aubonne la semaine 27 et la semaine 29 pour Saint-Georges et Bois Chamblard
- Campagne 3 (C3) : mesures effectuées la semaine 30 pour les 4 sites
- Campagne 4 (C4) : mesures effectuées la semaine 32 pour les 4 sites

Mesure des échanges gazeux

Un suivi des échanges gazeux foliaires a été effectué sur le même nombre d'individus par traitement ($n = 3$ à 5) entre 11h et 15h, lors de jours de beau temps. Ces mesures ont été réalisées à l'aide d'un analyseur de gaz à infrarouge (CIRAS-2, PP-System, Hitchin, UK) relié à une pince PLC (6) venant se positionner sur la feuille, équipée d'une unité LED permettant de fixer la quantité de lumière (Photon Flux Density = PFD, exprimé en $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$), ainsi que la température à l'intérieur de la cuvette. L'humidité relative n'a par contre pas été modifiée et se situait toujours à des valeurs proches de l'environnement ambiant.

La conductance stomatique (g_s , $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$) ainsi que l'assimilation nette du CO_2 par la feuille (A_n , $\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$) ont été mesurées en condition de lumière saturante (PFD = $1800 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$) préalablement déterminée sur le terrain. La température de la cuvette a été fixée à $25 \pm 2^\circ\text{C}$ et la concentration de CO_2 externe a été fixée à $380 \pm 5 \text{ ppm}$ grâce à une cartouche de CO_2 insérée dans le CIRAS 2, permettant ainsi une concentration stable durant les mesures.

En revanche, pour les conifères nous avons été obligés d'utiliser un bout terminal de rameau avec ses aiguilles, n'ayant pas de pince conifère à disposition. Mais les rameaux étaient suffisamment petits pour permettre une mesure correcte avec la pince PLC (6). Ainsi, pour connaître précisément la surface d'échange incluse dans la cuvette, chaque aiguille du rameau mesuré a été prélevée et son aire mesurée à l'aide d'un planimètre (Licor- 3100 Area meter) permettant ainsi de corriger les valeurs d'échanges gazeux pour l'épicéa.

Lors de la dernière campagne de mesure C4, nous avons effectué des courbes de réponses de l'assimilation nette en fonction de différentes concentrations de CO_2 (courbe A/C_i). Pour cela, nous avons relevé la valeur calculée du CO_2 intracellulaire (C_i) donnée par le CIRAS 2. La réponse de A_n à l'élévation de différents niveaux de C_i a été réalisée à travers 9 concentrations différentes de CO_2 externe allant de 0 à 1800 ppm. Les conditions de mesures à l'intérieur de la cuvette ont été les mêmes que précédemment (PFD = $1800 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ et température fixée à 25°C). La vitesse de carboxylation de la Rubisco ($V_{c,\text{max}}$) a été calculée grâce à un modèle de courbe non-linéaire (Sharkey et al., 2007 ; Long and Bernacchi, 2003) utilisant les données des courbes A/C_i . Le paramètre A_{max} issu de ces courbes représente A_n à la plus haute concentration externe de CO_2 appliquée.

La fluorescence de la chlorophylle *a*

Cette mesure a été effectuée lors des mêmes campagnes que pour les échanges gazeux et au même moment de la journée. Nous avons utilisé un fluorimètre portable à amplitude de pulses (PAM-2500, Heinz Walz GmbH, Effeltrich, Germany). Pour chaque traitement, nous avons effectué 5 répétitions. Les données de fluorescence ont été déterminées et calculées selon la méthode décrite par Maxwell and Johnson (2000): Echantillon acclimaté à l'obscurité pendant minimum 30 minutes.

Nous obtenons alors deux types de données, la fluorescence minimale dite dark-adapted (F_o), et la fluorescence maximale (F_m), mesurée après avoir envoyé un pulse saturant. Grâce à cet échantillon adapté à l'obscurité nous obtenons alors le ratio F_v/F_m , égal à $(F_m - F_o)/F_m$. Ce F_v/F_m est le rendement maximal photochimique quantique du photosystème II. Cette donnée va nous permettre de comparer l'efficacité photosynthétique des différents traitements en indiquant la limitation de la photosynthèse par des processus de régulation non-stomatique (Signarbieux *et al.*, 2011).

Le potentiel hydrique (ψ)

Le potentiel hydrique minimum (ψ_m) des feuilles en tant que bio-indicateur de l'état hydrique des arbres transplantés le long du transect altitudinal a également été mesuré lors des campagnes C1 à C4 entre 11 heures et 15 heures (« mid-day »). En revanche, le potentiel hydrique de base (ψ_b) mesuré entre 4 heures et 6 heures du matin (« pre-dawn »), avant le levé du soleil, n'a été effectué que lors des campagnes C1 et C4 en raison du caractère destructeur de la mesure. Ces mesures ont été réalisées avec à une chambre à pression de type « bombe de Scholander » (Scholander *et al.*, 1965). Tout comme pour les autres paramètres, 5 répétitions ont été utilisées par traitement. ψ_b et ψ_m permettent de déterminer le potentiel hydrique foliaire qui nous renseigne sur la disponibilité en eau du sol et l'état hydrique dans lequel se trouvent les plantules, et de les comparer le long du gradient altitudinal.

4) Les analyses statistiques

Les données climatiques ont été relevées à la fin des campagnes de mesures (période du 15 mai 2012 au 8 août 2012). A partir de ces données, la somme des précipitations journalières a été calculée, ainsi que la moyenne journalière des températures sur chaque site du gradient altitudinal.

En ce qui concerne les données éco-physiologiques, un test de Shapiro a été effectué afin de vérifier la normalité des données.

Pour mettre évidence d'éventuelles différences entre les espèces le long du gradient altitudinal, un modèle à effet mixte a été utilisé, étant donné que les mesures ont été effectuées sur les mêmes individus.

Quand le modèle faisait apparaître des différences significatives entre les deux espèces ou sur une même espèce le long du gradient altitudinal pour un des paramètres mesurés, un test de Tukey a été réalisé afin de comparer les modalités deux à deux. Toutes les analyses statistiques ont été réalisées à l'aide du logiciel R (Version 2.15.1).

IV. Résultats

1) Le climat

Les températures et les précipitations ont été relevées depuis la fin des transplantations (14/05/12) jusqu'au dernier jour de mesures (08/08/12). Grâce à ces données, des comparaisons avec le site des Amburnex (site de référence) ont pu être réalisées.

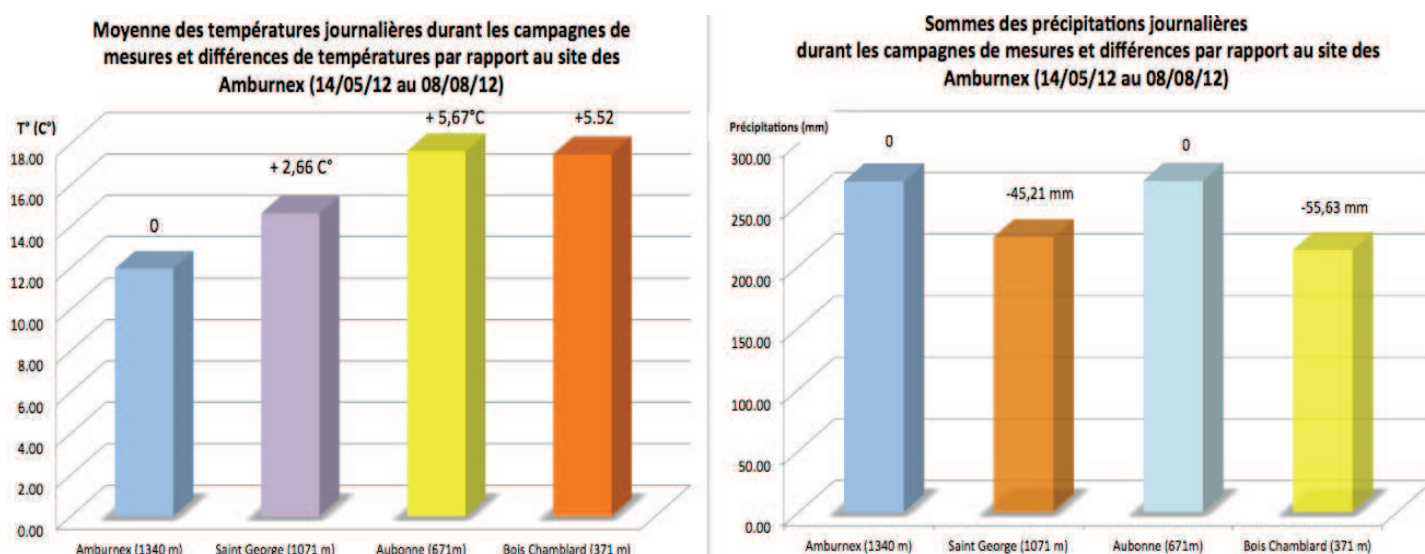


Figure 7 : Diagrammes représentant les moyennes des températures journalières et la somme des précipitations tout au long des campagnes de mesure (du 14/05/2012 au 08/08/2012) dans chacun des sites, et la différence par rapport au site des Amburnex

L'augmentation des températures par rapport au site des Amburnex est très visible :

- +2,66 °C pour le site de Saint George,
- + 5,7 °C pour le site de l'Arboretum d'Aubonne,
- +5,5 °C pour le site de Bois Chamblard.

En ce qui concerne les précipitations, aucune différence n'est visible entre le site d'Aubonne et le site de référence. En revanche, une différence de précipitation de 17 % est visible pour le site de Saint George, est de 21 % pour le site Bois Chamblard. Il est important de noter que la période de comparaison des paramètres climatiques entre les sites receveurs et le site de référence est courte par rapport à la comparaison qui a été faite pendant la saison de végétation de 2011 (cf. figure 3), ce qui peut donc expliquer que le gradient de précipitation attendu n'est pas encore visible.

2) Les différents traitements appliqués aux plantules

Rappelons que les plantules notés « TP », ont subi l'effet température et précipitation des altitudes inférieures. Les autres, notés « T », ont eu un ajustement des précipitations par rapport au site de référence, toutes les semaines si nécessaire, par adjonction d'eau dans les pots. Les analyses statistiques n'ont révélées aucune différence significative entre les traitements « T » et « TP ». Ainsi, pour la suite des analyses de ce travail, seuls les traitements TP ont été retenus.

Certaines plantules provenant des sites receveurs ont été transplantées avec du sol en provenance du col de Marchairuz, notés « SM » et d'autres avec le sol du site receveur, notés « sol BC » (dans le cas du site de Bois Chamblard), « sol A » (site d'Aubonne) et « sol SG » (site de Saint George). Ces traitements avec le sol du site receveur n'ont pas été retenus pour cette première année d'expérience dans la mesure où les feuilles de hêtres étaient totalement desséchées lors des mesures et que les épicéas ont montré des valeurs proches de 0 pour l'assimilation nette de CO₂ (A_n). Il est fort probable que les plants de hêtres n'aient pas résisté à la transplantation dans la mesure où les feuilles étaient déjà développées, à l'inverse des plants pris au col de Marchairuz qui étaient eux encore au stade bourgeon (débourrement plus tardif). En ce qui concerne l'épicéa, il est probable que ces derniers aient souffert dans la mesure où ils ont été prélevés en milieu semi-ouvert, par faute de choix, à l'inverse de ceux prélevés au col du Marchairuz en milieu ouvert.

Il est également important de préciser que toutes ces plantules ne sont pas mortes et pourront être prises en compte l'année suivante.

3) Les courbes de suivi écophysologiques

Afin de visualiser l'évolution de l'assimilation nette de CO₂ (A_n) et de la conductance stomatique (g_s) dans le temps, des courbes ont été réalisées pour chaque espèce : *Fagus sylvatica* (FS) et *Picea Abies* 5PA) et chaque paramètre en fonction du temps (campagne de mesure) à toutes les altitudes.

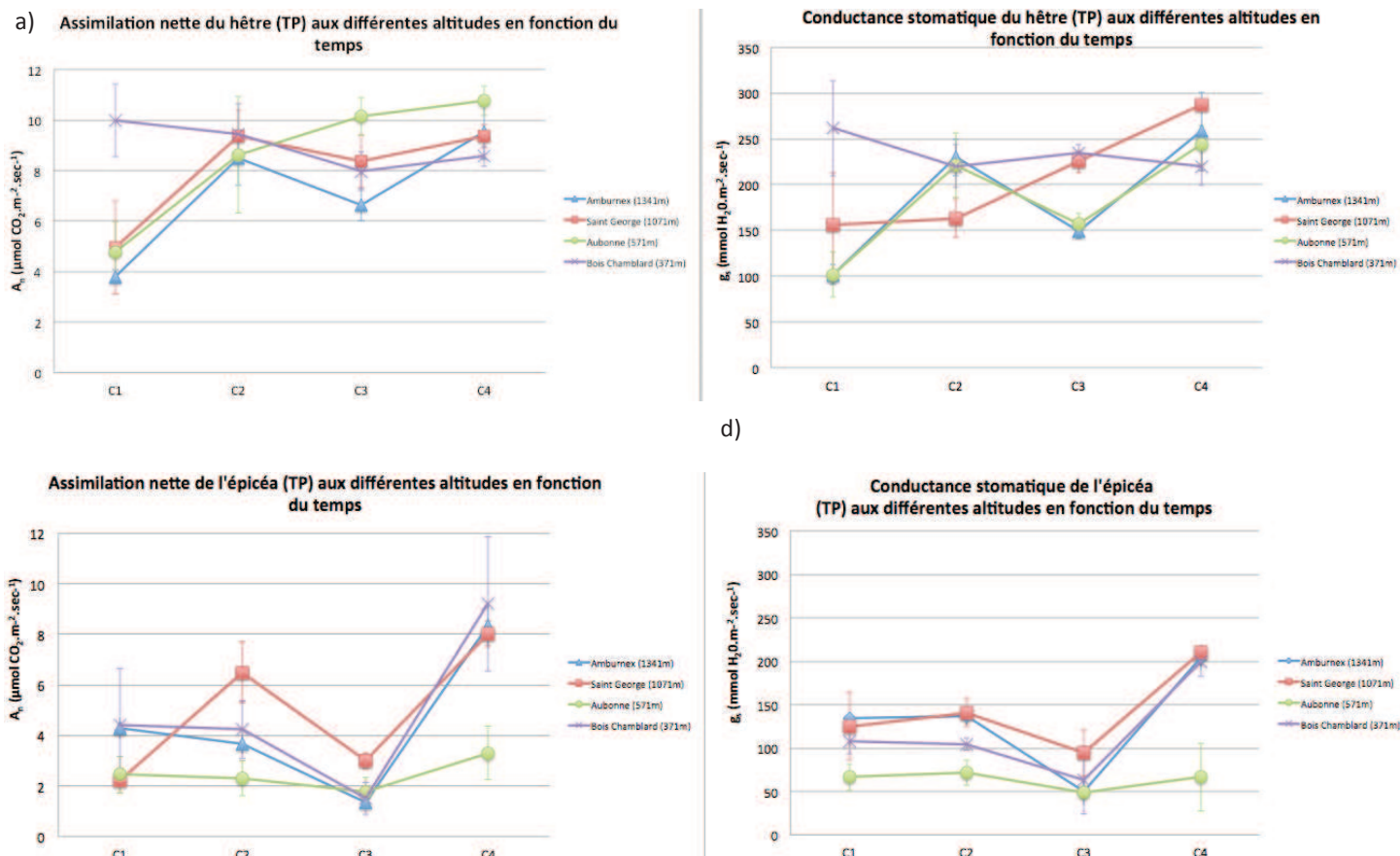


Figure 8 : Courbes représentant l'assimilation nette en CO_2 (A_n) et la conductance stomatique (g_s) du hêtre (a et b) et de l'épicéa (c et d) à chaque altitude en fonction du temps (campagnes de mesures C1, C2, C3 et C4).

En ce qui concerne A_n pour FS, une différence est visible pour C1 entre les individus transplantés sur le site de Bois Chamblard ($A_n \sim 10 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ sec}^{-1}$) et les autres sites ($4 < A_n < 5 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ sec}^{-1}$), cependant cette différence n'est significative qu'entre le site des Amburnex et le site de Bois Chamblard ($P = 0,037$). Au cours du temps, cette différence s'atténue du fait d'une légère diminution des valeurs pour les individus de Bois Chamblard et une augmentation pour les individus des autres sites.

Concernant g_s pour FS, nous pouvons remarquer que les individus de Bois Chamblard se détachent visuellement, mais statistiquement les différences ne sont pas significatives. De même que pour l'assimilation, les différences s'atténuent au cours du temps. Globalement, l'évolution de la conductance suit la même tendance que l'assimilation.

Pour le cas de PA, A_n ne présente pas de différence significative entre altitudes, et globalement toutes les courbes suivent la même tendance à l'exception du point correspondant au site de Saint George en C2. Nous pouvons aussi remarquer que les individus de l'Arboretum en C4 se détachent de ceux des autres sites avec une valeur d'assimilation inférieure ($A_n \sim 3 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ sec}^{-1}$ pour Aubonne, et entre 8 et $9 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ sec}^{-1}$ pour les autres sites).

En ce qui concerne g_s , les courbes de chaque altitude suivent la même tendance au cours du temps, à l'exception de celle d'Aubonne qui n'augmente pas en C4 comme les autres ; cette différence est significative uniquement avec le site des Amburnex ($P=0.046$). De manière plus visible que le hêtre, les courbes de conductance suivent la même tendance que celles des assimilations, à l'exception de Saint George en C2.

4) Paramètres A_n , g_s , Ψ_b et Ψ_m mesurés le long du gradient altitudinal

Le site de référence : Les Amburnex

Les Amburnex, proche du col du Marchairuz, est le site se trouvant à la plus haute altitude (1340m). Il est le site donneur de la plupart des plantules et c'est pourquoi il est utilisé comme site témoin.

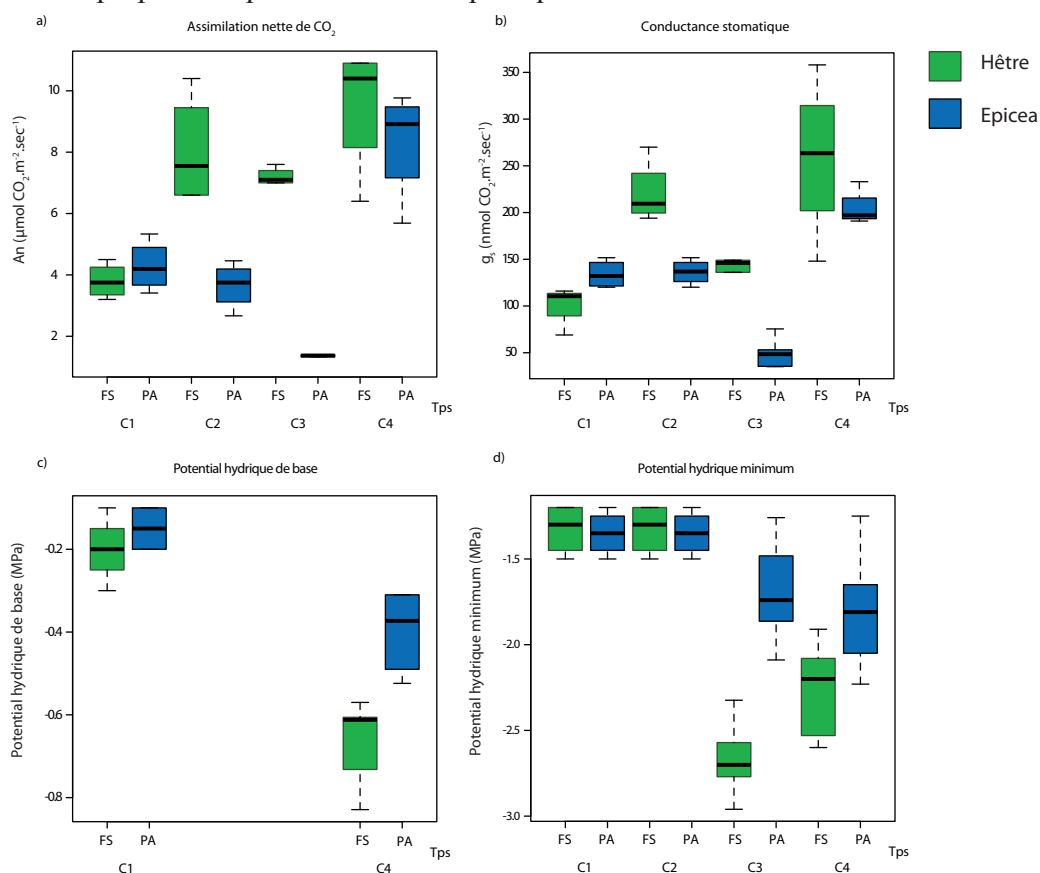


Figure 9 : Représentation graphique de l'assimilation nette (A_n), de la conductance stomatique (g_s) et des potentiels hydriques de base Ψ_b et minimum Ψ_m pour le hêtre (FS) et l'épicéa (PA) durant les différentes campagnes de mesures (C1, C2, C3 et C4) sur le site des Amburnex. (Statistiques présentées dans le tableau 2 en annexe 3).

- L'assimilation nette des deux espèces (fig.9a) a clairement augmenté au cours du temps. En effet en C1, cette dernière a une valeur d'environ 4 $\mu mol CO_2 m^{-2} sec^{-1}$ pour les deux espèces et entre 9 et 10 $\mu mol CO_2 m^{-2} sec^{-1}$ pour C4. Il n'y a pas de différence significative entre les deux espèces pour les campagnes C1 et C4 (cf. tableau annexe 3). En revanche, des différences sont significatives pour les FS de C1 et ceux de C4 ($P < 0.0001$), tout comme les PA pour ces deux campagnes ($P = 0.0049$). Nous pouvons aussi remarquer une valeur très basse des PA pour C3 (et dans une moindre mesure aussi C2), probablement en raison d'un problème technique rencontré lors de ces mesures (même remarque pour la conductance stomatique ci dessous).

- La conductance stomatique (fig.9b) augmente, tout comme l'assimilation, au cours du temps et on ne retrouve pas de différence significative entre les deux espèces durant une même campagne. Cependant, des différences significatives se retrouvent entre les FS et les PA de C1 et de C4 ($P < 0.0001$) pour FS et $P = 0.012$ pour PA). Nous pouvons aussi remarquer que, généralement, les valeurs de conductance des PA sont plus basses que celle de FS.

- Le potentiel hydrique de base (Ψ_b , fig.9c) est similaire pour les deux espèces durant C1, en revanche, il est significativement différent en C4 ($P=0.0019$). Ce dernier atteint des valeurs plus basses pour PA lors de la dernière campagne de mesures. Pour les deux espèces, les individus de la campagne C1 sont significativement différents de ceux de la campagne C4 ($P<0.0001$ pour FS et $P=0.0052$ pour PA).

- Le potentiel hydrique minimum (Ψ_m , fig.9d) atteint des valeurs plus négatives au cours du temps. Il n'y a aucune différence entre les deux espèces lors de la mesure C1. Des différences significatives sont à noter entre les deux espèces pour C2 ($P<0.0001$). Il n'y a pas de différence entre PA de C1 et ceux de C4, en revanche les FS ont des potentiels significativement différents entre C1 et C4 ($P=0.00016$).

Le premier site receveur : Saint George

Le site de Saint George se situe à une altitude 1071m, ce qui fait de lui le 1^{er} site receveur des plantules à plus basse altitude.

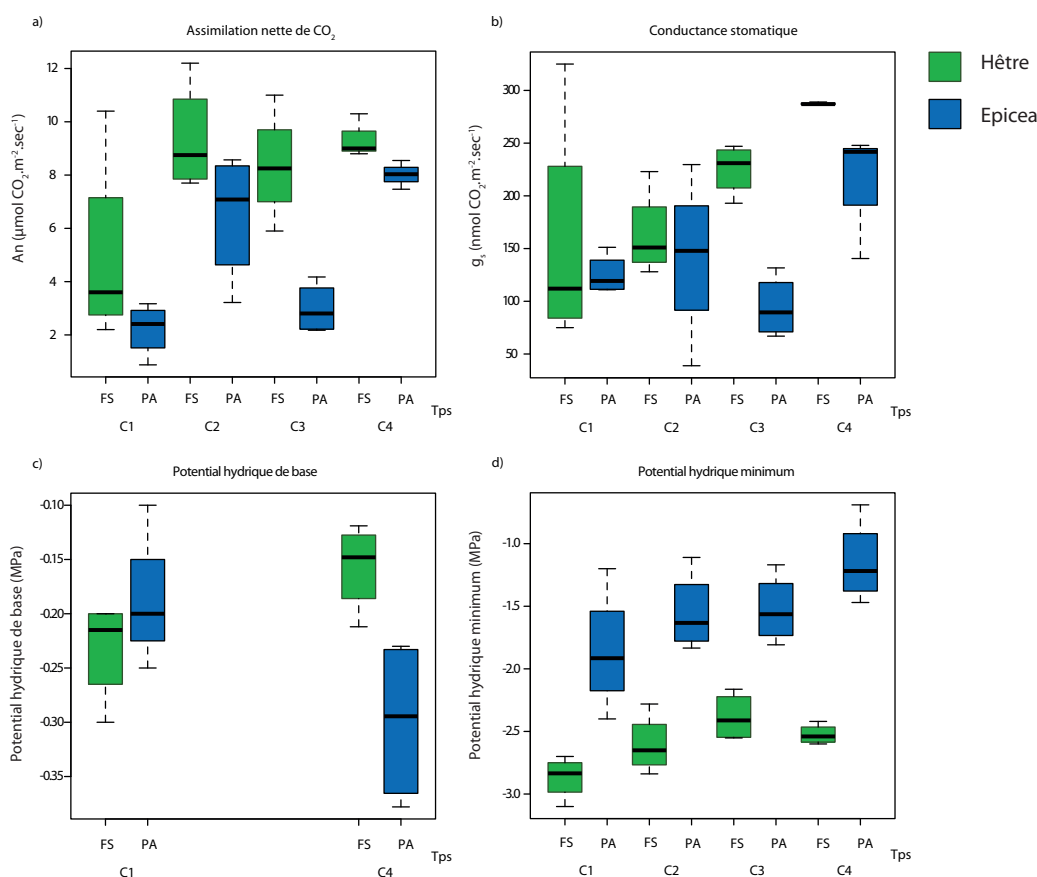


Figure 10 : Représentation graphique de l'assimilation nette (A_n), de la conductance stomatique (g_s) et des potentiels hydriques de base Ψ_b et minimum Ψ_m pour chaque espèce (FS : Fagus sylvatica et PA : Picea abies) durant les différentes campagnes de mesures (C1, C2, C3 et C4) sur le site de Saint George. (Statistiques présentées dans le tableau 2 en annexe 3).

- Globalement, la distribution des valeurs d' A_n (fig. 10a) est assez semblable à celle des Amburnex et on peut voir une augmentation des valeurs au cours du temps. Aucune différence n'est significative entre les espèces, mise à part lors de la campagne C3 ($P=0.023$). Il n'y pas de différence entre les FS de C1 et ceux de C4, probablement en raison d'une large répartition des valeurs d'assimilation en C1. En revanche une différence se trouve entre les PA de C1 et ceux de C4 ($P=0.023$). Nous pouvons aussi remarquer que les valeurs de FS sont toujours (non significativement) supérieures à celle de PA, comme au Amburnex.

- Nous pouvons émettre les mêmes commentaires que ci-dessus en ce qui concerne g_s (fig. 10b). On y voit une augmentation globale des valeurs au cours du temps. Néanmoins, le test de Tukey n'a révélé aucune différence significative pour une même espèce au cours du temps, ni entre les deux espèces pour une même campagne de mesure.

- Le potentiel de base (Ψ_p , fig 10c) varie peu pour les deux espèces au cours du temps ($\sim -0,15$ MPa) et il ne présente pas de différence significative pour une même espèce dans le temps. Cependant, l'écart des valeurs s'accroît entre les deux campagnes et la tendance s'inverse. En effet, en C4 les valeurs de FS sont moins basses que PA, alors qu'en C1 on remarque l'inverse par rapport aux Amburnex. Seule une différence entre FS et PA en C4 est mise en évidence ($P=0.022$) avec une valeur plus basse pour PA.

- Le potentiel hydrique minimum (Ψ_m , fig. 10d) montre lui une tendance qui s'inverse par rapport aux Amburnex. En effet, les valeurs deviennent moins négatives au fil du temps, surtout pour FS. Les différences entre les espèces sont significatives pour chaque campagne de mesure (Cf. tableau 2 en annexe 3). Cependant, aucune différence n'est notée pour FS entre les campagnes C1 et C4, alors que c'est le cas pour PA ($P=0.034$).

Le second site receveur, l'Arboretum d'Aubonne :

Avec ses 671m d'altitude, le site de l'Arboretum d'Aubonne est le second site receveur.

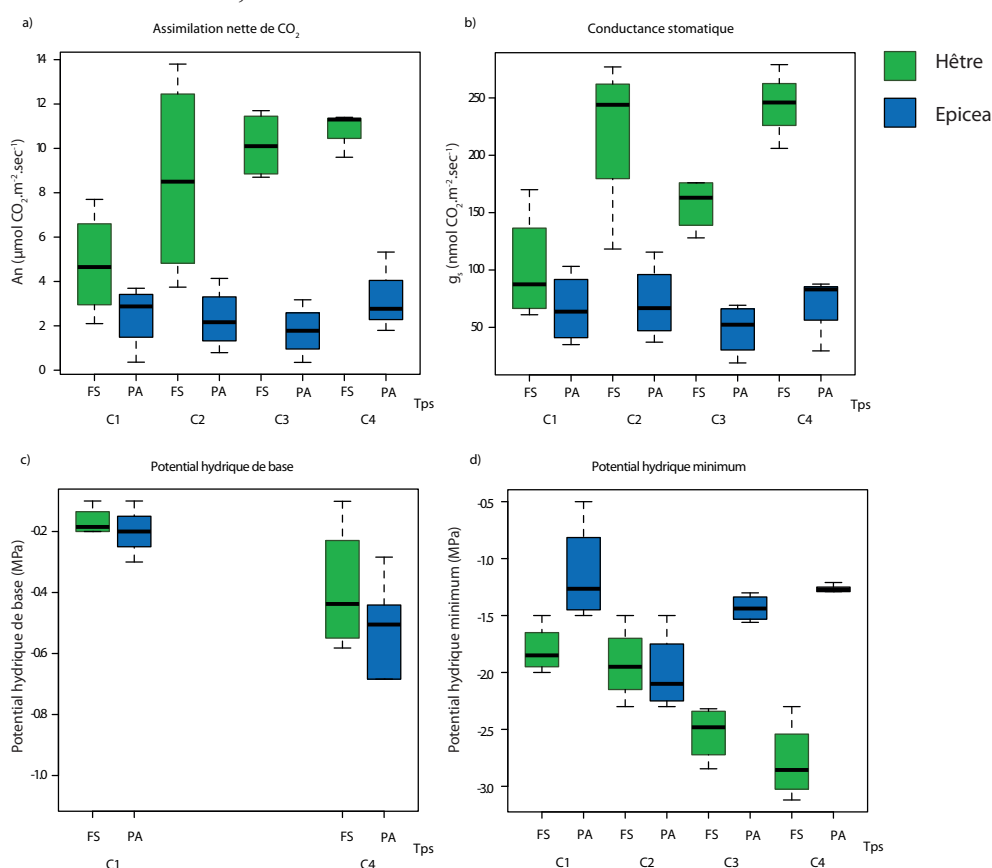


Figure 11 : Représentation graphique de l'assimilation nette (A_n), de la conductance stomatique (g_s) et des potentiels hydriques de base Ψ_b et minimum Ψ_m pour chaque espèce (FS : *Fagus sylvatica* et PA : *Picea abies*) durant les différentes campagnes de mesures (C1, C2, C3 et C4) sur le site d'Aubonne. (statistiques présentées dans le tableau 2 en annexe 3).

- L'assimilation nette de PA (fig. 11a) reste globalement stable tout au long des campagnes de mesures. Aucune différence significative n'est apparue entre les campagnes pour cette espèce, de plus les valeurs sont relativement faibles. En revanche, A_n pour FS augmente au cours du temps, pour faire

apparaître une différence significative entre C1 et C4 ($P=0.038$). Ainsi, les différences entre les deux espèces s'accroissent au cours du temps ($P=0.01$ en C4).

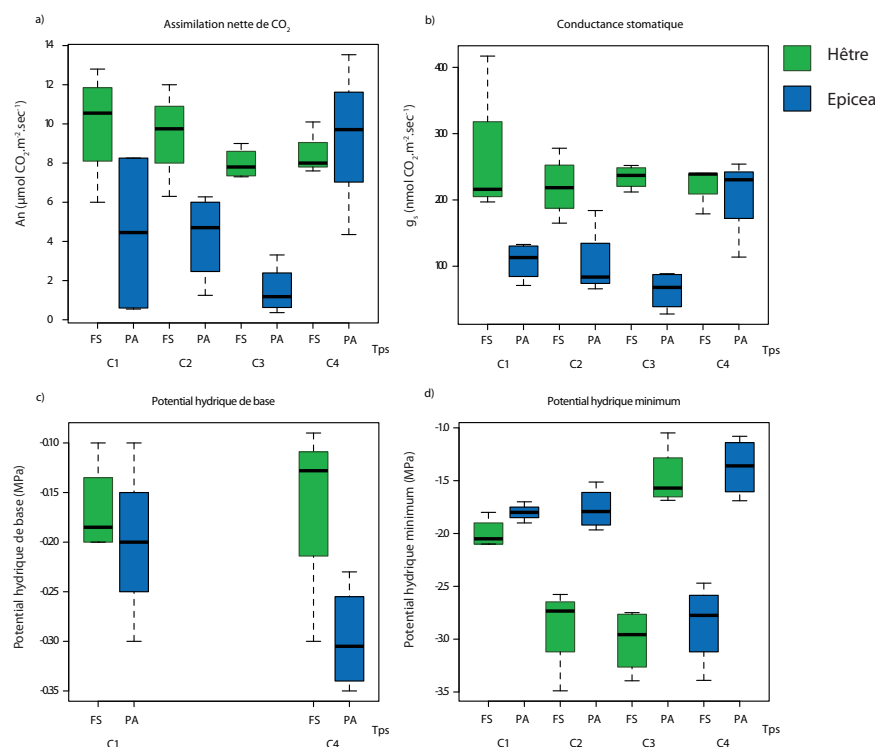
- Les mêmes commentaires peuvent-être faits concernant g_s (fig. 11b) : celle de PA restant stable au cours du temps alors qu'elle augmente pour FS. De la même manière, les différences entre les deux espèces s'accroissent au cours du temps (cf. tableau 2 en annexe 3). Remarquons encore une fois que A_n et g_s suivent la même tendance.

- Le potentiel de base (Ψ_p , fig. 11c) a une tendance à la diminution pour les deux espèces, néanmoins il n'y a aucune différence significative entre les deux espèces pour une même campagne, ni pour une même espèce au cours du temps.

- Le potentiel hydrique minimum (Ψ_m , fig. 11d)) de FS chute, en effet il est d'autant plus bas que l'on avance dans la saison et une différence significative est présente entre C1 et C4 pour cette espèce ($P=0.0013$). PA a une tendance à rester stable et n'est pas différent entre C1 et C4. En revanche, les différences s'accroissent entre les espèces tout au long de la saison ($P<0.0001$ pour C4).

Le dernier site receveur : Bois Chamblard

Se situant sur les rives du lac Léman, le site de Bois Chamblard est l'ultime site receveur des plantules.



*Figure 12 : Représentation graphique de l'assimilation nette (A_n), de la conductance stomatique (g_s) et des potentiels hydriques de base Ψ_b et minimum Ψ_m pour chaque espèce (FS : *Fagus sylvatica* et PA : *Picea abies*) durant les différentes campagnes de mesures (C1, C2, C3 et C4) sur le site de Bois Chamblard. (Statistiques présentées dans le tableau 2 en annexe 3).*

- A_n reste stable pour FS (fig. 12a) tout au long des campagnes de mesure et cette tendance est aussi remarquée pour PA, mise à part de fortes valeurs en C4, ne laissant cependant pas apparaître de différence significative au cours du temps pour une même espèce, ni entre les deux espèces pour une même campagne (cf tableau 2 en annexe 3).

- Tout comme pour les sites précédents, g_s suit la même tendance que l'assimilation (fig. 12b). Cette dernière reste stable dans le temps pour les deux espèces, sans faire apparaître de différence significative pour une même espèce dans le temps. Seule une différence significative entre FS et PA en C1 ($P=0.013$) est visible, mais cette dernière ne se retrouve pas en C4.

- Le potentiel de base (Ψ_p , fig. 12c) reste assez stable pour FS entre C1 et C4 et une légère différence apparaît visuellement pour PA au cours du temps, mais cette dernière n'est pas significative. La tendance de FS à être moins bas que PA en C4 est toujours présente, mais pas significativement différente.

- Le potentiel hydrique minimum (Ψ_m , fig. 12d) augmente très légèrement pour FS au cours du temps, suffisamment pour que les valeurs en C1 et en C4 soit significativement différentes ($P=0.0058$). PA, outre sa première valeur qui est élevée, voit ses conductances stables dans le temps. Des différences significatives apparaissent entre les espèces dès la campagne C2 et elles s'accroissent jusqu'à la campagne C4 ($P<0.0001$).

5) Paramètres de régulation non-stomatique de la photosynthèse (F_v/F_m , $V_{c,max}$ et A_{max})

$V_{c,max}$ et A_{max} pour les 4 sites du gradient altitudinal

Ce paragraphe traite des paramètres de régulation non-stomatique qui indiquent des performances intrinsèques et maximales de l'espèce. Dans le but de déterminer la vitesse de carboxylation de la RubisCO ($V_{c,max}$) et l'assimilation du CO_2 à la plus haute concentration externe en CO_2 (A_{max}) des courbes de réponses au CO_2 , pour les deux espèces, ont été réalisées pour chaque altitude (fig. 13).

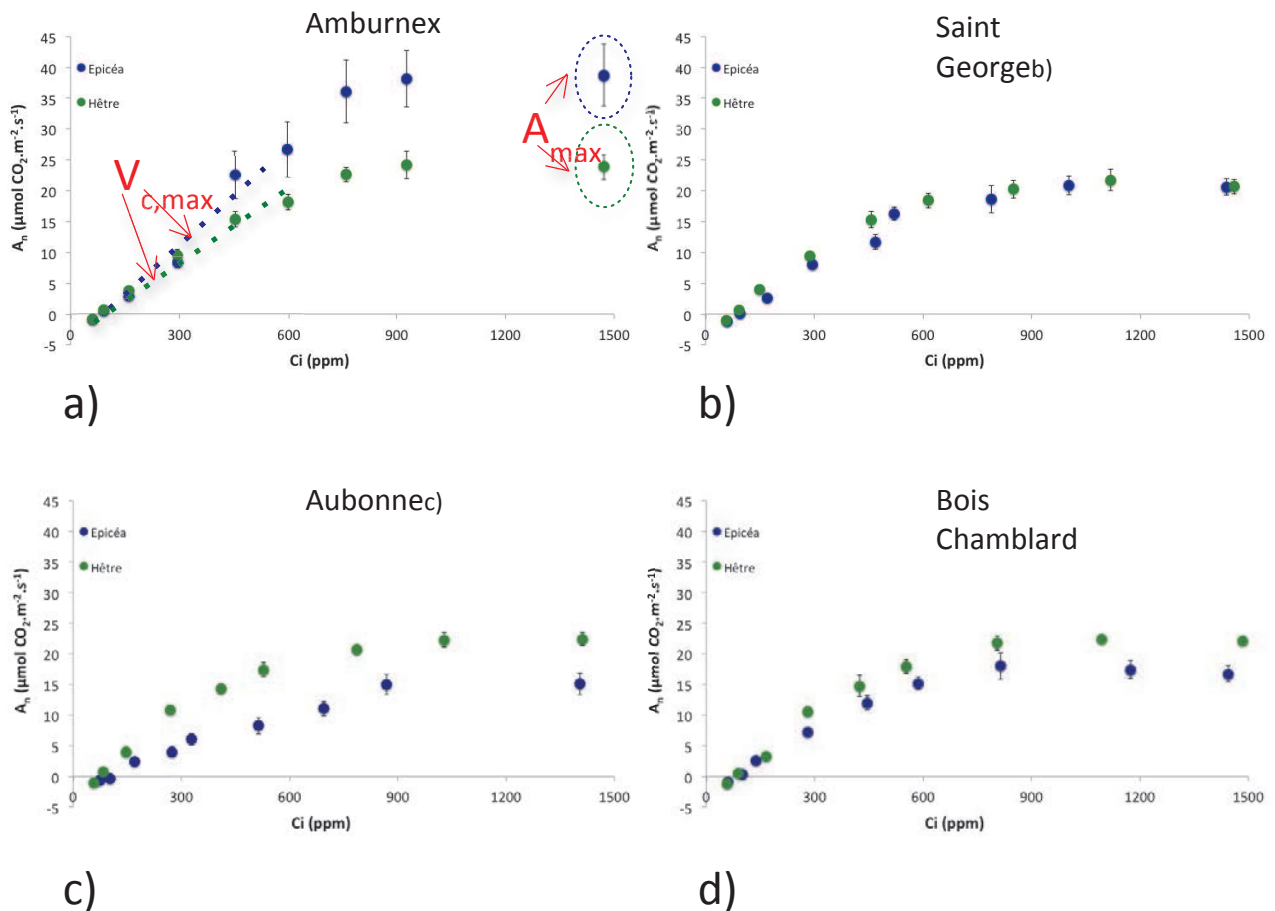


Figure 13 : Comparaison des courbes A/C_i pour l'épicéa (PA : $\bullet$) et le hêtre (FS : $\bullet$) dans les sites des Amburnex (a), Saint-Georges (b), Aubonne (c) et Bois Chamblard (d). Ces courbes ont été obtenues lors de la campagne de mesure C4. Les moyennes et erreurs standards sont indiquées pour chaque point ($n = 3$ à 4). Les droites et les cercles en

pointillés (a) indiquent respectivement la partie de la courbe utilisée par la régression pour le calcul de $V_{c,max}$ et l'endroit où sont relevés les valeurs de A_{max} .

Nous pouvons remarquer, dans le cas du site des Amburnex (fig. 13a) que les courbes se différencient à partir de 500ppm. Les valeurs de PA sont supérieures à celle de FS, cette différence étant significative pour A_{max} ($P < 0.01$). Les $V_{c,max}$ sont aussi significativement différentes (cf. tableau 2).

Dans le cas du site de Saint George (fig. 13b), il n'y a aucune différenciation entre les courbes, de plus les valeurs apparaissent moins élevées que sur le site des Amburnex, surtout pour PA (A_{max} pour PA est de $38,8 \mu\text{molCO}_2.\text{m}^{-2}.\text{sec}^{-1}$ pour les Amburnex, contre $20,7 \mu\text{mol CO}_2.\text{m}^{-2}.\text{sec}^{-1}$ pour Saint George).

En ce qui concerne le site d'Aubonne (fig. 13c), une inversion des tendances par rapport au site des Amburnex est visible. En effet, les courbes se différencient, mais ici FS a des valeurs plus hautes que PA et ce dernier a des valeurs visiblement plus basses qu'aux Amburnex. La valeur de A_{max} pour FS à Aubonne est significativement différente de celle de PA sur le même site ($P < 0.05$), de même pour la valeur de $V_{c,max}$ (cf. tableau 2).

Pour le dernier site, l'inversement de la tendance observée à Aubonne est aussi présente. Les valeurs de PA, plus basses que celle de FS (différence significative entre A_{max} , $P < 0.05$) sont aussi visiblement inférieures à celle des Amburnex (cf. tableau 3). En revanche, il n'y a pas de différence significative pour les $V_{c,max}$ entre les deux espèces à cette altitude.

	$V_{c,max}$ ($\mu\text{mol CO}_2.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$)			A_{max} ($\mu\text{mol CO}_2.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$)		
	Hêtre	Epicéa		Hêtre	Epicéa	
Amburnex	41 ± 3	68 ± 4	**	23.8 ± 2.1	38.8 ± 4.9	**
Saint-George	44 ± 3	38 ± 3	ns	21.8 ± 1.7	20.7 ± 1.3	ns
Aubonne	51 ± 4	31 ± 2	*	22.4 ± 1.0	15.1 ± 1.8	*
Bois Chamblard	48 ± 4	34 ± 3	ns	22.1 ± 0.5	16.8 ± 2.5	*

*Tableau 2: Paramètres photosynthétiques dérivés des courbes A/C_i mesurées lors de la campagne C4, pour les deux espèces considérées, aux 4 sites expérimentaux. Les différences entre les espèces au niveau de chaque site ont été comparées grâce à une ANOVA (ns, non significatif ; * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$).*

Fv/Fm pour les 4 sites le long du gradient altitudinal

Dans le but de compléter les données obtenues avec les courbes A/C_i , nous avons mesurés à toutes les altitudes le paramètre Fv/Fm qui nous renseigne sur l'efficacité maximale du photosystème II (PSII) étant également un indicateur de l'intégrité de la chaîne de transport des électrons au niveau des thylakoïdes.

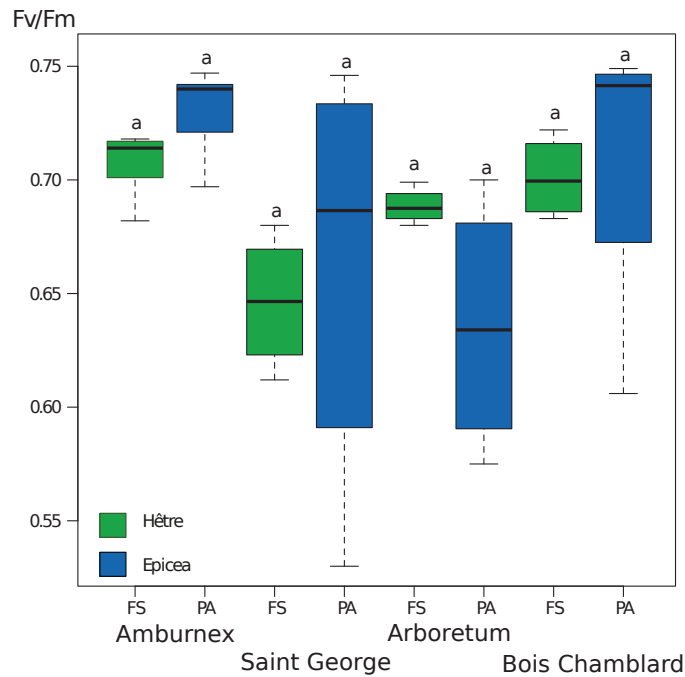


Figure 14 : Représentation du paramètre Fv/Fm pour chaque espèce (FS : Fagus sylvatica et PA : Picea Abies) aux 4 altitudes (A0: Amburnex, A1: Saint George, A2: Aubonne et A3: Bois Chamblard), mesuré lors de la campagne C4.

Globalement, nous ne notons pas de différence significative pour Fv/Fm entre les espèces et entre les sites (fig. 14). Cependant, les valeurs de Fv/Fm pour PA se détachent clairement de celle de FS au niveau de Amburnex, même si ces valeurs restent au-dessus de 0.70, démontrant une très bonne intégrité du PSII.

Nous pouvons remarquer que les valeurs des deux espèces au niveau du site de Amburnex ont une variation moins importante que dans les autres sites, notamment pour PA. Les valeurs pour FS restent relativement stables, mise à part pour Saint George, mais cette différence n'est pas significative.

V. Discussion

Le fonctionnement physiologique des arbres est affecté de façon importante par l'augmentation de la pression partielle de CO₂ et des températures, ainsi que par les modifications du régime hydrique (Gerhart and Ward 2010).

En travaillant sur un gradient altitudinal, nous nous attendions à une élévation des températures et à une diminution des précipitations avec la baisse d'altitude. Dans notre expérimentation, l'effet du gradient sur les températures a été obtenu avec une différence d'environ 5°C entre les deux extrêmes. En revanche, l'effet précipitations n'a pas atteint les résultats escomptés. Une diminution des précipitations totales entre le site donneur (témoin) des Amburnex et les sites receveurs de Saint George et de Bois Chamblard a bien été observée, mais aucune différence n'a été enregistrée pour le site de l'Arboretum d'Aubonne. Néanmoins, la période des relevés climatiques a été relativement courte comparée à celle faite en 2011, dont les résultats sont donnés en introduction. En effet, les relevés correspondants à notre expérience et à la durée de notre travail ont débuté tard dans la saison et finit relativement tôt. De plus, durant cette période, de nombreux orages très localisés ont eu lieu, ce qui a engendré ces différences de précipitations sur une faible distance.

En ce qui concerne l'effet précipitations seul que nous voulions réaliser avec le traitement « T », aucune différence n'a été observée. Ce résultat peut venir du fait que la correction des précipitations s'est faite sur une courte période, un mois et une semaine après la fin des transplantations. De plus, lors des deux dernières campagnes (C3 et C4) il n'y a pas eu de précipitations abondantes, donc seulement un ajustement

très faible a été effectué, ce qui ne semble pas avoir créé de différence significative dans les réponses écophysologiques des espèces.

Dans notre étude, les paramètres d'assimilation nette (A_n) et de conductance stomatique (g_s), ainsi que les paramètres intrinsèques de régulation non-stomatiques comme l'efficacité du photosystème II (F_v/F_m) ou encore la vitesse de carboxylation de la rubisco ($V_{c,max}$) ne démontrent pas de manière significative une capacité différente des deux espèces aux altitudes inférieures, donc, dans les conditions plus stressantes (e.g. sécheresse). En effet le paramètre de régulation non stomatique, F_v/F_m , n'a pas montré d'évolution en fonction de l'altitude, ni même au cours du temps. Ainsi, ces résultats sur l'efficacité maximale du photosystème II (F_v/F_m) indiquent que la chaîne de transport des électrons n'est affectée ni par l'altitude, et donc par le changement climatique, ni par le temps. En revanche, en terme de régulation non-stomatique, le paramètre $V_{c,max}$, qui exprime l'efficacité de carboxylation de la Rubisco, montre que l'épicéa est moins performant que le hêtre pour une même altitude, et ces performances diminuent lorsque l'on baisse en altitude, alors que l'on observe l'inverse pour le hêtre. Il semblerait que l'épicéa perdrait en partie ses capacités métaboliques face au réchauffement climatique.

En ce qui concerne les paramètres de potentiel hydrique foliaire de base et minimum (Ψ_b et Ψ_m) qui deviennent plus négatifs au niveau des sites d'Aubonne et de Bois Chamblard pour les deux espèces, on ne peut pas parler ici de stress hydrique pour le hêtre car l'assimilation nette et la conductance augmentent, indiquant que la plante réussit à augmenter ses performances, mais de ce fait diminue probablement un peu la disponibilité en eau dans le pot (non mesuré). En revanche, ce n'est pas le cas pour l'épicéa et nous serions amenés à penser à un éventuel stress hydrique du fait que sa conductance est relativement faible et/ou une difficulté plus importante pour l'épicéa à récupérer de l'eau pendant la nuit.

En ce qui concerne les paramètres A_n et g_s , ils montrent une évolution parallèle au cours des différentes campagnes, sans pour autant démontrer un effet altitudinal très clair. Les performances des espèces ne semblent donc pas être impactées par l'altitude, du moins pas significativement pendant la période initiale, peu après la transplantation.

L'augmentation de l'assimilation nette de CO_2 est attribuée à l'augmentation de la conductance stomatique, car les deux paramètres ont montré une évolution parallèle, impliquant une augmentation de la diffusion de CO_2 à l'intérieur des feuilles (Kueppers L. M. & Harte J. 2005). Le fait que le hêtre montre des valeurs d'assimilation nette toujours plus élevées que l'épicéa dans les sites receveurs montre que celui-ci à l'air de mieux s'adapter à ces conditions changeantes. Néanmoins, d'après plusieurs études, la relation entre la conductance stomatique et l'altitude n'est pas toujours clairement exprimée. Certains travaux indiquent une augmentation de la conductance avec l'altitude (Körner and Cochrane, 1986; Körner et al., 1986; Premoli and Brewer, 2007), alors que montrent une diminution (Körner et al., 1989). Ceci dépendrait fortement de l'espèce considérée (Cordell et al., 1998).

Les courbes A/C_i , révélant le taux maximal d'assimilation (A_{max}) nous prouve de l'efficacité de la Rubisco (paramètres non-stomatique, métabolique, de la régulation de la photosynthèse). Donc ici un potentiel de photosynthèse de la plante. En effet quand la valeur de A_{max} est plus grande, la Rubisco est plus efficace, et donc la photosynthèse est plus importante. Notre étude montre, d'après les courbes A/C_i , que l'épicéa semblerait plus adapté aux Amburnex, donc à l'altitude de référence, en effet la courbe de l'épicéa est supérieure à celle du hêtre. La tendance s'inverse à partir de Saint George où il semblerait que se soit le hêtre qui soit plus adapté aux altitudes inférieures.

Tout comme dans notre expérimentation, de nombreuses études examinant la capacité photosynthétique ($V_{c,max}$, A_{max} et F_v/F_m) le long d'un gradient altitudinal, ont gardées constantes les variables température et intensité lumineuse dans le but d'effectuer des comparaisons entre les populations d'altitudes différentes. Seulement, il est important de noter que la pression partielle des gaz (P_i), est un facteur important à prendre en compte lors de la comparaison de ce type de mesures à différentes altitudes (Bresson et al. 2009) puisque qu'elle y varie de façon significative. En effet, P_i diminue d'environ 10% tous les 1000 m (Jones, 1983) et les processus de diffusion et de réactions biochimiques en sont nécessairement affectés. La plupart des études fixent dans la chambre de mesure un ratio de CO_2 (Rada et al. 1998; Zhang et al. 2005) et non

une pression partielle de CO_2 ($p\text{CO}_2$). Or, quand on compare des mesures réalisées à différentes altitudes, la différence entre pression et concentration devient cruciale, notamment lorsque l'on souhaite faire des comparaisons d'efficacité photosynthétique. Dans la littérature, la seule étude ayant pris en compte la diminution de $p\text{CO}_2$ ambiante/constante le long d'un gradient altitudinal (Körner 1987) montre que A_{max} se maintient en altitude malgré une diminution de 20.8% de $p\text{CO}_2$ quand les mesures sont réalisées à $p\text{CO}_2$ ambiante, et augmente de 19% si $p\text{CO}_2$ est fixée à une valeur constante (251 μbar) correspondant à une altitude élevée (2600 m asl). D'autre part, cette même étude met en évidence une meilleure efficacité d'utilisation du carbone à haute altitude et de ce fait un gain carboné potentiel plus élevé dans l'hypothèse d'une augmentation de CO_2 de 100 ppm correspondant à l'augmentation réalisée ce dernier siècle. Dans notre étude il serait intéressant d'envisager des mesures de $p\text{CO}_2$ équivalente à celle trouvée sur le site des Amburnex sur les sites receveurs. En effet, dans le futur le hêtre risque de remonter en altitude et donc être soumis à cette pression partielle en CO_2 .

Les premières études de l'évolution des performances des plantes avec l'altitude sont dues à Gaston Bonnier (1890, 1895). Ces études ont montrés que les plantes d'altitude semblaient avoir de meilleures capacités photosynthétiques que celles de basses altitudes (travaux dans les Alpes et les Pyrénées). Les premières analyses détaillées sur la photosynthèse des plantes d'altitude (Henrici 1920 et Cartelieri 1940, in : Körner 1999) montrent un meilleur taux de photosynthèse à haute altitude, résultat confirmé quelques décennies plus tard par les méthodes de mesures par infrarouge (Billings et al. 1961, Friend et al. 1989). En effet, la chambre de mesure couplée à l'analyseur de gaz à infrarouge a permis de contrôler avec précision la température, la lumière et les flux entrant et sortant (CO_2 , H_2O). Néanmoins, la majorité des études réalisées sur le sujet ont été menées sur des plantes herbacées (voir Körner 1999) et peu de connaissances sont actuellement disponibles pour les arbres. Cependant, dans notre étude les plantules proviennent des hautes altitudes et ont peut-être des capacités supérieures comparées aux plantules de basses altitudes. C'est pourquoi il sera intéressant, l'année prochaine, d'effectuer des comparaisons avec les plants provenant du site lui même (déjà en place sur l'expérimentation mais pas utilisés cette année, cf partie Résultats).

Il est important dans le contexte de notre étude de parler de la plasticité adaptative des différentes espèces. C'est un phénomène réversible qui permet aux individus d'ajuster rapidement certains caractères morphologiques, physiologiques et/ou phénologiques à un changement environnemental. La plasticité phénotypique pourrait jouer un rôle primordial dans la réponse des arbres aux changements climatiques. Néanmoins, cette plasticité n'est pas toujours favorable à l'individu, elle peut également être défavorable ou sans effet (neutre) dans un environnement donné (Alpert and Simms, 2002). Pour être qualifiée d'adaptative, la plasticité doit augmenter le fitness moyen dans la gamme d'environnements testés. Cette plasticité est fortement dépendante des espèces mais aussi des conditions dans lesquelles ces dernières doivent évoluer (Stearns, 1989). Ici, il semblerait que le hêtre ait une plus faible capacité adaptative que l'épicéa aux basses altitudes, mais cela reste bien sûr à confirmer.

VI. Conclusion

Mon travail n'a pas révélé clairement un effet de l'altitude sur les réponses écophysologiques des deux espèces considérées, dans la phase initiale de la transplantation (4 mois). Seule une tendance est apparue avec le hêtre qui paraît plus performant aux basses altitudes par rapport à l'épicéa pour les paramètres photosynthétiques (A_n , g_s) et pour les paramètres de $V_{c,\text{max}}$ et A_{max} .

En revanche, des différences entre les espèces à une même altitude apparaissent. L'épicéa est en effet plus performant à haute altitude (Amburnex) par rapport au hêtre, comme le montre les paramètres $V_{c,\text{max}}$, A_{max} ainsi que le potentiel hydrique de base et le potentiel hydrique minimal. Au fur et à mesure que l'on descend vers de plus basses altitudes, le hêtre prend le dessus sur l'épicéa, et ce dernier voit ses valeurs stagner. Non seulement le hêtre est une espèce supportant des climats non pas extrêmes mais plus rudes que ceux trouvés en altitude, mais il semblerait aussi que lorsqu'il est issu de zones de hautes altitudes, il aurait des performances supérieures, à l'inverse des populations de basses altitudes. Mais il est également possible que ces derniers aient des capacités adaptatives différentes. En effet, la question des

capacités adaptatives (diversité génétique et plasticité phénotypique) des espèces est de plus en plus au centre des discussions scientifiques, et cette expérimentation ouvre de nombreuses pistes pour explorer et mieux appréhender les conséquences des changements futurs et répondre ainsi aux questionnements tels que (i) quels facteurs écophysiologiques, génétiques et démographiques, probablement en interaction entre eux, nuisent à la viabilité à long terme des populations d'arbres (Savolainen et al., 2007)? (ii) à quelles échelles spatio-temporelles ces processus et facteurs sont-ils les plus importants pour le maintien du potentiel adaptatif dans les populations d'arbres forestiers (Hedrick 2006) ?

VII. Bibliographie

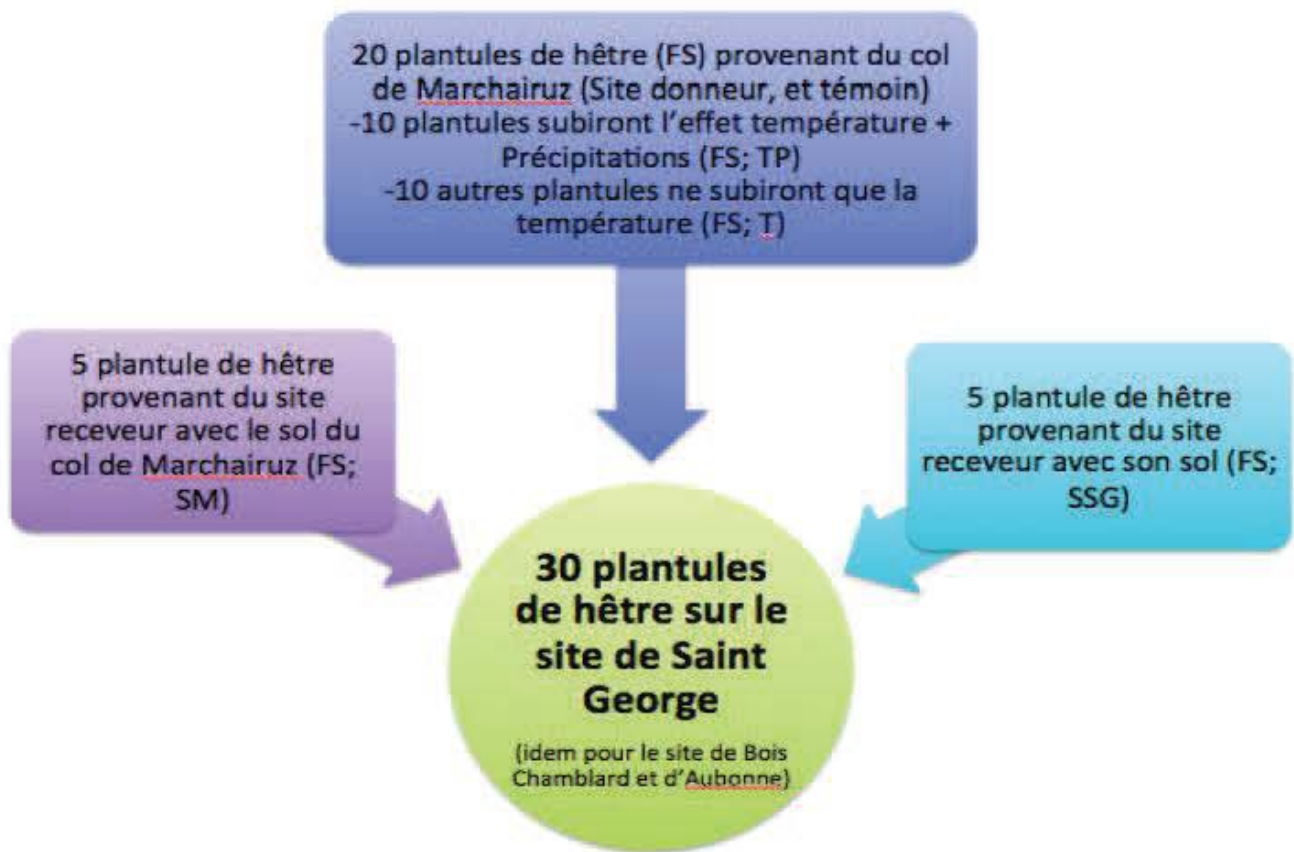
- Ainsworth E. A., Rogers A. 2007. The response of photosynthesis and stomatal conductance to rising CO₂: mechanisms and environmental interactions. - *Plant Cell and Environment* 30: 258-270
- Allen, C. D., Macalady, A. K., Chenchouni, H., Bachelet, D., McDowell, N., Vennetier, M., Kitzberger, T., Rigling, A., Breshears, D. D., Hogg, E. H., Gonzalez, P., Fensham, R., Zhang, Z., Castro, J., Demidova, N., Lim, J.-H., Allard, G., Running, S. W., Semerci, A. and Cobb, N. 2010. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. - *Forest Ecology and Management* 259: 660-684.
- Alpert P., Simms E.L. 2002. The relative advantages of plasticity and fixity in different environments: when is it good for a plant to adjust? - *Evolutionary Ecology* 16: 285-297
- Badot P. M., 1991. Sécheresse, pollution atmosphérique et dépérissement de l'épicéa dans le massif jurassien. – *Revue forestière française* 1: 234-243
- Beniston, M. 2003. Climatic change in mountain regions: A review of possible impacts. *Climatic Change* 59 : 5–31.
- Beniston M. 2006. - Mountain Weather and Climate: A General Overview and a Focus on Climatic Change in the Alps. - *Hydrobiologia* 562: 3-16.
- Bigler, C., Bräker, O., Bugmann, H., Dobbertin, M. and Rigling, A. 2006. Drought as an Inciting Mortality Factor in Scots Pine Stands of the Valais, Switzerland. - *Ecosystems* 9: 330-343.
- Bonn, S. 2000. Competition dynamics in mixed beech-oak stands and its modifications expected due to climate changes. - *Allgemeine Forst Und Jagdzeitung* 171: 81-88.
- Brändli, U.-B. (ed.). 2010. Inventaire forestier national suisse. Résultats du troisième inventaire 2004–2006. - Institut fédéral de recherches sur la forêt, la neige et le paysage WSL. Office fédéral de l'environnement, OFEV.
- Bresson C., Kowalski A.S., Kremer A., Delzon S. 2009. Evidence of altitudinal increase in photosynthetic capacity: gas exchange measurements at ambient and constant CO₂ partial pressures. *Annals of Forest Science* 66 – issue 5-505
- Brinkman, R., & Sombroek, W. G. 1997. Chapitre 3. Les effets du changement global sur les conditions du sol en relation avec la croissance végétale et la production alimentaire.
- Buisson, L., Thuiller, W., Casajus, N., Lek, S. and Grenouillet G. 2010. Uncertainty in ensemble forecasting of species distribution. - *Global Change Biology* 16: 1145-1157.
- Buttler A., Gavazov K., Peringer A., Siehoff S., Mariotte P., Wettstein J.-B., Chételat J., Huber R., Gillet F. & Spiegelberger T. 2012. Conservation des pâturages boisés du Jura: défis climatiques et agro-politiques. - *Recherche Agronomique Suisse* 3 (7-8): 346-353.
- Cailleret M., and Hendrik D. 2011. Effects of climate on diameter growth of co-occurring *Fagus sylvatica* and *Abies alba* along an altitudinal gradient. - *Trees - Structure and function* 25 : 265-276.
- Climate Change. 2005, University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Zhang S.B., Zhou Z. K., Hu H., Xu K., Yan N., Li S.Y.
- Collatz G. J., Berry J. A., Farquhar G. D., Pierce J. 1990 The relationship between the RubisCO reaction-mecanism and models of photosynthesis. - *Plant Cell and Environment* 13: 219-225.
- Cordell S., Goldstein G., Mueller-Dombois D., Webb D., Vitousek P.M. 1998. Physiological and morphological variation in *Metrosideros polymorpha*, a dominant Hawaiian tree species, along an altitudinal gradient: the role of phenotypic plasticity. - *Oecologia* 113: 188-196.
- Damour G., Simonneau T., Cochard H., Urban L. 2010. An overview of models of stomatal conductance at the leaf level. - *Plant Cell and Environment* 33: 1419-1438.
- Friend A.D., Woodward F.I., Switsur V.R. 1989. Field measurements of photosynthesis, stomatal conductance, leaf nitrogen and delta ¹³C along altitudinal gradients in Scotland. - *Functional Ecology* 3: 117-122

- Gärtner, S., Reif, A., Xystrakis, F., Sayer, U., Bendagha, N., Matzarakis, A. 2008. The drought tolerance limit of *Fagus sylvatica* forest on limestone in southwestern Germany. - Journal of Vegetation Science 19: 757-768.
- Gerhart L.M. & Ward J. K. 2010. Plant responses to low CO₂ of the past. - New Phytologist 188: 674-695.
- Guehl J.M., Clerc B. And J.M. Desjeunes. 1985. Etude comparée des potentialités hivernales d'assimilation carbonée de trois conifères de la zone tempérée (*Pseudotsuga menziesii* Mirb., *Abies alba* Mill. et *Picea excelsa* Link.) - Ann. For. Sci. 42 : 23-38.
- Hedrick P.W. 2006. Genetic polymorphism in heterogeneous environments: The age of genomics. Annual Review of Ecology Evolution and Systematics 37: 67-93
- Huber R., Bebi P., Briner S., Bugmann H., Buttler A., Grêt-Regamey A., Hirschi C., Scholz R.W., Zimmermann W. & Rigling A. 2012. MOUNTLAND: Changements climatiques et utilisation durable du sol en montagne. - Recherche Agronomique Suisse 3 (7-8): 340-345, 2012.
- IPCC (2007) Climate Change 2007: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution o
- Jones H.G. 1983. Plants and microclimate. A qualitative approach to environmental plant physiology. Cambridge University Press Jr. (Editeurs). Maintaining Biodiversity in Forest Ecosystems. Cambridge University Press, Cambridge, UK. pp. 22-61
- Jump, A. S., Hunt, J. M. and Penuelas, J. 2006. Rapid climate change-related growth decline at the southern range edge of *Fagus sylvatica*. - Global Change Biology 12: 2163-2174.
- Körner C. 1981. Stomatal behaviour in alpine plant communities between 600 and 2600 metres above sea level. - Plants and their atmospheric environment, Oxford: Blackwell. edn. Grace J., Ford E. D., Jarvis P.G., 205-218
- Körner C, Cochrane P.M. 1985. Stomatal responses and water relations of *Eucalyptus pauciflora* in summer along an elevational gradient. - Oecologia 66: 443-455
- Körner C., 1987. In situ photosynthetic responses to light, temperature and carbon dioxide in herbaceous plants from low and high altitude. Functional Ecology 1 : 179- 194
- Körner C. 1989. The nutritional status of plants from high altitudes. - Oecologia 81: 623-632
- Körner C. 1999. Alpine plant life. Springer-Verlag Berlin
- Körner C., Buchmann N., Bugmann H., Duelli P., Hiltbrunner E., Müller- Ferch G., 2001. *Quercus pannosa* vary with altitude in the Hengduan Mountains, southwest China. - Forest Ecology and Management 212: 291-301
- Körner C. 2007. The use of 'altitude' in ecological research. – TRENDS in Ecology and Evolution 22: No 11.
- Kueppers L. M. & Harte J. 2005, Ecological Applications, 15(6) : subalpine forest carbon cycling: short- and long-term influence of climate and species 1984–1999
- Muller, J. P., Wildi, O., Zweifel, R. 2007. Les changements climatiques et la Suisse en 2050. Berne: OcCC / ProClim–.
- Larcher C. (1995). Physiological Plant Ecology -Springer Verlag 506 pp. Berlin,. Heidelberg
- Lenoir, J., Gégout, J. C., Marquet, P. A., De Ruffray, P. and Brisse, H. 2008. A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century. - Science 320: 1768-1771.
- Long S. P. & Bernacchi, 2003. Gas exchange measurements, what can they tell us about the underlying limitations to photosynthesis? Procedures and sources of error. – Journal of experimental botany 54 : 3393-3401
- Maherali H., Johnson H. B., Jackson R.B. 2003. Stomatal sensitivity to vapour pressure difference over a subambient to elevated CO₂ gradient in a C3/C4 grassland. - Plant Cell and Environment 26: 1297-1306
- Maxwell K. & Johnson G. N. 2000, Chlorophyll fluorescence – a practical guide – Journal of expérimental botany 51 : 659-668.
- Penuelas, J., Ogaya, R., Boada, M. and Jump, A. S. 2007. Migration, invasion and decline: changes in recruitment and forest structure in a warming-linked shift of European beech forest in Catalonia (NE Spain). - Ecography 30: 829-837

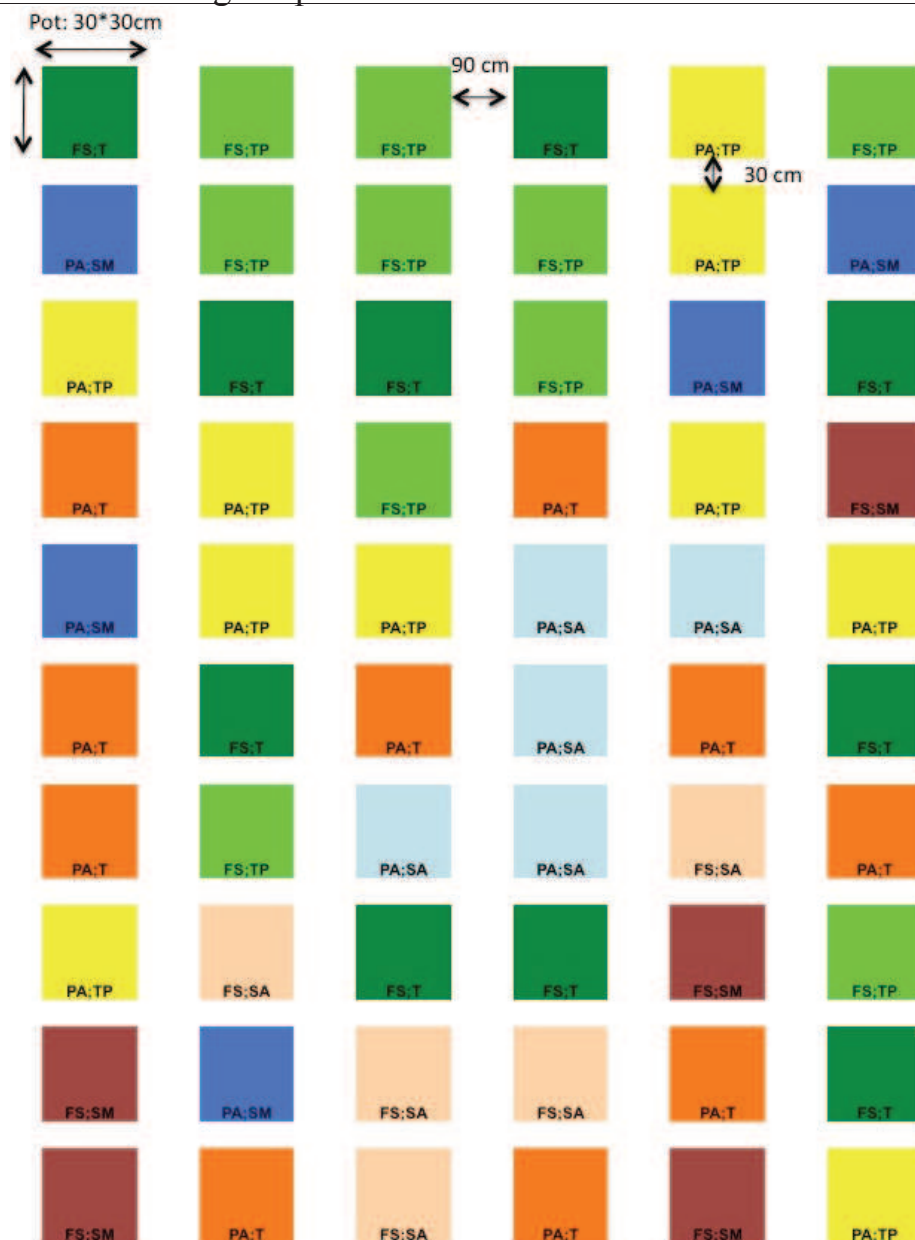
- Petriccione, B. 2005. Short-term changes in key plant communities of Central Apennines (Italy). - *Acta Botanica Gallica* 152: 545-561.
- Piovesan, G., Biondi, F., Di Filippo, A., Alessandrini, A. and Maugeri, M. 2008. Drought-driven growth reduction in old beech (*Fagus sylvatica* L.) forests of the central Apennines, Italy. - *Global Change Biology* 14: 1265-1281.
- Piper F. I., Cavieres L.A., Reyes-Diaz M., Corcuera L.J. 2006. Carbon sink limitation and frost tolerance control performance of the tree *Kageneckia angustifolia* D. Don (Rosaceae) at the treeline in central Chile. - *Plant Ecology* 185: 29-39
- Premoli A.C., Brewer C.A. 2007. Environmental v. genetically driven variation in ecophysiological traits of *Nothofagus pumilio* from contrasting elevations. - *Australian Journal of Botany* 55: 585-591
- Rebetez, M. 2006. - La Suisse se réchauffe : Effet de serre et changement climatique. Lausanne: PPUR.
- Rolland C., Petitcolas V., Michalet R. 1998. - Changes in radial tree growth for *Picea abies*, *Larix decidua*, *Pinus cembra* and *Pinus uncinata* near the alpine timberline since 1750. - *Trees* 13: 40-53
- Savolainen O., Pyhajarvi T, Knurr T (2007) Gene flow and local adaptation in trees. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 38: 595-619
- Scholander P. F., Hammel T, Edda D. Bradstreet, Hemmingsen E. A. 1965. Sap pressure in vascular plants. – *Science, New series* 148 : 339-346
- Sharkey et al., 2007. Fitting photosynthetic carbon dioxide response curves for C3 leaves. - *Plant, Cell & Environment* 30 : 1035–1040.
- Shaver, G. R., Canadell, J., Chapin, F., Gurevitch, J., Harte, J., Henry, G., Ineson, P., Jonasson, S., Melillo, J., Pitelka, L., Rustad, L. 2000. Global Warming and Terrestrial Ecosystems: A Conceptual Framework for Analyses. *BioScience* 50 : 871–882.
- Signarbieux C. & Feller U. 2001. Non-stomatal limitations of photosynthesis in grassland species under artificial drought in the field. - *Environmental and Experimental Botany* (2011). 71 : 192–197
- Theurillat, J. P., and Guisan, A. 2001. Potential Impact of Climate Change on Vegetation in the European Alps : A review. *Climatic Change* 50 : 77–109
- Thuiller, W., Lavorel, S., Araujo, M. B., Sykes, M. T. and Prentice, I. C. 2005. Climate change threats to plant diversity in Europe. - *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102: 8245-8250.

ANNEXES

Annexe I : Répartition de la totalité des plantules d'une espèce (exemple du hêtre à Saint-George)



Annexe II : Design expérimental du site de l'Arboretum d'Aubonne



	Nom	Abréviation
Site	Col de Marchairuz	M
	Saint-Georges	SG
	Aubonne	A
	Bois Chamblard	BC
Espèce	Fagus Sylvatica	FS
	Picea Abies	PA
Traitements	Sol	S
	Température seule	T
	Température+Précipitation	TP

Annexe III : tableau statistique représentant les paramètres physiologiques pour les deux espèces à chaque altitude au cours des différentes campagnes de mesures

➤ Site des Amburnex

	A_n	g_s	ψ_b	ψ_m
FS : C1-FS : C2	0,003**	0,0012		NS
FS : C1-FS : C3	NS	NS		< 0,001***
FS : C1-FS : C4	< 0,001***	< 0,001***	< 0,001***	< 0,001***
FS : C2-FS : C3	NS	NS		< 0,001***
FS : C2-FS : C4	NS	NS		< 0,001***
FS : C4-FS : C3	NS	0,0018**		NS
PA : C1-PA : C2	NS	NS		NS
PA : C1-PA : C3	NS	0,024		NS
PA : C1-PA : C4	0,0049**	0,012*	0,005**	NS
PA : C2-PA : C3	NS	NS		NS
PA : C2-PA : C4	< 0,001***	0,15		NS
PA : C4-PA : C3	< 0,001***	< 0,001***		NS
PA : C1-FS : C1	NS	NS	NS	NS
PA : C2-FS : C2	0,002**	0,038*		NS
PA : C3-FS : C3	< 0,001***	0,0027**		< 0,001***
PA : C4-FS : C4	NS	NS	0,0019**	NS

➤ Site de Saint George

	A_n	g_s	ψ_b	ψ_m
FS : C1-FS : C2	NS	NS		NS
FS : C1-FS : C3	NS	NS		NS
FS : C1-FS : C4	NS	NS	NS	NS
FS : C2-FS : C3	NS	NS		< 0,001***
FS : C2-FS : C4	NS	NS		NS
FS : C4-FS : C3	NS	NS		NS
PA : C1-PA : C2	NS	NS		NS
PA : C1-PA : C3	NS	NS		NS
PA : C1-PA : C4	0,02*	NS	NS	0,034*
PA : C2-PA : C3	NS	NS		NS
PA : C2-PA : C4	NS	NS		NS
PA : C4-PA : C3	NS	NS		NS
PA : C1-FS : C1	NS	NS	NS	0,001
PA : C2-FS : C2	NS	NS		< 0,001***
PA : C3-FS : C3	0,022*	NS		0,0061**
PA : C4-FS : C4	NS	NS	0,022	< 0,001***

➤ Site de l'Arboretum d'Aubonne

	A_n	g_s	Ψ_b	Ψ_m
FS : C1-FS : C2	NS	0,008**		NS
FS : C1-FS : C3	0,048*	NS		0,02*
FS : C1-FS : C4	0,038*	0,003**	NS	0,001**
FS : C2-FS : C3	NS	NS		NS
FS : C2-FS : C4	NS	NS		0,006**
FS : C4-FS : C3	NS	NS		NS
PA : C1-PA : C2	NS	NS		0,005**
PA : C1-PA : C3	NS	NS		NS
PA : C1-PA : C4	NS	NS	NS	NS
PA : C2-PA : C3	NS	NS		NS
PA : C2-PA : C4	NS	NS		0,024*
PA : C4-PA : C3	NS	NS		NS
PA : C1-FS : C1	NS	NS	NS	NS
PA : C2-FS : C2	0,013*	<0.001***		NS
PA : C3-FS : C3	<0,001***	0,018*		<0,001***
PA : C4-FS : C4	0,011*	<0,001***	NS	<0,001***

➤ Site de Bois Chamblard

	A _n	g _s	ψ _b	ψ _m
FS : C1-FS : C2	NS	NS		0,004**
FS : C1-FS : C3	NS	NS		< 0,001***
FS : C1-FS : C4	NS	NS	NS	0,0058**
FS : C2-FS : C3	NS	NS		NS
FS : C2-FS : C4	NS	NS		NS
FS : C4-FS : C3	NS	NS		NS
PA : C1-PA : C2	NS	NS		NS
PA : C1-PA : C3	NS	NS		NS
PA : C1-PA : C4	NS	NS	NS	NS
PA : C2-PA : C3	NS	NS		NS
PA : C2-PA : C4	NS	NS		NS
PA : C4-PA : C3	NS	NS		NS
PA : C1-FS : C1	NS	0,013*	NS	NS
PA : C2-FS : C2	NS	NS		< 0,001***
PA : C3-FS : C3	NS	0,0049**		< 0,001***
PA : C4-FS : C4	NS	NS	NS	< 0,001***

Impact du changement climatique sur le hêtre et l'épicéa, le long d'un gradient altitudinal.

Cette étude a pour but d'étudier l'effet des changements climatiques sur le hêtre (*Fagus sylvatica*) et l'épicéa (*Picea abies*), deux espèces clés de l'économie forestière Suisse. Afin de simuler les changements climatiques en temps réel et dans des conditions naturelles pour les espèces, un gradient altitudinal a été utilisé dans le Jura Suisse. Le plus haut site se situe à 1340m d'altitude et le dernier des sites, proche des rives du lac Léman est à 340m. Les plantules en provenance du col du Marchairuz (1340m) ont donc été transplantées le long de ce gradient altitudinal.

Des mesures d'échanges gazeux, de potentiel hydrique et de fluorescence ont été réalisées au cours de quatre campagnes de mesures. Pour ces différents paramètres, aucun effet altitude n'a été mis en évidence pour une même espèce. En revanche à une même altitude, les deux espèces répondent différemment, ainsi ces deux dernières n'ont pas les mêmes capacités d'adaptation.

Pour les deux sites de hautes altitudes, les performances de l'épicéa ne semblent pas être altérées, ni pour le hêtre. En revanche, pour les deux derniers sites le hêtre semble avoir des performances supérieures à celle de l'épicéa.

Ces résultats nous laissent penser que les deux espèces n'ont pas les mêmes facultés d'adaptations face au réchauffement climatique, l'épicéa semble avoir plus de difficulté que le hêtre face au réchauffement climatique.

Mots-clés : *Fagus sylvatica*, *Picea abies*, gradient altitudinal, changement climatique, écophysiologie.

Impact of climate change on the beech and spruce along an altitudinal gradient.

This study aims to investigate the effect of climate change on beech (*Fagus sylvatica*) and spruce (*Picea abies*), two key species of forest economics Switzerland. To simulate climate changes in real time and under natural conditions for the species, an altitudinal gradient was used in the Swiss Jura. The site is located over 1340m altitude and the last site near the shores of Lake Geneva to 340m. Seedlings from Col du Marchairuz (1340m) have been transplanted along the altitudinal gradient.

Measures gas exchange, water potential and fluorescence were performed at court four measurement campaigns. For these parameters, no effect altitude has been shown for the same species. However at the same altitude, the two species respond differently, and the last two are not the same adaptability.

For both sites high altitudes, the performance of spruce do not seem to be altered, nor beech. However, for the last two sites beech appears to have superior performance to that of spruce.

These results let us assume that the two species do not have the same powers to tackle climate change adaptations, spruce seems to have more difficulty than beech against global warming.

Key words: *Fagus sylvatica*, *Picea abies*, altitudinal gradient, climatic change, ecophysiology.