

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

LA DIVERSITÉ DU VOISINAGE IMPACTE-T-ELLE LA PHÉNOLOGIE DES ARBRES?

MÉMOIRE

PRÉSENTÉ

COMME EXIGENCE PARTIELLE

DE LA MAITRISE EN BIOLOGIE

PAR

ORANE MORDACQ

FÉVRIER 2023

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL
Service des bibliothèques

Avertissement

La diffusion de ce mémoire se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire *Autorisation de reproduire et de diffuser un travail de recherche de cycles supérieurs* (SDU-522 – Rév.04-2020). Cette autorisation stipule que «conformément à l'article 11 du Règlement no 8 des études de cycles supérieurs, [l'auteur] concède à l'Université du Québec à Montréal une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de [son] travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, [l'auteur] autorise l'Université du Québec à Montréal à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de [son] travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de [la] part [de l'auteur] à [ses] droits moraux ni à [ses] droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, [l'auteur] conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont [il] possède un exemplaire.»

TABLE DES MATIÈRES

TABLE DES MATIÈRES	ii
LISTE DES FIGURES.....	iv
LISTE DES TABLEAUX	vi
RÉSUMÉ	viii
ABSTRACT	ix
PROBLÉMATIQUE	10
1.1 Biodiversité et fonctionnement des écosystèmes.....	10
1.1.1 La diversité des forêts est menacée.....	10
1.1.2 Les études BE-F, qu'est-ce que c'est ?	11
1.1.3 Les études BE-F et les forêts.....	12
1.2 Les ressources et les arbres	17
1.3 Les mécanismes de la diversité — les relations entre les individus et le voisinage	19
1.3.1 Les principaux mécanismes.....	20
1.3.2 Autre hypothèse : un faible impact de la diversité sur le fonctionnement des écosystèmes?	22
1.3.3 L'effet de ces mécanismes	22
1.3.4 Les mécanismes observés en forêt	23
1.4 La phénologie	27
1.4.1 Définition.....	27
1.4.2 Les variations de la phénologie	32
1.4.3 Les problèmes liés à l'étude de la phénologie	36
1.5 Le suivi de la phénologie à l'aide de capteurs multispectraux.....	37
1.5.1 La radiométrie et les corrections	38
1.5.2 Les autres prérequis et recommandations	41
1.6 Objectif et hypothèses de travail	42
1.7 Synthèse	43
TREE DIVERSITY IMPACTS SPRING AND AUTUMN LEAF PHENOLOGY	44
2.1 Introduction	45
2.2 Methods.....	49
2.2.1 Experimental design.....	49
2.2.2 Field measurements.....	50

2.2.3 Statistical analyses.....	57
2.3 Results.....	58
2.3.1 Effect of functional diversity or competition on autumn phenophases.....	58
2.3.2 Effect of functional diversity or competition neighbourhoods on spring phenophase.....	63
2.3.3 Effect of functional diversity on phenophase by plot measured by LAI-index.....	66
2.5 Discussion.....	67
2.5.1 Diversity and competition from neighbourhood impact spring and autumn phenology.....	67
2.5.2 Species plasticity in phenology does not scale to community leaf-on season and LAI.....	70
2.5.3 Limitations of the study and of the different methods of monitoring phenology.....	71
2.5.1 Conclusion.....	74
2.6 Acknowledgements.....	75
2.7 Conflicts of Interest.....	76
CONCLUSION GÉNÉRALE.....	77
ANNEXE A IDENT.....	81
ANNEXE B Date of each measurement.....	82
ANNEXE C LAI method details.....	83
ANNEXE D Table of model coefficients.....	84
ANNEXE E Model coefficients – Profile by species.....	90
ANNEXE F Curve.....	94
APPENDICE A Litterature used for trait data.....	95
APPENDICE B Radiometric corrections.....	102
Bibliographie.....	111

LISTE DES FIGURES

Figure 1-1 - Table de vocabulaire en géomatique.....	38
Figure 1-2 – Exemple de cible de calibration © MAPIR.....	40
Figure 2-1 - Species-level comparisons between visually assessed (solid line), LAI (dotted line) and UAV remote sensing derived (dashed line) curve, for the autumn (above) and the spring (below). Phenophases extracted from each curve are underlined with a pink line (20% and 80% of green leaves) and a blue line (50% of green leaves). DOY represents the day of the year (start of 1 January). See Table 2-1 for species names correspondence.	60
Figure 2-2 - Relationships between (a) diversity (b) competition and the 80% phenophase in autumn for each species without consideration of possible interaction. Solid line = significant relationship (p-value < 0.05), dashed line = not significant. DOY represents the day of the year (start of 1 January). See Table 2-1 for species names correspondence. This figure shows that the response to diversity or competition is not dependent on the phenological sequence of the species; early species do not respond more than late species. The direction of the response is also not influenced by the phenological sequence.	61
Figure 2-3 - Relationships between (a) diversity (b) competition and the 80% phenophase in spring for each species. Solid line = significant relationship (p-value <0.05), dashed line = not significant. DOY represents the day of the year (start of 1 January). See Table 2-1 for species names correspondence. This figure shows that the response to diversity or competition is not dependent on the phenological sequence of the species; early species do not respond more than late species. The direction of the response is also not influenced by the phenological sequence.	64
Figure 3-1 - Regression coefficients from functional dispersion and competitive models fitted separately by species and by phenophases. Parameter estimates represent: (a) Coefficient for <i>FDneigh</i> (b) Coefficient for <i>Hegy_i_index</i> . On the left, species group by response type, illustration by type of profile. Points denote average estimates, line denote 95% confident intervals.....	90

Figure 3-2 - Regression coefficients from functional dispersion and competitive models fitted separately by species and by phenophases. Parameter estimates represent: (a) Coefficient for *FDneigh* (b) Coefficient for *Hegy_i_index*. On the left, species group by response type, illustration by type of profile. Points denote average estimates, line denote 95% confident intervals..... 91

Figure 3-3 - Regression coefficients from functional dispersion and competitive models fitted separately by species and by phenophases. Parameter estimates represent: (a) Coefficient for *FDneigh* (b) Coefficient for *Hegy_i_index*. On the left, species group by response type, illustration by type of profile. Points denote average estimates, line denote 95% confident intervals..... 92

Figure 3-4 - Regression coefficients from functional dispersion and competitive models fitted separately by species and by phenophases. Parameter estimates represent: (a) Coefficient for *FDneigh* (b) Coefficient for *Hegy_i_index*. On the left, species group by response type, illustration by type of profile. Points denote average estimates, lines denote 95% confident intervals. 93

LISTE DES TABLEAUX

Table 1-1 - Synthèse des bénéfices et des risques encourus par une phénologie printanière précoce ou une phénologie automnale tardive chez les arbres caducifoliés, extrait de Vitasse (2009).	30
Table 2-1 - Characteristics of species in IDENT.	50
Table 2-2 - Traits used in the two-diversity index (<i>FDneigh</i> and <i>Fdis</i>)	56
Table 2-3 - Model description with all response variables describes in Methods. D for data, M for model, v for variables. For species-level models, species and method combinations were retained only when at least 30 data were available.	58
Table 2-4 - The average (bold), and the first and last day (DOY) for each species of the 80% phenophase for autumn and spring. RMSE is presented for the differences between methods, visual vs. LAI and visual vs. UAV.	59
Table 2-5 - Linear mixed models indicating how much variation of leaf senescence and leaf out dates is explained by <i>Fdis</i> and <i>BasalPlot</i> at the plot level, comparing the different phenophases. Standardised coefficients (Est), p-value (<i>P</i>) and R^2 are given in percentage by models for fixed effect.	66
Table 3-1 - Standardised coefficient (Est.) in days from models fitted for each species and each phenophase for data from visual assessment. <i>N</i> is the number of individuals followed. R^2 of the model is presented in percentages. P-value (<i>P</i>) is also presented, value in bold represented p-value > 0.05. R^2_{fix} is the variance explained by the fixed effects of the model. R^2 includes both fixed and random effects, when R^2 is empty, bloc effect is null.	84
Table 3-2 - Standardised coefficient (Est.) in days from models fitted for each species and each phenophase for data from fall UAV-derived phenology. <i>N</i> is the number of individuals followed by species. R^2 of the model is presented in percentages. P-value (<i>P</i>) is also presented, value in bold represent p-value > 0.05. R^2_{fix} is the variance explained by the fixed effects of the model. R^2 includes both fixed and random effects, when R^2 is empty, bloc effect is null.	86

Table 3-3 - Standardised coefficient (Est.) in days from models fitted for each species and each phenophase for data from spring visual assessment phenology. *N* is the number of individuals followed by species. R^2 of the model is presented in percentages. P-value (*P*) is also presented, value in bold represent p -value > 0.05. R^2_{fix} is the variance explained by the fixed effects of the model. R^2 includes both fixed and random effects, when R^2 is empty, bloc effect is null. 87

Table 3-4 - Standardised coefficient (Est) in days from models fitted for each species and each phenophase for data from spring UAV-derived phenology. *N* is the number of individuals followed by species. R^2 of the model is presented in percentages. P-value (*P*) is also presented, value in bold represent p -value > 0.05. R^2_{fix} is the variance explained by the fixed effects of the model. R^2 includes both fixed and random effects, when R^2 is empty, bloc effect is null. 89

Table 3-5 - Statistics R^2 and number of individuals (or plots) between the measured points and the calculated curve by species and methods. 94

RÉSUMÉ

Les changements globaux exercent une forte pression sur les forêts et entraînent un réassemblage des communautés d'arbres. Afin de mieux prédire les effets de ces changements, il est important de connaître l'impact de la diversité sur le fonctionnement des écosystèmes et des individus. Les connaissances actuelles de la dynamique des forêts suggèrent que certains mécanismes importants sont encore méconnus. La plupart des études menées jusqu'à présent ne tiennent pas compte de la dynamique temporelle de ces mécanismes bien qu'elle puisse jouer un rôle primordial dans le fonctionnement des écosystèmes. Si la phénologie des feuilles est étudiée depuis de nombreuses années, c'est principalement pour son lien avec l'environnement abiotique, alors que peu d'informations sont disponibles concernant le rôle des processus biotiques. Dans cette étude, j'ai répondu aux questions suivantes : (a) des changements dans la densité ou la diversité du voisinage peuvent-ils affecter l'émergence et la chute des feuilles ; (b) comment ces effets s'étendent-ils au développement de la canopée au niveau de la communauté?

Le projet s'est déroulé à l'automne 2020 et au printemps 2021 au Canada dans une plantation expérimentale de 19 espèces d'arbres du réseau IDENT qui présente un gradient de diversité fonctionnelle. Pour suivre la phénologie des feuilles à travers les phases importantes du débourrement et de la sénescence, j'ai utilisé 3 méthodes différentes. J'ai réalisé pour chaque individu un suivi visuel et un suivi de la réflectance des cimes, à l'aide d'un drone et d'une caméra multispectrale, et un suivi de l'indice de surface foliaire par placette. Les analyses ont été réalisées en comparant les courbes de variation temporelle de présence des feuilles de chaque individu, ou de chaque communauté, selon le niveau de diversité fonctionnelle du voisinage, ou de la communauté.

Les résultats indiquent que la variation dans la diversité et la densité des arbres du voisinage peut avoir un effet sur la phénologie des feuilles au printemps et à l'automne sur certaines espèces, mais cet effet ne se retrouve pas sur la canopée à l'échelle de la communauté. J'ai trouvé que les espèces répondent différemment à la diversité ou à la densité du voisinage, dans la présence, la direction et la force des effets. Dans l'ensemble, la modification de l'assemblage des communautés pourrait exacerber ou modifier les changements phénologiques déjà attribués à l'augmentation des températures et montre l'importance d'intégrer la dynamique temporelle dans la recherche sur les prévisions de l'effet des changements globaux. Ce projet a permis d'intégrer les dynamiques temporelles — rarement abordées — dans l'étude des interactions entre les individus et les espèces.

Mots clés : Phénologie foliaire des arbres, LAI, UAV, expérimentation BEF, voisinage, diversité fonctionnelle, IDENT.

ABSTRACT

Global changes are putting a lot of pressure on forests and creating the reassembly of tree communities. In order to better predict the effects of these changes, it is important to know the impact of diversity on ecosystem functioning and individuals. Current knowledge of forest dynamics suggests that some important mechanisms are still unknown. Most of the studies conducted so far do not take into account the temporal dynamics of these mechanisms, even though they may play a key role in ecosystem functioning. Although leaf phenology has been studied for many years, it is mainly for its link with the abiotic environment, whereas little information is available on the role of biotic processes. In this study, I answered the following questions: (a) can change in neighbourhood density or diversity affect leaf emergence and leaf fall; (b) how do these effects extend to canopy development at the community level?

The project took place in the fall of 2020 and spring of 2021 in an experimental plantation of 19 tree species in Canada in the IDENT network that has a functional diversity gradient. To monitor leaf phenology through the important phases of leaf development and senescence, I used 3 different methods. I carried out for each individual visual monitoring and crown reflectance monitoring, using a UAV and a multispectral camera, and leaf area index monitoring per plot. Analyses were carried out by comparing the temporal variation curves of the leaf presence of each individual, or each community, according to the level of functional diversity of the neighbourhood, or of the community.

The results indicate that variation in neighbourhood tree diversity and density may have an effect on leaf phenology in spring and fall for some species, but this effect is not found in the canopy at the community level. I found that species respond differently to neighbourhood diversity or density, in the presence, the direction and the strength of effects. Overall, the change in community assemblage could exacerbate phenological changes already attributed to increasing temperatures and shows the importance of integrating temporal dynamics into research on predicting the effect of global changes. This project has made it possible to integrate temporal dynamics—rarely addressed—into the study of interactions between individuals and species.

Keywords: tree leaf phenology, LAI, UAV, BEF experiment, neighbourhood, functional diversity, IDENT.

PROBLÉMATIQUE

Dans ce chapitre, je vais aborder quelques notions essentielles autour du sujet de ma maîtrise. Le lien entre la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes sera abordé ainsi que les mécanismes d'interaction entre les individus. Par la suite, la phénologie foliaire des arbres et l'utilisation des capteurs dans le cadre de suivi de la phénologie seront également discutées.

1.1 Biodiversité et fonctionnement des écosystèmes

1.1.1 La diversité des forêts est menacée

Les questions autour de l'impact des changements globaux et de la perte de la biodiversité sur les écosystèmes ne sont pas nouvelles. La relation d'effet entre la biodiversité et le fonctionnement et la dynamique des écosystèmes est depuis de nombreuses années un enjeu scientifique majeur (Loreau, 1998). Pourtant, un des messages clés du rapport FAO *et al.* (2020) affirme encore que le niveau de perte de surface forestière est alarmant, bien qu'il soit en baisse depuis 1990, et qu'il est accompagné d'une perte significative de biodiversité.

Il faut également noter qu'en plus de la perte des forêts naturelles, la reforestation ne permet souvent pas de réduire la perte en biodiversité. En effet, de nos jours, 7 % des forêts sont des forêts plantées et presque la moitié le sont de façon intensive avec une ou deux espèces d'arbres de même âge plantés à distance égale (FAO *et al.*, 2020). Les conséquences de cette perte de biodiversité vont bien au-delà de la simple disparition des espèces. C'est en effet l'équilibre, le fonctionnement et aussi tous les services rendus par ces écosystèmes qui sont mis en péril. Cette problématique entraîne deux nécessités : comprendre l'effet de la diversité pour connaître les conséquences de sa disparition dans les écosystèmes, mais aussi démontrer scientifiquement et publiquement la nécessité de la conservation de la diversité à toutes les échelles.

1.1.2 Les études BE-F, qu'est-ce que c'est ?

C'est dans ce contexte que s'inscrit le domaine d'étude BE-F (*Biodiversity Ecosystem Functioning* ou Biodiversité et Fonctionnement des Écosystèmes) qui s'intéresse à la relation entre la diversité biologique et le fonctionnement des écosystèmes. Les études dans ce domaine permettent de mettre en évidence l'intérêt de la biodiversité. Elles prennent souvent place dans le cadre de plantations expérimentales avec des gradients de diversité spécifique ou fonctionnelle (voir la partie 1.1.3.2), par exemple les expérimentations IDENT (Tobner *et al.*, 2014) ou BE-F China (Hildebrand *et al.*, 2021). Ces expérimentations sont utiles pour mieux comprendre l'impact de la diversité sur les mécanismes liés aux fonctions des écosystèmes. Notre capacité de prédiction de la dynamique des nouvelles communautés d'espèces qui apparaissent avec les changements globaux dépendra, entre autres, de notre capacité à comprendre les interactions entre les espèces.

Les expérimentations BE-F présentent différents avantages. Elles permettent d'étudier les mécanismes d'interactions entre les organismes en présentant un nombre élevé de combinaisons d'espèces de manière répétée et indépendante. Elles permettent aussi de séparer les effets de la diversité de ceux de l'identité des espèces. L'interprétation des résultats est aussi facilitée par une plantation en cohorte d'un seul âge dans des conditions environnementales plutôt uniformes. Ainsi, ces expériences peuvent être considérées comme des plateformes de recherche idéales pour quantifier rigoureusement les interactions locales entre les arbres dans des conditions contrôlées où la diversité des espèces d'arbres varie, mais où la densité est fixée pour que son effet ne soit pas confondu avec celui de la richesse spécifique (Trogisch *et al.*, 2021). Il devient alors possible d'étudier la réponse d'une même espèce face à différents niveaux de diversité de voisinage local de façon plus standardisée (Davrinche *et al.*, 2021).

Si les premières questions autour de la biodiversité apparaissent dès 1850 (Huston, 1997). Les expérimentations se multiplient depuis les années 1990, d'abord sur des prairies ou en laboratoire avec des manipulations sur le nombre d'espèces présentes (Naeem *et al.*, 1994; Tilman *et al.*, 1994; Tilman *et al.*, 1996). Depuis les années 2000, on voit apparaître de plus en plus d'expérimentations avec des arbres et des manipulations plus complexes autour de la diversité (génétique ou fonctionnelle), notamment au sein du réseau mondial d'expérimentation sur la biodiversité des arbres TreeDivNet (Treedivnet, 2011). La multiplication de ces expérimentations permet aujourd'hui d'avoir des consensus scientifiques sur l'effet de la biodiversité sur les écosystèmes et sur les mécanismes sous-jacents. Par exemple la revue de littérature de Cardinale *et al.* (2011) montre que malgré l'inconstance des résultats des différentes revues

de littérature au milieu des années 2000, les auteurs obtenaient des conclusions générales similaires, et ce, quels que soient les organismes ou les écosystèmes étudiés. La recherche BE-F a montré l'importance de la biodiversité pour la productivité et d'autres services dans de nombreux écosystèmes notamment forestiers (Liang *et al.*, 2016; Paquette *et al.*, 2011; Tilman *et al.*, 2012; Zhang *et al.*, 2012).

1.1.3 Les études BE-F et les forêts

Les études et les expérimentations BE-F existent donc dans différents écosystèmes et à plusieurs échelles. Dans le cadre de mon étude, je vais principalement me concentrer sur les études qui concernent les arbres. Les arbres jouent un rôle fondamental dans les écosystèmes forestiers. Ils sont les principaux séquestrateurs de carbone, et participent aux cycles des nutriments et de l'eau en forêt (Pan *et al.*, 2013). Les écosystèmes forestiers représentent 31 % de la surface terrestre (FAO *et al.*, 2020). Ils sont nécessaires pour l'homme, et offrent de nombreux services écosystémiques comme des services de production (p. ex. bois ou nourriture), de séquestration de carbone, de contrôle de l'érosion des sols, de protection contre les inondations, de bien-être, d'épuration et de rétention d'eau, de régulation climatique ou encore de recyclage de la matière organique (Cardinale *et al.*, 2012). La connaissance des forêts permettra d'améliorer les modèles de prédiction nécessaires pour leur gestion et leur conservation. Les études BE-F permettent de modéliser la dynamique des forêts en chiffrant les processus écosystémiques, les mécanismes, et l'impact de ces mécanismes sur les arbres.

1.1.3.1 Qu'est-ce que les études BE-F ont déjà montré sur les arbres et la forêt?

En forêt, les études BE-F ont déjà pu montrer l'impact de la diversité sur de nombreuses fonctions des écosystèmes. Feng *et al.* (2022) généralisent les recherches BE-F et participent à confirmer l'effet globalement positif de la diversité. La diversité des espèces d'arbres permet par exemple la diversité et l'abondance des autres taxons dans le même écosystème (Ampoorter *et al.*, 2020). La biodiversité augmente la stabilité et multifonctionnalité des écosystèmes dans le temps (Baeten *et al.*, 2019; Cardinale *et al.*, 2012). Elle permet généralement l'amélioration de certaines fonctions comme la séquestration en carbone ou en production de bois *e.g.* Feng *et al.* (2022); Liang *et al.* (2016); Tilman *et al.* (2014); Williams *et al.* (2017). La revue de littérature de Forrester *et al.* (2016) rappelle quelques-uns des processus influencés par la diversité en forêt qui permettent le sur-rendement, comme l'augmentation de la disponibilité en azote, en eau ou une optimisation de l'utilisation de la lumière. Le sur-rendement est défini comme une plus grande productivité pour les parcelles mixtes comparées aux monocultures des mêmes espèces.

La relation entre la richesse en espèces et la productivité a été étudiée en analysant des inventaires forestiers (Baruffol *et al.*, 2013; Firn *et al.*, 2007; Liang *et al.*, 2016; Paquette *et al.*, 2011; Vilà *et al.*, 2013), en manipulant la diversité des espèces au sein de plantations (Kunz *et al.*, 2019; Tatsumi, 2020), par simulation (Morin *et al.*, 2011) ou encore à l'aide de méta-analyses (Zhang *et al.*, 2012). Cette relation positive semble être robuste notamment à travers les climats ou les stades successionnels (Grossman *et al.*, 2018). Dans une méta-analyse de 54 études, l'effet de la diversité des espèces montre une productivité plus importante de 23.7 % dans les polycultures par rapport aux monocultures de mêmes espèces (Zhang *et al.*, 2012). Cette méta-analyse concerne principalement des mélanges de deux espèces, mais la productivité augmente encore avec l'augmentation du nombre d'espèces (Forrester *et al.*, 2016). Enfin, l'une des plus anciennes expérimentations B-EF encore en fonctionnement à ce jour montre une production de biomasse de 64 % plus élevée grâce à la diversité, 31 ans après la plantation (Tatsumi, 2020). Les communautés plus diverses sont plus productives parce qu'elles contiennent des espèces clés qui ont une grande influence sur la productivité et parce que les différences entre les traits fonctionnels des espèces permettent l'augmentation de la capture totale en ressource (Cardinale *et al.*, 2012). Ces deux dernières notions sont importantes pour mon étude et vont être développées à la section 1.3. Les espèces en mélange ont donc souvent de meilleures performances que celles attendues à partir de leur moyenne en monoculture.

Il faut toutefois nuancer ces conclusions, l'effet de la diversité n'est pas toujours positif sur la productivité. On peut noter, par exemple, que parmi les écosystèmes les plus productifs au monde il y a les plantations uniformes de clones d'Eucalyptus (Binkley *et al.*, 2017). Mais cette constatation est à mettre en relation avec les autres fonctions des écosystèmes forestiers, souvent moins étudiées, comme la fourniture d'habitat à des espèces animales, la régulation du climat, le recyclage de l'eau et des nutriments ou encore la protection contre les inondations (Steur *et al.*, 2020; van der Plas *et al.*, 2018). En effet, l'observation des écosystèmes presque uniquement à travers le prisme de la productivité, et non à travers d'autres fonctions comme la résistance ou la résilience aux perturbations par exemple, est une critique régulièrement soulevée vis-à-vis des études B-EF. D'autres études, bien que moins nombreuses, ont cependant participé à montrer que la diversité permet aussi l'augmentation de la multifonctionnalité des forêts (Baeten *et al.*, 2019) ou encore de leur stabilité (Morin *et al.*, 2014; Schnabel *et al.*, 2019). Pour beaucoup de services écosystémiques, il manque des données pour évaluer leur relation avec la biodiversité (Cardinale *et al.*, 2012).

Il reste encore énormément à découvrir sur la relation entre la diversité et le fonctionnement de la forêt (Fichtner *et al.*, 2018). L'échelle des interactions du voisinage est souvent négligée. Plusieurs auteurs soulignent que beaucoup d'études se situent à l'échelle de la communauté et qu'il y a peu de prise en compte des interactions biotiques à l'échelle des interactions de voisinage (Fichtner *et al.*, 2017; Guillemot *et al.*, 2020; Kunz *et al.*, 2019; Potvin *et al.*, 2009; Schnabel *et al.*, 2019). Pourtant les interactions entre voisins pourraient compter pour plus de 50 % de la variation dans la production de bois (Fichtner *et al.*, 2018). Mon étude participe à combler le manque de connaissance à ce niveau en s'intéressant aux interactions de voisinage, à la façon de prendre en compte ces interactions, et à leur effet sur la physiologie des individus.

1.1.3.2 La mesure de la diversité

La méthode la plus commune et la plus simple pour quantifier la diversité est d'identifier les espèces et d'en faire le décompte. C'est l'étude de la richesse spécifique. Cependant cette méthode ne permet pas de savoir si les espèces se ressemblent ou si elles diffèrent dans leur fonctionnement. La méthode choisie pour mesurer la diversité peut avoir un impact important sur les relations interprétées et donc sur les résultats obtenus (Hildebrand *et al.*, 2021). L'étude de la diversité spécifique est donc limitée : des espèces différentes dans leur dénomination phylogénique peuvent avoir des similarités morphologiques ou fonctionnelles qui réduisent leurs capacités à être complémentaires, dans l'esprit des niches écologiques¹ (voir la partie 1.3). L'identité des espèces n'explique donc qu'une partie de l'effet de la biodiversité (Cardinale *et al.*, 2012). Dans l'idée de mesurer les similarités, ou dissimilarités, entre espèces, apparaît la notion de diversité fonctionnelle. Schleuter *et al.* (2010) définissent la diversité fonctionnelle comme la mesure de la distribution et de l'étendue des activités des organismes dans les communautés et les écosystèmes; elle permet donc la prise en compte de la complémentarité et de la redondance des espèces. Des études ont montré très tôt que la diversité fonctionnelle est un meilleur prédicteur que la richesse spécifique (Tilman *et al.*, 1997). Elle est de plus en plus utilisée (Schleuter *et al.*, 2010).

¹ La niche écologique est définie par G. E. Hutchinson en 1957 comme étant « l'hypervolume où chaque dimension de l'espace représente une ressource [...] ou une condition [...] de l'environnement » Pulliam, H. R. (2000). On the relationship between niche and distribution. *Ecology Letters*, 3(4), 349-361.

La diversité fonctionnelle

La diversité fonctionnelle se base sur l'étude des traits fonctionnels. Violle *et al.* (2007) définissent les traits comme « toute caractéristique morphologique, physiologique ou phénologique au niveau de l'individu, de la cellule à l'organisme entier, sans référence à l'environnement ou à tout autre niveau d'organisation » et les traits fonctionnels comme « tous les traits qui impactent la valeur sélective indirectement à travers la croissance, la reproduction ou la survie ». L'intérêt de l'utilisation des traits est d'évaluer le lien entre la diversité et le fonctionnement des communautés à travers les niches écologiques des individus, elles-mêmes définies à partir de leurs traits fonctionnels (Violle *et al.*, 2009). Les indices de diversité génétique sont moins communs et plus difficiles à calculer, sans être systématiquement plus explicatifs, et ils ne nous informent pas sur les mécanismes favorisant un effet de diversité (Baruffol *et al.*, 2013; Vilà *et al.*, 2013).

Les 4 types de diversité fonctionnelle

La diversité fonctionnelle des organismes est donc connue pour avoir un impact sur le fonctionnement des individus, des communautés et des écosystèmes. En observant la biodiversité à travers le prisme de la diversité fonctionnelle, on peut trouver quatre types d'indices décrivant trois aspects des niches écologiques de la communauté : combien de niches fonctionnelles sont occupées par les espèces présentes? (Richesse fonctionnelle), où se situe cette occupation? (Moyenne pondérée de la communauté) et comment ces niches sont-elles occupées? (Dispersion et variance fonctionnelle) (Garnier *et al.*, 2004; Lavorel *et al.*, 2008; Petchey *et al.*, 2006; Schleuter *et al.*, 2010). Chacun de ces indices fait appel à des calculs différents, il est donc nécessaire de faire un choix éclairé sur l'indice à utiliser, compte tenu des objectifs, des hypothèses et de la question de recherche.

Dans mon étude, je cherche à qualifier les interactions de voisinage, donc comment les niches sont occupées, soit le recouvrement et la partition des niches entre les espèces. Je m'intéresse donc aux indices de dispersion fonctionnelle (*Functional dispersion* – FD) (Hildebrand *et al.*, 2021). Chez Schleuter *et al.* (2010), la FD est définie comme la mesure de la dispersion des fonctions des espèces d'après leur position dans l'espace multifonctionnel des traits. Elle indique le degré de différenciation d'utilisation des ressources et communique donc une information sur la compétition. Chez de Bello *et al.* (2016), c'est l'étendue des différences entre les traits des espèces. Elle peut être évaluée par de nombreux indices. Elle est souvent quantifiée comme la distance moyenne entre les observations ou les espèces au centroïde de leur espace de traits partagé (Laliberté *et al.*, 2010; Villéger *et al.*, 2008).

Les notions nécessaires à l'indice

Dans le cadre de mon étude, et pour répondre au mieux à mes problématiques, il est nécessaire de faire particulièrement attention à un certain nombre de notions dans le choix de l'indice. Les traits fonctionnels pertinents pour une étude doivent illustrer au mieux la niche des espèces sous un maximum de dimensions. Il faut réduire la sous-représentation ou surreprésentation de certaines fonctions, les corrélations trop importantes entre certains traits, et les déséquilibres dans la méthode de calcul (de Bello *et al.*, 2021). L'indice doit aussi tenir compte de la configuration spatiale, telle que la distance entre les individus, qui est importante pour comprendre les interactions entre les individus (Glatthorn, 2021). Or, en général, les auteurs des études à l'échelle du voisinage utilisent plutôt la richesse spécifique ou l'indice de Shannon (p. ex. Schnabel *et al.* (2019)), qui ne permettent pas de remplir les critères précédemment définis (mais voir l'indice utilisé par Searle *et al.* (2020) et Luo *et al.* (2020)). C'est pourquoi je vais faire un résumé rapide de quelques indices existants qui servent de base pour créer un indice adapté pour mon étude.

Historiquement, les deux principaux indices qui concernent la mesure de la dispersion fonctionnelle sont l'indice de Gower (Gower, 1971) et l'entropie quadratique de Rao (Rao *et al.*, 1985). L'indice de Gower utilise la moyenne des différences absolues entre les traits rapportés entre 0 et 1, soit l'inverse de la similarité entre deux individus. Cet indice permet l'utilisation de plusieurs traits et autorise aussi des valeurs manquantes dans la matrice de trait. L'entropie quadratique de Rao est une mesure de divergence pondérée, elle tient compte de la dissimilarité et de l'abondance. La dissimilarité est calculée comme le carré de la somme des distances euclidiennes entre les traits puis multiplié par la proportion de chaque espèce. La limite de ces indices est qu'il n'y a pas de dimension spatiale. Ces indices ne permettent pas de caractériser les différences entre entités (au sein d'une communauté) plutôt qu'entre une entité et un ensemble d'entités (un individu vis-à-vis de son voisinage). Je vais m'inspirer de ces deux indices et d'autres plus récents (de Bello *et al.*, 2021; Laliberté *et al.*, 2010; Villéger *et al.*, 2008) pour créer un indice adapté au besoin de mon étude. Cet indice est donc un indice de dissimilarité fonctionnelle fenêtré pour décrire le voisinage d'un individu. Pour ajouter la dimension spatiale, soit la notion de relation de voisinage, je m'intéresse à l'indice d'Hegyí (Ledermann *et al.*, 2011), qui permet de contrôler l'interaction en fonction du rapport de distance et de taille des voisins. Le rayon de sélection autour de chaque cible peut être déterminé en tenant compte de la densité de la plantation (Schnabel *et al.*, 2019; Weiner *et al.*, 2006).

1.2 Les ressources et les arbres

Lorsque l'on s'intéresse à la diversité et à son effet sur les individus, on se rend compte de l'importance de la limitation des ressources dans les écosystèmes naturels : si on éliminait les interactions positives (décrites à la section 1.3.1) et si les ressources n'étaient pas limitantes, tous les individus pourraient atteindre leur valeur sélective maximum. Parmi les ressources nécessaires aux arbres, on peut notamment citer l'espace, les nutriments, l'eau et la lumière.

La lumière est une ressource nécessaire aux organismes autotrophes; elle influence la croissance, la survie, l'installation des plantes (Deutschman *et al.*, 1999; Valladares *et al.*, 2008) et, comme les autres ressources limitantes, elle influence également les interactions compétitives dans les communautés de plantes. C'est une ressource primaire pour la photosynthèse; une quantité de lumière minimum (différentes pour chaque individu/espèce) doit être interceptée et utilisée pour permettre la photosynthèse. La lumière est une ressource particulièrement limitante en forêt; c'est un des facteurs majeurs de la productivité à l'échelle des écosystèmes (Jucker *et al.*, 2014; Morin *et al.*, 2011; Niinemets, 2010; Trogisch *et al.*, 2021). L'interception de la lumière est donc un processus écologique clé en lien avec la dynamique des forêts et la production primaire (Sapijanskas *et al.*, 2014) : de petites différences de lumière à l'échelle locale peuvent entraîner de grosses différences dans la performance des individus (Deutschman *et al.*, 1999).

Comme toutes les ressources limitantes, la lumière influence donc les interactions compétitives dans les communautés de plantes et il est donc important de s'y intéresser lorsque l'on se penche sur les interactions entre les individus. En fonction de leur place dans l'écosystème, les arbres ne reçoivent pas la même quantité de lumière (Niinemets, 2010). Les caractéristiques des individus, comme leur densité ou leur hauteur, entraînent une limitation de la lumière disponible, et influencent donc la présence d'autres individus (Potvin *et al.*, 2009). La morphologie des arbres et leur capacité à atteindre le haut de la canopée ou à tolérer l'ombre ont un impact sur leur compétitivité.

Les hétérogénéités locales, biotiques et abiotiques, font donc varier la disponibilité en ressources pour les plantes, elles entraînent des différences dans la performance des individus. Les arbres, qui sont des organismes sessiles (soit définitivement fixés), doivent mettre en place des ajustements aux changements

de lumière, notamment à travers leur morphologie ou leur physiologie, par accommodation² ou par plasticité phénotypique³. Cette plasticité est notamment dépendante de la capacité plastique des individus et de la disponibilité des autres ressources telles que les nutriments ou l'eau (voir la revue de littérature de Valladares *et al.* (2008)). Parmi ces ajustements, on peut noter des variations dans la structure des feuilles (concentration en chlorophylle, en azote, épaisseur de la cuticule), dans leur position dans la cime ou encore leur orientation, leur forme ou encore leur surface (Billow *et al.*, 1994; Niinemets, 2010; Valladares *et al.*, 2008). On peut également noter des variations dans la densité, l'intensité ou encore la direction des branches (Kawamura, 2010). La complexité structurelle des forêts en lien avec l'interception spatiale de la lumière (Forrester *et al.*, 2018; Guillemot *et al.*, 2020; Rissanen *et al.*, 2019) est un facteur important en forêt permettant parfois un sur-rendement (Morin *et al.*, 2011; Schnabel *et al.*, 2019).

Un autre ajustement peut être la durée de vie des feuilles, un trait écophysiological plastique qui affecte la capacité photosynthétique, le potentiel de productivité en biomasse ainsi que la tolérance aux stress biotiques et abiotiques. La compréhension et l'utilisation de ce trait permettent d'aller plus loin que la dichotomie classique en phénologie entre les espèces sempervirentes (qui conservent leurs feuilles plus longtemps que la saison favorable) et les espèces à feuilles décidues ou caduques (qui perdent leurs feuilles durant la saison défavorable), car en réalité la durée de vie des feuilles peut varier entre quelques semaines et 45 ans (Wyka *et al.*, 2014). Les espèces sempervirentes ont des feuilles à durée de vie supérieure à une année et ont ainsi plus d'une cohorte de feuilles en même temps dans leur feuillage. La durée de vie des feuilles est un trait spécifique à l'espèce, variable en fonction de l'exposition à l'ombre ou la disponibilité en nutriment (Kikuzawa *et al.*, 2011; Wyka *et al.*, 2014). Les feuilles avec des sections 3D comme les feuilles en aiguilles ou en écailles imbriquées sont coûteuses à produire, leur forme et leur structure altèrent beaucoup la capacité d'interception de la lumière et la capacité photosynthétique, mais elles offrent également une plus grande résistance dans le temps et donc une plus grande durée de vie (Niinemets, 2010). Différentes stratégies pour l'interception de la lumière peuvent donc être retrouvées chez les arbres et une plasticité dans les traits foliaires permet l'interception de la lumière pour la photosynthèse dans de plus larges conditions. En plus des interactions biotiques et des variations locales dans l'accès à la lumière, dans les latitudes tempérées il y a des variations importantes de conditions

² L'accommodation est l'ensemble de tous les traits d'acclimatement présentés par le même individu et qui ne sont pas transmissibles par hérédité d'après Larousse. (s. d.). *Accommodation* (vol. 2022). Dictionnaire en ligne.

³ La plasticité phénotypique est la capacité des organismes à exprimer différentes caractéristiques en fonction de leur environnement.

abiotiques entre les saisons. Ces variations dans la durée de vie des feuilles sont intéressantes dans le cadre de mon étude, car elles vont influencer l'émergence et la chute des feuilles développées dans la partie 1.4.

1.3 Les mécanismes de la diversité — les relations entre les individus et le voisinage

Comme décrit précédemment, les théories BE-F prédisent qu'une augmentation de la diversité en espèces (ou en fonctions) peut permettre un meilleur fonctionnement de l'écosystème (Loreau *et al.*, 2001). Quelques mécanismes permettent d'expliquer cet effet. Les individus et la diversité naturellement présents dans un milieu naturel sont en relation avec les filtres environnementaux, qui permettent l'installation des espèces (p. ex. présence de stress abiotique), et avec les filtres biotiques, c'est-à-dire le résultat des interactions entre les individus présents au sein d'une communauté (McKane *et al.*, 2002). Les interactions peuvent être négatives, neutres ou positives pour les individus. Elles peuvent varier en fonction des conditions locales et sont donc dépendantes du contexte. Dans une étude sur des inventaires écologiques à l'échelle mondiale, le plus grand facteur de croissance individuel est l'abondance des voisins, qui exerce une influence sur les interactions (Kunstler *et al.*, 2016). Les interactions de voisinages modèlent les communautés, elles sont un des facteurs déterminants des processus et des fonctions des écosystèmes (Fichtner *et al.*, 2017; Trogisch *et al.*, 2021). Elles permettent d'expliquer plus de 50 % de la variation observée dans la productivité de communautés mixtes d'arbres le long d'un gradient de diversité (Fichtner *et al.*, 2018). D'autres études ont montré également l'effet du voisinage, en lien avec l'identité, la densité ou la diversité des espèces, sur la croissance individuelle (Trogisch *et al.*, 2021; Uriarte *et al.*, 2004). La diversité et l'identité des voisins ont donc un impact sur les individus, mais aussi sur l'assemblage des communautés et sur les fonctions de l'écosystème.

Les relations biotiques et les interactions de voisinage sont en lien avec la niche fonctionnelle d'une espèce à l'intérieur d'une communauté (Loreau, 1984). Les traits fonctionnels, qui sont utilisés pour définir cette niche, régulent donc les interactions de voisinage locales (Butterfield *et al.*, 2013). Grâce à leurs plasticités, les plantes répondent à l'hétérogénéité locale des conditions abiotiques et biotiques, notamment dans leur morphologie, leur croissance et leur schéma reproductif et montrent des variations qui sont visibles à un niveau intraspécifique. Ce sont ces différences, entre les espèces et les individus, qui semblent permettre un effet positif de la diversité. Les relations biotiques dépendent donc de la niche fonctionnelle (et de sa plasticité) de chaque espèce présente et de l'éventuel chevauchement de ces niches.

Je vais tout d'abord décrire les mécanismes documentés concernant l'effet de la diversité sur les fonctions des écosystèmes, puis dans la partie 1.3.4 je vais donner quelques exemples connus de ces mécanismes en forêt. Beaucoup d'auteurs, par exemple Fichtner *et al.* (2018) et Trogisch *et al.* (2021) documentent ces interactions en quatre ou cinq grands mécanismes.

1.3.1 Les principaux mécanismes

- La compétition est aussi nommée interférence négative (Trogisch *et al.*, 2021). C'est une interaction caractérisée par la rivalité entre les individus, en lien avec la limitation en ressource. Cette limitation entraîne un effet négatif sur leur valeur sélective. Comme les plantes ont majoritairement une base commune de besoins en ressources (lumière, eau, nutriments), la compétition est l'interaction principale (Davrinche *et al.*, 2021). Les différences et les similitudes entre les niches écologiques des espèces permettent respectivement de réduire ou d'augmenter l'effet de la compétition. La compétition est supposée être d'autant plus importante entre les individus de la même espèce, car leurs besoins et leur façon de collecter les ressources sont identiques (Davrinche *et al.*, 2021; Uriarte *et al.*, 2004). La compétition est un mécanisme majeur des écosystèmes forestiers (Kunstler *et al.*, 2016) et l'un des facteurs biotiques les plus importants qui limitent la croissance des plantes au niveau individuel.
- L'effet de dilution : lorsque la diversité augmente, elle peut entraîner une baisse de l'abondance des ressources ou des hôtes, et ainsi une réduction de la propagation et de la transmission des herbivores ou des pathogènes. Cet effet concerne donc les interactions entre différents niveaux trophiques. Il n'est pas développé ici, et n'est pas pris en compte dans le cadre de mon étude. Des exemples de ce mécanisme peuvent notamment être retrouvés dans les revues de Cardinale *et al.* (2012) et Trogisch *et al.* (2021).
- L'effet de sélection : c'est l'effet d'échantillonnage notamment proposé par Huston (1997), soit la probabilité accrue d'inclure des espèces dominantes et performantes si on inclut une plus grande réserve d'espèces pour un écosystème donné. D'après cet effet, les rendements relatifs des espèces en mélange sont déterminés par les caractéristiques des espèces en monoculture. Il semble être un des effets majeurs permettant un effet positif de la biodiversité sur le fonctionnement des écosystèmes (Fichtner *et al.*, 2018).
- Enfin, l'effet de complémentarité est celui qui m'intéresse principalement dans le cadre de mon étude, car la variation phénologique observée pourrait être en lien avec ce mécanisme. Cet effet est aussi appelé effet de partition des ressources ou encore effet de réduction de la

compétition. Il résulte de l'augmentation de l'efficacité de l'usage de la ressource par augmentation de la diversité (Trogisch *et al.*, 2021). C'est la réduction de la compétition pour une ressource qui provient d'une meilleure utilisation de celle-ci grâce aux différences entre les traits fonctionnels des espèces (Cardinale *et al.*, 2012; Loreau *et al.*, 2001). Dans un écosystème, une seule espèce ne peut généralement pas utiliser toute la ressource, même lorsqu'elle est limitée. La présence d'espèces de niches différentes permet l'utilisation de la même ressource à un autre moment ou d'une autre façon, et donc une utilisation d'une plus grande proportion de la ressource. Les différences de niches entre les espèces permettent la réduction du recouvrement de celles-ci et ainsi de la compétition par rapport à des espèces identiques (ou similaires). Cet effet peut donc également être résumé par une réduction de la compétition intraspécifique par mélange d'espèces présentant des niches écologiques différenciées (Cardinale *et al.*, 2011; Loreau *et al.*, 2001).

- L'effet de facilitation (parfois mutualisme) est parfois considéré comme un sous-effet de la complémentarité (Fichtner *et al.*, 2018) ou comme un effet à part entière. Selon les sources, l'effet de complémentarité est parfois divisé entre l'effet de partition des ressources et l'effet de facilitation. Sans rentrer dans les détails, l'effet de partition des ressources serait un effet prédictible à partir des traits des espèces d'après leur niche théorique (ou réalisée en communauté monospécifique), tandis que la facilitation serait l'amélioration des performances des individus par rapport à leur niche théorique. Contrairement à la complémentarité, l'effet de facilitation se mesure à l'échelle de l'individu. Les individus qui profitent d'un effet de facilitation auront de meilleures performances que d'autres individus de la même espèce qui ne profitent pas de cet effet. Selon cette définition, il provient de la capacité des espèces à être plastiques, en réponse aux caractéristiques biotiques et abiotiques du voisinage (donc de la variation intraspécifique), p. ex. dans l'étude de Yang *et al.* (2021a). Finalement, dans ce cadre, l'effet de facilitation est aussi un effet de réduction de la compétition (Baruffol *et al.*, 2013). Pour d'autres auteurs, tel que Callaway (1998), il serait spécifique à certaines espèces. La combinaison d'espèce permettrait une interaction positive avec la création de conditions abiotiques préférentielles pour une autre espèce présente dans son voisinage direct (Davrinche *et al.*, 2021). Par exemple, certaines espèces fixent l'azote atmosphérique et enrichissent le sol, et ainsi facilitent la croissance des autres plantes proches non fixatrices (Levy-Varon *et al.*, 2019). On peut aussi citer le cas de l'ascenseur hydraulique, où les individus facilités bénéficient de la redistribution de l'eau en surface grâce aux racines

des arbres, qui puisent l'eau dans les horizons plus profonds du sol (Ryel, 2004). Cet effet ne tient pas compte de la notion de variabilité des individus ni de la réduction de l'effet de compétition, mais est pourtant également considéré comme un effet de facilitation. Une des complexités de cet effet provient des différences de définition que l'on trouve dans la littérature.

Les relations de voisinage ou de communauté peuvent donc être décrites à travers ces mécanismes. L'effet positif provient généralement des différences entre les espèces qui permettent une réduction de la compétition, d'une dilution des risques, ou de meilleures chances d'avoir des espèces « optimales ». Ces mécanismes sont en interaction (Forrester *et al.*, 2016; Trogisch *et al.*, 2021). L'échelle d'étude a aussi son importance, car finalement la réponse de la communauté à la diversité des espèces provient, de façon fondamentale, de la somme des petites variations à petites échelles provenant des interactions de voisinage.

1.3.2 Autre hypothèse : un faible impact de la diversité sur le fonctionnement des écosystèmes?

Telle que décrite par Luo *et al.* (2020), l'hypothèse du ratio de la masse (*mass-ratio hypothesis*) propose que la productivité (ou d'autres fonctions), d'une communauté est déterminée principalement par la moyenne des traits fonctionnels pondérée par les abondances relatives des espèces de la communauté et serait donc indépendante de la richesse spécifique ou fonctionnelle (Garnier *et al.*, 2004; Grime, 1998). Dans cette hypothèse, la diversité a finalement peu d'importance et ce sont les espèces dominantes d'un écosystème qui ont le plus d'impact sur cet écosystème. Dans l'expérimentation de Luo *et al.* (2020) sur des plantules d'arbres, l'hypothèse des ratios de masse semble déterminante. Toutes ces théories peuvent coexister en supposant que l'impact de chacune d'elle dépend notamment de l'âge des individus et des conditions abiotiques.

1.3.3 L'effet de ces mécanismes

L'effet de ces mécanismes est différent entre les individus, les espèces, les écosystèmes. La plasticité peut influencer la tolérance au stress et à la compétition et donc avoir un impact sur la réponse à la présence de voisins (Butterfield *et al.*, 2013). L'ontogénie, donc le stade de développement de l'organisme ou de la communauté, a aussi une influence sur la réponse à la diversité (Fichtner *et al.*, 2017). L'effet de ces mécanismes est également soumis à la variation temporelle : une étude sur la productivité de pins en

mélange avec des chênes a montré que l'effet de la complémentarité était différent et même inverse les années humides et les années sèches (Jucker *et al.*, 2014). L'hypothèse du gradient de stress propose en effet que la facilitation augmente et que la compétition diminue lorsque les conditions de stress abiotique augmentent (Callaway *et al.*, 2002).

La réponse d'un écosystème à la diversité dépend donc de ces mécanismes, des conditions du milieu (disponibilité en ressources, conditions climatiques), du moment (âge des individus, succession temporelle) et de la communauté d'espèces présentes (différence de traits, plasticité des individus). Tous ces mécanismes, bien que présents chez d'autres êtres vivants, devraient être importants chez les arbres qui sont des plantes à longue durée de vie, entraînant pour eux la nécessité de s'ajuster aux conditions locales. C'est notamment pour permettre d'anticiper l'effet de l'interaction entre les espèces qu'on s'intéresse à leurs différences à travers l'étude de leurs traits fonctionnels (voir 1.1.3.2) et à plus long terme, pour comprendre l'effet de la perte de ces interactions à la suite de la disparition des espèces.

1.3.4 Les mécanismes observés en forêt

Parmi les mécanismes décrits plus haut, la plupart ont déjà été étudiés au sein d'écosystèmes forestiers. L'effet de sélection semble participer à l'effet de la diversité, surtout au début du développement d'une forêt (Urigoiti Otazua *et al.*, 2022). C'est l'effet de complémentarité qui semble prédominer par la suite sur la productivité des communautés mixtes. La complémentarité spatiale et temporelle en communautés mixtes peut influencer la capacité de prélèvement des ressources aériennes (lumière) et souterraines (eau et nutriments) des arbres et ainsi influencer la densité de ces communautés (Forrester *et al.*, 2016). Les interactions entre les arbres sont donc variables spatialement et temporellement (Forrester, 2014; Versace *et al.*, 2021). La complémentarité des cimes (Forrester *et al.*, 2018; Williams *et al.*, 2017), la morphologie des branches et des feuilles (Barclay, 2001; Guillemot *et al.*, 2020), ou encore la phénologie (Sapijanskas *et al.*, 2014; Zhu *et al.*, 2015) sont des mécanismes en lien avec l'amélioration du rendement des communautés les plus diversifiées. Cependant l'effet positif de la complémentarité du voisinage dépend de beaucoup de facteurs p. ex. la qualité du site, ou d'autres conditions abiotiques (Forrester *et al.*, 2016; Jucker *et al.*, 2014). Une méta-analyse de 59 études sur des expérimentations BE-F montre que l'effet positif de la diversité sur la productivité provient principalement de la variation interspécifique et de l'identité fonctionnelle des individus sur le spectre économique foliaire (Zheng *et al.*, 2021).

1.3.4.1 Effet de complémentarité des cimes

Un des effets les plus importants et maintenant l'un des plus couramment démontrés est la complémentarité spatiale des cimes. Il a notamment été démontré en forêt expérimentale (Hildebrand *et al.*, 2021; Kunz *et al.*, 2019; Sapijanskas *et al.*, 2014; Williams *et al.*, 2017) mais aussi dans une étude avec de la modélisation (Ali *et al.*, 2019). Cet effet a été démontré en forêt tempérée (Williams *et al.*, 2017), subtropicale (Baruffol *et al.*, 2013) ou encore tropicale (Sapijanskas *et al.*, 2014). Avec une étude par la modélisation, Ali *et al.* (2019) montrent que la complémentarité des couronnes des arbres a un effet positif sur la biomasse aérienne grâce à une capture optimisée de la lumière et que cet effet participe à la coexistence des espèces. L'étude de Schnabel *et al.* (2019) dans une forêt expérimentale au Panama montre une augmentation de 50 % dans la productivité des parcelles à 5 espèces vis-à-vis des monocultures ainsi que l'importance de la diversité structurelle des cimes dans la canopée pour le fonctionnement des écosystèmes. Dans l'étude de Jucker *et al.* (2014) sur une forêt expérimentale méditerranéenne, les parcelles mixtes produisent environ 48 % de biomasse aérienne de plus que les parcelles en monoculture. Ils montrent que cette augmentation est en partie liée à une amélioration de l'illumination des cimes en parcelles mixtes. Au sein de la même forêt expérimentale que celle de mon étude, Williams *et al.* (2017) montrent que la complémentarité spatiale des cimes est un des éléments clés de la relation entre diversité et fonctionnement des écosystèmes forestiers tempérés avec un rendement plus important dans les parcelles où la complémentarité des cimes est plus importante. Lorsque des espèces différentes sont combinées, la diversité des formes et des hauteurs de cime permet donc une canopée plus dense. Cette complémentarité s'observe à plusieurs niveaux.

1.3.4.2 Effet de plasticité des cimes

Tout d'abord, en plus des différences intrinsèques de forme de cime entre les espèces, lorsque les cimes poussent, elles ont tendance à changer de direction et ainsi participer à remplir les espaces restants avec des branches et des feuilles (Pretzsch, 2014). La plasticité de la cime par des changements dans la forme participe également à l'effet positif de la diversité sur la productivité (Guillemot *et al.*, 2020; Jucker *et al.*, 2015; Kunz *et al.*, 2019; Sapijanskas *et al.*, 2014; Williams *et al.*, 2017). Les arbres peuvent donc répondre de façon dynamique à leurs voisins directs (p. ex. dans l'étude de Pretzsch (2014)). Dans leur étude, Williams *et al.* (2017) montrent que l'augmentation de la productivité en parcelles mixtes est autant due à la plasticité des cimes qu'aux différences interspécifiques intrinsèques (mesurées dans les monocultures). Les différences interspécifiques des cimes et les variations entre les individus créent une augmentation de

l'interception de la lumière dans les parcelles diversifiées, les arbres investissent moins en hauteur (Jucker *et al.*, 2014; Kunz *et al.*, 2019). La complémentarité spatiale et la plasticité permettent donc une augmentation de l'interception de la lumière et ainsi de la productivité.

1.3.4.3 Effet de plasticité au niveau du branchage

Ensuite, à une échelle plus fine, la morphologie, la densité ou encore l'uniformité des branches à l'intérieur des cimes (de Kroon *et al.*, 2005; Guillemot *et al.*, 2020; Hildebrand *et al.*, 2021; Ishii *et al.*, 2009; Kunz *et al.*, 2019) semblent également permettre un effet positif de la diversité des arbres dans les parcelles mixtes. Dans une étude sur une forêt expérimentale en Chine, Hildebrand *et al.* (2021) montrent que la réponse à la divergence fonctionnelle semble être différente à l'extérieur et à l'intérieur des cimes. La complémentarité spatiale des cimes est favorisée par la diversité fonctionnelle des traits des branches, mais aussi par l'intensité du branchage c'est-à-dire par l'optimisation des cimes individuelles pour la capture de la lumière. Cela suggère que les mélanges d'espèces permettent aux arbres d'occuper plus efficacement l'espace de la canopée, principalement en raison des changements phénotypiques associés à la morphologie de la couronne et à la plasticité des branches. Duarte *et al.* (2021), mais aussi Guillemot *et al.* (2020) et Plekhanova *et al.* (2021), rapportent sur des parcelles en forêt tropicale une distribution plus uniforme de l'interception de la lumière de façon horizontale, verticale et temporelle, liée à une meilleure occupation de la canopée par les branches et les feuilles dans les parcelles mixtes. L'allocation de la biomasse dans les branches semble donc globalement meilleure dans les parcelles diversifiées (Guillemot *et al.*, 2020; Potvin *et al.*, 2009).

1.3.4.4 La complémentarité temporelle des cimes

Par ailleurs, en plus de la complémentarité spatiale, plusieurs auteurs ont observé un effet de la phénologie sur la productivité grâce à la complémentarité temporelle entre les espèces, lié aux différences dans leur phénologie (Duarte *et al.*, 2021; Ishii *et al.*, 2009; Sapijanskas *et al.*, 2014). La complémentarité temporelle participe à la coexistence des espèces d'arbres en forêt tempérée (Richardson *et al.*, 2009b). Dans leur revue de littérature, Ishii *et al.* (2009) rappellent que l'arrangement temporel des feuilles est un aspect important de la stratégie des plantes pour l'interception de la lumière et détermine le gain de carbone par la photosynthèse de la plante. Les variations temporelles dans le fonctionnement des feuilles peuvent l'être à l'échelle de la saison, de l'année et même au cours de la journée. Sapijanskas *et al.* (2014) montrent, à l'aide de modélisation et de données empiriques, un effet de différenciation des niches temporelles qui permet une meilleure capture de la lumière. Cette étude montre que c'est la partition

temporelle des niches qui génère un effet positif de la diversité sur la forêt tropicale. Les parcelles les plus diverses permettent une interception de la lumière plus uniforme dans le temps, avec plus de lumière interceptée dans les parcelles diversifiées par exemple en saison sèche (Duarte *et al.*, 2021), grâce aux différences interspécifiques dans la phénologie des feuilles (Forrester *et al.*, 2016; Sapijanskas *et al.*, 2014). La variation intraspécifique de la phénologie des feuilles, qui peut être comparable à la variation interspécifique, exerce aussi une influence sur la complémentarité temporelle des cimes : elle est abordée dans la partie 1.4.2.2.

1.3.4.5 Conclusion : les mécanismes observés en forêt

Comme on l'a vu précédemment, les différences intrinsèques dans l'architecture des cimes et dans la phénologie des feuilles peuvent jouer un rôle majeur dans l'utilisation complémentaire des ressources (Forrester, 2014; Pretzsch, 2014). Les traits fonctionnels régulent les interactions à l'échelle locale (Butterfield *et al.*, 2013), et les traits des cimes jouent un rôle central dans les interactions liées à la lumière et donc dans l'assimilation du carbone (Pretzsch, 2014). Les interactions entre les espèces d'arbres sont considérées comme le principal mécanisme responsable de l'effet de complémentarité de niche et le principal moteur de la dynamique des communautés forestières (Versace *et al.*, 2021). De nombreuses études montrent l'importance de l'échelle locale du voisinage dans la détermination de l'effet de la diversité sur la productivité des forêts au niveau communautaire (Fichtner *et al.*, 2018; Guillemot *et al.*, 2020; Kunz *et al.*, 2019; Luo *et al.*, 2020; Potvin *et al.*, 2009; Schnabel *et al.*, 2019; Uriarte *et al.*, 2004).

Les études développées ici montrent que la complémentarité, par les différences spatiales et temporelles, participe à l'effet positif de la diversité des espèces sur le fonctionnement des écosystèmes forestiers. Elles montrent que le voisinage a un impact important que ce soit sur la forme de la cime, sa taille ou encore la morphologie des feuilles. Cependant, il faut noter que ce sont principalement les questions de complémentarité temporelle venant des différences interspécifiques qui sont abordées, les questions concernant la variabilité intraspécifique temporelle sont peu traitées.

1.4 La phénologie

1.4.1 Définition

Les forêts tempérées sont des écosystèmes dynamiques caractérisés par des changements remarquables entre les saisons entraînant la répétition annuelle d'événements. Les arbres sont concernés par ces contraintes, ils doivent s'ajuster entre une saison compétitive, mais favorable pour la croissance, et la saison hivernale défavorable à la croissance et risquée pour la survie. Ces événements pour les feuilles peuvent se résumer par la création des tissus au printemps, soit le débourrement des bourgeons et la sortie des feuilles, la canopée complète à l'été avec la période photosynthétiquement active, la coloration et la chute des feuilles à l'automne avec la sénescence, puis la dormance des bourgeons pendant l'hiver. L'étude des cycles annuels des événements de développement et des changements dans l'activité biologique des plantes est appelée phénologie de la végétation (Polgar *et al.*, 2011). Une phénophase est définie comme « un stade ou une phase observable dans le cycle annuel de la vie d'une plante ou d'un animal qui peut être caractérisé par un point de départ et une fin » (Denny *et al.*, 2014).

Les séquences phénologiques sont des caractéristiques majeures de la valeur sélective des plantes qui impactent leur histoire de vie, l'allocation des ressources, la démographie et la survie des individus, mais aussi les services, les processus et la dynamique des écosystèmes terrestres (Panchen *et al.*, 2014; Piao *et al.*, 2019; Post *et al.*, 2009). La phénologie a un impact complexe et multiple sur les processus écosystémiques tels que la production de bois, la durée de la saison de croissance, la séquestration de carbone ou encore l'hydrologie des écosystèmes forestiers (par la rétention de l'eau et la transpiration) (Dox *et al.*, 2020; Liu *et al.*, 2015; Liu *et al.*, 2017; Post *et al.*, 2009; Schwartz *et al.*, 2013). La phénologie du printemps et de l'automne a aussi un impact sur les autres événements phénologiques (p. ex. sur la reproduction), et sur l'interaction avec les autres individus (p. ex. l'intensité de la compétition pour la lumière) (Ishii *et al.*, 2009; Piao *et al.*, 2019). Elle peut jouer un rôle important dans l'effet positif de la diversité spécifique et fonctionnelle sur le fonctionnement des écosystèmes forestiers, p. ex. dans l'étude de Sapijanskas *et al.* (2014) en forêt tropicale du Panama. La phénologie foliaire, qui influence la longueur de la saison de croissance, explique en partie la fluctuation annuelle des échanges de carbone d'un écosystème (Baldocchi *et al.*, 2001).

Les différentes étapes de la phénologie des feuilles des arbres

La phénologie annuelle des arbres en forêt tempérée peut être divisée en plusieurs étapes. Elles sont notamment décrites dans la thèse de Berra (2017). La phénologie de la reproduction ne sera pas abordée dans mon étude. Après une période de dormance durant l'hiver, les bourgeons se développent et les feuilles commencent à se déployer et vont croître jusqu'à leur taille finale durant le printemps (Klosterman *et al.*, 2014; Zhao *et al.*, 2012). C'est le moment où les arbres mobilisent leurs réserves de nutriments et de carbone stockées sous forme de glucide (Löiez *et al.*, 2021). Les feuilles produisent de la chlorophylle en grandissant et continuent à accumuler ce pigment après avoir atteint leur taille finale jusqu'à la maturité physiologique (Ryu *et al.*, 2012; Zhang *et al.*, 2003). La chlorophylle est une molécule du chloroplaste permettant la photosynthèse, elle est en lien avec la productivité des arbres (Li *et al.*, 2018; Toomey *et al.*, 2015). Elle est présente dans les feuilles sous forme de pigment absorbant les longueurs d'onde bleue et rouge et réfléchissant le vert, elle participe à donner leur couleur verte aux feuilles. Les variations de concentration en nutriments et en éléments chimiques dans les feuilles impactent leur couleur et leur capacité photosynthétique. L'étude de la couleur des feuilles, à l'aide de photographies, montre le lien entre la couleur et le taux de photosynthèse, et avec la productivité (Ahrends *et al.*, 2009; Li *et al.*, 2018; Richardson *et al.*, 2010; Richardson *et al.*, 2007; Toomey *et al.*, 2015). Les variations dans la concentration en chlorophylle sont donc en relation avec le début de la saison de croissance et de la période photosynthétiquement active (Hmimina *et al.*, 2013; Polgar *et al.*, 2011) même si des décalages existent (Toomey *et al.*, 2015).

Durant l'été, la canopée est normalement complète; cependant les feuilles sont parfois en partie détruites p. ex. à cause de maladies ou d'attaque d'herbivores, et elles peuvent également changer de couleur en cas de manque d'eau, de lumière ou de nutriments (Bigler *et al.*, 2021). À la fin de l'été, lorsque les facteurs forçants le permettent, les mécanismes de préparation à la sénescence s'activent. Selon Munné-Bosch *et al.* (2004), la sénescence des feuilles, considérée comme le dernier stade de développement des feuilles, est un processus de lente mort programmée à l'échelle de l'organe. Elle peut être décomposée en 3 étapes : d'abord l'initiation avec des changements dans l'expression des gènes et la production d'hormones. Ensuite, l'étape de la réorganisation avec le début de coloration des feuilles puis l'arrêt de la photosynthèse quelques jours après. Enfin, l'étape terminale avec l'accumulation des cellules mortes et la chute sous le contrôle du processus d'abscission (Fracheboud *et al.*, 2009; Fridley, 2012; Hmimina *et al.*, 2013). La seconde étape, qui marque la fin de la saison de croissance, est donc caractérisée à l'automne par la dépigmentation des feuilles, et leur jaunissement (ou rougissement). Le changement de coloration

des feuilles du vert jusqu'au jaune ou au rouge marque la dégradation de macromolécules comme la chlorophylle, qui dévoile la présence de caroténoïdes, et parfois la synthèse d'anthocyanines. La dépigmentation des feuilles est associée phénomène de la translocation, c'est-à-dire la réallocation d'une partie des nutriments contenus dans les feuilles vers les réserves du tronc et des rameaux. La sénescence des feuilles implique donc la dégradation séquentielle d'éléments et la récupération de nutriments (Wang *et al.*, 2021). Les nutriments transloqués sont des éléments essentiels tels que l'azote, le phosphore, le potassium, le magnésium ou encore le soufre (Coder, 2008). La quantité de nutriments transloqués est variable en fonction des études, entre 60 et 90 % pour l'azote, le phosphore et le potassium (Albaugh *et al.*, 2012; Fracheboud *et al.*, 2009; Givnish, 2002), tandis que 5 à 14 % du calcium et 16 à 28 % du magnésium semblent transloqués puis remobilisés pour la croissance au printemps : à ce sujet voir la synthèse de Vergutz *et al.* (2012). La quantité de nutriments réabsorbés est en lien avec la stratégie des plantes, avec l'espèce, mais aussi le moment de la chute des feuilles (Wang *et al.*, 2021). La translocation est utile pour soutenir la croissance intensive au début du printemps. Durant l'hiver, l'activité physiologique des arbres est faible (Klosterman *et al.*, 2014).

Les différences entre les espèces caducifoliées et les espèces sempervirentes

Les étapes décrites précédemment sont similaires entre les arbres caducifoliés et les arbres à feuilles sempervirentes. Cependant, l'hiver, on peut observer une différence importante entre ces deux types fonctionnels l'hiver. Chez les espèces caducifoliées, toutes les feuilles tombent (ou au moins sont sénescentes) avant l'hiver tandis que c'est le cas seulement pour une cohorte de feuilles pour les espèces à feuilles sempervirentes, qui n'ont pas de période sans feuillage (Kikuzawa *et al.*, 2011). Durant l'hiver, les espèces sempervirentes conservent donc un certain nombre de cohortes de feuilles. Contrairement à la croyance populaire, les espèces à feuilles persistantes observent bien un cycle similaire aux espèces à feuilles décidues avec simplement un décalage dans le temps. Les espèces sempervirentes sont plus conservatrices en nutriments dans leurs feuilles, mais cela inclut la nécessité d'investir dans des mécanismes de résistance au gel. Cette différence dans la chute des feuilles entre les espèces sempervirentes et caducifoliées rend la phénologie des espèces sempervirentes plus difficile à observer.

Les feuilles restantes subissent cependant des changements physiologiques, par exemple elles montrent une plus faible concentration en chlorophylle en hiver avec un minimum autour de 40 % par rapport au maximum de l'été (Billow *et al.*, 1994). Ces changements participent à protéger le photosystème des dommages de l'hiver (Panchen *et al.*, 2014). Le taux de photosynthèse est influencé par les saisons et les

conditions climatiques, mais la saison de croissance des espèces sempervirentes est globalement plus longues grâce à leur capacité à sortir de dormance plus tôt au printemps et entrer en dormance plus tard à l'automne (Du *et al.*, 2019; Toomey *et al.*, 2015). La photosynthèse réalisée durant ces périodes, pendant que les espèces caducifoliées n'ont plus de feuilles, contribue de façon importante au gain annuel total de carbone pour ces espèces, parfois plus de 50 % du bilan annuel de carbone (Givnish, 2002; Miyazawa *et al.*, 2005; Wyka *et al.*, 2014). Au printemps, avant le débourrement, les espèces sempervirentes commencent par réparer les feuilles déjà présentes, la production de nouvelles feuilles étant très énergivore et donc associée à un risque de perte plus important (Givnish, 2002; Panchen *et al.*, 2014). Les arbres à feuilles décidues sont plus précoces dans leur débourrement, car ils doivent débourrer pour commencer leur saison de croissance tandis que les arbres à feuilles sempervirentes possèdent encore des feuilles pour commencer la photosynthèse à la sortie de la dormance (Du *et al.*, 2019; Negi, 2006; Panchen *et al.*, 2014). Les arbres à feuilles caduques ou sempervirentes adoptent donc des stratégies différentes face à la saison défavorable. Ces stratégies ont un impact sur leur phénologie.

Les compromis

Les arbres sont contraints par des compromis phénologiques à cause de la saison défavorable. Au sein de sa thèse, Vitasse (2009) propose une synthèse des bénéfices et des risques en lien avec la phénologie foliaire, reprise dans la Table 1-1.

Table 1-1 - Synthèse des bénéfices et des risques encourus par une phénologie printanière précoce ou une phénologie automnale tardive chez les arbres caducifoliés, extrait de Vitasse (2009).

Débourrement printanier plus précoce		Sénescence automnale plus tardive	
Bénéfices	Risques	Bénéfices	Risques
Augmentation de la durée de saison de végétation et de la croissance potentielle	Augmentation des dommages liés au gel tardif Stress hydrique estival plus précoce lié à une diminution plus précoce de la réserve utile du sol	Augmentation de la durée de saison de végétation et de la croissance potentielle Augmentation des réserves en sucres	Réabsorption incomplète de nutriments, notamment d'azote en cas de gel Diminution de la résistance au froid hivernal

Un débourrement précoce permet l'acquisition d'un maximum de ressources pendant la saison de croissance. Elle sera plus longue et les individus bénéficieront aussi de plus de place pour croître et d'une compétition réduite au début pour la lumière et les nutriments. L'effet de la longueur de la saison de croissance sur la croissance annuelle des individus est un sujet en débat dans la littérature scientifique

récente. En effet, la coordination entre le débourrement et le début de la xylogénèse implique une relation forte entre la phénologie printanière et le début de la croissance (Delpierre *et al.*, 2016). Cependant des discussions récentes remettent en cause le lien entre un débourrement précoce et une croissance annuelle plus importante (Dow *et al.*, 2022). La croissance annuelle semble plus en relation avec les conditions de celle-ci qu'avec sa longueur (Dow *et al.*, 2022; Etzold *et al.*, 2022). L'augmentation de la consommation en carbone en lien avec l'allongement de la saison de croissance pourrait provenir de l'allocation du carbone à d'autres fonctions que la croissance.

Un gel tardif est défini comme un gel après le débourrement des premières feuilles, qui a un impact sur la croissance et la reproduction (Lamichhane, 2021; Saxe *et al.*, 2001). Un gel printanier tardif peut causer le dépérissement des jeunes pousses (Augspurger, 2009), la réduction de développement de la canopée par rapport aux autres années (Polgar *et al.*, 2011), un retard de sénescence (Rubio-Cuadrado *et al.*, 2021) ou même impacter la survie (Chamberlain *et al.*, 2021; Lamichhane, 2021; Lee *et al.*, 2021b). Cependant, la lumière interceptée durant le début de la saison de croissance est importante pour les individus précoces ou jeunes qui débourrent avant que la canopée soit complète. Cette lumière peut contribuer de façon importante à la lumière totale interceptée durant la saison de croissance, entre 30 et 98 % (Augspurger *et al.*, 2003; Lee *et al.*, 2021a).

À l'automne, un compromis similaire est notable entre l'acquisition en carbone et le risque de perte en nutriments. Une sénescence précoce impacte la saison de croissance et le gain en carbone de la photosynthèse pour cette année (Fridley, 2012). Une sénescence tardive permet un stockage plus tardif des produits de la photosynthèse, avec le risque de la chute prématurée des feuilles avant la translocation de leurs nutriments, voire de créer un point d'entrée du gel dans les tissus avant la cicatrisation foliaire (Keskitalo *et al.*, 2005). La translocation est importante pour supporter la croissance intensive du début de la saison de croissance, la quantité de nutriments réabsorbés est en lien avec le moment de la chute des feuilles (Wang *et al.*, 2021). La translocation des nutriments depuis les feuilles est une activité vulnérable au gel précoce lorsque le développement se poursuit tard en automne. Les dommages causés par le gel sont difficilement compensés et l'évitement peut être d'une grande valeur pour la survie et la valeur sélective des individus (Saxe *et al.*, 2001). Le maintien des feuilles tardivement dans la saison de croissance, appelée dynamique de l'évasion phénologique, est une réponse à la compétition (Lee *et al.*, 2021a). L'allongement de la sénescence pourrait permettre aussi une assimilation de carbone plus importante, en effet la photosynthèse peut rester active même 10 jours après le début de la sénescence (Fridley, 2012;

Keskitalo *et al.*, 2005; Kothari *et al.*, 2021). Cependant des discussions récentes remettent en cause l'hypothèse de l'augmentation de l'acquisition en carbone avec un allongement de la saison de croissance à cause d'une limitation des apports possibles en carbone pour une même saison (Zani *et al.*, 2020). D'après cette hypothèse, une fin de photosynthèse tardive pourrait être en relation avec un décalage ou « rattrapage » de l'assimilation en carbone à la fin de l'automne ou à l'allocation du carbone à d'autres fonctions que la croissance (Dow *et al.*, 2022).

La phénologie est un trait adaptatif, les avantages liés aux stratégies plutôt protectionnistes ou plutôt risquées dépendent souvent du contexte biotique et abiotique. La phénologie, même si elle est d'abord contrainte par le contexte abiotique, reste donc un compromis entre la compétition (l'environnement biotique) et les contraintes liées à l'environnement abiotique.

1.4.2 Les variations de la phénologie

La phénologie semble donc influencer par un enchevêtrement complexe de facteurs, qui sont différents en fonction des espèces, des écosystèmes et sont encore mal connus. Dans des conditions proches ou comparables, la phénologie peut être variable entre espèces (variation interspécifique), au sein des espèces (variation intraspécifique) (Cole *et al.*, 2017; Polgar *et al.*, 2011), et entre les années (Delbart *et al.*, 2005). Par exemple, les individus natifs d'une même forêt peuvent montrer une variabilité dans la phénologie du printemps de l'ordre de plusieurs semaines (Lechowicz, 1984). Il existe une relation étroite d'adaptation des populations naturelles à leurs écosystèmes locaux à travers la phénologie (Piao *et al.*, 2019; Polgar *et al.*, 2011; Vitasse *et al.*, 2010).

1.4.2.1 Les facteurs majeurs de variations

La sortie des feuilles au printemps et la sénescence à l'automne sont des processus physiologiques sujets à la régulation par des facteurs environnementaux et endogènes. Ces facteurs impactent le début, mais aussi la progression de la phénologie des feuilles.

La phénologie est en relation directe avec les conditions environnementales autour des plantes. Les recherches récentes suggèrent que les températures froides de l'hiver, chaudes du printemps et la longueur des journées et des nuits (photopériode) sont les premiers facteurs de variation de la phénologie végétative et reproductive des arbres dans les écosystèmes tempérés (Beil *et al.*, 2021; Buonaiuto *et al.*, 2021; Menzel *et al.*, 2006; Tang *et al.*, 2016; Vitasse *et al.*, 2009; Woldearegay, 2020). La température est

souvent le premier facteur de variation de la phénologie à grande échelle et cette unique propriété crée des différences interannuelles importantes (Cole *et al.*, 2017; Fridley, 2012; Polgar *et al.*, 2011). Dans l'étude de Richardson *et al.* (2006), 90 % de la variation de la sénescence dans la canopée est attribué à la température. La photopériode a aussi un impact important pour la plupart des espèces, notamment à l'automne, mais les signaux sont souvent peu clairs et ce facteur est en interaction avec la température (Jiang *et al.*, 2022; Piao *et al.*, 2019; Polgar *et al.*, 2011; Saxe *et al.*, 2001). Le contrôle par la photopériode semble permettre principalement d'éviter un débourrement précoce (Way *et al.*, 2015) ou trop tardif (Fu *et al.*, 2019). D'autres facteurs à une échelle plus locale sont également connus pour exercer une influence sur la phénologie tels que la disponibilité en eau et en nutriments dans le sol (Du *et al.*, 2019; Piao *et al.*, 2019), les microclimats locaux (tel que l'exposition au vent) en lien avec la position dans la canopée (Augspurger *et al.*, 2003; Panchen *et al.*, 2014; Richardson *et al.*, 2009b; Vitasse *et al.*, 2021). La phénologie des feuilles de l'automne et celle du printemps semblent également interdépendantes (Ahrends *et al.*, 2009; Beil *et al.*, 2021; Fu *et al.*, 2014; Ishii *et al.*, 2009; Piao *et al.*, 2019; Rubio-Cuadrado *et al.*, 2021). Une étude récente et complète montre que la productivité du printemps et de l'été semble avoir un impact important sur la phénologie de l'automne et permet de mieux expliquer le moment de la sénescence que les caractéristiques climatiques de la même période (Zani *et al.*, 2020).

Parmi les facteurs endogènes, on retrouve notamment l'ontogénie, la phylogénie et l'histoire évolutive (Du *et al.*, 2019; Panchen *et al.*, 2015; Panchen *et al.*, 2014), l'anatomie du bois et des feuilles, la variabilité génétique (Polgar *et al.*, 2011), le développement reproductif (Munné-Bosch *et al.*, 2004) ou encore la provenance géographique d'origine (Fridley, 2012; Niinemets, 2010; Vitasse, 2009).

La relation forte entre les températures et la phénologie végétative la rendent particulièrement intéressante à étudier pour observer les effets des changements climatiques (Kim *et al.*, 2021; Menzel *et al.*, 2006; Richardson *et al.*, 2013; Woldearegay, 2020). Ces changements dans la phénologie ont en effet de multiples implications pour le fonctionnement des écosystèmes. C'est pourquoi la recherche scientifique sur la phénologie des arbres connaît un regain d'intérêt durant ces dernières années (Morissette *et al.*, 2009). On comprend maintenant que l'étude à l'échelle individuelle est à considérer pour appréhender un autre niveau de compréhension de la variabilité de la phénologie (Denéchère *et al.*, 2019; Yang *et al.*, 2021b).

La variance interspécifique permet une meilleure utilisation de la ressource lumineuse dans les forêts

À petite échelle, la phénologie affecte l'écosystème et son voisinage, et est affectée par son voisinage. Par exemple, la grande variabilité de la phénologie parmi les arbres voisins pourrait augmenter la durée du pic de ressources pour les organismes qui se nourrissent des feuilles nouvellement émergées, d'après l'hypothèse de Cole *et al.* (2017). La diversité des phénologies dans un écosystème a été démontrée comme ayant un impact positif sur la biomasse présente par une meilleure utilisation de la lumière dans le temps et dans l'espace, mais aussi à travers le recyclage des nutriments dû à l'augmentation de la production de la litière, ce qui crée une boucle positive sur la croissance des arbres (Huang *et al.*, 2017; Trogisch *et al.*, 2021). Dans leur étude en forêt expérimentale tropicale, Sapjanskas *et al.* (2014) montrent une réduction de la compétition pour la lumière grâce à des différences phénologiques entre espèces, avec une différenciation temporelle de la niche écologique. Duarte *et al.* (2021) montrent en forêt tropicale expérimentale que les parcelles les plus diversifiées ont un niveau plus constant d'interception de la lumière dans le temps que les parcelles avec moins d'espèces, notamment grâce aux différences entre espèces. Grâce à la variation entre espèces, la compétition pour la lumière peut être réduite.

1.4.2.2 La variation intraspécifique de la phénologie

Si il est vrai qu'une large proportion de la variance dans la phénologie du printemps peut être attribuée à des différences interspécifiques, une part considérable de la variation reste intraspécifique (Lechowicz, 1984), et même parfois même intra-individuelle (phénologie successive ou sectorisation chez certaines espèces) (Differt, 2001; Kawamura, 2010). Or, comme souligné par Malyshev *et al.* (2022), la variabilité intraspécifique et intrapopulation a historiquement reçu peu d'attention au sein de la littérature. Cette variation est pourtant cruciale pour la réponse d'une population aux variations environnementales. La connaissance de la variation intraspécifique est nécessaire pour la compréhension du potentiel adaptatif des populations aux changements climatiques, mais aussi pour comprendre les évolutions et les adaptations des populations à petite échelle. Dans leur revue de littérature sur quatre espèces, Delpierre *et al.* (2017) montrent en moyenne 19 jours entre l'arbre le plus précoce et le plus tardif pour le débourrement et 26 jours pour la sénescence des feuilles, qui donc est encore plus variable que le débourrement. Sur une espèce de *Populus* en Suède, Fracheboud *et al.* (2009) observent 38 jours de différence entre les individus les plus précoces et les plus tardifs. Chez Delbart *et al.* (2005), des différences de l'ordre de 40 jours entre les individus sont observées au sein des phénophases. Dans l'étude de Cole *et al.* (2017), sur six espèces suivies pendant 2 ans en forêt naturelle, la plasticité intraspécifique est variable entre les années et certaines espèces semblent montrer plus de plasticité que d'autres. La variation

intraspécifique semble être en lien avec des microvariations environnementales (Vitasse *et al.*, 2021), des adaptations locales génétiques ou épigénétiques (Vitasse, 2009) ou encore avec la température de la saison (qui influence le moment des événements phénologiques et la variabilité intrapopulation) (Denéchère *et al.*, 2019; Malyshev *et al.*, 2022). Les microvariations environnementales, telles que la variation dans la ressource lumineuse, dans la disponibilité des nutriments ou de l'eau peuvent en effet causer des variations. Dans l'étude de Vitasse *et al.* (2021), des changements dans la disponibilité en nutriments causent jusqu'à 7 jours de délai dans la sénescence et le décalage va jusqu'à 39 jours lorsqu'ils modifient les conditions d'ombrage. Certaines études récentes montrent une constance dans la variation entre les individus, les individus qui débourent tôt maintiennent leur rang phénologique d'année en année (Delpierre *et al.*, 2017; Malyshev *et al.*, 2022), peut-être en lien avec les microvariations climatiques ou le statut social et compétitif des individus, mais l'étude de Capdevielle-Vargas *et al.* (2015) ne montre pas les mêmes résultats. Cette variabilité semble jouer un rôle dans le statut compétitif des individus : par exemple, chez trois espèces en forêt tempérée, les individus caractérisés par un débourrement plus précoce ou une sénescence plus tardive que la moyenne de la population, respectivement, ont également présenté un plus grand accroissement de circonférence (Delpierre *et al.*, 2017).

La variance intraspécifique participe également à l'optimisation de l'utilisation de la ressource lumineuse

Plusieurs études récentes montrent donc une réponse plastique de la phénologie des arbres à leurs voisins. Dans l'étude de Lee *et al.* (2021a), ils notent que l'activité photosynthétique est grandement affectée par l'identité des arbres de la canopée sous lesquels les jeunes plants poussent. Dans une étude BE-F en Chine sur la variation dans la phénologie des feuilles du printemps sur 9 espèces, Du *et al.* (2019) montrent un impact de la diversité spécifique du voisinage sur la phénologie des feuilles, avec une sortie des feuilles en moyenne plus tôt (-0.3 jour) lorsque la diversité de la parcelle est plus faible d'une espèce. Cependant dans cette même étude, certaines espèces montrent un effet inverse ou peu d'effet. Toutefois malgré le faible effet moyen relevé, cette étude souligne l'importance des interactions biotiques dans la phénologie. En biculture de *Tilia americana* et *Acer rubrum*, Kothari *et al.* (2021) observent un décalage d'environ 22 jours sur la sénescence par rapport aux individus en monoculture. Enfin, toujours en biculture, Perot *et al.* (2021) notent un retard moyen de 2.2 jours dans le débourrement de *Quercus petraea* dans les parcelles où il est en relation avec *Pinus sylvestris*. Ils observent ce décalage sur 7 ans, toujours dans le même sens, même si la force de l'effet varie entre les années, avec jusqu'à 4 jours de décalage pour les années les plus précoces. Contrairement à *Q. petraea*, *P. sylvestris* ne semble pas être influencé par la présence de *Q. petraea* pour son débourrement. Le voisinage autour d'un individu semble participer aux

différences intraspécifiques dans la phénologie. Ces études pointent le rôle des processus biotiques et des interactions de voisinage dans la variation intraspécifique de la phénologie des feuilles.

1.4.3 Les problèmes liés à l'étude de la phénologie

Il faut noter l'importance de la méthodologie dans l'analyse et la compréhension des phénomènes de phénologie. En effet, Piao *et al.* (2019) soulèvent le manque d'uniformité dans les méthodologies de suivi de la phénologie ce qui rend difficiles l'échange des données et la généralisation des résultats. Une des difficultés provient du fait que les protocoles doivent être adaptés aux caractéristiques des espèces. Dans leur étude à l'échelle mondiale sur des données entre 1981 et 2012, Buitenwerf *et al.* (2015) montrent que les différences de méthodologie (p. ex. en fonction des phénophases choisies) peuvent amener à des résultats et des conclusions différents. Des résultats similaires sont trouvés dans l'étude de White *et al.* (2009). La fréquence de passage, et donc la précision de la mesure, est également variable entre les études. La fréquence va de plusieurs fois par semaine : tous les 2 jours (Du *et al.*, 2019; Wang *et al.*, 2021) ou 3 jours d'intervalle (Cole *et al.*, 2017), 1 fois par semaine (Panchen *et al.*, 2014), à un passage tous les 10 jours ou à 1 ou 2 semaines d'intervalle (Kikuzawa, 2003; Kothari *et al.*, 2021).

La détection des phénophases par identification visuelle est soumise à un biais lié aux différences d'interprétation. Dans l'étude de Liu *et al.* (2021), l'incertitude autour des phénophases n'est pas constante, elle est plus importante pour les stades intermédiaires que pour le début et la fin des phénophases. L'incertitude est également différente entre l'automne et le printemps, elle est moindre pour le débourrement des bourgeons par rapport à la sénescence. L'interprétation fonctionnelle des phénophases n'est pas aisée, l'étude du lien entre les mesures et les fonctions des feuilles est un domaine de recherche encore actif (Schweiger *et al.*, 2020). Une solution pour la réduction du biais lié à l'observation humaine est l'étude de la phénologie à l'aide d'outils de télédétection, notamment pour évaluer les changements de couleur de la canopée.

La modélisation de la phénologie automnale est plus difficile que celle de la phénologie printanière parce que les processus sous-jacents aux événements de la phénologie de l'automne sont encore peu compris (Piao *et al.*, 2019) et moins étudiés (Gallinat *et al.*, 2015; Liu *et al.*, 2017). Le lien entre les données satellitaires et les données de terrain a été fait plus tardivement, probablement à cause du manque de données spatio-temporelles (Gallinat *et al.*, 2015; Liu *et al.*, 2015; Piao *et al.*, 2019), notamment à cause des conditions météorologiques plus difficiles. En effet, le soleil plus bas rend l'atmosphère plus variable

(Delbart *et al.*, 2005). Les événements de l'automne sont également plus longs et plus variables que ceux du printemps (Delbart *et al.*, 2005; Menzel *et al.*, 2006).

1.5 Le suivi de la phénologie à l'aide de capteurs multispectraux

Depuis longtemps, la collecte de données phénologiques se base donc sur l'observation visuelle. C'est un travail laborieux et contraignant qui limite la prise de données dans l'espace et dans le temps, et qui ne permet pas de correction a posteriori. Récemment, l'utilisation de données satellitaires telle que MODIS (*Modern Resolution Imaging Spectroradiometer*) a permis de travailler à des échelles plus larges, avec certaines limitations liées à la précision et aux conditions météorologiques (Park *et al.*, 2019). De nombreux auteurs ont déjà détaillé l'intérêt de l'utilisation de photographies pour l'étude de la phénologie, notamment pour des questions de capacité de répétitions, d'échelle, de précision et de facilité (Ahrends *et al.*, 2008; Berra *et al.*, 2016; Klosterman *et al.*, 2014; Park *et al.*, 2019; Richardson *et al.*, 2007; Sonnentag *et al.*, 2012; Tang *et al.*, 2016). Les aéronefs UAV (*Unmanned Aerial Vehicle*), qui sont des drones avec des capacités de vol autonome, se contrôlent avec l'aide d'une console et d'un pilote au sol. Ils peuvent emporter à bord différents capteurs. L'utilisation des aéronefs UAV est mise en avant pour les suivis temporels à haute résolution (Berra, 2017; Berra *et al.*, 2016; Klosterman *et al.*, 2018; Lisein *et al.*, 2015; Park *et al.*, 2019) et ainsi pour des suivis intraspécifiques de phénologie (Klosterman *et al.*, 2017).

L'utilisation de capteurs spectraux pour suivre la phénologie des feuilles est une méthode non destructive, décrite comme prometteuse par Cole *et al.* (2017). Les capteurs multi- ou hyperspectraux sous des UAV permettent une haute résolution spatiale et temporelle, même sous un couvert nuageux (Teixeira Crusiol *et al.*, 2020). L'objectif est de produire une carte ortho-rectifiée et géoréférencée de la réflectance de surface ou d'indice de végétation (voir les définitions Figure 1-1). Ces indices servent généralement à décrire la quantité de vert reflété par la canopée. L'échelle d'analyse spatiale en UAV permet une précision importante sur des zones allant de quelques mètres à plusieurs hectares, contrairement aux survols en avion ou aux images satellitaires (Piao *et al.*, 2019). Le coût de collecte des données est généralement inférieur (Berni *et al.*, 2009). L'utilisation d'UAV permet de collecter beaucoup de données sur une large surface en peu de temps, dans la limite des batteries disponibles et des conditions imposées par les lois civiles et fédérales de l'aviation (Berni *et al.*, 2009; Dandois *et al.*, 2013). Malgré tout, il faut investir dans l'entraînement pour la manipulation de ce type de matériel, le coût d'achat du matériel et des logiciels peut être conséquent, et des conditions météorologiques minimales sont requises (peu de vent et pas de

précipitations). Il faut également un terrain plat et dégagé pour le décollage et l'atterrissage. Le traitement des données prend un temps important et est un défi technique qui nécessite des connaissances en géomatique. Malgré ses avantages, l'utilisation de capteurs pour étudier les phénophases en forêt comporte certaines limitations. La végétation sous la canopée ne peut pas être étudiée si la canopée est complète, et elle peut causer un biais dans l'analyse des indices lorsque les arbres au-dessus ont perdu leurs feuilles (Liu *et al.*, 2017).

Malgré ces contraintes, l'utilisation de capteurs reste une méthode privilégiée pour suivre la phénologie. La littérature a montré une corrélation modérée à forte entre certains indices spectraux et la concentration en chlorophylle des feuilles (Richardson *et al.*, 2009a; Richardson *et al.*, 2007; Sonnentag *et al.*, 2012; Toomey *et al.*, 2015). Le suivi de la variation de couleur de la canopée à l'aide de capteurs spectraux est un composant clé pour l'étude des forêts à haute échelle temporelle (Ahrends *et al.*, 2009).

- **Multispectraux ou hyperspectraux?** La principale différence est le nombre de bandes et donc de longueur d'onde disponible pour ce capteur. Les capteurs multispectraux vont généralement de 3 à 10 bandes. Les capteurs hyperspectraux peuvent en avoir plusieurs centaines ou des milliers.
- **Orthomosaïque?** C'est un produit d'image corrigée puis mise en mosaïque pour obtenir une image globale d'une zone ou d'un objet.
- **Ortho-rectification?** Il s'agit de la rectification géométrique d'une orthomosaïque, de façon à la rendre utilisable comme une carte, c'est-à-dire comme si la surface était plane et les données acquises à la verticale.
- **Géoréférencement?** C'est l'application des coordonnées géographiques à une entité géographique spatiale.
- **Radiance ou Réflectance ?** La radiance représente la proportion de lumière mesurée par l'instrument de télédétection. La calibration de la radiance permet d'approcher la réflectance, c'est-à-dire la proportion de lumière réellement réfléchi par la surface de l'objet observé.

Figure 1-1 - Table de vocabulaire en géomatique

1.5.1 La radiométrie et les corrections

Les études de suivi de phénologie de la végétation à l'aide de capteurs multispectraux utilisent la radiométrie, la science de la mesure de la lumière dans différentes zones du spectre électromagnétique (Tagle *et al.*, 2017). La radiométrie est à considérer lorsque l'on capture des images dépendantes de la lumière du soleil. Les corrections radiométriques permettent la réduction des effets des facteurs environnementaux et permettent la comparaison de données collectées sous des conditions d'illuminations différentes. Par exemple, l'azimut, l'élévation du soleil ou les conditions atmosphériques

autour de l'objet d'étude participent à la variation dans la qualité des données collectées (Smith *et al.*, 1999). Dans l'étude de Teixeira Crusiol *et al.* (2020), 14 à 17 % de la variation des DNs (*Digital Numbers*) était liée à des données prises dans des conditions environnementales différentes (moment de l'année, du jour ou l'altitude). Les DNs sont des valeurs binaires d'intensité de la lumière reflétée sous certaines conditions (vitesse d'obturation, ISO, ouverture, etc.) à l'instant où l'image est capturée (Cao *et al.*, 2019). Les DNs ne peuvent pas être considérés comme des valeurs quantitatives utilisables pour l'analyse de la réflectance. Ils nécessitent une calibration pour devenir des données spectrales quantitatives normalisées et comparables dans le temps (Teixeira Crusiol *et al.*, 2020). La conversion des valeurs de DNs en réflectance de surface grâce à la calibration radiométrique et la correction du capteur permet donc de réduire l'effet de la variation des facteurs environnementaux (Lebourgeois *et al.*, 2008; Stow *et al.*, 2019). C'est donc particulièrement important dans le cadre de mon étude, car les différentes images d'une zone doivent être superposées pour générer une orthomosaïque complète de la zone, puis les orthomosaïques doivent pouvoir être comparées. Des corrections de différents niveaux peuvent être appliquées telles que les corrections radiométriques liées aux variations des conditions de prise de mesure et les corrections de capteurs lié aux caractéristiques des capteurs.

1.5.1.1 Les corrections radiométriques

Il y a plusieurs méthodes pour tenir compte de l'influence des conditions d'illumination (Smith *et al.*, 1999). Parmi les différentes méthodes de calibration radiométrique, je vais particulièrement m'intéresser à la correction de l'exposition et à la calibration de la réflectance. La correction atmosphérique n'est pas nécessaire dans le cadre des vols en UAV grâce à la faible hauteur de vol (Tagle *et al.*, 2017).

La méthode de la correction de l'exposition utilise les métadonnées de chaque image. Elles sont utilisées pour créer un facteur de correction à appliquer sur toutes les bandes et qui permet que les images aient une exposition plus uniforme au sein de chaque vol et entre les vols. Cette correction réduit donc le biais de la variation d'exposition au cours du vol. La démarche pour la correction est de diviser les DNs d'une image par son temps d'exposition, l'ISO et l'ouverture f de la caméra (Burggraaff *et al.*, 2019). Cette méthode est particulièrement importante lorsque ces paramètres ne peuvent pas être fixés au cours d'un vol ou entre les vols. Lorsque les réglages ne sont pas manuels, les paramètres de capture vont changer en fonction de la luminosité au centre de l'image, et faire varier la radiance des objets. Cela crée des différences importantes si la zone d'étude et sa bordure ne sont pas homogènes. Les paramètres de capture peuvent être influencés par la présence d'une route ou d'un champ proche.

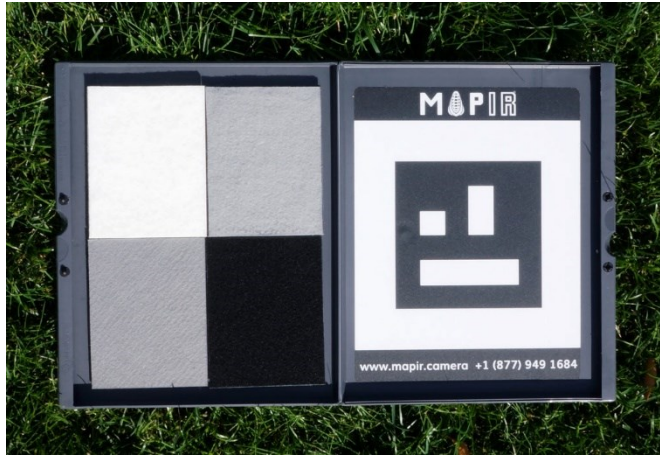


Figure 1-2 – Exemple de cible de calibration © MAPIR

La calibration de la réflectance consiste à transformer les DNs en réflectance à l'aide d'une ou plusieurs cibles de calibration à réflectance connue et stable (Tagle *et al.*, 2017). Ainsi une relation linéaire est établie entre les DNs des cibles pour ce vol et la réflectance (Smith *et al.*, 1999; Wang *et al.*, 2015). L'utilisation de plusieurs cibles améliore la précision de la calibration. La méthode de transformation des DNs en réflectance appelée méthode empirique linéaire (*empirical line method*) est la plus utilisée pour les images aériennes grâce à sa simplicité et à l'efficacité de son implémentation (Wang *et al.*, 2015). L'équation de relation entre les DNs et la réflectance de la cible est :

$$p = a \times DN + b \quad \text{Eq. (1)}$$

Avec p la réflectance de la cible, a et b les coefficients de calibration des capteurs.

Une des limites de cette méthode est qu'elle nécessite une relation linéaire et uniforme durant tout le vol. La réalité montre que l'illumination est souvent non uniforme à cause des nuages ou des effets de l'atmosphère. Le meilleur contexte est la prise de données avec une ou plusieurs cibles de réflectance suffisamment grande pour être visible pendant tout le vol et toujours à la verticale du capteur, afin d'éviter l'anisotropie⁴ (Hakala *et al.*, 2018). La relation entre la radiance et la réflectance peut ainsi être calculée indépendamment pour chacune des images du vol. Si c'est impossible, une solution alternative consiste à capturer la ou les cibles juste avant et juste après le vol, de faire des vols courts (< 15 min) et dans des conditions lumineuses stables (Aasen *et al.*, 2018; Stow *et al.*, 2019).

⁴ Lorsqu'un objet ne reflète pas également dans toutes les directions.

1.5.1.2 Les corrections de capteurs

La correction du capteur réduit les écarts de mesures de radiance dues aux caractéristiques du capteur telles que la distorsion de la lentille ou l'effet de vignetage (Stow *et al.*, 2019). Les propriétés optiques créent l'effet de vignetage, c'est-à-dire la réduction de luminosité des pixels lorsqu'on s'éloigne du centre de l'image. Une solution pour la correction de ce biais est d'utiliser uniquement le centre des images (Agisoft, 2018). Pour corriger l'effet de la distorsion de la lentille, il est possible de prendre des images d'un quadrillage noir et blanc avec les longueurs focales des lentilles fixées, puis de calculer la distorsion des lignes visibles sur les images.

Malgré les algorithmes et les équations de correction disponibles, d'autres points sont importants à respecter pour obtenir les meilleures images utilisables dans un contexte de répétition temporelle de la prise de données.

1.5.2 Les autres prérequis et recommandations

Les expériences acquises dans le domaine de la phénologie à l'aide de capteurs ont déjà pu montrer l'importance de respecter certaines méthodologies pour obtenir des images utilisables dans un contexte de répétition temporelle de la prise de données. On retrouve parmi ces indispensables, l'utilisation de points de contrôle au sol (GCPs - *Ground Control Points*), au moins 10, qui permettent une correction géométrique des orthomosaïques construites (Agisoft, 2018). L'utilisation d'images non compressées ou compressées sans perte est une recommandation commune. Les formats tels que le JPEG sont basés sur une compression spatiale optimale pour un rendu léger et esthétique, mais peu adaptés aux analyses quantitatives (Agisoft, 2018; Burggraaff *et al.*, 2019). Les lentilles fixes sont préférables, l'ISO doit être au minimum, l'ouverture et la vitesse d'obturation suffisamment hautes pendant les vols. Les vols, pour une comparaison temporelle, doivent être de préférence programmés pour minimiser l'ombre et favoriser la même heure solaire pour tous les vols.

Une faible résolution spatiale (souvent entre 0.1 et 0.5 cm/pixel) et une forte résolution spectrale sont les prérequis pour la reconstruction des orthomosaïques et l'identification des arbres. La résolution spatiale est dépendante du nombre d'images dans la zone, du recouvrement entre les images, de la hauteur de vol et de la résolution de la caméra (Agisoft, 2018). La résolution spectrale est le nombre de longueurs d'onde exploitées par les capteurs (Ahmed *et al.*, 2021). Les bandes spectrales intéressantes pour la phénologie peuvent être retrouvées dans la littérature. Le vert, le rouge et le proche infrarouge sont en lien avec la

concentration en chlorophylle et sont pertinents dans le cadre du suivi de la végétation. De nombreux indices existent, p. ex. ceux décrits par Croft *et al.* (2014), Gamon *et al.* (2012) ou Peng *et al.* (2018), mais leur utilisation est limitée par le nombre de bandes spectrales disponibles.

1.6 Objectif et hypothèses de travail

La relation entre la diversité fonctionnelle de la communauté d'arbres et la phénologie des feuilles reste donc peu claire. Pourtant la caractérisation de cette relation est une étape importante dans la compréhension des mécanismes de la relation entre la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes. Les objectifs spécifiques de mon étude sont de participer à l'effort global de compréhension de la phénologie chez les arbres et de mieux comprendre les relations biotiques de voisinage.

Dans cette optique, je cherche donc tout d'abord à déterminer si la diversité fonctionnelle ou la compétition du voisinage autour d'un individu peut influencer les moments de sa phénologie foliaire. D'après la littérature, je m'attends à ce que les espèces montrent de la plasticité dans leur phénologie foliaire. Les prédictions vis-à-vis de la réponse à la densité et à la diversité du voisinage sont diverses. Les individus pourraient ajuster leur phénologie pour réduire la compétition en débouillant plus tôt et en perdant leurs feuilles plus tard, dans la limite du compromis de risque décrit auparavant. L'augmentation de la diversité, donc la réduction de la compétition, et la réduction de la densité du voisinage proche pourrait permettre une réduction de la pression abiotique et favoriser une phénologie moins risquée avec un retard dans l'émergence des feuilles et une sénescence plus précoce. Toutefois, nous pourrions aussi nous attendre à d'autres changements en lien avec la diversité. La variation dans la diversité du voisinage pourrait entraîner des modifications microclimatiques (p. ex. par l'augmentation de l'ombrage), ce qui pourrait causer un printemps précoce et un automne tardif.

Ensuite, je cherche à déterminer si cet effet à l'échelle de l'arbre se retrouve dans le développement de la canopée, au niveau de la communauté. Je m'attends à ce que les communautés diversifiées aient une émergence des feuilles plus précoces et qu'elles conservent plus longtemps leurs feuilles que les communautés en monoculture. Par conséquent, que les différences entre les espèces participent à l'extension de la durée du feuillage au niveau de la communauté.

Ce type de recherche permet d'améliorer notre capacité à expliquer et prédire l'assemblage des écosystèmes et la réponse des forêts aux changements globaux et à la perte de diversité. Afin de répondre à ces objectifs, des vols en UAV à l'aide d'un capteur spécifique RGB et NIR/RE⁵ et une évaluation visuelle de l'évolution de la phénologie de l'automne 2020 et du printemps 2021 ont été réalisés sur une forêt expérimentale BE-F (IDENT) située à Montréal (Canada). J'ai ensuite comparé les courbes d'évolution temporelle des feuilles (débourrement, développement, coloration et chute) des individus en fonction d'indice décrivant la composition fonctionnelle et la densité du voisinage de ces individus. Enfin, pour savoir si cet effet individuel s'étend au développement de la canopée à l'échelle de la communauté, nous avons réalisé un suivi de la surface foliaire de chaque parcelle durant les mêmes périodes.

1.7 Synthèse

Ce chapitre passe en revue les informations qui sont nécessaires à la conduite de mon étude sur la phénologie des arbres en fonction de la diversité fonctionnelle du voisinage au sein d'une forêt expérimentale. Dans la suite de ce document, je présenterai en détail la méthodologie utilisée, les résultats, une rapide discussion au sein d'un article scientifique rédigé en anglais (CHAPITRE 2) ainsi qu'une conclusion détaillée de l'ensemble du travail réalisé dans le cadre de mon étude (CHAPITRE 3).

⁵ RGB = *Red Green Blue* - Rouge Vert Bleu, NIR = *Near Infra-Red* - proche infrarouge et RE = *Red-Edge* — bordure de rouge

TREE DIVERSITY IMPACTS SPRING AND AUTUMN LEAF PHENOLOGY

Title: Tree diversity impacts spring and autumn leaf phenology

Authors: *Orane Mordacq**, *Gauthier Lapa**, *Michael Belluau**, *Alain Paquette**

* Département des sciences biologiques, Université du Québec à Montréal, et Centre d'Étude de la Forêt (CEF), Québec, Canada.

Correspondence: Orane Mordacq, Département des sciences biologiques, Université du Québec à Montréal (UQAM), Montréal, Québec, Canada. Email: orane.mordacq@gmail.com

Abstract

Questions: Despite our increased understanding of how global change influences plant phenologies, the relationship between individual tree phenology and forest diversity remains poorly understood. Here we investigated the following: (a) can neighbourhood density or diversity affect leaf emergence and leaf fall in individual trees; (b) how do these effects extend to community level?

Location: An experimental tree plantation with 19 species and a large functional diversity gradient (IDENT), located in Montreal, Canada.

Methods: We monitored leaf development and leaf senescence in autumn 2020 and spring 2021 of more than 2000 trees, visually and using crown reflectance from a multispectral camera mounted on a UAV. We also monitored leaf area at the community scale. We compared time series curves with linear mixed-effect models to assess the influence of functional diversity and density of the neighbourhood (3.4 m around each tree) or community (by plot) on phenology.

Results: We found that species respond differently to neighbourhood diversity or density, in the presence, the direction, and the strength of effects. Advance or delay in leaf emergence and senescence in the order of -9 to +14 days (average shift |4.77| days) in the fall, and from -6 to +14 days (average shift |3.48| days)

in the spring, were found for 13 of the 16 species analysed. We found no effect of community functional diversity on canopy development through leaf area dynamics.

Conclusions: Our study provides empirical evidence of the effects of neighbourhood diversity and density on spring and autumn phenology for tree species in temperate forest. Predicted changes in community assemblages following climate change may exacerbate or change phenological shifts at individual scale already attributed to rising global temperatures. This project demonstrates the importance of integrating temporal dynamics—rarely addressed—in the study of interactions between individuals and species.

Keywords: autumn and spring tree leaf phenology, temperate forest, LAI, UAV, BEF experiment, neighbourhood, functional diversity, IDENT.

2.1 Introduction

In forests, Biodiversity and Ecosystem Functioning (B-EF) studies have been able to show the impact of diversity on numerous functions. They generally highlight a positive effect of functional diversity on certain ecosystem processes, such as productivity or nutrient cycling. For example, Feng *et al.* (2022) generalised B-EF research and helped demonstrate the overall positive effect of diversity through an enhanced resource capture at the community level. The main mechanisms involved are the complementarity and selection effects (Loreau, 2010; Loreau *et al.*, 2001; Schnabel *et al.*, 2019). The selection effect is the sampling effect proposed by Huston (1997): the increased probability of including dominant and successful species if a larger pool of species is included in a given system. Complementarity is related to competition, a major mechanism within forest ecosystems (Kunstler *et al.*, 2016) which depends on niche differentiation (Loreau *et al.*, 2001). The complementarity effect is therefore related to resources, the way they are collected and neighbouring interactions.

There is still much to discover about the relationship between diversity and forest functioning (Fichtner *et al.*, 2018), and a significant amount of variability in forest functioning remains unexplained (Paquette *et al.*, 2011; Vilà *et al.*, 2013; Zhang *et al.*, 2012). Light or nutrient-related interactions could explain part of the often-observed overyielding, especially through an increase in structural complexity, identified as a key driver of B-EF relationships in tree diversity experiments (Forrester *et al.*, 2016; Guillemot *et al.*, 2020; Morin *et al.*, 2011). Recent studies showed that diverse forests are more efficient in light interception,

vertically and horizontally (Jucker *et al.*, 2015; Pretzsch, 2014; Sapijanskas *et al.*, 2014; Williams *et al.*, 2017). Crown complementarity (Forrester *et al.*, 2018; Williams *et al.*, 2017) and changes in branches and leaves morphology (Barclay, 2001; Feng *et al.*, 2022; Guillemot *et al.*, 2020) are among the many proposed mechanisms allowing a greater interception of light in diversified forests. In addition to spatial light partitioning, temporal light partitioning realised through contrasting leaf phenology is another mechanism involved in promoting light capture in tree species mixtures (Ishii *et al.*, 2009; Sapijanskas *et al.*, 2014; Zhu *et al.*, 2015).

Neighbourhood interactions shape communities and are one of the determining factors of ecosystem processes and functions (Fichtner *et al.*, 2017; Trogisch *et al.*, 2021). Many studies point out that there is little consideration of biotic interactions at the neighbourhood level (Fichtner *et al.*, 2017; Guillemot *et al.*, 2020; Kunz *et al.*, 2019; Potvin *et al.*, 2009). Yet this level explains more than 50% of the observed productivity variation along a diversity gradient (Fichtner *et al.*, 2018). Neighbourhood density, as well as other abiotic conditions like soil quality, is also known to affect the diversity – ecosystem functioning relationship (Forrester *et al.*, 2016; Jucker *et al.*, 2014). The immediate neighbourhood of a tree has an important impact on light interception, particularly through the canopy spatial arrangement, shading, and the photosynthetic functioning of leaves (Davrinche *et al.*, 2021; Kothari *et al.*, 2021). Tree-tree interactions may also affect species-specific leaf phenology, as described by Du *et al.* (2019).

In addition to the spatial complementarity already mentioned, some studies have reported an effect of phenology on productivity at the community level thanks to temporal complementarity between species (Duarte *et al.*, 2021; Ishii *et al.*, 2009; Sapijanskas *et al.*, 2014). However, the temporal dynamics of biotic interactions seem to be little studied.

Phenology is the study of the annual cycle of living organisms. It has a complex impact on ecosystem processes such as wood production, the length of the growing season, carbon sequestration, and the hydrology of forest ecosystems (Dox *et al.*, 2020; Liu *et al.*, 2015; Liu *et al.*, 2017; Post *et al.*, 2009; Schwartz *et al.*, 2013). The study of phenology is necessary for understanding the adaptive potential of populations to climate change, but also for understanding the evolution and adaptation of populations at small scales. Spring and autumn phenology are partly conditioned by many abiotic factors (mainly temperature, daylight duration, and precipitation) (Tang *et al.*, 2016). Some trade-offs constrain leaf emergence and senescence, to escape unfavourable conditions. The advantage of early leaf emergence and late

senescence are mainly in the extension of the favourable growth period with a potentially reduced light and space competition, and in autumn, in the increase of sugar reserves (Dox *et al.*, 2020). The risk lies in potential frost damage (to young tissue or incomplete reabsorption of nutrients) and decreased resistance to winter cold (Hänninen, 2006; Norby *et al.*, 2003).

Despite our increased understanding of how abiotic factors influence phenology, much less is known about the biotic properties that impact phenology, especially intraspecific phenology. It has been shown that forest composition had an effect on microclimatic conditions (Porté *et al.*, 2004) but also on species interactions for resource acquisition (Forrester *et al.*, 2016). Recent studies emphasise the importance of neighbourhood context (Klosterman *et al.*, 2017; Vitasse *et al.*, 2021). The few existing studies on spring or autumn phenology and neighbourhood relation have not established a clear relationship between these processes (Du *et al.*, 2019; Kothari *et al.*, 2021; Perot *et al.*, 2021; Rose *et al.*, 2022). Du *et al.* (2019) measured for leaf emergence in spring a delay of 0.83, 0.90 and 1 day, for each added species, for 3 of their species, and an advance of 0.52 days per added species for another, in an experiment with varying tree diversity of 1 to 24 species. The species that responded most to diversity were those with early spring flush and late autumn senescence. Kothari *et al.* (2021) measured an advance of leaf senescence of 22 days in mixed plots when compared to monospecific plots for *Tilia americana*. In a 7-year phenology monitoring experiment, Perot *et al.* (2021) observed an average bud burst delay of 2.2 days for *Quercus petraea* when growing in mixtures with *Pinus sylvestris*. In the same experiment, *Pinus sylvestris* showed no impact of mixing on its bud burst phenology. Finally, Rose *et al.* (2022) does not report any diversity effect on individual phenology in a temperate forest experiment.

As underline in Perot *et al.* (2021), a tree surrounded by heterospecific neighbours may be subject to different microclimatic conditions that could affect tree bud burst, such as variation in temperature, soil characteristics, light and nutrient availability, or variation in competition (Arend *et al.*, 2015; Perot *et al.*, 2021; Vitasse *et al.*, 2021). It can also be hypothesised that emissions of volatile compounds by some early phenology species may be involved, which could trigger the phenology of neighbours (Heil *et al.*, 2007; Maffei, 2010). For example, ethylene is known to induce leaf senescence (Lers, 2007). These phenological changes are not negligible, and may play an important role in the positive (or negative) effects of diversity on forest ecosystems since for example early light capture in spring can contribute significantly to the total light intercepted during the growing season (Augspurger *et al.*, 2003; Gill *et al.*, 1998; Lee *et al.*, 2021a).

Few studies have examined the effect of diversity on the length of the foliar season at the community level, and the majority is limited to the comparison of absolute values, generally using Leaf Area Index (LAI). These few studies have generally shown a lengthening effect of increased diversity on foliage season. Rose *et al.* (2022) observed an earlier bud burst and delayed leaf senescence in plots with more species and more functional divergence. Duarte *et al.* (2021), in tropical forests, noted an increase in season length with diversity. Sapijanskas *et al.* (2014) modelled the effect of temporal phenological complementarity on light capture in tropical forests and showed that temporal niche differences enhanced light capture in mixtures.

Studying the effects of tree diversity on phenology and light interception is key to understanding the functioning of diverse forests and how global change can affect ecological processes, such as carbon sequestration, through loss of diversity and changes in species assemblages. This study contributes to filling the knowledge gap at this level by focusing on neighbourhood interactions, how to account for these interactions, and the effect on the physiology of individuals. We used a B-EF experiment on trees in Montreal (Canada) to understand how the functional composition and competition of a tree's local neighbourhood can affect leaf phenology. The main analyses were based on detailed phenological observations of leaf emergence and senescence of 12-year-old trees during autumn 2020 and spring 2021.

We asked:

1. Do changes in neighbourhood tree diversity or competition affect leaf out and senescence timing (foliar phenology) of individual trees?

Both increased diversity and reduced density allow for a reduction in competition. This can lead to a delayed leaf emergence or an advanced leaf senescence through tree plasticity. However, changes in diversity can also lead to changes in micro-climatic conditions (e.g., increased shade), which can lead to an early spring flush and a late senescence, seemingly in contraction with the former statement.

2. How do tree-based effects scale up to community-level canopy development?

We predict that more diverse community plots will have an earlier leaf flush, and delayed leaf fall, than monocultures, and therefore that species differences participate in the extension of the foliage duration at the community level.

2.2 Methods

2.2.1 Experimental design

This study was conducted at IDENT-MTL, a high-density tree-diversity experiment established as part of the International Diversity Experiment Network with Trees (IDENT). IDENT is part of the largest biodiversity network of tree diversity experiments: TreeDivNet (Paquette *et al.*, 2018; Treedivnet, 2011). The design and site characteristics are described in Tobner *et al.* (2013) and Tobner *et al.* (2014). The experiment was established in Sainte-Anne-de-Bellevue (QC, Canada, 45°25' 30" N, 73°56' 19" W, 36 m above sea level) in the spring of 2009, on a flat high-input agricultural field with sandy soil. The study area is 0.53 ha in size. The climate is temperate with cold winters and hot summers. The mean annual temperature is 6.8 °C and total precipitations are 843 mm (1981 to 2010) (<https://climat.meteo.gc.ca/>).

IDENT-MTL has 216 plots (4 repetition blocks, 54 different plots within each block). Plots are planted with 64 trees over 16 m² (0.5 m between trees) and spaced 1 m apart. Plots were planted with an initial gradient of species richness from 1 to 12 species and 8 levels of functional diversity, with 14 two-species mixtures, 18 four-species mixtures, three 12-species mixtures, and monoculture of all 19 species (Annexe A). Within plots, an equal number of trees of each species was planted, and species were arranged at random with restrictions to avoid clumping. The site was fenced to exclude large herbivores, and the experiment is surrounded by a buffer of random tree species from the same pool. Species differ in their fundamental ecological strategy; nine are gymnosperm with persistent needles or scale-like leaf-formed, two are deciduous needle leaf-formed species, and eight are deciduous broadleaf species (see Table 2-1).

Table 2-1 - Characteristics of species in IDENT.

Species	Abbreviation	BasalD (SD)	Characteristics	N
Abies balsamea	ABBA	36.7 (13.4)	Gymnosperm; persistent needle leaf	524
Acer platanoides	ACPL	72.5 (34.3)	Angiosperm; deciduous broadleaf species	258
Acer rubrum	ACRU	65.2 (28.5)	Angiosperm; deciduous broadleaf species	427
Acer saccharum	ACSA	53.1 (22.4)	Angiosperm; deciduous broadleaf species	385
Betula alleghaniensis	BEAL	56.4 (23.6)	Angiosperm; deciduous broadleaf species	473
Betula papyrifera	BEPA	81.6 (30.9)	Angiosperm; deciduous broadleaf species	841
Larix decidua	LADE	91.9 (37.8)	Gymnosperm; deciduous needle leaf-formed	88
Larix laricina	LALA	72.8 (23.9)	Gymnosperm; deciduous needle leaf-formed	334
Picea abies	PIAB	41 (15.1)	Gymnosperm; persistent needle leaf	370
Picea glauca	PIGL	36 (12.8)	Gymnosperm; persistent needle leaf	614
Picea omorika	PIOM	28.4 (7.9)	Gymnosperm; persistent needle leaf	86
Picea rubens	PIRU	59.8 (15.7)	Gymnosperm; persistent needle leaf	100
Pinus resinosa	PIRE	32.6 (12.4)	Gymnosperm; persistent needle leaf	271
Pinus strobus	PIST	46.6 (18.7)	Gymnosperm; persistent needle leaf	571
Pinus sylvestris	PISY	66.6 (17.1)	Gymnosperm; persistent needle leaf	83
Quercus robur	QURO	71.4 (29.1)	Angiosperm; deciduous broadleaf species	119
Quercus rubra	QURU	81 (32.8)	Angiosperm; deciduous broadleaf species	514
Tilia cordata	TICO	40.2 (16.5)	Angiosperm; deciduous broadleaf species	332
Thuja occidentalis	THOC	65 (33.5)	Gymnosperm; persistent scale leaf	253

Note: N is the number of surviving trees in IDENT in 2020. BasalD: mean 2020 basal diameter in mm at 15 cm from the ground.

2.2.2 Field measurements

2.2.2.1 Basal diameter

Basal diameter (0.15 m above the ground) and survival of each of the 13,824 initially planted trees were measured at the end of the 2020 growing season (between October—November). Basal diameter errors were corrected using the Chapman-Richards equation (Urgoiti Otazua *et al.*, 2022). Total tree mortality from 2009 to 2020 was almost half of the initial trees (6,611 trees still alive) through natural self-thinning process (Urgoiti Otazua *et al.*, 2022).

2.2.2.2 Phenological observations

The autumn 2020 and spring 2021 phenological measurements were achieved using the visual assessment of phenological stages, the collection of remote sensing data from a UAV above the experiment, and the Leaf Area Index (LAI), through time. A summary of each measurement and the date associated are available in Annexe C. The project was completed over two calendar years due to the Covid-19 pandemic that prevented us from accessing the site in spring 2020.

Direct observation of trees—Visual assessment of tree canopy phenology

Timing of leaf emergence and senescence were monitored in spring and autumn by observation of the phenological stages of all trees within two blocks (108 plots and 6912 trees). The visual assessment of autumn leaf phenology started on 20 August 2020, the last stage of full leaf fall was reached on the 16th of November 2020. We recorded the development of spring phenology from the 29th of March 2021, when all buds were dormant, to the 1st of July. Trees were visited 18 times on 26 different dates with an interval of ~6 days between two observations of the same tree in autumn and 17 times on 27 different dates with an interval of ~5.5 days in spring. On some dates, only one of the two blocks was visited. Observations were always made by the same two intercalibrated observers in autumn and by three in spring with one in common (O. M.) between the two seasons. Insect attacks and summer yellowing was recorded in August 2020 for each tree when an important portion of the foliage appeared to be missing or coloured. At this time, resprouts from stumps or trees with more than 70% of leaves attacked or yellowing were eliminated from the analysis. For the autumn, we recorded the senescence stage by the percentage of remaining green leaf, removing the percentage of the missing or coloured leaves for each tree. Trees that retained green but dry leaves were eliminated from the analysis. For the spring, phenological stages were defined in two categories; bud burst and leaf unfolding. Each was assessed using 6 classes (less than 5% of the canopy, 5–24%, 25–49%, 50–74%, 75–94%, 95% and more) representing progressively more advanced developmental stages. Dead branches were ignored. Semi-quantitative data were transformed to quantitative values from 0 for all dormant buds adding 0.5 at each stage reaching up to 6 for the stage of 95% and more expanded leaves. *Thuja occidentalis* trees were eliminated from the monitoring because there is no adapted protocol for this species (scale leaves).

UAV image acquisition and processing

We used a UAV (Unmanned Aerial Vehicle) (DJI Phantom 4 Pro, DJI, Shenzhen, China) equipped with a Sentera Double 4K camera (Minneapolis, MN, United-State). The Sentera has two 12.3 Megapixels sensors, one covering red (R 650 ± 30 nm), green (G 548 ± 20 nm), and blue (B 446 ± 30 nm) bands (RGB) and another using the red edge (RE 720 ± 10 nm) and near-infrared bands (NIR 840 ± 20 nm) (NIR/RE). The UAV was flown on automated routes at the speed of 3.2 m/s and a height of 40 m. Minimally compressed JPEG images were shot with a trigger interval time of 1.5 s. Since forest canopy structure is difficult to reconstruct, we choose a large overlap of 80% forward and 90% sidewise for each passage, and we flew both longitudinal and latitudinal paths. All UVA images were captured with all manual settings possible:

exposition -2 and ISO 200 for the RGB sensor (to avoid overly bright areas), and -1 exposition and ISO 200 for the NIR/RE sensor. Days with diffuse light (cloudy skies) and solar zenith time were preferred.

From these images (around 550 to 600 photos per acquisition date), a geolocated orthomosaic image was produced using R (R Core Team, 2019) and Agisoft Metashape Professional software v.1.7.2 (Agisoft LLC, St. Petersburg, Russia). For the autumn, 62 orthomosaics (~9 mm/px spatial resolution) were generated for 31 dates (mean interval of ~5 days). In the spring, 64 orthomosaics were generated for 32 dates (mean interval of ~4.5 days).

Orthomosaics were generated individually per date and per sensor (RGB or NIR/RE) by stitching multiple images following recommended settings for trees according to the user manual (Agisoft, 2018): low alignment, low dense cloud quality (as recommended by Berra (2017)) with a filter of 2 m and lower confidence point removal (to produce fewer artefacts for the final orthomosaic). The orthomosaics were constructed with blending mode deactivated and without filling hole area in order to preserve the original pixel values (Berra, 2017). The RGB and the NIR/Red-Edge orthomosaics were produced separately because of the non-constant shoot interval between the 2 sensors (0 to 200 ms between RGB and NIR/RE camera, *Sentera—personal communication*).

Radiometric calibration was done with a MAPIR Camera Reflectance Calibration Ground Target (MAPIR, San Diego, CA, USA) captured shortly before and after each flight with the same sensor and settings. Radiometric corrections, such as exposure compensation and reflectance correction, were done in R (Appendix B), before importing in Agisoft to minimise the day-to-day fluctuations of the colour index (Ahrends *et al.*, 2008; Ahrends *et al.*, 2009; Lebourgeois *et al.*, 2008; Stow *et al.*, 2019). We chose to do radiometric correction manually before importing because of the inconsistency of the results obtained following the automatic method, and the “black box effect” discussed in Cao *et al.* (2019).

Sensor corrections such as vignetting (Lebourgeois *et al.* (2008) and lens-related distortion correction were made with Agisoft. We used 12 ground control points (GCPs), 20 cm square cement blocks painted in a black and white grid, around the experiment to generate georeferenced orthomosaics. The position of the 12 GCPs was recorded using a GPS Arrow 200 (EOS Systèmes de Positionnement, Terrebonne, QC, Canada) with centimetre-level accuracy on 28 August 2020. GCPs are useful for geolocation of 3D point

clouds and orthomosaics but also to optimise camera orientation/position and internal parameters for a more accurate 3D model reconstruction and reduction of lens geometric distortion (Berra, 2017).

In order to assess phenology by trees, regions of interest (ROI) were defined on one orthomosaic. Tree crown boundaries were extracted by a manual delineation approach with QGIS (QGIS, 2021) using an RGB orthomosaic produced from a single flight on 8 August 2020 with a DJI FC6540 camera (3.85 mm/px spatial resolution). This orthomosaic was only used in the context of image interpretation and was not used for the time series. Tree crown identification was done using the previously acquired precise location of each planted tree (theodolite total station) and by observation of the canopy shape, leaf shape and colour, and sometimes the tree bark viewable on the orthomosaic. Doubts were resolved through visual confirmation in the field. Only 3 individuals of *P. resinosa*, 9 *P. rubens*, 11 *T. occidentalis*, and 18 *A. balsamea* could be identified since most surviving individuals of these four species were in the understorey and hidden from above. Therefore, these four species were removed from the phenology spectral index analysis.

The ROIs were used to extract the reflectance from the orthomosaics by trees. Because the RGB and NIR/Red-Edge orthomosaic from the same flight cannot be processed together, pixel by pixel analysis, like NDVI masks, was not possible (Roffey *et al.*, 2020). During the selection of the 20% brightest pixel by ROI, the mean of each channel was extracted. The use of the 20% brightest pixels within a tree crown (the 80-percentile approach as suggested by Berra (2017)) helps to flatten the winter baseline, to reduce the influence of understorey vegetation and to provide a stronger seasonal signal. We completed this approach with the use of the NDVI filter, used to detect vegetation over other types of soil. When a mean ROI NDVI was lower than 4 times the maximum NDVI for this ROI, the index was set to 0. Usage of NDVI filters and the 80% percentile methods give us a better correlation of the time series between visual assessment and index from reflectance.

Among the several indices tested (data not shown), we chose the one that provided the best correlation with our visual assessment (0.83 for spring and 0.74 for autumn), which was the OSAVI index, Optimised Soil Adjusted Vegetation Index from Rondeaux *et al.* (1996), calculated as:

$$OSAVI = \frac{1.16*(NIR-Red)}{NIR+Red+0.16} \quad \text{Eq. (2)}$$

Leaf Area Index (LAI) measurement

We tracked foliage and canopy development at the plot level using the Leaf Area Index (LAI) with in-situ measurements conducted in the same period as the others (Annexe B) with a LAI-2200C Plant Canopy Analyzer (LI-Cor Biosciences, Lincoln, NE, USA). LAI is calculated from the difference between the total light that reaches the canopy and the amount of radiation that passes through it (Duarte *et al.*, 2021). Time series of LAI can quantify the leaf seasonal change (Asner *et al.*, 2003; Berra, 2017; Ryu *et al.*, 2012). LAI data were taken 35 times between the 2nd of April and the 2 of August 2021 for the spring and 21 times between the 7th of July and the 23rd of November 2020 for the autumn. As for UAV image acquisition, days with diffuse light (cloudy skies) and solar zenith time were preferred. On each date, we calculated the mean of the ten points taken from each plot at 50 cm aboveground, 5 in the North-East direction and 5 in the South-West. Known errors from this kind of measurement are less important in this study because we compare time relative LAI and not absolute measurements (Licor, 2014; Yan *et al.*, 2019). LAI-indices were extracted with FV 2200 version 2.1.1 (LI-Cor Biosciences, Lincoln, NE, USA). More details on the methodology used to collect LA data are given in Annexe C.

Time series from visual assessment, UAV-derived index, and LAI-index

Senescence and leaf out trajectories from visual assessment, UAV-derived index, and LAI-index were calculated for each tree/plot by fitting a two-parameter sigmoid function to the time series using nonlinear regression (Cole *et al.*, 2017; Klosterman *et al.*, 2017; Zhang *et al.*, 2003; Zhao *et al.*, 2012). This function is based on a first definition of the function parameters (based on observation of the original data, such as amplitude and mid-point value) and solved through multiple iterations with the nonlinear least squares models in R from the *nls package* (Baty *et al.*, 2015). Some studies indicated that this function can successfully monitor vegetation phenology (Berra, 2017; Zhang *et al.*, 2003) and facilitate the determination of phenological transition dates. The third parameter generally used is the maximum stage, set to 1 in this study after normalisation of all data from 0 to 1. The sigmoid-based model used in this study derived from the model developed by Zhang *et al.* (2003) is:

$$f(t) = \frac{1}{1+e^{a*(t-b)}} \quad \text{Eq. (3)}$$

Where t is time in days, $f(t)$ is the index value at time t , and parameters a and b respectively control the rate and the timing of decrease or increase.

In addition to data normalisation, some transformations were used due to the weather in winter (affecting crown spectrometry) and a spongy moth (*Lymantria dispar dispar*) attack around the beginning of June 2021. To reduce these noises, increasing values after having reached the minimum per tree were set on minimum (for that tree) in autumn, and accordingly in spring, decreasing values after reaching the maximum were set on maximum – in essence cancelling out the spongy moth effect.

From the curve-fitting approach, dates from the start, middle and end of canopy or crown development in spring, and similar dates for crown senescence in autumn were extracted. These key phenophases are defined as the day of the year (DOY) where the ratio of “greenness” for visual assessment or UAV-derived index, and “openness” for LAI reach 20%, 50% and 80% of their maximum. The use of different indices helps to better understand the dynamic of leaf phenology, and because the forcing factors impact the beginning but also the leaf phenology progression. Other studies show differences between species that are manifest only at either the start, middle or end of spring for example (Klosterman *et al.*, 2017; Wang *et al.*, 2022). The coefficient of determination (R^2) was selected to assess the goodness-of-fit, the ability of each curve to monitor the vegetation phenology of each tree. The root-mean-squared error (RMSE) was used to evaluate the differences between the phenological metrics derived from visual assessment, UAV-derived index and LAI-index.

2.2.2.3 Competition index

We chose to separate the competition related to traits and the intra- and inter-specific competition related to the tree density around individuals. To better understand competitive interactions between individuals, we used a competition index at the individual level. We choose the Hegyi index (Hegyi, 1974), a good predictor of interaction in previous studies (Versace *et al.*, 2021). The Hegyi index (*Hegyi_index*) is a distance-weighted relative basal diameter ratio. With this index, hereafter “competition effect”, we measured the impact of neighbourhood competition on the variation of phenology. We used a radius of 3.4 m for the competition area around the reference tree, for an average of 25 neighbours per tree, calculated from the equation 4 (Lee *et al.*, 1997).

$$CZR = 4 * \sqrt{\frac{10000}{\frac{N}{ha}}} \quad \text{Eq. (4)}$$

with N/ha the number of alive trees by hectare.

2.2.2.4 Functional Diversity

The functional dispersion index (*Fdis*) was chosen to represent the degree to which community constituents are redundant or complementary in their functional contribution and to interpret the possibility of negative or positive interactions between species (Laliberté *et al.*, 2010). Functional traits were derived from Laforest-Lapointe *et al.* (2017) and local measurements. The choice of traits must reflect many aspects of plant strategy as dispersal ability, growth strategy, light, and nutrient acquisition (Table 2-2) (Schrader *et al.*, 2021). We obtained data on plant functional traits including specific leaf area, leaf dry matter content, specific root length, and feed force for wood resistance that comes from direct measurement within the experiment (unpublished data). The other traits used are maximum photosynthetic capacity, leaf longevity, leaf carbon on nitrogen ratio by area, leaf nitrogen on phosphorus ratio by area, leaf nitrogen content by mass units, seed mass, and wood density, all from global databases (TRY, BIEN and literature (Kattge *et al.*, 2020; Maitner *et al.*, 2018)) (Appendice A). All traits were log10-transform and scaled.

Table 2-2 - Traits used in the two-diversity index (FD_{neigh} and *Fdis*)

Trait	Trait abbreviation and units	Mean (SD)	No of species	Life-history dimension
Maximum photosynthetic capacity	Amax (mmol/g/s)	0.10 (0.07)	19	Light acquisition
Leaf carbon on nitrogen ratio by area	LCN (%)	37.39 (14.17)	18	Nutrient acquisition
Leaf dry matter content	LDMC (g/g)	0.33 (0.03)	19	Growth strategy
Leaf longevity	LL (month)	28.73 (31)	19	Growth strategy
Leaf nitrogen on phosphorus ratio by area	LNP (%)	10.82 (2.15)	19	Nutrient acquisition
Leaf nitrogen content by mass units	Nmass (mg/g)	17.51 (4.89)	19	Light acquisition
Specific leaf area	SLA (mm ² /mg)	16.43 (6.83)	19	Growth strategy
Seed mass	SM (mg)	350.41 (997.65)	19	Dispersal
Specific root length	SRL (cm/g)	1310.29 (383.27)	19	Nutrient acquisition
Feed force	FF (%)	16.47 (4.11)	19	Growth strategy
Wood density	WD (mg/mm ³)	0.51 (0.15)	19	Growth strategy

Plot's *Fdis* was calculated using the R package "FD" 1.0-12 for all mixtures (Laliberté *et al.*, 2010). *Fdis* was calculated using abundances measured in autumn 2020. An adapted index was created to analyse the functional dispersion of neighbourhoods around target trees. Neighbourhood diversity was estimated by averaging the dissimilarity computed for all pairs of a focal tree and each of its neighbours (determined by *CR*). Thus, this index (hereafter "diversity index") is the mean of the functional dispersion of focal trees compared to their neighbours, inspired by Gao's quadratic entropy (Botta-Dukát, 2005; He *et al.*, 2021) and Gower dissimilarity (Gower, 1971) as in Searle *et al.* (2020) and "Average Trait Dissimilarity" by Luo *et al.* (2020).

$$FD_{neigh} = \frac{\sum z_{tn} * BD_n}{\sum n} \quad \text{Eq. (5)}$$

Where z_{tn} is the functional distance between the species target t and each of his neighbours n , and BD_n is the Basal Diameter at 15 cm height of the neighbours n . The functional distance is a value between 0 and 1 calculated by species with the Gower dissimilarity matrix (Gower, 1971).

2.2.3 Statistical analyses

We first analysed, at the intraspecific level, whether changes in neighbourhood functional diversity (FD_{neigh}) or competition ($Hegy_i_index$) impact phenophases obtained from UAV or visual measurement. Plot was not kept for species scale models because of the inclusion of the tree neighbourhood through the FD_{neigh} index. The interaction between FD_{neigh} and $Hegy_i_index$ was included when selected by BIC from the *cAIC4* package and not eliminated by the multicollinearity check. Second, we analysed whether functional diversity ($Fdis$) or plot density changed phenophase dates obtained by plot-scale LAI. To account for the effect of density of remaining trees, we used *BasalPlot*, the mean of the basal diameter by plot.

All statistical analyses were performed in R v.3.6.3 (R R Core Team, 2019). To avoid edge effects, we excluded the two buffer rows of trees from the plots located at the margins of the experiment for all analysis. All models used are described in Table 2-3. For both scale of analysis, we performed linear mixed-effect models from the *lme4* package (Bates, 2008; Bates *et al.*, 2015). The *ggplot* function in the *ggplot2* package was used to make graphs plotting diversity and competition against phenophase for all species studied (Wickham, 2016). We had to discard 34 models because of issues with normality or variance homogeneity. For the autumn, we excluded 15 models from visual assessment, three for UAV-derived data, and for the spring ten models from visual assessment and six for UAV-derived data. *P. omorika*, *P. sylvestris* and *L. decidua* had no remaining model, and we are thus unable to determine the influence of functional dispersion and competition from the neighbourhood for these species. This is not surprising since these species performed badly in the initial years of the experiment and few individuals survived.

Table 2-3 - Model description with all response variables describes in Methods. D for data, M for model, v for variables. For species-level models, species and method combinations were retained only when at least 30 data were available.

D scale	M scale	Methods (data)	M type	Response v	Exploratory v	Random v
Tree	By species	UAV-derived index	lmer	Season: - Autumn - Spring x	FD_{neigh} $Hegyi_index$ $(FD_{neigh} \times$	Bloc
		Visual assessment		Phenophase: ~ - 20% - 50% - 80%	$Hegyi_index)$ $Fdis$	
Plot	All experiment	LAI			$BasalPlot$	Bloc Plot

2.3 Results

2.3.1 Effect of functional diversity or competition on autumn phenophases

On average, the leaf senescence (80% phenophase) from visual assessment occurred around DOY 272 (Day of the Year starting the 1st of January). This event occurred 5.5 days earlier with LAI-index estimates and 4.5 days earlier with UAV-derived estimates (Table 2-4 - Figure 2-1).

We observed different values of intraspecific variability with the different methods (Table 2-4). The average intraspecific variability for visual assessment was 33 days. *Q. rubra* presented the largest variation (65 days) while *A. saccharum* presented the smallest variation (21 days) in the observed phenophase. UAV-derived index showed a large intraspecific variability with an average of 44 days among species ($33 \leq$ intraspecific variability ≤ 84) with *Q. robur* the lowest and *P. strobus* the highest.

Table 2-4 - The average (bold), and the first and last day (DOY) for each species of the 80% phenophase for autumn and spring. RMSE is presented for the differences between methods, visual vs. LAI and visual vs. UAV.

Species	Autumn					Spring				
	Visual	LAI	RMSE	UAV	RMSE	Visual	LAI	RMSE	UAV	RMSE
ABBA	248, 268.45 , 290	263, 278.64 , 285	11.45			142, 151.54 , 167	144, 148.9 , 153	6.23		
ACPL	280, 293.69 , 309	259, 268.3 , 280	34.38	240, 266.3 , 284	25.75	119, 130.67 , 146	143, 145.63 , 149	16.08	134, 137.89 , 144	9.06
ACRU	264, 278.89 , 288	259, 262.37 , 270	13.39	240, 270.08 , 282	14.68	122, 131.35 , 139	148, 151.62 , 158	21.36	134, 139.08 , 146	9.5
ACSA	269, 279.36 , 290	258, 266.57 , 280	15.04	234, 266.91 , 279	15.21	121, 125.01 , 133	147, 148.14 , 149	22.52	126, 133.83 , 143	10.54
BEAL	255, 270.06 , 285	252, 266.51 , 280	12.04	241, 270.24 , 280	9.51	121, 129.47 , 138	145, 148.7 , 151	21.43	132, 139.03 , 146	10.32
BEPA	253, 275.13 , 293	247, 257.15 , 268	19.32	226, 264.25 , 281	17.09	121, 129.21 , 141	151, 155.04 , 160	25.72	130, 138.93 , 150	11.39
LALA	287, 295.26 , 309	248, 254.61 , 263	39.69	224, 254.75 , 289	38.72	135, 153.99 , 170	148, 150.51 , 157	10.58	121, 136.47 , 146	16.84
PIAB		266, 280.77 , 295	14.06			123, 152.34 , 175	144, 149 , 157	3.51		
PIGL	249, 264.64 , 282	270, 283.05 , 294	11.29			137, 145.58 , 158	145, 147.61 , 152	1.46		
PIRE	251, 261.45 , 273	253, 260.61 , 268	9.06			163, 170.32 , 180	148, 152.15 , 160	15.72		
PIRU		261, 277.18 , 289	11.53			163, 169.48 , 181	148, 151.33 , 154	18.16		
PIST	250, 259.07 , 279	258, 273.24 , 284	8.43	240, 296.25 , 324	48.36	145, 165.32 , 178	143, 149.3 , 162	24.4	104, 118.21 , 160	49.66
QURO	244, 284.34 , 309	250, 262.73 , 281	31.31	252, 272.74 , 285	18.95	130, 137.85 , 148	144, 149.29 , 156	12.73	137, 141.95 , 148	4.76
QURU	258, 281.47 , 308	246, 256.72 , 275	21.38	255, 275.76 , 290	8.22	122, 135.28 , 147	146, 154.01 , 162	19.93	135, 140.15 , 152	6
THOC	250, 261.22 , 288	251, 266.8 , 289	6.79							
TICO	276, 288.88 , 299	256, 262.96 , 274	24.64	245, 272.12 , 283	19.47	122, 130.18 , 143	144, 144.99 , 146	17.23	135, 140.26 , 146	9.54

Note: For LAI: mean value for monospecific plots. RMSE: root-mean-square error in days between visual and LAI index/UAV-derived index. DOY represents the day of the year (starting January 1st). Grey boxes represent species/method combinations whose models or data were not retained. *P. omorika*, *P. sylvestris* and *L. decidua* are missing because no adequate models could be obtained for those species. See Table 2-1 for species names correspondence.

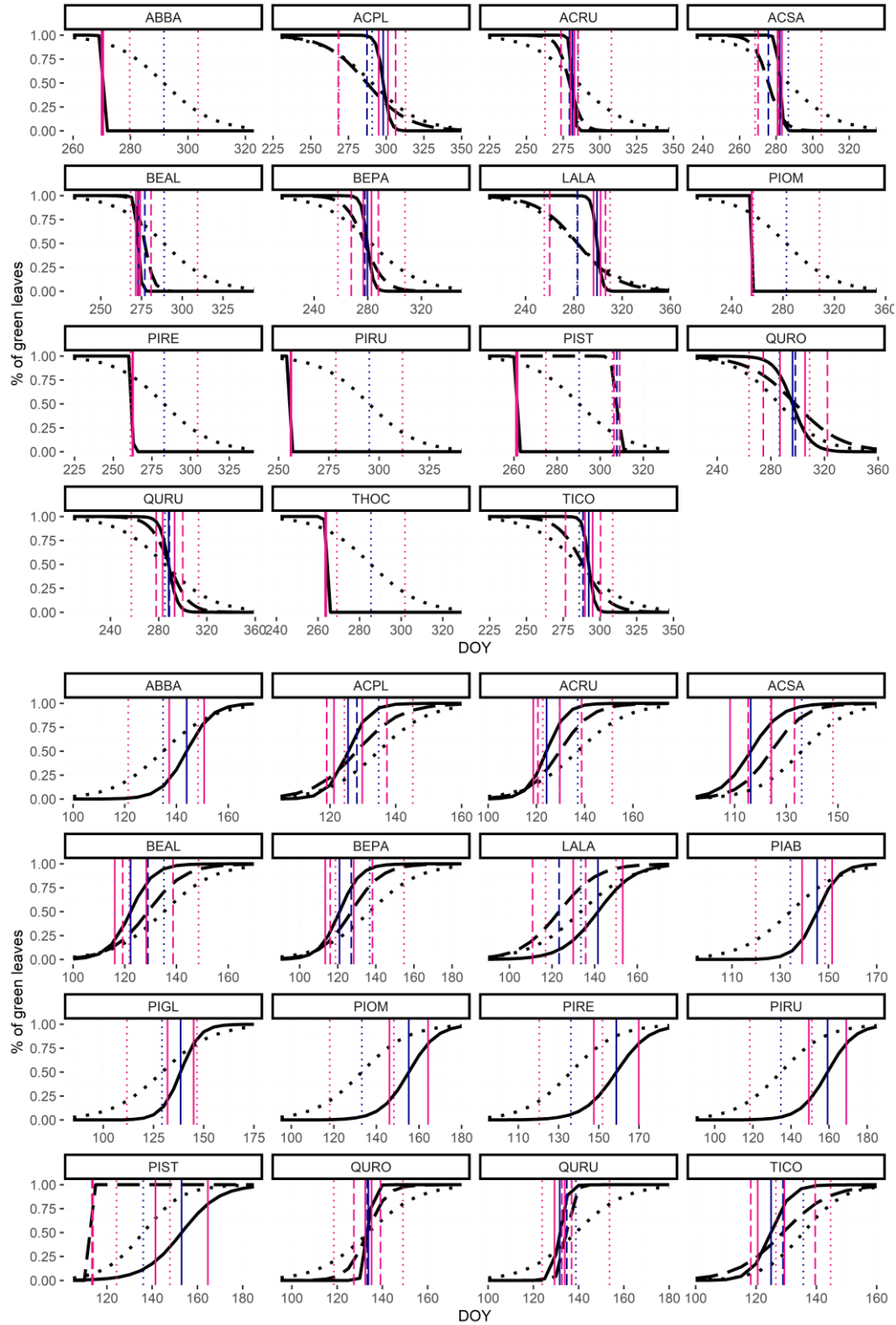


Figure 2-1 - Species-level comparisons between visually assessed (solid line), LAI (dotted line) and UAV remote sensing derived (dashed line) curve, for the autumn (above) and the spring (below). Phenophases extracted from each curve are underlined with a pink line (20% and 80% of green leaves) and a blue line (50% of green leaves). DOY represents the day of the year (start of 1 January). See Table 2-1 for species names correspondence.

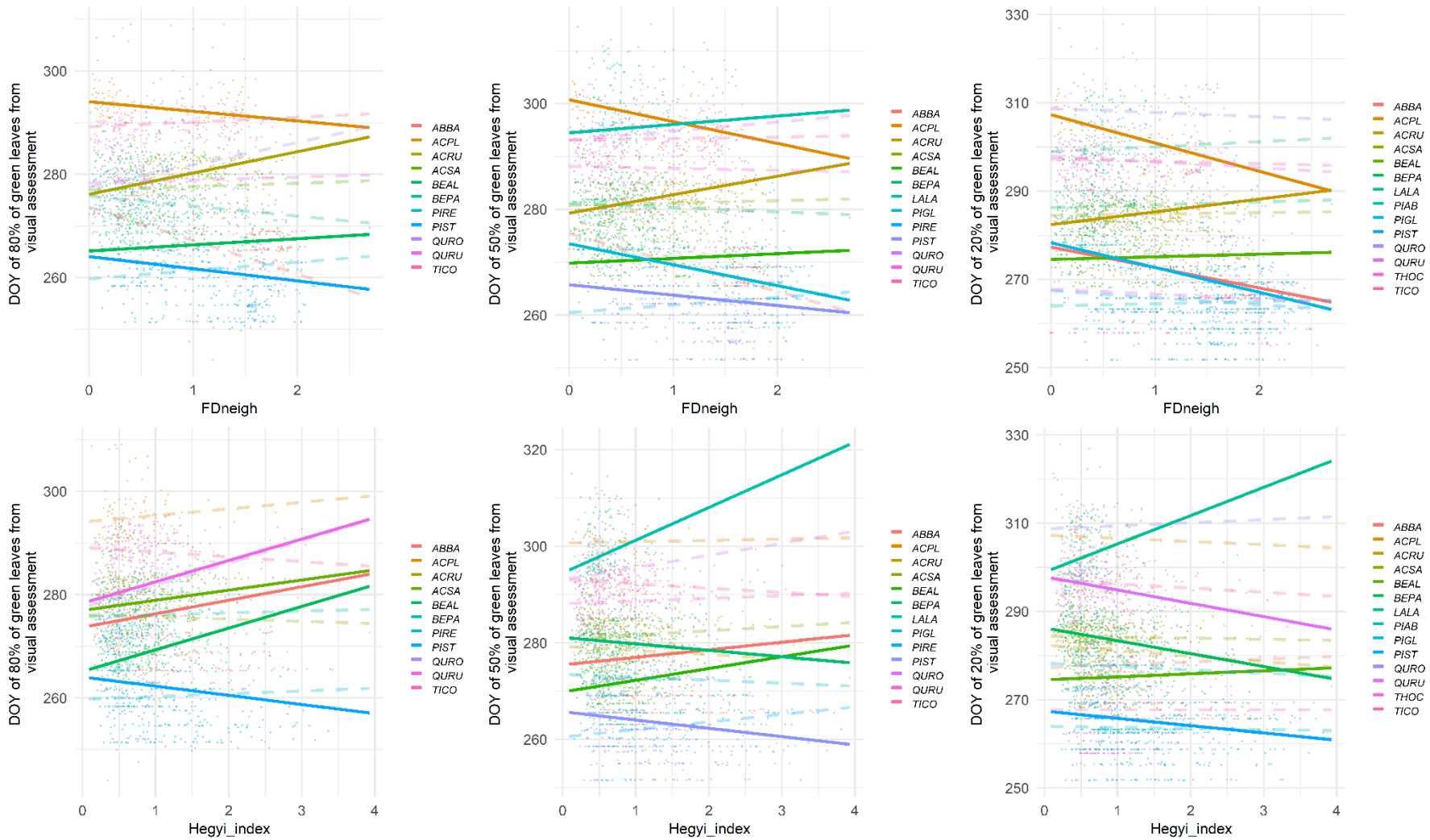


Figure 2-2 - Relationships between (a) diversity (b) competition and the 80% phenophase in autumn for each species without consideration of possible interaction. Solid line = significant relationship (p -value < 0.05), dashed line = not significant. DOY represents the day of the year (start of 1 January). See Table 2-1 for species names correspondence. This figure shows that the response to diversity or competition is not dependent on the phenological sequence of the species; early species do not respond more than late species. The direction of the response is also not influenced by the phenological sequence.

Models from visual assessment

Neighbourhood functional dispersion and competition had a significant effect on some species in the autumn phenology detected by visual assessment. Total intraspecific variance explained varied largely, with R^2 from 0.3% for *Q. rubra* to 28.3% for *B. alleghaniensis* for phenophase 20% (mean of 16.85% for significant models) (Annexe D Table 3-1). Advanced and delayed leaf senescence were both found in response to diversity or competition, in the order of -6 to almost +10 days (4.5 days on average of absolute shift).

Individuals of *P. abies*, *Q. robur*, *P. resinosa*, *T. cordata* and *T. occidentalis* did not respond significantly to competition or diversity in the autumn (Annexe E Figure 3-1 and Annexe D Table 3-1). For *B. alleghaniensis*, *A. balsamea* and *L. laricina*, models including the interaction between competition and functional dispersion were kept. *B. alleghaniensis*, *A. rubrum* and *L. laricina* delayed leaf senescence, by an average delay of 7.9 days, with more diverse neighbourhoods. *B. papyrifera*, *Q. rubra*, *A. saccharum* and *A. rubrum*, *A. platanooides* and *P. glauca* only responded respectively to neighbourhood functional dispersion or competition. *A. platanooides* and *P. glauca* ended senescence around 5 days earlier when diversity was higher while *A. rubrum* ended 3 days later. Individuals from *B. papyrifera* and *Q. rubra* ended senescence around 2 days earlier when the competition was higher, while *Q. rubra* started 4.1 days later (Figure 2-2). *P. strobus* had an advance of 4 days, around 1.7 owing to competition and 2.3 to an increase in neighbourhood diversity for the beginning of senescence (Annexe D Table 3-1).

Models from UAV-derived index

Results from UAV-derived models were generally different from that of visual assessment, and fewer significant effects of diversity and competition from the neighbourhood were detected for autumn phenology from UAV-derived estimates (Annexe D Table 3-2 and Annexe D Table 3-1). However, UAV-derived models explain a similar amount of variance (mean R^2 from significant model 17.14%). Advanced and delayed leaf senescence were both found in response to diversity or competition, in the order of -9 to +14 days (5 days on average of absolute shift).

The interaction between diversity and competition was not kept for any of the species studied, while *A. saccharum*, *B. alleghaniensis* and *P. strobus* did not show a significant response to competition or functional dispersion from the neighbourhood (Annexe D Table 3-2). For the four species showing a relation between autumn phenology and the neighbourhood competitive pressure, *B. papyrifera*, *L.*

laricina, *A. rubrum*, and *Q. rubra*, we found two different profiles. *B. papyrifera* leaf fall seemed to be delayed by almost 3 days, *L. laricina* showed a delay of 14 days for the 80% phenophase and *A. rubrum* advance of 4.3 days for the 50% phenophase. *Q. rubra* showed an advance between 4.4 and 2.5 days, depending on phenophases, as a response to an increase in neighbourhood diversity and competition. Individuals from *B. papyrifera*, *A. platanoides*, *Q. rubra*, *Q. robur* and *T. cordata* with greater neighbourhood functional dispersion had different autumn phenology. Leaf fall started around 4 days earlier for *A. platanoides*, *B. papyrifera* *Q. robur* and almost 9 days later for *T. cordata*. Leaf fall ended earlier for the two *Quercus* species (between 3 and 9 days) and ended later for *B. papyrifera* and *T. cordata* (between 4 and 7 days) with a more diverse neighbourhood.

2.3.2 Effect of functional diversity or competition neighbourhoods on spring phenophase

Here again, we use examples from the 80% phenophase, the end of leaf out. On average, the leaf out from visual assessment occurred on DOY 143, later than from UAV-derived estimates (DOY 138), but earlier than from LAI-index (DOY 150) (Figure 2-1).

In the spring, intraspecific variability was different depending on species and methods, as observed in autumn. For the visual assessment, intraspecific variability was higher than from other methods with a mean of 24 days (range 17–52) with *P. rubens* the lowest and *P. abies* the highest (Table 2-4). For UAV estimates, *P. strobus* looked again to be an exception with an intraspecific variability of 56 days. Excluding *P. strobus*, the mean intraspecific variability across species was 15 days (range 11–25) with *Q. robur* the lowest and *L. laricina* the highest.

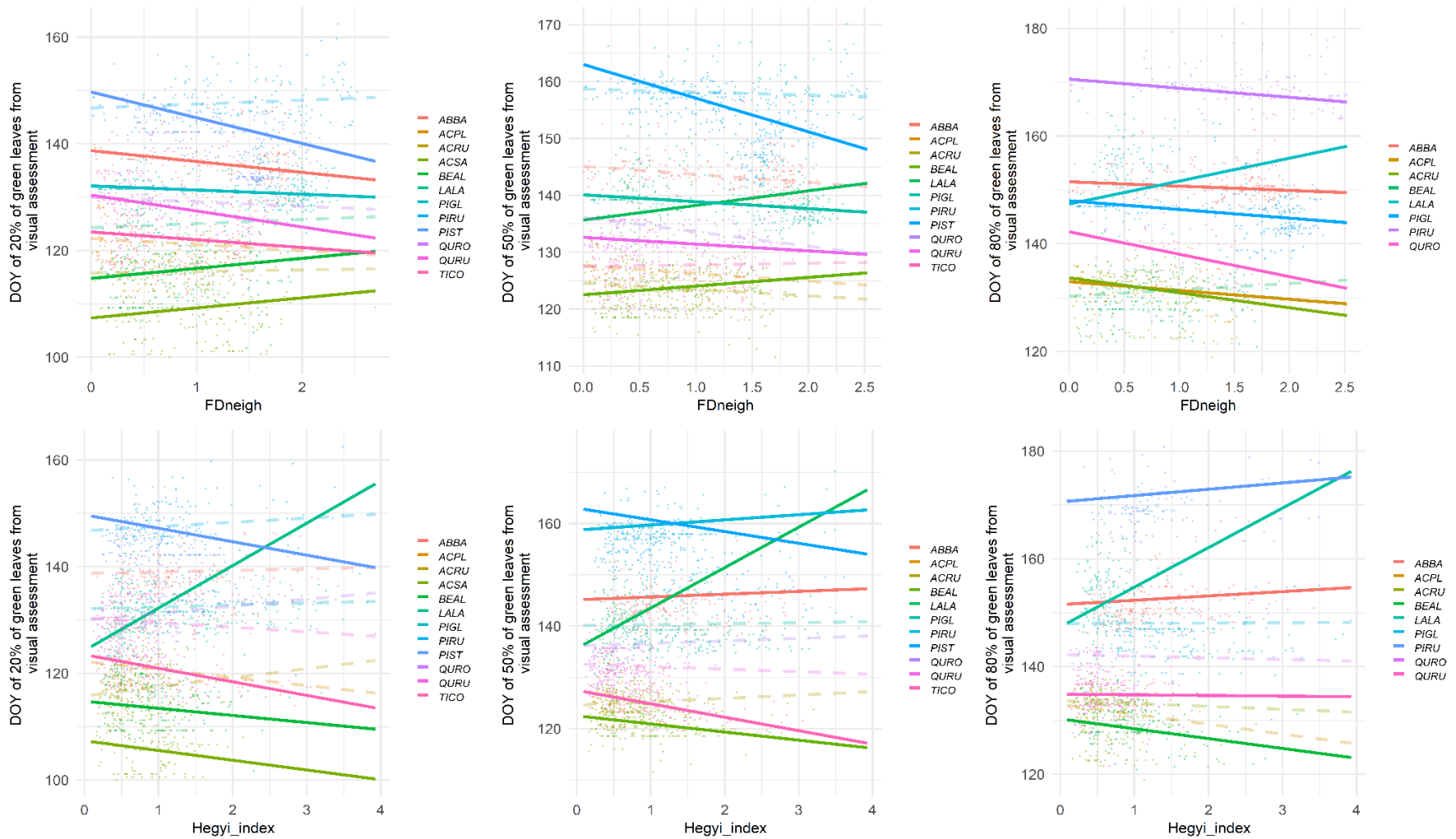


Figure 2-3 - Relationships between (a) diversity (b) competition and the 80% phenophase in spring for each species. Solid line = significant relationship (p-value < 0.05), dashed line = not significant. DOY represents the day of the year (start of 1 January). See Table 2-1 for species names correspondence. This figure shows that the response to diversity or competition is not dependent on the phenological sequence of the species; early species do not respond more than late species. The direction of the response is also not influenced by the phenological sequence.

Models from visual assessment

Neighbourhood functional dispersion and competition had a significant effect on the spring phenology detected by visual assessment for some species. Profiles show more differences in spring than in autumn (Annexe E Figure 3-1 and Annexe E Figure 3-3). The total variance explained varied largely again, with R^2 from 3.11% (*P. glauca*) to 53.02% (*A. saccharum*) (mean R^2 from significant model 21.39%). Advanced and delayed leaf emergence were both found in response to diversity or competition, in the order of almost -6 to +11.7 days (3 days of absolute shift on average) (Annexe D Table 3-3 and Annexe E Table 3-3).

Models including the interaction between factors were kept for *L. laricina*, *A. balsamea* and *B. alleghaniensis*, with leaf emergence delayed by 5.6 days on average with more competition and diversity. For most species, individuals with more diverse neighbours had an earlier phenology, either at all phenophases of development (*P. strobus*, *P. glauca*, *T. cordata*), or only at the 50 or 80% phenophases (*B. papyrifera*, *A. rubrum*, *A. platanoides*, *Q. robur*). For *A. rubrum*, *A. platanoides* and *P. glauca*, spring phenology ended between 1.2 to 2.7 earlier with diverse neighbours and for *Q. robur* it ended 4 days earlier. Five species answered both to diversity and competition, from 5.9 days earlier for the 50% phenophase for *P. strobus* to only 1.6 days of differences (earlier or later) for *A. saccharum* or *P. rubrum*. Overall, no species showed only competition effect from the neighbourhood on their spring phenology.

Model from UAV-derived index

Functional dispersion and competition from the neighbourhood had a significant effect on the spring phenology detected by the UAV-derived index for some species. UAV-derived explained less variance than visual assessment models with a mean R^2 of 18.24% (Annexe D Table 3-4). Advanced and delayed leaf emergence were both found in response to diversity or competition, in the order of -3 to +13 days (4 days average absolute shift) (Annexe D Table 3-3 and Annexe E Table 3-3).

The interaction between diversity or competition effect was kept for *L. laricina*. Diversity and competition had no impact on *Q. robur*, *B. alleghaniensis*, *B. papyrifera* spring phenology. For three species over nine, individuals with more diverse neighbourhoods had a significant difference in leaf out (Annexe E Figure 3-4). Individuals of *T. cordata* started the 20% phenophase 3.3 days earlier. For *A. saccharum* and *A. platanoides*, individuals started the 20% phenophase from 1.6 to 3.2 days later in diverse neighbourhoods. *A. rubrum* and *Q. rubra* answered both to competition and diversity but in different phenophase and direction. *Q.*

rubra ended leaf emergence later with more competition and diversity (almost 2 days) while *A. rubrum* started leaf emergence 2.4 days earlier with more diversity and 3.7 days later with more competition.

2.3.3 Effect of functional diversity on phenophase by plot measured by LAI-index

When analysing LAI data at different phenophases, we observed that functional dispersion at the plot level showed no significant effect on autumn or spring phenophases. LAI-index phenophase dates show a small delay with an increase of basal diameter density by plots for the end of autumn and all spring. However, effect estimates are small (less than one day) and models explain little variance (R^2 less than 3%) (Table 2-5).

Table 2-5 - Linear mixed models indicating how much variation of leaf senescence and leaf out dates is explained by *Fdis* and *BasalPlot* at the plot level, comparing the different phenophases. Standardised coefficients (Est), p-value (*P*) and R^2 are given in percentage by models for fixed effect.

Season	Phenophase	Variables	Est.	<i>P</i>	R^2
Autumn	80%	<i>Fdis</i>	-10,020	0,297	2%
		<i>BasalPlot</i>	-0,944	0,132	
	50%	<i>Fdis</i>	-6,376	0,250	1%
		<i>BasalPlot</i>	-0,135	0,726	
	20%	<i>Fdis</i>	-2,730	0,524	2%
		<i>BasalPlot</i>	0,672	0,038	
Spring	20%	<i>Fdis</i>	-3,492	0,278	3%
		<i>BasalPlot</i>	0,442	0,045	
	50%	<i>Fdis</i>	-0,192	0,924	3%
		<i>BasalPlot</i>	0,410	0,005	
	80%	<i>Fdis</i>	3,136	0,382	1%
		<i>BasalPlot</i>	0,318	0,178	

2.5 Discussion

This study provided an extended example of the neighbourhood effect on intraspecific phenology, which has been little studied. Despite the value of neighbourhood-scale studies for trees (Fichtner *et al.*, 2018; Fichtner *et al.*, 2017; Kunz *et al.*, 2019) and the gradual recognition of the importance of phenology, particularly in the climate change context, issues associated with these measurements have only recently begun to be addressed in the scientific literature (Dox *et al.*, 2020; Du *et al.*, 2019; Duarte *et al.*, 2021; Perot *et al.*, 2021; Rose *et al.*, 2022). Leaf phenology is linked with many important processes such as leaf photosynthetic and tree growth (Dox *et al.*, 2020; Richardson *et al.*, 2010; Schwartz *et al.*, 2013).

Here, we studied species and functional traits mixing effects on intraspecific and plot leaf phenology in a diversity experiment with temperate trees. Visual assessment of species-specific individual tree phenology revealed a variety of responses. Intra- and inter-specific differences were up to ~40 days in autumn and ~45.5 days in spring. This differential leaf development and senescence agree with observations across other temperate forests (Berra, 2017).

2.5.1 Diversity and competition from neighbourhood impact spring and autumn phenology

Leaf emergence and senescence were influenced by neighbourhood tree diversity and competition in some species. We observed that most of the species we were able to study, across all phenophases and methods, responded to neighbourhood competition or functional dispersion by adjusting leaf emergence and/or leaf senescence. However, our results also show that the shift varied largely between species and phenophases.

Shifts in spring or autumn phenology depending on the neighbourhood found in this study are consistent with the few existing studies on the topic (Du *et al.*, 2019; Kothari *et al.*, 2021; Perot *et al.*, 2021). In a B-EF subtropical experiment, Du *et al.* (2019) showed that four of seven plant species unfolded leaves earlier or later in response to diversity reduction. Species unfolded leaves earlier in response to diversity loss with an advance of emergence leaf date an average of 0.3 days per species lost. This appears to be small in

comparison with our study but can be explained by the index used (richness, and not functional diversity) and, of course, because they reported changes on a per species lost basis. For example *Cyclobalanopsis glauca* trees inside 16-species neighbourhoods showed a leaf-out delay of around 13 days, compared to individuals in monoculture, similar to the result obtain on *L. laricina* in our study. Du *et al.* (2019) were able to find a general pattern, in contrast to our study, with a response of early species in spring and no response of late species. We could not confirm this pattern in our study.

A recent study by Perot *et al.* (2021) also found a delay in budburst for one species (*Quercus petraea*) but not for the another (*Pinus sylvestris*). Their results show that *Q. petraea* budburst in mixed stands with *P. sylvestris* was delayed by 2.2 days on average compared to monospecific stands. Their results cover 7 years of observations and show a consistency in the observed shift even if the strength of the effect varied between years. We only had one year of phenology data, but the regression trend of phenology date is expected to be robust across years, as found by Perot *et al.* (2021). This consistency in phenological ranks (e.g., the individuals that bud earlier or later are always the same), has already been observed in two other studies (Delpierre *et al.*, 2017; Malyshev *et al.*, 2022) but see Capdevielle-Vargas *et al.* (2015).

Kothari *et al.* (2021) also investigated intraspecific variation in leaf senescence in relation to diversity. The authors performed visual, photosynthetic, and spectral reflectance tracking of *Tilia americana* in monoculture, bicultures and 12-species mixtures. They found that individuals in monoculture had senesced 22 days earlier than those in bicultures with one conifer species. They further confirmed these results with *Acer rubrum*, with a different level of senescence at the same date with more diversity. The effect sizes in their study are comparable to those we observed for some species between the minimum and maximum functional diversity. It can be assumed that the broadleaf and conifer bicultures from the Kothari *et al.* (2021) experiment, have a large functional diversity index. Kothari *et al.* (2021) suggest that the early senescence observed in monocultures is related to stressful abiotic conditions such as temperature and sunlight that accelerate senescence.

In an experiment comparable to IDENT-MTL, the study of Rose *et al.* (2022) found no effect of diversity on phenology at the species level. However, Rose *et al.* (2022) analysed only 6 species in spring, and only the first occurrence per species and plot, which reduces the intraspecific variability. Moreover, they compared mixtures at the overall plot level (including the monitored tree) and not the dispersion between the direct neighbours and monitored trees. Furthermore, they calculated models with species and diversity factors interacting, which will necessarily output different significance and estimates than analysing species in separate models. To confirm, we tried the same model in our study with results similar to those of Rose *et al.* (2022) (data not shown).

The work of Klosterman *et al.* (2017) on microclimate and autumn phenology showed the benefit of UAV photography for intraspecific monitoring. They observe five days of delay in senescence per additional degree of air temperature. Spatial differences such as temperature, nutrient availability and humidity can influence phenology and these differences can be induced by neighbouring trees (Bigelow *et al.*, 2017; Callaway, 1995; Vitasse *et al.*, 2021; Wang *et al.*, 2022). Indeed, the neighbouring effect on abiotic micro-conditions and on light and nutrients competition, as well as the species sensitivity to competition and abiotic stress, may explain the diversity of patterns of neighbouring diversity and competition response obtained in our study, but also in other studies on the impact of diversity on phenology (Du *et al.*, 2019; Perot *et al.*, 2021). Further research on neighbourhood microclimates and their links to phenology is needed.

Our results highlight the important role of biotic processes and interactions within communities, as proposed by Du *et al.* (2019), which are not well understood in the context of climate change (Tang *et al.*, 2016). Our results also highlight the importance of neighbourhood interactions, with a large variance explained for some species, up to almost 48% for *P. glauca* or 22% for *A. platanooides* in autumn, and almost 48% for *P. strobus* and 26% for *T. cordata* in spring.

2.5.2 Species plasticity in phenology does not scale to community leaf-on season and LAI

In our study, seasonal light interception at the community level—a key ecological process related to primary production and forest dynamics (Richardson *et al.*, 2010; Sapijanskas *et al.*, 2014; Tang *et al.*, 2016)—was not affected by diversity. We expected that mixture effects at the individual level would scale up to LAI at the community level with an extended leaf season in diversified plots. Our results do not confirm this hypothesis, and do not show an effect of diversity on the temporal variation of LAI at the plot level, for leaf emergence or senescence. Mixed plots did not keep leaves longer than monospecific plots.

Our LAI results are in contradiction with some reported experimental results (Duarte *et al.*, 2021; Rose *et al.*, 2022), modelling studies (Plekhanova *et al.*, 2021; Sapijanskas *et al.*, 2014), and with the complementarity effect hypothesis. Furthermore, since we observed a diversity effect on intraspecific phenology and because higher diversity allowed for higher plot density at IDENT-MLT (Urgoiti Otazua *et al.*, 2022), we expected these combined effects to result in an earlier spring and later leaf senescence in mixed plots.

In the literature, authors generally compared absolute LAI values between diversity or density levels (DeRose *et al.*, 2010; Niinemets, 2010; Plekhanova *et al.*, 2021; Pollastrini *et al.*, 2017; Rose *et al.*, 2022; Sapijanskas *et al.*, 2014). Temporality is often overlooked, despite the ability of tools such as optical sensors to track significant changes in the canopy over time (Ryu *et al.*, 2012). Among the few research studies that focused on the issue of temporal complementarity, Rose *et al.* (2022) observed a significantly earlier bud burst and start of leaf senescence (defined by LAI and visual observation) in plots with higher functional divergence in relation to a sampling effect (the likelihood of incorporating an early or late species in a mixture). Rose *et al.* (2022) used a similar method to track and analyse LAI data by plots and we cannot explain why we did not observe the same result. The study of Duarte *et al.* (2021) also highlights a lengthening of the foliage duration, with temporal optimisation of LAI in diversified plots. This apparent disagreement between this study and ours is likely a result of differences between the biome studied (tropical vs. temperate forest) and between the diversity levels used (up to 114 species vs. 19). Duarte *et al.* (2021) also emphasised the difference between the light intercepted by the canopy and the light used

in photosynthesis. Thus, some potential diversity effects, on the photosynthetically active period, may not have been caught in our study.

The results of our study, therefore, go against expectations from the theory of ecological mechanisms of diversity effects. Some monospecific plots have late autumn species (e.g., *P. sylvestris*, *P. glauca*, *P. rubens*), but their presence in the mixture plots does not appear to be sufficient to change leaf senescence observed through LAI at the community level. Those findings could be related rather to the mass-ratio hypothesis (Grime, 1998). This hypothesis postulates that a community is mainly characterised by the abundance weighted mean of functional trait values of species within the community (Garnier *et al.*, 2004; Grime, 1998). Following this hypothesis, diversity is ultimately of little importance, since it is the dominant species in an ecosystem that have the greatest impact. This hypothesis could help explain the lack of diversity effect at the plot scale.

On the other hand, the intraspecific variation observed in diversified plots could in fact contribute to reducing the diversity effect expected from species theoretical niche, resulting in no change in season length. Interaction effects that cause this intraspecific variation could cause confounding effects leading to a lack of noticeable effects at the plot scale.

2.5.3 Limitations of the study and of the different methods of monitoring phenology

We observed some disparities between methods used to track phenology (Table 2-4), as others before (Ahrends *et al.*, 2009; Berra *et al.*, 2017; Klosterman *et al.*, 2017; White *et al.*, 2009). Tracking individuals of *L. laricina* and *P. strobus* was particularly difficult with UAV with differences among methods going from 17 to 50 days. For the other species, we observed an average variation of 12.5 days, larger in autumn (16 days) than in spring (9 days). These biases are larger than other measures found in the literature, especially for spring. Between LAI and visual observation, we observed a residual variation of around 18 days in autumn and 15.5 days in spring, with a peak of 40 days for *L. laricina*. Berra *et al.* (2019) obtained a similar precision with a residual variation between 8 and 13 days in spring on 120 trees of 5 different species. Klosterman *et al.* (2017) obtained better accuracy (3.6 days in spring and up to 6.9 in autumn, on 30 trees)

possibly due to tracking fewer, more widely spaced trees. Our lower precision may be attributed to tracking a larger number of trees, not selected among the most visible ones from above (many were partially shaded).

2.5.3.1 Physiological link between methods

Klosterman *et al.* (2017) used different methods and found better correspondence between phenophases and methods (e.g., phenophase 40% of leaf size with phenophase 50% of the spectral index rather than 40%). The study of the relationship between leaf measurements and functions is still an active area of research (Schweiger *et al.*, 2020). Phenophases extracted from the different methods do not necessarily measure the same physiological event (Keenan *et al.*, 2014; Klosterman *et al.*, 2017; Wong *et al.*, 2022). The LAI measures leaf area variation (changes in canopy structure) and the UAV-derived index measures leaf-level properties (specifically, leaf colour or reflectance). For example, leaves produce chlorophyll as they grow and continue to accumulate this pigment after reaching their final size until physiological maturity (Ryu *et al.*, 2012; Zhang *et al.*, 2003). The maximum LAI will therefore not be at the same time as the maximum reflectance index, as canopy greenness is in a non-linear saturating relationship with LAI (Keenan *et al.*, 2014). Although in-situ visual observation is supposed to capture both dimensions, we note that this method is also biased notably by the observer, their experience, the angle of view, crown identification and weather conditions. In addition, the visual spectrum of the human eye is not the same as the sensors used on UAVs. These differences between methods seem particularly important in our study, as RMSE varied between phenophases in the same season according to the method used. Understanding and comparing the relationship between phenology measurement tools and the underlying physiological event still seems to be an open question for research.

2.5.3.2 Different variance between species

Variance was also important between the different species. This is partially explained by differences in the individuals tracked, non-random subsampling determined by the visibility of the crowns from above the canopy (Differt, 2001; Ellmore *et al.*, 2006; Kawamura, 2010), and in the method's ability to track certain

species over others (Klosterman *et al.*, 2017; Toomey *et al.*, 2015; Wong *et al.*, 2022). For visual monitoring and despite our best attempts to obtain protocols adapted for each species, the variance induced by the tracking is different among species. For example, *T. occidentalis* still do not have an adapted protocol for visual monitoring in spring. Wong *et al.* (2022) also highlight the low seasonal colour variation of evergreen species. In our study, the problem concerns rather the shape of the leaves (blade vs needle-shaped leaf) than the phenology types (deciduous vs evergreen species); indeed, larger variations were found for *L. laricina* and *P. strobus*. It can also be noted that the choice of reflectance index impacts the ability to track certain species (different colours for the senescence for example), which induces additional variance in the phenology data (Yan *et al.*, 2019). It would be interesting to test the relationship between different spectral indices depending on the species (species with red or yellowing leaves) and the season, similar to the work of Klosterman *et al.* (2017). This method could allow for a better understanding of autumn phenomena, which are more difficult to monitor. As with the UAV measurements, the gap between in-situ and LAI was also very different between species, from 5 to almost 50 days. Biases in LAI measurement may be species-dependent, and due to leaf orientation and branching structure (Barclay, 2001; Licor, 2014; Niinemets, 2010). Furthermore, in the context of IDENT-MTL, the influence of surrounding plots may have produced additional errors. For example, all individuals died in the *P. resinosa* monospecific plot within one block. Yet, we measured a LAI>0 on this plot and even a temporal variation similar to other plots. Indeed, tall trees from surrounding plots benefitted from this mortality and bend over enough to fill some of the available canopy space above, influencing LAI.

The differences in variance between methods and between species in our study can also be explained by the fact that not all species experienced the same conditions. Indeed, following 14 years of growth and mortality patterns that were themselves strongly affected by diversity (Urgoiti Otazua *et al.*, 2022), species experienced a different gradient of diversity and competition and likely also of microclimate. For example, *L. decidua* individuals survived almost only in monoculture plots which prevented us from studying the effect of diversity on phenology for that species. Also, species varied along functional gradients, and those with “medium” traits experience a lower gradient of functional diversity compared to a species at “extremes” of the gradient.

2.5.3.3 Autumn

Our study also highlights more differences between methods in the autumn than in the spring. This finding is most probably related to the difficulties already noted, especially with the general lack of a definition for autumn phenophases as opposed to spring (Gallinat *et al.*, 2015; Keenan *et al.*, 2014). The difficulties in autumn monitoring can be related to multiple causes. Several physiological processes occur in the autumn, but the underlying processes are still poorly understood (Gallinat *et al.*, 2015; Liu *et al.*, 2017; Piao *et al.*, 2019). Some of these processes are visually indistinguishable, for example the chlorophyll degradation that starts before the change in colour (Jiang *et al.*, 2022; Munné-Bosch *et al.*, 2004). Using colour index only allows us to follow the middle and the end of autumnal phenology. Moreover, in autumn, there is often less contrast between the ground, the undergrowth, and the canopy and difficult weather conditions combined with the lower sun angle making for a more variable atmosphere (Delbart *et al.*, 2005). Senescence is also a phenomenon more spread out in time than spring flush and chemically complicated (Fracheboud *et al.*, 2009; Gallinat *et al.*, 2015). Currently, limitations in the understanding of fall physiology limit the ability to track and interpret data and driving factors in our study.

2.5.1 Conclusion

Our study revealed that changes in plant diversity may alter individual leaf emergence and senescence; however, these effects did not scale up to the total leaf area index at the community scale. We found diverging shifts in response to neighbourhood functional diversity and density. Altogether, our findings indicate that changes in diversity could exacerbate the phenological changes attributed to climate change we are already experiencing.

This study shines a new light on topics often neglected such as autumn phenology and the characterisation and effect of tree neighbourhoods. This is important to emphasise because studies that address the impact of diversity on phenology generally do so at the community level, which does not allow for the study of direct interactions between individuals. B-EF experiments are best adapted to community research and need adaptation to answer questions at the individual scale. This study also provides an example of what

can be achieved using UAV remotely sensed data time series with intraspecific precise measurement and also highlights the limitations of this methodology for monitoring certain species and sub-canopy individuals. To our knowledge, no study has investigated the intraspecific variability of leaf phenology at the individual scale across so many species and individuals and at such a level of precision.

Our results add another possible component to the diversity effects documented in IDENT and other BE-F experiments. Variation at the individual level, which does not seem to have an impact at the plot level, may, however, participate in the productivity, survival and overyielding already observed in mixed plots. For example, light intercepted at the start, or the end of the growing season can contribute in important ways to the total light intercepted, known as the phenological escape dynamics (Augspurger *et al.*, 2003; Gill *et al.*, 1998; Lee *et al.*, 2021b).

To better understand the influence of neighbourhood diversity on phenology, further studies are needed on the competitive drivers of intraspecific variation. Knowing how diversity and competition affect patterns of light interception and which species exhibit phenological shifts in response to biodiversity change is critical if we are going to constrain the uncertainty of future projections. Thus, biotic interactions must be considered when studying global climate change because declining diversity could be contributing to or exacerbating phenological changes attributed to rising temperatures. Our ability to predict the dynamics of new communities that emerge with global change will depend on our ability to understand species interactions.

2.6 Acknowledgements

This study was partially supported by FRQNT-ERP, MITACS Acceleration, and NSERC-Discovery grants to AP. We are grateful to all lab members, and particularly Élise Bouchard, Mégane Déziel, Jon Urgoiti Otazua, Johanna Andrea Martínez-Villa, Kaisa Rissanen, Eric Searle and Rita Sousa-Silva for fruitful scientific discussions. We also thank numerous interns for their help collecting and processing field data, especially Cameron Daoust, Raul Peixoto, Ines Diamant, Carl Lalonde-Haman, Amy Badi, Nicky Jem, and Kaila Langille.

IDENT is part of the TreeDivNet, and the design of IDENT-MTL benefitted from strong inputs by Christian Messier, Cornelia Garbe (Tobner), Dominique Gravel and Peter Reich. Lastly, we thank McGill University for access to the land where the IDENT experiment is located, and permission to fly our UAV.

2.7 Conflicts of Interest

The authors declare no conflict of interest. The funders had no role in the design of the study; in the collection, analyses, or interpretation of data; in the writing of the manuscript, or in the decision to publish the results. The use of specific equipment, software or trade names do not indicate endorsement by the authors.

CONCLUSION GÉNÉRALE

Dans ce chapitre, je vais revenir rapidement sur le but et la nature du travail réalisé durant cette maîtrise, sur quelques-uns des problèmes inhérents à mon étude ainsi que sur certains résultats les plus saillants.

À ma connaissance, mon étude est la première de cette envergure qui s'intéresse à la dimension intraspécifique de la phénologie des feuilles des arbres. Je traite en effet une grande quantité d'individus (et d'espèces), en utilisant plusieurs méthodes, au printemps ainsi qu'à l'automne. Le but de mon étude est d'explorer la dimension intraspécifique de la phénologie, encore peu étudiée, et le potentiel rôle du voisinage dans cette variation intraspécifique. Comme présenté dans le CHAPITRE 1 de ce mémoire, la variation intraspécifique est souvent négligée en phénologie, et alors qu'elle est généralement observée, elle reste parfois inexplicée. À travers l'exploration de l'effet de la diversité du voisinage, je souhaite mettre une nouvelle fois en avant l'importance de la diversité sur le fonctionnement des écosystèmes, et sur le fonctionnement des individus. Il est impératif d'approfondir les connaissances sur l'impact de la diversité sur la phénologie, sans quoi les capacités de prédiction des effets du changement climatique seront réduites.

J'ai suivi la phénologie foliaire de 19 espèces d'arbres au printemps et à l'automne dans une forêt expérimentale présentant un gradient de diversité spécifique et fonctionnelle. Le premier objectif de mon projet était de déterminer l'effet de la densité et de la diversité fonctionnelle du voisinage sur la phénologie intraspécifique des feuilles. J'ai pu déterminer que le voisinage pouvait avoir un impact sur la phénologie, en avançant ou retardant le débourrement, le développement ou la sénescence des feuilles pour les individus de certaines espèces lorsqu'ils sont entourés de plus de densité d'arbres ou de diversité fonctionnelle. L'effet mesuré est de l'ordre de quelques jours à plus d'une dizaine de jours d'avance ou de retard dans les phénophases. Certaines espèces montrent un avancement ou un retard sur les phénophases sans que nous puissions extraire un patron de réponse unique ou schéma explicatif général. Les facteurs forçants commencent à être explorés dans la littérature : ils pourraient être en rapport avec l'impact que certaines espèces peuvent avoir sur d'autres (p. ex. compétition, créent ou subissent l'ombrage, variation de disponibilité dans les nutriments, dispersion d'aérosols, et effet de microclimat). La diversité des espèces que j'ai étudiées a mis en lumière une variation dans les patrons de réponse. Il serait intéressant de prolonger ces mesures sur plusieurs saisons, au cours de plusieurs années, pour

observer la potentielle conservation des patrons de réponses dans le temps. Le second objectif de mon projet était de déterminer si l'effet mesuré sur les arbres à l'échelle individuelle s'étendait au développement de la canopée au niveau communautaire, c'est-à-dire si la variation dans la diversité fonctionnelle de la communauté entraîne une différence dans la durée de la présence des feuilles au sein de cette communauté. Les résultats de mon étude ont permis d'observer que les communautés les plus diversifiées avaient une durée de présence des feuilles (donc des dates de débourrement, développement et sénescence) similaires aux communautés les moins diversifiées. Ces résultats sont particulièrement intéressants, car ils sont contraires à ce qui était attendu à partir des théories écologiques et d'autres expérimentations similaires, mettant généralement en avant l'existence d'un effet de diversité sur la durée de présence des feuilles sur les arbres.

La dimension et le sujet de mon étude ont entraîné un travail de terrain et une préparation colossale des données pour le suivi de la phénologie, visuellement ou en UAV. Mon étude a nécessité des mois de travail assidu et minutieux, impliquant l'aide de plusieurs stagiaires. L'arrivée de la COVID-19 en mars 2020 a perturbé mon étude, au moment du début du suivi sur le terrain pour la première saison. L'annulation de l'accès au terrain au printemps 2020 a rendu impossible le suivi d'une année (saison de croissance) pleine et complète.

Parmi quelques exemples du travail important de collecte de données réalisé pour mon étude, je peux par exemple citer la collecte des données de LAI. Elle a nécessité la présence de deux personnes à chacune des prises de mesure. Le suivi visuel de la phénologie a, quant à lui, nécessité d'observer les arbres un par un à chacune des dates de suivi. La préparation des données relevées en UAV est un autre exemple du travail colossal réalisé pour mon étude. Nous avons notamment détouré et identifié cime par cime environ 1900 arbres à l'aide d'une orthomosaïque et de vérification sur le terrain. La densité des cimes à IDENT-MLT rendait impossible l'automatisation de cette tâche. La réalisation de 126 orthomosaïques à partir d'environ 550 photos par vol a également demandé un travail important de formation au logiciel *Agisoft Metashape*. Elle a nécessité un travail minutieux de traitements pour chacune d'entre elles (identification des cibles au sol, sélection des meilleures images et élimination des images trop floues...). L'utilisation

d'UAV en écologie est un défi, car elle fait appel à des compétences en géomatique, peu présentes au sein du cursus habituel en biologie. Il paraît donc important de mettre en avant la dimension interdisciplinaire du travail réalisé dans ce contexte. Le travail réalisé en UAV à IDENT-MLT pourrait resservir pour des recherches ultérieures, dans la réalisation de nouvelles orthomosaïques ou à partir de celles déjà réalisées.

La suite du traitement des données obtenues en UAV a également été un défi. En effet, le choix du capteur spectral s'est porté sur un capteur à 2 objectifs, le *Double 4K Sensor* de la marque *Sentera*. Le choix de ce capteur était lié à la pertinence des longueurs d'onde disponibles et à sa correspondance avec le budget attribué pour mon étude. Une des conséquences inattendues du choix de ce capteur a été le manque de compatibilité entre *Sentera* et *Agisoft Metashape*. Les logiciels de photogrammétrie ont des partenariats avec certains fabricants de capteurs, par exemple *Agisoft Metashape* et *MicaSense, Inc.* L'utilisation d'un capteur provenant d'une marque non-partenaire rend plus difficiles le traitement des photos et la création des orthomosaïques. Certains des processus (par exemple la calibration de la réflectance) sont automatisés par le logiciel *Agisoft Metashape* dans le cadre des traitements des données collectées avec un capteur *MicaSense, Inc.* et des cibles de réflectance *MicaSense, Inc.* Ces processus doivent être réalisés manuellement lorsque l'on utilise un capteur de la marque *Sentera*. De plus, en réalisant les corrections automatisées avec *Agisoft Metashape*, nous avons rapidement pris conscience de l'incohérence des résultats obtenus (en lien avec l'effet « *Blackbox* » évoqué dans l'article ci-dessus) et donc de la nécessité de réaliser une partie des corrections en amont de l'importation des photographies. La création du code R pour ces corrections (de calibration, de luminosité et d'exposition) a été un véritable défi à la vue du peu d'information accessible sur ce sujet (pour un.e biologiste). La création du code a permis de comprendre l'importance de ces corrections dans le cadre de mon projet. Une des suites de ce projet est donc la publication de ces codes pour les rendre disponibles pour d'autres utilisateurs.

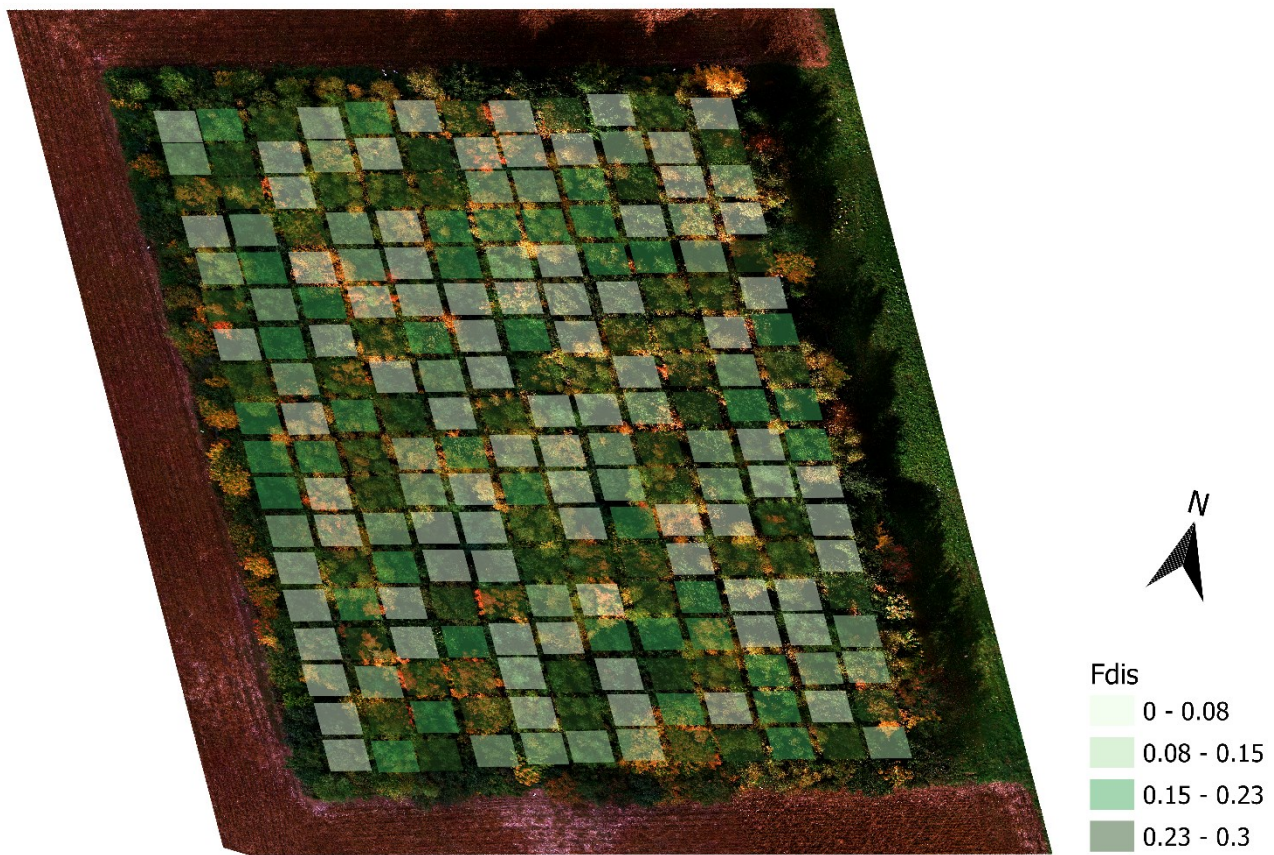
L'échelle de mon étude a aussi nécessité d'approfondir particulièrement les recherches sur les questions de voisinage. Au cours des recherches préliminaires réalisées aux débuts de mon étude, je me suis rendu rapidement compte que même si certaines études s'intéressaient à l'échelle du voisinage et de ses effets, il existait peu de littérature permettant de tenir compte des caractéristiques des voisins directs d'un

individu. Il a donc fallu approfondir les recherches sur les questions de construction d'indice de voisinage, les différentes possibilités et les conséquences de chacune d'elles sur notre interprétation du voisinage. La création d'un indice adapté pour mon étude a donc également demandé de nombreuses heures de recherche et a entraîné de nombreuses discussions au sein du laboratoire ainsi qu'avec les étudiants du laboratoire de Dominique Gravel de l'Université de Sherbrooke, qui ont accepté de prendre part aux discussions et de partager leur expertise en modélisation. L'indice créé dans le cadre de mon étude pourra être réutilisé dans d'autres recherches, notamment dans le contexte d'IDENT où la taille et la position des arbres sont connues. Cet indice est en effet particulièrement adapté en écologie fonctionnelle et dans l'étude du voisinage d'un individu. Il offre une description du voisinage qui tient compte des traits fonctionnels de la cible et de ses voisins, de leur distance et de leur taille et semble donc adapté à des recherches qui concernent le voisinage et les interactions.

Pour conclure, afin de répondre au besoin, de plus en plus reconnu, d'intégrer les interactions de voisinage dans les études de diversité ainsi que de comprendre les patrons de variabilité intraspécifique de la phénologie foliaire des arbres, mon projet de recherche avait pour but d'évaluer la variation de la phénologie causée par la diversité et la compétition du voisinage direct. Mes résultats mettent en avant l'existence d'un effet de diversité et de compétition du voisinage direct sur certaines espèces d'arbres et n'ont pas permis d'observer un effet similaire à l'échelle de la communauté. Mon étude concerne des communautés d'arbres artificielles. Ces résultats devraient être étendus temporellement et sur des communautés naturelles. Des recherches supplémentaires devraient également être menées sur les mécanismes entraînant ces variations dans la phénologie foliaire comme les microvariations environnementales et leur impact sur la photosynthèse. D'autres recherches devraient également être menées sur d'autres communautés, naturelles ou expérimentales, sur plusieurs années, pour expliquer les conditions dans lesquelles les parcelles mixtes ont une durée de présence du feuillage plus importante. Ce sont des questions intéressantes en raison de l'importance de la durée de présence des feuilles sur de nombreux processus de l'écosystème. Mon étude va venir s'ajouter à la large littérature sur l'intérêt de la diversité et l'impact de celle-ci sur le fonctionnement des individus et des écosystèmes.

ANNEXE A

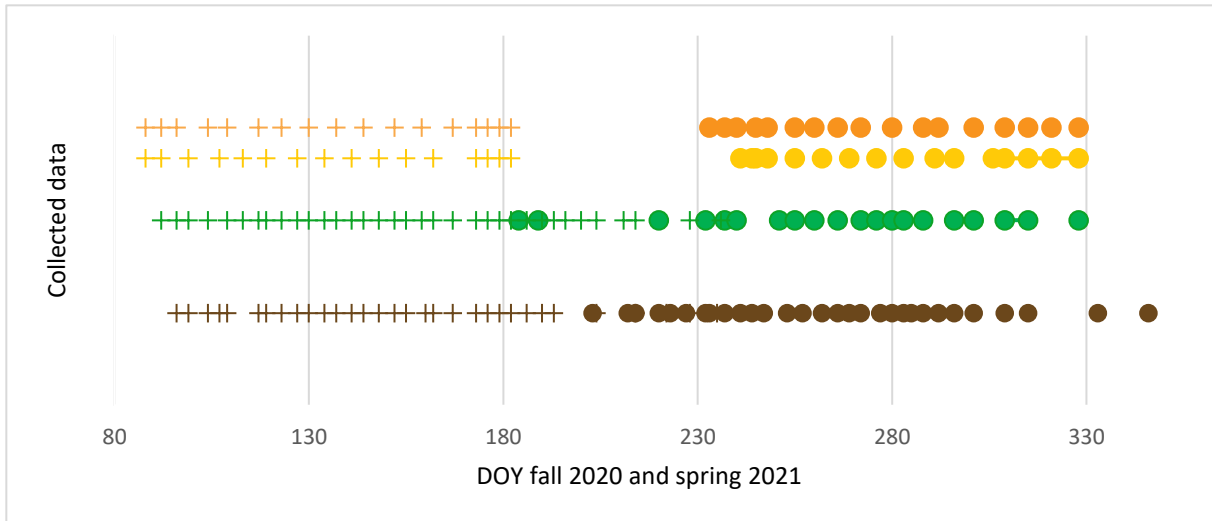
IDENT



Spatial distribution of functional dispersion ($Fdis$) by plot in the study area. The image is an orthomosaic of the entire experiment (only RGB bands) from a flight made on October 11, 2020. Made with QGIS (Team 2021).

ANNEXE B

DATE OF EACH MEASUREMENT



DOY represents the day of the year (starting from 1 January), cross indicates fall 2020 and circle spring 2021. In green, LAI measurement, in brown UAV flight, in yellow visual observation of phenology in B bloc and orange in A bloc.

ANNEXE C

LAI METHOD DETAILS

The fisheye lens of the LAI equipment was shaded with a 90° cap, and two optical fields of view rings were excluded (the 1st and the 5th) to minimise edge effect. In fall, the minimum, maximum, average, and SD of the LAI are respectively 0.46, 6.16, 3.39, and 1.13, and spring values are 0.05, 6.23, 3.11, and 1.36. These data look realistic because 6 is the maximum realistic LAI for forests (Asner *et al.*, 2003). Some limitations exist (Licor, 2014), these limitations mainly concern the inability to distinguish the leaf and the non-leaf tissue, leading to an overestimation of the forest LAI different by species. In conifer stand, LAI can be underestimated by 35–40% (Welles *et al.*, 1991). Some measurements were removed because of incoherent results due to bad LAI-2200 C manipulation (greater variability in SD, in fall DOY 220, 232, 255, and 283, in spring DOY 117, 137, 152, 196, 200, 204, and 214).

ANNEXE D

TABLE OF MODEL COEFFICIENTS

FALL

Table 3-1 - Standardised coefficient (Est.) in days from models fitted for each species and each phenophase for data from visual assessment. *N* is the number of individuals followed. *R*² of the model is presented in percentages. *P*-value (*P*) is also presented, value in bold represented *p*-value > 0.05. *R*²fix is the variance explained by the fixed effects of the model. *R*² includes both fixed and random effects, when *R*² is empty, bloc effect is null.

Species	N	Fixed effects	80%				50%				20%			
			Est.	<i>P</i>	<i>R</i> ² fix	<i>R</i> ²	Est.	<i>P</i>	<i>R</i> ² fix	<i>R</i> ²	Est.	<i>P</i>	<i>R</i> ² fix	<i>R</i> ²
ABBA	214	<i>FDneigh</i>	0,767	0,769			1,102	0,651			-4,628	<10⁻³		
		Hegy_i_index	13,493	<10⁻³	22,60%	24,7%	11,453	0,001	20,20%		0,627	0,41	11,60%	
		<i>FDneigh</i> :Hegy_i_index	-6,735	0,004			-6,117	0,004						
ACPL	92	<i>FDneigh</i>	-1,861	0,05	4,90%		-4,118	<10⁻³	16,40%	18,9%	-6,404	<10⁻³	22,20%	28,2%
		Hegy_i_index	1,276	0,271			0,256	0,831			-0,718	0,639		
ACRU	164	<i>FDneigh</i>	4,115	<10⁻³	8,40%	17,5%	3,492	<10⁻³	8,90%	17,3%	2,892	0,001	7,30%	12,1%
		Hegy_i_index	-0,432	0,63			-0,853	0,255			-1,261	0,09		
ACSA	164	<i>FDneigh</i>	0,654	0,391	3,20%	8,70%	0,462	0,457	1,20%	4,7%	0,311	0,622	0,30%	
		Hegy_i_index	1,96	0,024			0,886	0,206			-0,256	0,716		
BEAL	217	<i>FDneigh</i>	6,894	<10⁻³			7,003	<10⁻³			7,088	<10⁻³		
		Hegy_i_index	8,176	<10⁻³	16,20%	23,30%	6,7	<10⁻³	11,10%	27,7%	5,229	<10⁻³	6,30%	28,3%
		<i>FDneigh</i> :Hegy_i_index	-5,407	<10⁻³			-5,787	<10⁻³			-6,154	<10⁻³		
BEPA	381	<i>FDneigh</i>	-1,923	0,147	1,10%	2,30%	-0,794	0,455	1,10%		0,624	0,56	7,60%	7,8%
		Hegy_i_index	0,354	0,66			-1,337	0,041			-2,918	<10⁻³		
LALA	130	<i>FDneigh</i>					12,186	0,003			1,14	0,501		
		Hegy_i_index					19,077	<10⁻³	12,60%		6,414	0,006	5,70%	
		<i>FDneigh</i> :Hegy_i_index					-21,498	0,006						
PIAB	151	<i>FDneigh</i>								0,479	0,515	0,30%		
		Hegy_i_index								-0,241	0,729			
PIGL	271	<i>FDneigh</i>					-3,957	<10⁻³			-5,608	<10⁻³	22,80%	
		Hegy_i_index					-0,609	0,197	20,40%		-0,756	0,22		
PIRE	41	<i>FDneigh</i>	1,617	0,4	1,70%	18,9%	1,432	0,479	1,60%	9,4%				

		Hegy_i_index	0,534	0,925			1,564	0,793					
PIST	287	<i>FDneigh</i>	-2,355	0,002			-1,96	0,013			-1,584	0,116	
		Hegy_i_index	-1,777	0,001	11,80%	12,2%	-1,718	0,002	8,90%		-1,652	0,019	4,50%
QURO	52	<i>FDneigh</i>	4,33	0,443			1,477	0,717			-0,923	0,802	
		Hegy_i_index	4,304	0,522	3,40%		2,627	0,600	1,34%		0,701	0,874	0,10%
QURU	212	<i>FDneigh</i>	0,551	0,588			-0,329	0,668			-1,311	0,136	
		Hegy_i_index	4,139	0,004	4,20%		0,554	0,640	0,18%	0,3%	-3,02	0,015	4,10%
THOC	147	<i>FDneigh</i>									-1,097	0,463	
		Hegy_i_index									-0,01	0,994	0,50%
TICO	117	<i>FDneigh</i>	0,932	0,288			0,282	0,698			-0,521	0,507	
		Hegy_i_index	-0,925	0,142	2,90%	3,1%	-0,889	0,09	2,60%		-0,963	0,089	2,50%

Table 3-2 - Standardised coefficient (Est.) in days from models fitted for each species and each phenophase for data from fall UAV-derived phenology. *N* is the number of individuals followed by species. *R*² of the model is presented in percentages. *P*-value (*P*) is also presented, value in bold represent *p*-value > 0.05. *R*²fix is the variance explained by the fixed effects of the model. *R*² includes both fixed and random effects, when *R*² is empty, bloc effect is null.

Species	N	Fixed effects	80%				50%				20%			
			Est.	<i>P</i>	<i>R</i> ² fix	<i>R</i> ²	Est.	<i>P</i>	<i>R</i> ² fix	<i>R</i> ²	Est.	<i>P</i>	<i>R</i> ² fix	<i>R</i> ²
ACPL	82	<i>FDneigh</i>	5,484	0,013	6,76%	28,77%	1,212	0,409	0,76%	34,37%	-2,943	0,177	1,97%	21,13%
		Hegy_i_index	0,404	0,929			-0,380	0,901			-1,264	0,781		
ACRU	146	<i>FDneigh</i>					0,742	0,528	4,01%	20,83%	-0,996	0,531	0,41%	4,86%
		Hegy_i_index					-4,282	0,017			0,858	0,725		
ACSA	112	<i>FDneigh</i>	-0,662	0,724	0,51%	9,48%	-0,870	0,351	0,86%	1,15%	-0,551	0,634	2,75%	6,98%
		Hegy_i_index	2,124	0,569			-0,815	0,652			-3,897	0,090		
BEAL	103	<i>FDneigh</i>	2,572	0,271	2,42%	11,76%	2,466	0,082	4,09%	16,01%	1,227	0,781	0,96%	20,84%
		Hegy_i_index	-2,795	0,405			-1,387	0,493			-0,715	0,895		
		<i>FDneigh:Hegy_i_index</i>									1,878	0,803		
BEPA	481	<i>FDneigh</i>	3,440	0,047	1,02%	10,85%	3,695	<10⁻³	3,50%	17,30%	3,972	<10⁻³	2,62%	6,71%
		Hegy_i_index	3,834	0,072			2,708	0,011			1,599	0,239		
LALA	154	<i>FDneigh</i>	3,392	0,373	2,76%	5,68%	-1,134	0,613	0,33%	0,59%	-5,545	0,084	3,44%	5,04%
		Hegy_i_index	14,134	0,043			1,532	0,709			-10,997	0,061		
PIST	40	<i>FDneigh</i>					-4,332	0,665	7,30%	10,86%	-1,162	0,902	0,16%	0,79%
		Hegy_i_index					13,165	0,121			1,520	0,852		
QURO	44	<i>FDneigh</i>	5,212	0,177	4,26%	21,77%	-1,910	0,329	5,29%	10,91%	-9,166	0,007	22,85%	28,95%
		Hegy_i_index	1,577	0,765			-2,707	0,318			-7,426	0,102		
QURU	200	<i>FDneigh</i>	-2,502	0,008	4,90%	11,10%	-2,841	<10⁻³	7,35%	22,10%	-3,155	0,021	2,45%	10,71%
		Hegy_i_index	-4,413	0,018			-2,829	0,040			-1,177	0,662		
TICO	69	<i>FDneigh</i>	-8,995	0,001	18,06%	23,94%	-0,632	0,656	1,61%	20,53%	7,356	0,010	9,10%	18,79%
		Hegy_i_index	5,798	0,339			3,299	0,341			-0,364	0,957		

SPRING

Table 3-3 - Standardised coefficient (Est.) in days from models fitted for each species and each phenophase for data from spring visual assessment phenology. *N* is the number of individuals followed by species. *R*² of the model is presented in percentages. *P*-value (*P*) is also presented, value in bold represent *p*-value > 0.05. *R*²fix is the variance explained by the fixed effects of the model. *R*² includes both fixed and random effects, when *R*² is empty, bloc effect is null.

Species	N	Fixed effects	20%				50%				80%			
			Est.	<i>P</i>	<i>R</i> ² fix	<i>R</i> ²	Est.	<i>P</i>	<i>R</i> ² fix	<i>R</i> ²	Est.	<i>P</i>	<i>R</i> ² fix	<i>R</i> ²
ABBA	212	<i>FDneigh</i>	-2,034	0,001			2,505	0,079			4,553	0,005		
		Hegy_i_index	0,277	0,592	5,37%	7,11%	6,177	0,002	7,37%	8,40%	8,481	<10⁻³	7,06%	
		<i>FDneigh</i> :Hegy_i_index					-3,562	0,003			-4,854	<10⁻³		
ACPL	105	<i>FDneigh</i>	-1,125	0,177	4,48%		-1,355	0,068	7,28%	9,90%	-1,634	0,046	7,06%	18,37%
		Hegy_i_index	-1,515	0,130			-1,709	0,056			-1,829	0,062		
ACRU	157	<i>FDneigh</i>	0,283	0,814	1,69%	4,43%	-1,126	0,196			-2,779	0,007		
		Hegy_i_index	1,689	0,114			0,662	0,393	1,36%		-0,535	0,555	5,13%	
ACSA	150	<i>FDneigh</i>	1,888	0,007	4,62%	53,02%								
		Hegy_i_index	-1,825	0,029										
BEAL	226	<i>FDneigh</i>	1,882	0,001			1,530	<10⁻³			-0,919	0,333		
		Hegy_i_index	-1,334	0,010	5,66%	41,19%	-1,584	<10⁻³	10,20%	51,88%	-3,343	<10⁻³	12,11%	32,16%
		<i>FDneigh</i> :Hegy_i_index									1,830	0,014		
LALA	118	<i>FDneigh</i>	0,764	0,713			13,305	0,004			4,249	0,027		
		Hegy_i_index	7,954	0,005	6,17%	14,49%	20,331	<10⁻³	13,80%		7,349	0,004	8,47%	10,09%
		<i>FDneigh</i> :Hegy_i_index					-21,859	0,013						
PIGL	219	<i>FDneigh</i>	-0,779	0,026	2,39%	3,11%	-1,211	<10⁻³			-1,610	<10⁻³	6,81%	6,88%
		Hegy_i_index	0,351	0,271			0,192	0,519	5,99%	6,80%	0,048	0,898		
PIRU	121	<i>FDneigh</i>	0,733	0,262	4,91%	6,18%	-0,536	0,312	3,66%	3,77%	-1,687	0,006	6,78%	
		Hegy_i_index	0,789	0,168			1,002	0,035			1,174	0,034		
PIST	278	<i>FDneigh</i>	-4,820	<10⁻³	43,52%		-5,914	<10⁻³	48,71%	52,48%				
		Hegy_i_index	-2,521	<10⁻³			-2,285	<10⁻³						

QURO	52	<i>FDneigh</i>	-0,835	0,668									
		Hegy_i_index	1,302	0,585	0,71%								
QURU	202	<i>FDneigh</i>	-2,987	<10⁻³	9,39%								
		Hegy_i_index	-0,876	0,371									
TICO	126	<i>FDneigh</i>	-1,460	0,019	20,10%	25,74%							
		Hegy_i_index	-2,538	<10⁻³									

Table 3-4 - Standardised coefficient (Est) in days from models fitted for each species and each phenophase for data from spring UAV-derived phenology. *N* is the number of individuals followed by species. *R*² of the model is presented in percentages. *P*-value (*P*) is also presented, value in bold represent *p*-value > 0.05. *R*²fix is the variance explained by the fixed effects of the model. *R*² includes both fixed and random effects, when *R*² is empty, bloc effect is null.

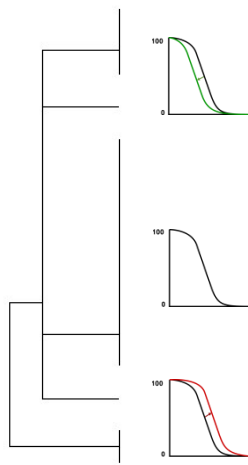
Species	N	Fixed effects	20%				50%				80%			
			Est.	<i>P</i>	<i>R</i> ² fix	<i>R</i> ²	Est.	<i>P</i>	<i>R</i> ² fix	<i>R</i> ²	Est.	<i>P</i>	<i>R</i> ² fix	<i>R</i> ²
ACPL	79	<i>FDneigh</i>	-3,274	0,003			-1,613	0,006						
		Hegy_i_index	-2,512	0,280	9,87%	22,49%	-1,083	0,390	8,43%	19,52%				
ACRU	127	<i>FDneigh</i>	-2,397	0,016			-0,831	0,156			0,902	0,175		
		Hegy_i_index	3,751	0,014	9,60%	14,82%	2,146	0,018	5,96%	18,71%	0,587	0,564	1,72%	13,45%
ACSA	116	<i>FDneigh</i>	-1,583	0,025										
		Hegy_i_index	-1,680	0,224	4,74%									
BEAL	114	<i>FDneigh</i>	0,767	0,378			0,496	0,368						
		Hegy_i_index	-0,690	0,576	1,30%		-0,437	0,591	1,27%	10,89%				
BEPA	506	<i>FDneigh</i>	0,880	0,281			0,478	0,340						
		Hegy_i_index	1,236	0,215	0,40%	1,62%	0,774	0,208	0,38%					
LALA	162	<i>FDneigh</i>	4,024	0,010			-2,629	0,347			-1,713	0,506		
		Hegy_i_index	12,504	<10⁻³	11,20%	16,89%	-0,684	0,846	15,94%	22,00%	-5,303	0,103	14,29%	20,43%
		<i>FDneigh</i> :Hegy_i_index					16,547	0,010			14,634	0,013		
QURO	49	<i>FDneigh</i>					-2,050	0,147			-0,027	0,980		
		Hegy_i_index					2,642	0,168	5,86%	23,04%	-1,388	0,360	1,68%	15,57%
QURU	213	<i>FDneigh</i>					-1,655	0,001			1,981	<10⁻³		
		Hegy_i_index					1,225	0,227	6,34%	14,47%	1,840	0,011	12,95%	14,85%
TICO	69	<i>FDneigh</i>	3,348	0,044			1,344	0,127			-0,891	0,099		
		Hegy_i_index	1,679	0,655	5,86%		0,809	0,691	3,40%	5,95%	-1,127	0,381	3,41%	31,45%

ANNEXE E

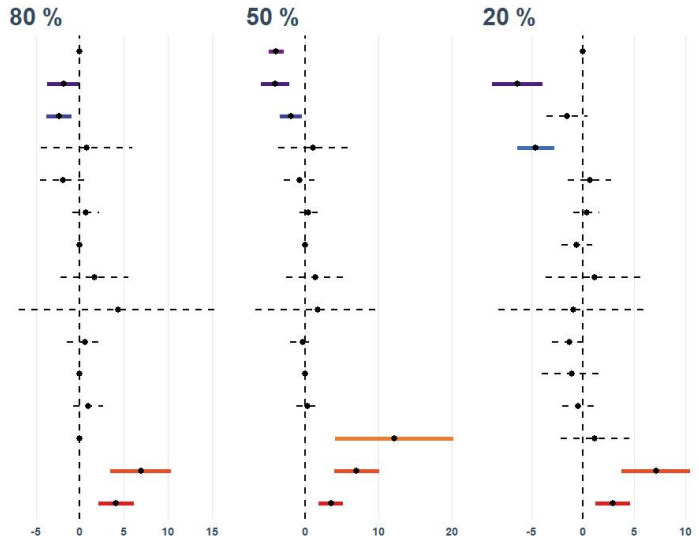
MODEL COEFFICIENTS – PROFILE BY SPECIES

FALL

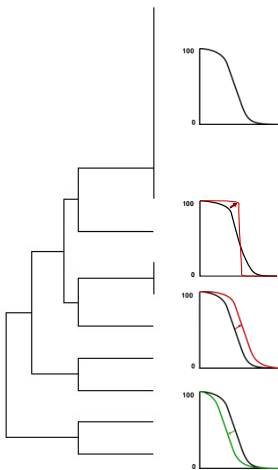
Effets of FD_{neigh} on species from fall visual assessment models



PIGL
ACPL
PIST
ABBA
BEPA
ACSA
PIAB
PIRE
QURO
QURU
THOC
TICO
LALA
BEAL
ACRU



Effets of $Hegy_i_index$ on species from fall visual assessment models



ACRU
ACPL
PIAB
PIRE
QURO
THOC
TICO
PIGL
QURU
ACSA
ABBA
LALA
BEAL
PIST
BEPA

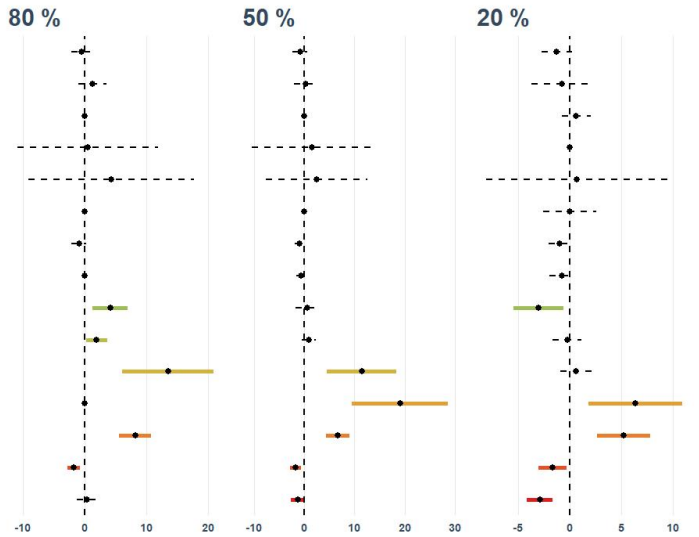
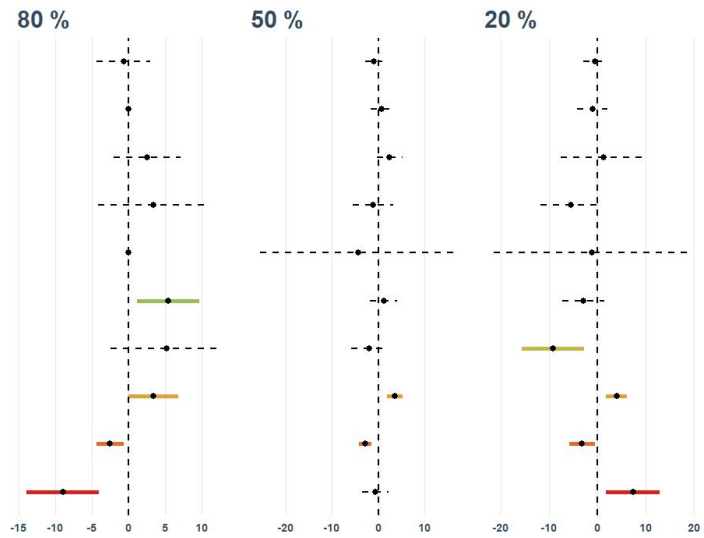
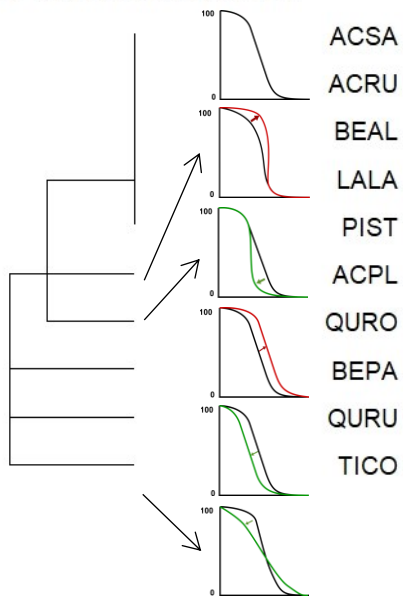


Figure 3-1 - Regression coefficients from functional dispersion and competitive models fitted separately by species and by phenophases. Parameter estimates represent: (a) Coefficient for FD_{neigh} (b) Coefficient for $Hegy_i_index$. On the left, species group by response type, illustration by type of profile. Points denote average estimates, line denote 95% confident intervals.

Effets of FD_{neigh} on species from fall UAV-derived index models



Effets of $Hegy_i_index$ on species from fall UAV-derived index models

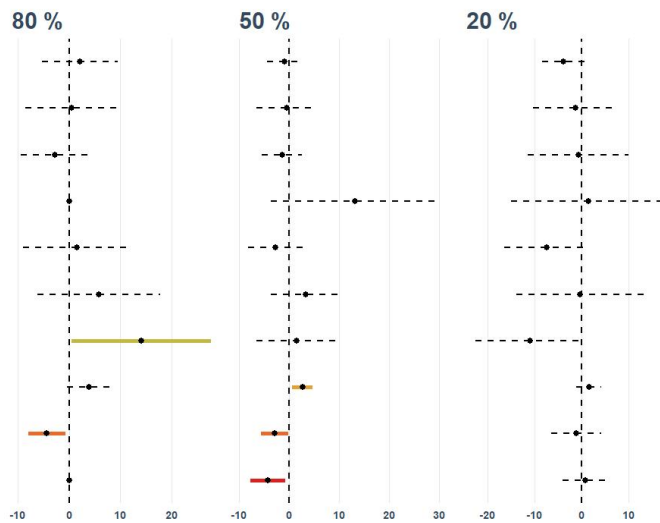
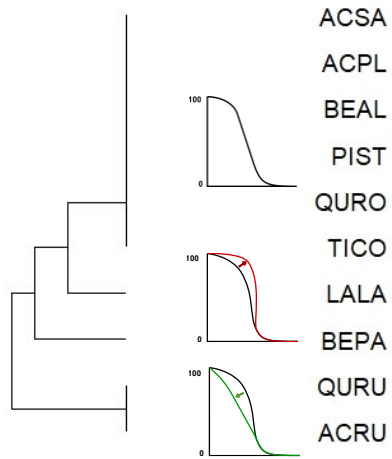
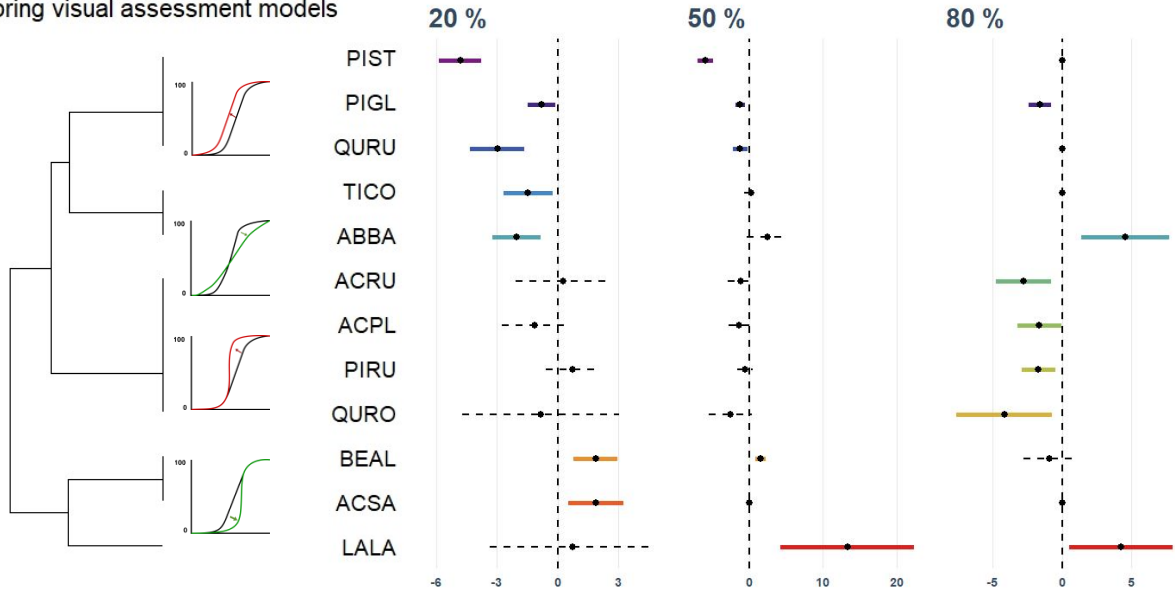


Figure 3-2 - Regression coefficients from functional dispersion and competitive models fitted separately by species and by phenophases. Parameter estimates represent: (a) Coefficient for FD_{neigh} (b) Coefficient for $Hegy_i_index$. On the left, species group by response type, illustration by type of profile. Points denote average estimates, line denote 95% confident intervals.

SPRING

Effets of FD_{neigh} on species from spring visual assessment models



Effets of $Hegy_i_index$ on species from spring visual assessment models

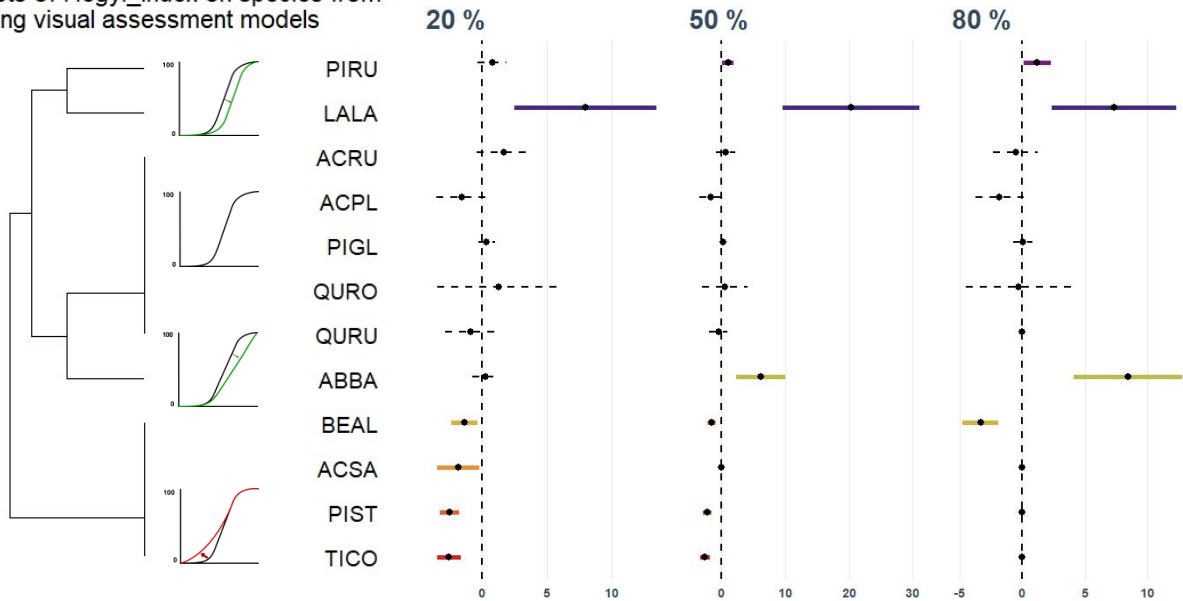
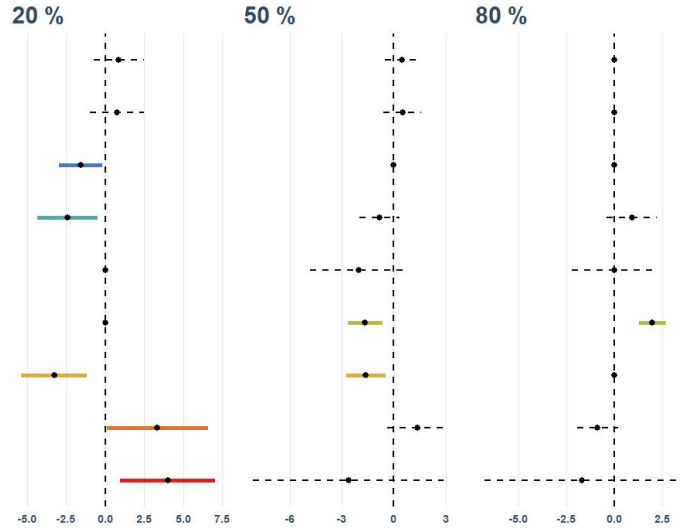
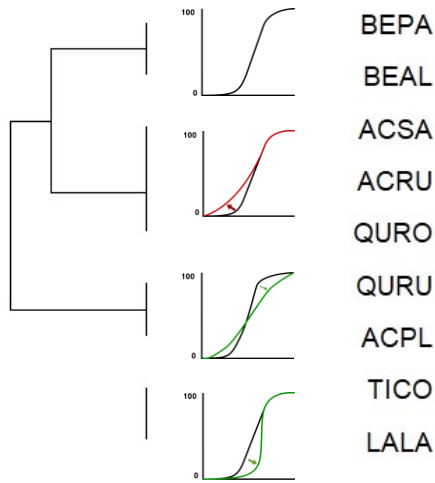


Figure 3-3 - Regression coefficients from functional dispersion and competitive models fitted separately by species and by phenophases. Parameter estimates represent: (a) Coefficient for FD_{neigh} (b) Coefficient for $Hegy_i_index$. On the left, species group by response type, illustration by type of profile. Points denote average estimates, line denote 95% confident intervals.

Effets of FD_{neigh} on species from spring UAV-derived index models



Effets of $Hegy_i_index$ on species from spring UAV-derived index models

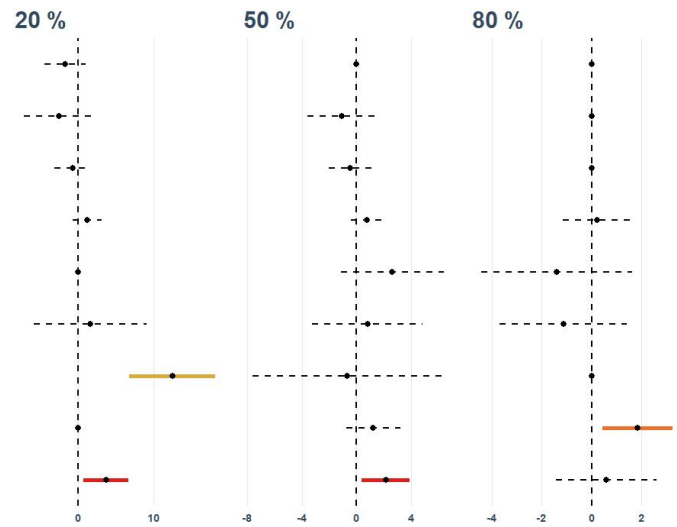
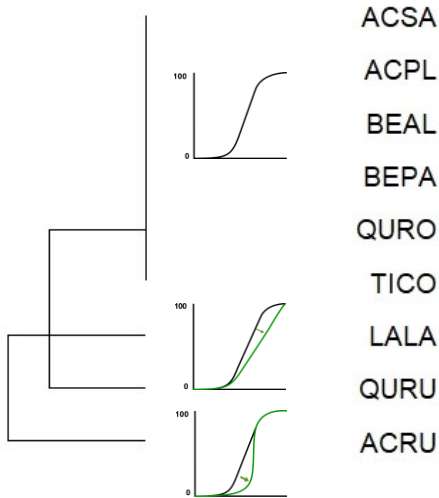


Figure 3-4 - Regression coefficients from functional dispersion and competitive models fitted separately by species and by phenophases. Parameter estimates represent: (a) Coefficient for FD_{neigh} (b) Coefficient for $Hegy_i_index$. On the left, species group by response type, illustration by type of profile. Points denote average estimates, lines denote 95% confident intervals.

ANNEXE F

CURVE

Table 3-5 - Statistics R^2 and number of individuals (or plots) between the measured points and the calculated curve by species and methods.

	FALL						SPRING					
	LAI		VISUAL		UAV		LAI		VISUAL		UAV	
	n	R^2	n	R^2	n	R^2	n	R^2	n	R^2	n	R^2
ABBA	4	0.94	214	0.99			4	0.94	213	0.98		
ACPL	4	0.88	96	0.99	86	0.87	4	0.96	104	0.99	87	0.97
ACRU	4	0.92	167	1	147	0.9	4	0.94	159	0.99	145	0.95
ACSA	4	0.93	164	1	116	0.92	4	0.96	156	0.97	121	0.96
BEAL	4	0.92	217	0.99	116	0.93	4	0.94	228	0.98	118	0.96
BEPA	4	0.9	392	0.99	495	0.88	4	0.91	386	0.98	515	0.94
LALA	4	0.88	132	0.99	165	0.76	4	0.93	122	0.98	163	0.92
PIAB	4	0.95	151	1			4	0.92	150	0.98		
PIGL	4	0.95	271	0.99			4	0.86	221	0.98		
PIOM	4	0.9	31	1			4	0.94	32	0.98		
PIRE	4	0.9	41	1			4	0.92	44	0.96		
PIRU	4	0.93	104	1			4	0.92	121	0.97		
PIST	4	0.93	287	0.99	41	0.87	4	0.95	278	0.96	69	0.92
QURO	4	0.88	52	0.95	48	0.8	4	0.94	56	0.99	50	0.96
QURU	4	0.88	215	0.99	210	0.9	4	0.93	204	0.99	213	0.98
THOC	4	0.93	147	0.99								
TICO	4	0.92	120	0.99	72	0.88	4	0.96	127	0.99	71	0.95

Note: This table shows that the curve-fitting approach with sigmoidal n/s models works well to describe the data collected. The data collected by the UAV-derived index, particularly in the fall, are the least well represented by the curves. See Table 2-1 for species names correspondence.

APPENDICE A

LITTERATURE USED FOR TRAIT DATA

REFERENCE	SLA	LDMC	FF	Amax	LCN	LNP	LL	Nmass	SM	WD
IDENT-MLT (unpublished data)	1035	1030	1059							
Adler PB, R Salguero Gomez, A Compagnoni, JS Hsu, J Ray Mukherjee, C Mbeau Ache, M Franco (2014) Functional traits explain variation in plant life history strategies. PNAS 111 (2) 740-745. doi : 10.1073/pnas.1315179111							2	2	2	2
Adriaenssens S. (2012). Dry deposition and canopy exchange for temperate tree species under high nitrogen deposition. PhD thesis, Ghent University, Ghent, Belgium, 209p.								22		
Atkin OK, KJ Bloomfield, PB Reich, MG Tjoelker, GP Asner, D Bonal, G Bšnisch, M Bradford, LA Cernusak, EG Cosio, D Creek, KY Crous, T Domingues, JS Dukes, JJG Egerton, JR Evans, GD Farquhar, NM Fyllas, PPG Gauthier,... J Zaragoza Castells (2015) Global variability in leaf respiration among plant functional types in relation to climate and leaf traits. New Phytologist DOI: 10.1111/nph.13253				43				44		
Auger, S., Shipley, B. (2012): Interspecific and intraspecific trait variation along short environmental gradients in an old growth temperate forest. Journal of Vegetation Science. DOI: 1111/j.1654-1103.2012.01473.x								177		
Bauer, G.A., Berntson, G.M. and Bazzaz, F.A. (2001), Regenerating temperate forests under elevated CO2 and nitrogen deposition: comparing biochemical and stomatal limitation of photosynthesis. New Phytologist, 152: 249 266. https://doi.org/10.1046/j.0028-646X.2001.00255.x								5		
Beaulieu, J., T. Doerksen, S. Ciment, J. MacKay, et J. Bousquet. Accuracy of Genomic Selection Models in a Large Population of Open Pollinated Families in White Spruce. Heredity 113, n4 (octobre 2014): 343-52. https://doi.org/10.1038/hdy.2014.36 .										1693
B. Choat, S. Jansen, T. J. Brodribb, H. Cochard, S. Delzon, R. Bhaskar, S. J. Bucci, T.S. Feild, S.M. Gleason, U.G. Hacke, A.L. Jacobsen, F. Lens, H. Maherali, J.M. Vilalta, S. Mayr, M. Mencuccini, P. J. Mitchell, A. Nardini, J. Pittermann, ... Amy E. Zanne (2012) Global convergence in the vulnerability of forests to drought. Nature 491:752 755 doi:10.1038/nature11688				3						36
Castro Diez, P., J. P. Puyravaud, J. H. C. Cornelissen, and P. Villar Salvador. 1998. Stem anatomy and relative growth rate in seedlings of a wide range of woody plant species and types. Oecologia 116:57-66.										5
Chave, J., D. Coomes, S. Jansen, S. L. Lewis, N. G. Swenson, and A. E. Zanne. 2009. Towards a world wide wood economics spectrum. Ecology Letters 12:351-366.										30
Cornelissen, J. H. C. 1996. An experimental comparison of leaf decomposition rates in a wide range of temperate plant species and types. Journal of Ecology 84:573-582.								5		
Cornelissen, J. H. C., B. Cerabolini, P. Castro Diez, P. Villar Salvador, G. Montserrat Marti, J. P. Puyravaud, M. Maestro, M. J. A. Werger, and R. Aerts. 2003. Functional traits of woody plants:								22	4	8

correspondence of species rankings between field adults and laboratory-grown seedlings? <i>Journal of Vegetation Science</i> 14:311-322.				
Cornelissen, J. H. C., H. M. Quested, D. Gwynn Jones, R. S. P. Van Logtestijn, M. A. H. De Beus, A. Kondratyuk, T. V. Callaghan, and R. Aerts. 2004. Leaf digestibility and litter decomposability are related in a wide range of subarctic plant species and types. <i>Functional Ecology</i> 18:779-786.		2		
Cornelissen, J. H. C., P. C. Diez, and R. Hunt. 1996. Seedling growth, allocation and leaf attributes in a wide range of woody plant species and types. <i>Journal of Ecology</i> 84:755-765.			4	
Cornwell, W. K., J. H. C. Cornelissen, K. Amatangelo, E. Dorrepaal, V. T. Eviner, O. Godoy, S. E. Hobbie, B. Hoorens, H. Kurokawa, N. Pérez Harguindeguy, H. M. Quested, L. S. Santiago, D. A. Wardle, I. J. Wright, R. Aerts, S. D. Allison, P. van Bodegom, V. Brovkin, A. Chatain, T. V. Callaghan, ... M. Westoby. 2008. Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide. <i>Ecology Letters</i> 11:1065-1071.		11		
Craine, J. M., A. J. Elmore, M. P. M. Aidar, M. Bustamante, T. E. Dawson, E. A. Hobbie, A. Kahmen, M. C. Mack, K. K. McLauchlan, A. Michelsen, G. B. Nardoto, L. H. Pardo, J. Penuelas, P. B. Reich, E. A. G. Schuur, W. D. Stock, P. H. Templer, R. A. Virginia, J. M. Welker, and I. J. Wright. 2009. Global patterns of foliar nitrogen isotopes and their relationships with climate, mycorrhizal fungi, foliar nutrient concentrations, and nitrogen availability. <i>New Phytologist</i> 183:980-992.		592		
Diaz, S., J. G. Hodgson, K. Thompson, M. Cabido, J. H. C. Cornelissen, A. Jalili, G. Montserrat-Martí, J. P. Grime, F. Zarrinkamar, Y. Asri, S. R. Band, S. Basconcelo, P. Castro-Diez, G. Funes, B. Hamzehee, M. Khoshnevi, N. Perez-Harguindeguy, M. C. Perez-Rontom, F. A. Shirvany, ... M. R. Zak. 2004. The plant traits that drive ecosystems: Evidence from three continents. <i>Journal of Vegetation Science</i> 15:295-304.		2	2	
Fahey, T.J., Battles, J.J. and Wilson, G.F. (1998), Responses of early successional northern hardwood forests to changes in nutrient availability. <i>Ecological Monographs</i> , 68: 183-212. https://doi.org/10.1890/0012-9615		2		
Falster DS, Remko A. Duursma, M.I. Ishihara, D. R. Barneche, R. G. FitzJohn, A. Voehammar, M. Aiba, M. Ando, N. Anten, M. J. Aspinwall, J. L. Baltzer, C. Baraloto, M. Battaglia, J. J. Battles, B.B.Lamberty, M. van Breugel, J. Camac, ... R. A. York. 2015. BAAD: a biomass and allometry database for woody plants. <i>Ecology</i> 96:1445. http://dx.doi.org/10.1890/14-1889.1		156		61
Fitter, A. H. and H. J. Peat 1994. The Ecological Flora Database. <i>Journal of Ecology</i> 82:415-425.		2	4	4
Freschet, G. T., J. H. C. Cornelissen, R. S. P. van Logtestijn, and R. Aerts. 2010. Evidence of the plant economics spectrum in a subarctic flora. <i>Journal of Ecology</i> 98:362-373.	1		1	
Garnier, E., S. Lavorel, P. Ansquer, H. Castro, P. Cruz, J. Dolezal, O. Eriksson, C. Fortunel, H. Freitas, C. Golodets, K. Grigulis, C. Jouany, E. Kazakou, J. Kigel, M. Kleyer, V. Lehsten, J. Leps, T. Meier, R.			3	3

Pakeman, ... M. P. Zarovali. 2007. Assessing the effects of land use change on plant traits, communities and ecosystem functioning in grasslands: A standardized methodology and lessons from an application to 11 European sites. <i>Annals of Botany</i> 99:967-985.				
Green, W. 2009. USDA PLANTS Compilation, version 1, 09 02 02. (http://bricol.net/downloads/data/PLANTSdatabase/) NRCS: The PLANTS Database (http://plants.usda.gov , 1 Feb 2009). National Plant Data Center: Baton Rouge, LA 70874-74490 USA.				16
Harmon, M. E., Woodall, C. W., Fasth, B., Sexton, J., Yatkov, M.. 2011. Differences between standing and downed dead tree wood density reduction factors: A comparison across decay classes and tree species. Res. Pap. NRS v15. Newtown Square, PA: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Northern Research Station. 40 p.				14
https://www.researchgate.net/figure/Growth-ring-width-percentage-of-the-late-wood-and-oven-dry-wood-density_tbl3_326312463				7
Jenkins, J. C., Chojnacky, D. C., Heath, L. S. & Birdsey, R. A. Comprehensive Database of Diameter based Biomass Regressions for North American Tree Species General Technical Report NE-319, http://www.nrs.fs.fed.us/pubs/6725 (USDA Forest Service, Northeastern Research Station, 2004)				14
Kattge, J., W. Knorr, T. Raddatz, and C. Wirth. 2009. Quantifying photosynthetic capacity and its relationship to leaf nitrogen content for global scale terrestrial biosphere models. <i>Global Change Biology</i> 15:976-991.	46	10	192	
Kerkhoff, A. J., W. F. Fagan, J. J. Elser, and B. J. Enquist. 2006. Phylogenetic and growth form variation in the scaling of nitrogen and phosphorus in the seed plants. <i>American Naturalist</i> 168:E103-E122.		21	21	
Kleyer, M., R. M. Bekker, I. C. Knevel, J. P. Bakker, K. Thompson, M. Sonnenschein, P. Poschlod, J. M. van Groenendael, L. Klimes, J. Klimesova, S. Klotz, G. M. Rusch, Hermy, M. , D. Adriaens, G. Boedeltje, B. Bossuyt, A. Dannemann, P. Endels, L. Götzenberger, ... B. Peco. 2008. The LEDA Traitbase: a database of life history traits of the Northwest European flora. <i>Journal of Ecology</i> 96:1266-1274.				11 10
Kühn, I., W. Durka, and S. Klotz. 2004. BiolFlor - a new plant trait database as a tool for plant invasion ecology. <i>Diversity and Distribution</i> 10 363–365.				10
Laughlin, D. C., J. J. Leppert, M. M. Moore, and C. H. Sieg. 2010. A multi trait test of the leaf heigh seed plant strategy scheme with 133 species from a pine forest flora. <i>Functional Ecology</i> 24:493-501.				3
Laurin, C. (2012). Identification of candidate plant species for the restoration of newly created uplands in the subarctic: a functional ecology approche. Laurentian University, School of Graduate Studies.				1
Leaf bacterial diversity mediates plant diversity and ecosystem function relationships			19	
Lei, T. T., et M. J. Lechowicz. Shade Adaptation and Shade Tolerance in Saplings of Three Acer Species from Eastern North America. <i>Oecologia</i> 84, n2 (septembre 1990): 224-28. https://doi.org/10.1007/BF00318275 .				1

Lei, T.T.: Functional Design and Shade Adaptation in Acer Species. Ph.D. Thesis. McGill University, Montreal 1992.		3	3
Liebergesell M, Reu B, Stahl U, Freiberg M, Welk E, Kattge J, Cornelissen JHC, Penuelas J, Wirth C (2016) Functional Resilience against Climate Driven Extinctions - Comparing the Functional Diversity of European and North American Tree Floras. PLoS ONE 11(2): e0148607. doi:10.1371/journal.pone.0148607	18		16 18
Limpens, Juul, Emily van Egmond, Bingxi Li, et Milena Holmgren. Do Plant Traits Explain Tree Seedling Survival in Bogs? Functional Ecology 28, n1 (1 fevrier 2014): 283 90. https://doi.org/10.1111/1365-2435.12148.			3
Lukeš, P., Stenberg, P., Rautiainen, M., Möttus, M., Vanhatalo, K.M. Optical properties of leaves and needles for boreal tree species in Europe (2013) Remote Sensing Letters, 4 (7), pp. 667–676	44	44	
Maire V, Wright IJ, Prentice IC, Batjes NH, Bhaskar R, van Bodegom PM, Cornwell WK, Ellsworth D, Niinemets, Ordóñez A, Reich PB, Santiago LS (2015) Data from: Global effects of soil and climate on leaf photosynthetic traits and rates. Dryad Digital Repository. http://dx.doi.org/10.5061/dryad.j42m7	72	64	
Marco Moretti and Colin Legg (2009) Combining plant and animal traits to assess community functional responses to disturbance. Ecography 32 : 299 309. doi : 10.1111/j.1600-0587.2008.05524.x			1
Markwardt, L.J., Wilson, T.R.C. 1935. Strength and related properties of woods grown in the United States. USDA Tech. Bull. 479. Madison WI: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Forest Products Laboratory. 479 p.			10
Medlyn, B. E., F W. Badeck, D. G. G. De Pury, C. V. M. Barton, M. Broadmeadow, R. Ceulemans, P. De Angelis, M. Forstreuter, M. E. Jach, S. Kellomski, E. Laitat, M. Marek, S. Philippot, A. Rey, J. Strassmeyer, K. Laitinen, R. Liozon, B. Portier, P. Roberntz, ... P. G. Jarvis. 1999. Effects of elevated CO2 on photosynthesis in European forest species: a meta analysis of model parameters. Plant, Cell and Environment 22:1475-1495.		219	
Milla & Reich 2011 Annals of Botany 107: 455D465, 2011.			2
Mitchell, K. A., P. V. Bolstad, et J. M. Vose. Interspecific and Environmentally Induced Variation in Foliar Dark Respiration among Eighteen Southeastern Deciduous Tree Species. Tree Physiology 19, n 13 (1 novembre 1999): 861 70. https://doi.org/10.1093/treephys/19.13.861.			6
Moles, A. T., D. S. Falster, M. R. Leishman, and M. Westoby. 2004. Small seeded species produce more seeds per square metre of canopy per year, but not per individual per lifetime. Journal of Ecology 92:384-396.			36
Neuschulz, E. L., T. Mueller, M. Schleuning & K. Böhning Gaese (2016) Pollination and seed dispersal are the most threatened processes of plant regeneration. Scientific Reports 6, Article number: 29839			5

Niinemets, U. 2001. Global scale climatic controls of leaf dry mass per area, density, and thickness in trees and shrubs. <i>Ecology</i> 82:453-469.		30	
Ogaya, R. and J. Penuelas. 2003. Comparative field study of <i>Quercus ilex</i> and <i>Phillyrea latifolia</i> : photosynthetic response to experimental drought conditions. <i>Environmental and Experimental Botany</i> 50:137-148.		341	47
Ordóñez, J. C., P. M. van Bodegom, J. P. M. Witte, R. P. Bartholomeus, J. R. van Hal, and R. Aerts. 2010. Plant Strategies in Relation to Resource Supply in Mesic to Wet Environments: Does Theory Mirror Nature <i>American Naturalist</i> 175:225-239.	13	13	12
Paine CET, Amisshah L, Auge H, Baraloto C, Baruffol M, Bourland N, Bruelheide H, Dainou K, de Gouvenain RC, Doucet J L, Doust SJ, Fine PV a, Fortunel C, Haase J, Holl KD, Jactel H, Li X, Kitajima K, Koricheva J, ... Hector A (2015) Globally, functional traits are weak predictors of juvenile tree growth, and we do not know why. <i>Journal of Ecology</i> , 103, 978–989. DOI: 10.1111/1365-2745.12401		15	13
Paula, S., M. Arianoutsou, D. Kazanis, Ç. Tavsanoğlu, F. Lloret, C. Buhk, F. Ojeda, B. Luna, J. M. Moreno, A. Rodrigo, J. M. Espelta, S. Palacio, B. Fernández Santos, P. M. Fernandes, and J. G. Pausas. 2009. Fire related traits for plant species of the Mediterranean Basin. <i>Ecology</i> 90:1420.			4
Pierce S., Brusa G., Vagge I., Cerabolini B.E.L. (2013) Allocating CSR plant functional types: the use of leaf economics and size traits to classify woody and herbaceous vascular plants. <i>Functional Ecology</i> , 27(4): 1002-1010		3	
Reich, P. B., J. Oleksyn, and I. J. Wright. 2009. Leaf phosphorus influences the photosynthesis-nitrogen relation: a cross-biome analysis of 314 species. <i>Oecologia</i> 160:207-212.	2328	550	11
Reich, P. B., M. G. Tjoelker, K. S. Pregitzer, I. J. Wright, J. Oleksyn, and J. L. Machado. 2008. Scaling of respiration to nitrogen in leaves, stems and roots of higher land plants. <i>Ecology Letters</i> 11:793-801.		344	
Reich, P.B., Kloeppel, B.D., Ellsworth, D.S., and Walters, M.B. 1995. Different photosynthesis nitrogen relations in deciduous hardwood and evergreen coniferous tree species. <i>Oecologia</i> , 104: 24-30.	15	15	
Rinne, Katja T., Tiina Rajala, Krista Peltoniemi, Janet Chen, Aino Smolander, et Raisa Mkip. Accumulation Rates and Sources of External Nitrogen in Decaying Wood in a Norway Spruce Dominated Forest. <i>Functional Ecology</i> 31, n 2 (1 fevrier 2017): 530-41. https://doi.org/10.1111/1365-2435.12734 .			1
Royal Botanical Gardens KEW. 2008. Seed Information Database (SID). Version 7.1. Available from: http://data.kew.org/sid/ (May 2008).		126	
Savi T, Tintner J, Da Sois L, Grabner M, Petit G, Rosner S (2019) The potential of mid infrared spectroscopy for prediction of wood density and vulnerability to embolism in woody angiosperms. <i>Tree Physiol</i> (in press). https://doi.org/10.1093/treephys/tpy112			1
Scharenbroch, B. C. (2011). Urban Trees for Carbon Sequestration. <i>Carbon Sequestration in Urban Ecosystems</i> , 121-138. doi:10.1007/978-94-007-2366-5_6			17

Scherer Lorenzen, M., Schulze, E. D., Don, A., Schumacher, J. & Weller, E. (2007) Exploring the functional significance of forest diversity: A new long term experiment with temperate tree species (BIOTREE). <i>Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics</i> , 9, 53-70.							18	
Smith, N. G. and Dukes, J. S. (2017), LCE: leaf carbon exchange data set for tropical, temperate, and boreal species of North and Central America. <i>Ecology</i> , 98: 2978. doi:10.1002/ecy.1992							138	127
unpub.	83	925	4	2313	9	6		
USDA Forest Service. 1999. Wood handbook- Wood as an engineering material. Gen. Tech. Rep. FPL 113. Madison WI: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Forest Products Laboratory. 463 p.								12
Vergutz, L., S. Manzoni, A. Porporato, R.F. Novais, and R.B. Jackson. 2012. A Global Database of Carbon and Nutrient Concentrations of Green and Senesced Leaves. Data set. Available online [http://daac.ornl.gov] from Oak Ridge National Laboratory Distributed Active Archive Center, Oak Ridge, Tennessee, U.S.A. http://dx.doi.org/10.3334/ORNLDAAAC/1106								127
Walker, A.P. 2014. A Global Data Set of Leaf Photosynthetic Rates, Leaf N and P, and Specific Leaf Area. Data set. [http://daac.ornl.gov] from Oak Ridge National Laboratory Distributed Active Archive Center, Oak Ridge, Tennessee, USA. http://dx.doi.org/10.3334/ORNLDAAAC/1224								51
Walters, Michael B, et Peter B Reich. Seed size, nitrogen supply, and growth rate affect tree seedling survival in deep shade. <i>Ecology</i> 81, n 7 (2000): 1887-1901.								7
White, M. A., P. E. Thornton, S. W. Running, and R. R. Nemani. 2000. Parameterization and sensitivity analysis of the BIOME BGC terrestrial ecosystem model: Net primary production controls. <i>Earth Interactions</i> 4:1-85.							36	
Willis, C. G., M. Halina, C. Lehman, P. B. Reich, A. Keen, S. McCarthy, and J. Cavender Bares. 2010. Phylogenetic community structure in Minnesota oak savanna is influenced by spatial extent and environmental variation. <i>Ecography</i> 33:565-577.							11	11
Wilson K., D. Baldocchi, P. Hanson (2000) Spatial and seasonal variability of photosynthetic parameters and their relationship to leaf nitrogen in a deciduous forest. <i>Tree Physiology</i> 20, 565 578								14
Wirth, C. and J. W. Lichstein. 2009. The imprint of species turnover on old growth forest carbon balances - insights from a trait based model of forest dynamics. Pages 81 113 in C. Wirth, G. Gleixner, and M. Heimann, editors. <i>Old Growth Forests: Function, Fate and Value</i> . Springer, New York, Berlin, Heidelberg.								80
Wright, I. J., P. B. Reich, M. Westoby, D. D. Ackerly, Z. Baruch, F. Bongers, J. CavenderBares, T. Chapin, J. H. C. Cornelissen, M. Diemer, J. Flexas, E. Garnier, P. K. Groom, J. Gulias, K. Hikosaka, B. B. Lamont, T. Lee, W. Lee, C. Lusk, J. J. Midgley, M. L. Navas, U. Niinemets, J. Oleksyn, N. Osada, H. Poorter, P. Poot, L. Prior, V. I. Pyankov, C. Roumet, S. C. Thomas, M. G. Tjoelker, E. J. Veneklaas, and R. Villar. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. <i>Nature</i> 428:821-827.	30		24	21				49

Wyka TP, Oleksyn J, Zytkowski R, Karolewski P, Jagodziński AM, Reich PB. Responses of leaf structure and photosynthetic properties to intra-canopy light gradients: a common garden test with four broadleaf deciduous angiosperm and seven evergreen conifer tree species. <i>Oecologia</i> . 2012 Sep;170(1):11-24. doi: 10.1007/s00442-012-2279-y. Epub 2012 Feb 16. PMID: 22349756; PMCID: PMC3422461.		4
Yahan Chen, Wenxuan Han, Luying Tang, Zhiyao Tang and Jingyun Fang 2011 Leaf nitrogen and phosphorus concentrations of woody plants differ in responses to climate, soil and plant growth form. <i>Ecography</i> 34, doi : 10.1111/j.1600-0587.2011.06833.x	1	1
Yguel B., Bailey R., Tosh N.D., Vialatte A., Vasseur C., Vitrac X., Jean F. & Prinzing A. (2011). Phytophagy on phylogenetically isolated trees: why hosts should escape their relatives. <i>Ecol. Lett.</i> , 14, 1117-1124.	179	179
Zanne, A. E., G. Lopez Gonzalez, D. A. Coomes, J. Ilic, S. Jansen, S. L. Lewis, R. B. Miller, N. G. Swenson, M. C. Wiemann, and J. Chave. 2009 Global wood density database. Dryad:Identifier: http://hdl.handle.net/10255/dryad.10235 .		21

APPENDICE B

RADIOMETRIC CORRECTIONS

Compensation de l'exposition

```
##### PACKAGE #####
library(exifr)
##### ANALYSE #####
tempfolder <- list.dirs(path = "*/",recursive = TRUE)
#Récupérer seulement les dossiers de calibration
tempfolder <- tempfolder[grep("/RGB|/NIR",tempfolder,value=FALSE)]
#Et seulement les fichiers qui ne sont pas déjà corrigés
tempfolder <- tempfolder[- grep("/Corrected_Photo$",tempfolder,value=FALSE)]

#'
#' r raster image (input for the calculation)
#' f Fnumber
#' e Exposure time
#' k ISO speed rating
#'
#' Exposure compensated raster
#'
#Pour chaque dossier de calibration
for (i in 1: length(tempfolder)) {
  # Set the working directory au dossier de calibration
  setwd(tempfolder[i])
  Dataset <- data.frame(Photos=character(),
                        Facteur_Correction=as.numeric(),
                        stringsAsFactors=FALSE)

  #Dans chaque fichier, s'il y a déjà des fichiers csv
  #Alors je considère que la calibration est faite et je passe au dossier suivant en indiquant
  un message
  #"Already done"
  if (length(list.files(pattern = "ExposureCompensation.csv$")) == 0 &
      length(list.files(pattern = ".jpg$")) != 0) {
    #Je fais la liste de tous les fichiers dans le dossier de calibration
    temp <- list.files(pattern = "*.jpg$",recursive = TRUE)
    #Je récupère le nom des fichiers sous forme de liste
    data_names <- vector("list",length(temp))
    for (n in 1 : length(temp)) {data_names[n] <- strsplit(temp[n], split=".jpg")}

    for (m in 1:length(temp)) {
      ExposureC <- read_exif(temp[m])

      #Correction de l'exposition
      Correction_factor <- ExposureC$FNumber^2/(ExposureC$ExposureTime*ExposureC$ISO*10)

      Dataset[nrow(Dataset)+1,] <- c(temp[m],Correction_factor)
    }
    write.csv(Dataset,"ExposureCompensation.csv", row.names = FALSE)
  } else {print("Already done")}
  print(tempfolder[i])
}
}
```

Calibration

```
##### NOTE #####
#Données de calibration du Sentera
#Red :                650nm -- W 0.87196 -- LG 0.26290 -- DG 0.19854 -- BT
0.01937
#Green :              548nm -- W 0.86478 -- LG 0.26273 -- DG 0.19274 -- BT
0.01970
#Blue :               446nm--W 0.78671 -- LG 0.24728 -- DG 0.18221--BT 0.02015
#Red Edge:           720nm--W 0.87012 -- LG 0.26248 -- DG 0.21095--BT 0.01946
#Near Infrared (NIR): 840nm -- W 0.86252 -- LG 0.27549 -- DG 0.22837 -- BT 0.02146

##### PACKAGE #####
library(raster)
library(reshape2)
library(Rmisc)
library(ggplot2)

#Ce script me permet de dessiner le contour de mes panels de MAPIR, je n'applique
#aucune correction sur les photos précédemment. J'ai donc les facteurs de correction
#par photo en brut sans les premières corrections de lumière et d'exposition.

#J'utilise 3 panneaux de la cible de calibration, gris clair, gris foncé et noir.
#Je réalise la calibration sur quelques photos avant et après le vol, sur les photos RGB et
NIR/RE
#Pour chacun des panneaux

##### ANALYSE RGB #####

tempfolder <- list.dirs(path = "*/",recursive = TRUE)
tempfolder <- tempfolder[grep("RGB/Calibration$",tempfolder,value=FALSE)] ### RGB PUIS NIR

for (i in 1: length(tempfolder)) {
  setwd(tempfolder[i])
  if (length(list.files(pattern = "*.jpg.csv$")) == 0) {
    temp <- list.files(pattern = "*.jpg$",recursive = TRUE)
    data_names <- vector("list",length(temp))

    #Pour chaque fichier .jpg, je note juste le nom de la photo sans le .jpg
    for (i in 1 : length(temp)) {data_names[i] <- strsplit(temp[i], split=".jpg")}

    ##### Light Grey
    #####

    SumDNDdata <- NA #Dataset vide

    for (i in 1:length(temp)) { #Pour chacune des images

      Calibration <- stack(temp[i]) #Je l'enregistre dans un dataset Calibration
      plotRGB(Calibration) #Ouverture dans plot
```



```

Calibration <- raster::select(Calibration) #permet la sélection dans Plot d'un carré pour
"zoomer" sur la zone intéressante
plotRGB(Calibration) #Ouverture du zoom dans plot

cut <- drawPoly() #Dessin d'un polygone sur le zoom dont j'extrahs les coordonnées
shapefile(cut,file=paste("ShapeLG", temp[i],".shp", sep = ""),overwrite=TRUE) #Je
sauvegarde les coordonnées du panel qui m'intéresse
DNDData <- extract(Calibration,cut) #J'extrahs les valeurs de DN pour la zone qui
m'intéresse
write.csv(DNDData,file=paste("DNDDataLG", temp[i],".csv", sep = ""),row.names = FALSE) #Je
sauvegarde les DN total de la zone
DNDData <- melt(DNDData, variable.name="Band", value.name = "DN")
DNDData<- summarySE(DNDData, measurevar="DN", groupvars="Var2") #Je résume les données avec
le nombre de pixels
#la moyenne des DN, SD, SE et CI
write.csv(DNDData,file=paste("SummaryDNDDataLG", temp[i],".csv", sep = ""),row.names = FALSE)
SumDNDData <- rbind(SumDNDData,DNDData) #Je stocke les valeurs dans un seul dataset qui
accumule les données
}

write.csv(SumDNDData,file="SummaryDNDDataLG.csv",row.names = FALSE)
SumDNDData = SumDNDData[-1,]

Facteur_Correction_Red <-
0.26290/mean(SumDNDData$DN[grep(".1$",SumDNDData$Var2,value=FALSE)]) #Rouge
Facteur_Correction_Green <-
0.26273/mean(SumDNDData$DN[grep(".2$",SumDNDData$Var2,value=FALSE)]) #Vert
Facteur_Correction_Blue <-
0.24728/mean(SumDNDData$DN[grep(".3$",SumDNDData$Var2,value=FALSE)]) #Bleu

#Je fais le calcul du facteur de correction par longueur d'onde puis je sauve le facteur de
correction par type de panel

name<- c("Facteur_Correction_Red","Facteur_Correction_Green","Facteur_Correction_Blue")
value<- c(Facteur_Correction_Red,Facteur_Correction_Green,Facteur_Correction_Blue)
Facteur_CorrectionLG<- data.frame(name, value)

write.csv(Facteur_CorrectionLG,file="Facteur_CorrectionLG.csv",row.names = FALSE)

##### Dark Grey #####

#Similaire avec la partie précédente
temp <- list.files(pattern = "*.jpg$",recursive = TRUE)
data_names <- vector("list",length(temp))

for (i in 1 : length(temp)) {data_names[i] <- strsplit(temp[i], split=".jpg")}

SumDNDData <- NA
for (i in 1:length(temp)) {
  Calibration <- stack(temp[i])
  plotRGB(Calibration)
  Calibration <-raster::select(Calibration)

```

```

plotRGB(Calibration)
cut <- drawPoly()
shapefile(cut,file=paste("ShapeDG", temp[i],".shp", sep = ""),overwrite=TRUE)
DNDData <- extract(Calibration,cut)
write.csv(DNDData,file=paste("DNDDataDG", temp[i],".csv", sep = ""),row.names = FALSE)
DNDData <- melt(DNDData, variable.name="Band", value.name = "DN") #Puts all the values in
one column
DNDData<- summarySE(DNDData, measurevar="DN", groupvars="Var2")
write.csv(DNDData,file=paste("SummaryDNDDataDG", temp[i],".csv", sep = ""),row.names =
FALSE)
SumDNDData <- rbind(SumDNDData,DNDData)
}

write.csv(SumDNDData,file="SummaryDNDDataDG.csv",row.names = FALSE)
SumDNDData = SumDNDData[-1,]

Facteur_Correction_Red <-
0.19854/mean(SumDNDData$DN[grep(".1$",SumDNDData$Var2,value=FALSE)])
Facteur_Correction_Green <-
0.19274/mean(SumDNDData$DN[grep(".2$",SumDNDData$Var2,value=FALSE)])
Facteur_Correction_Blue <-
0.182215/mean(SumDNDData$DN[grep(".3$",SumDNDData$Var2,value=FALSE)])

name <- c("Facteur_Correction_Red","Facteur_Correction_Green","Facteur_Correction_Blue")
value <- c(Facteur_Correction_Red,Facteur_Correction_Green,Facteur_Correction_Blue)
Facteur_CorrectionLG <- data.frame(name, value)

write.csv(Facteur_CorrectionLG,file="Facteur_CorrectionDG.csv",row.names = FALSE)

##### Dark #####

temp <- list.files(pattern = "*.jpg$",recursive = TRUE)
data_names <- vector("list",length(temp))

for (i in 1 : length(temp)) {data_names[i] <- strsplit(temp[i], split=".jpg")}

SumDNDData <- NA
for (i in 1:length(temp)) {
  Calibration <- stack(temp[i])
  plotRGB(Calibration)
  Calibration <-raster::select(Calibration)
  plotRGB(Calibration)
  cut <- drawPoly()
  shapefile(cut,file=paste("ShapeD", temp[i],".shp", sep = ""),overwrite=TRUE)
  DNDData <- extract(Calibration,cut)
  write.csv(DNDData,file=paste("DNDDataD", temp[i],".csv", sep = ""),row.names = FALSE)
  DNDData <- melt(DNDData, variable.name="Band", value.name = "DN") #Puts all the values in
one column
  DNDData<- summarySE(DNDData, measurevar="DN", groupvars="Var2")
  write.csv(DNDData,file=paste("SummaryDNDDataD", temp[i],".csv", sep = ""),row.names =
FALSE)
  SumDNDData <- rbind(SumDNDData,DNDData)
}

```

```

write.csv(SumDNDData,file="SummaryDNDDataD.csv",row.names = FALSE)
SumDNDData = SumDNDData[-1,]

Facteur_Correction_Red <-
0.01937/mean(SumDNDData$DN[grepl(".1$",SumDNDData$Var2,value=FALSE)]) #Rouge
Facteur_Correction_Green <-
0.01970/mean(SumDNDData$DN[grepl(".2$",SumDNDData$Var2,value=FALSE)])
Facteur_Correction_Blue <-
0.02015/mean(SumDNDData$DN[grepl(".3$",SumDNDData$Var2,value=FALSE)])

name<-c("Facteur_Correction_Red","Facteur_Correction_Green","Facteur_Correction_Blue")
value<-c(Facteur_Correction_Red,Facteur_Correction_Green,Facteur_Correction_Blue)
Facteur_CorrectionLG<- data.frame(name, value)

write.csv(Facteur_CorrectionLG,file="Facteur_CorrectionD.csv",row.names = FALSE)
} else {print("Already done")} #Si présence de csv dans le dossier
}
remove(i, temp, name, value, cut, DNDData,Calibration, data_names, Facteur_CorrectionLG,
Facteur_Correction_Blue, tempfolder,Facteur_Correction_Green,Facteur_Correction_Red)
##### ANALYSE RGB/end #####

```

Calcul de la calibration sur les images avec l'exposition corrigée

```

##### PACKAGE #####
library(sf)

##### ANALYSE RGB #####

tempfolder <- list.dirs(path = "*/",recursive = TRUE)
tempfolder <- tempfolder[grepl("RGB/Calibration$",tempfolder,value=FALSE)] ## RGB puis NIR

for (m in 1: length(tempfolder)) {
  setwd(tempfolder[m])

  temp <- list.files(pattern = "*.jpg$",recursive = TRUE)
  data_names <- vector("list",length(temp))

  for (n in 1 : length(temp)) {data_names[n] <- strsplit(temp[n], split=".jpg")}

  Exposure_Compensation <- read.csv("ExposureCompensation.csv")

  SumDNDDataLG <- NA
  SumDNDDataDG <- NA
  SumDNDDataD <- NA

  for (i in 1 : length(temp)) {
    OriginalPhoto <- stack(temp[i])

```

```

OriginalPhoto <-
OriginalPhoto*Exposure_Compensation$Facteur_Correction[Exposure_Compensation$Photos == temp[i]]

cut <- st_read(paste("ShapeLG", temp[i], ".shp", sep = ""))

DNDData <- extract(OriginalPhoto,cut) #J'extrais les valeurs de DN pour la zone qui
m'intéresse
DNDData <- melt(DNDData, variable.name="Band", value.name = "DN") #Puts all the values in one
column
DNDData<- summarySE(DNDData, measurevar="DN", groupvars="Var2") #Je résume les données avec
le nombre de pixels
SumDNDDataLG <- rbind(SumDNDDataLG,DNDData) #Je stocke les valeurs dans un seul dataset qui
accumule les données

cut <- st_read(paste("ShapeDG", temp[i], ".shp", sep = ""))

DNDData <- extract(OriginalPhoto,cut)
DNDData <- melt(DNDData, variable.name="Band", value.name = "DN")
DNDData<- summarySE(DNDData, measurevar="DN", groupvars="Var2")
SumDNDDataDG <- rbind(SumDNDDataDG,DNDData)

cut <- st_read(paste("ShapeD", temp[i], ".shp", sep = ""))

DNDData <- extract(OriginalPhoto,cut)
DNDData <- melt(DNDData, variable.name="Band", value.name = "DN")
DNDData<- summarySE(DNDData, measurevar="DN", groupvars="Var2")

SumDNDDataD <- rbind(SumDNDDataD,DNDData) #Je stocke les valeurs dans un seul dataset qui
accumule les données
}

write.csv(SumDNDDataLG,file="Calibrated_SummaryDNDDataLG.csv",row.names = FALSE) #Je
sauvegarde le résumé de toutes les moyennes de DN
write.csv(SumDNDDataDG,file="Calibrated_SummaryDNDDataDG.csv",row.names = FALSE)
write.csv(SumDNDDataD,file="Calibrated_SummaryDNDDataD.csv",row.names = FALSE)

Facteur_Correction_Red <-
0.26290/mean(SumDNDDataLG$DN[grepl(".1$",SumDNDDataLG$Var2,value=FALSE)])
Facteur_Correction_Green <-
0.26273/mean(SumDNDDataLG$DN[grepl(".2$",SumDNDDataLG$Var2,value=FALSE)])
Facteur_Correction_Blue <-
0.24728/mean(SumDNDDataLG$DN[grepl(".3$",SumDNDDataLG$Var2,value=FALSE)])

name<-c("Facteur_Correction_Red","Facteur_Correction_Green","Facteur_Correction_Blue")
value<-c(Facteur_Correction_Red,Facteur_Correction_Green,Facteur_Correction_Blue)
Facteur_CorrectionLG <- data.frame(name, value)
write.csv(Facteur_CorrectionLG,file="Calibrated_Facteur_CorrectionLG.csv",row.names =
FALSE)

Facteur_Correction_Red <-
0.19854/mean(SumDNDDataDG$DN[grepl(".1$",SumDNDDataDG$Var2,value=FALSE)])
Facteur_Correction_Green <-
0.19274/mean(SumDNDDataDG$DN[grepl(".2$",SumDNDDataDG$Var2,value=FALSE)])

```

```

Facteur_Correction_Blue <-
0.182215/mean(SumDNDDataDG$DN[grep(".3$",SumDNDDataDG$Var2,value=FALSE)])

name<- c("Facteur_Correction_Red","Facteur_Correction_Green","Facteur_Correction_Blue")
value<- c(Facteur_Correction_Red,Facteur_Correction_Green,Facteur_Correction_Blue)
Facteur_CorrectionDG <- data.frame(name, value)
write.csv(Facteur_CorrectionDG,file="Calibrated_Facteur_CorrectionDG.csv",row.names =
FALSE)

Facteur_Correction_Red <-
0.01937/mean(SumDNDDataD$DN[grep(".1$",SumDNDDataD$Var2,value=FALSE)])
Facteur_Correction_Green <-
0.01970/mean(SumDNDDataD$DN[grep(".2$",SumDNDDataD$Var2,value=FALSE)])
Facteur_Correction_Blue <-
0.02015/mean(SumDNDDataD$DN[grep(".3$",SumDNDDataD$Var2,value=FALSE)])

name<- c("Facteur_Correction_Red","Facteur_Correction_Green","Facteur_Correction_Blue")
value<- c(Facteur_Correction_Red,Facteur_Correction_Green,Facteur_Correction_Blue)
Facteur_CorrectionD <- data.frame(name, value)
write.csv(Facteur_CorrectionD,file="Calibrated_Facteur_CorrectionD.csv",row.names = FALSE)
#Je sauvegarde le résumé de toutes les moyennes de DN

remove(Facteur_CorrectionD,Facteur_CorrectionDG,Facteur_CorrectionLG,SumDNDDataD,SumDNDDataDG,Sum
DNDDataLG)
}
remove(i, n, m, Exposure_Compensation, tempfolder,Solar_Elevaion, data_names,
OriginalPhoto,Solar_corrected_Photo,Exposure_corrected_Photo)
rm(list=ls())

```

Application des corrections

```

##### RGB #####

tempfolder <- list.dirs(path ="/",recursive = TRUE)
tempfolder <- tempfolder[grep("/RGB$",tempfolder,value=FALSE)] ###RGB puis NIR

m <- 1
for (m in 1: length(tempfolder)) {

setwd(tempfolder[m])
if(file.exists(paste0(tempfolder[m], "/Corrected_Photo"))){print("done")} else {

#Je récupère les corrections
Exposure_Compensation <- read.csv("ExposureCompensation.csv",stringsAsFactors = FALSE)

#Puis le dossier avec la calibration
tempfolderCalib <- list.dirs(path ="E:/Orane_drone_sauvegarde/Drone_automne/",recursive = TRUE)
tempfolderCalib <- tempfolderCalib[grep(tempfolder[m],tempfolderCalib,value=FALSE)]

```

```

setwd(tempfolderCalib[2])

Facteur_CorrectionLG <- read.csv("Calibrated_Facteur_CorrectionLG.csv")
Facteur_CorrectionDG <- read.csv("Calibrated_Facteur_CorrectionDG.csv")
Facteur_CorrectionD <- read.csv("Calibrated_Facteur_CorrectionD.csv")

Correction_Blue <-
mean(Facteur_CorrectionD$value[Facteur_CorrectionD$name=="Facteur_Correction_Blue"],Facteur_CorrectionDG$value[Facteur_CorrectionDG$name=="Facteur_Correction_Blue"],Facteur_CorrectionLG$value[Facteur_CorrectionLG$name=="Facteur_Correction_Blue"])
Correction_Red <-
mean(Facteur_CorrectionD$value[Facteur_CorrectionD$name=="Facteur_Correction_Red"],Facteur_CorrectionDG$value[Facteur_CorrectionDG$name=="Facteur_Correction_Red"],Facteur_CorrectionLG$value[Facteur_CorrectionLG$name=="Facteur_Correction_Red"])
Correction_Green <-
mean(Facteur_CorrectionD$value[Facteur_CorrectionD$name=="Facteur_Correction_Green"],Facteur_CorrectionDG$value[Facteur_CorrectionDG$name=="Facteur_Correction_Green"],Facteur_CorrectionLG$value[Facteur_CorrectionLG$name=="Facteur_Correction_Green"])

setwd('..')

#SolarCorrection <- mean(cos(Solar_Elevation[,1]))

temp <- list.files(pattern = "*.jpg$")

#Ouvrir toutes photos dans R

for (n in 1:length(temp)) {
  OriginalPhoto <- brick(temp[n])
  if(temp[n] %in% Exposure_Compensation$Photos) { OriginalPhoto <-
OriginalPhoto*as.numeric(Exposure_Compensation$Facteur_Correction[Exposure_Compensation$Photos
== temp[n]])} else {mean(Exposure_Compensation$Facteur_Correction)}

  OriginalPhoto[[1]] <- OriginalPhoto[[1]] * Correction_Red
  OriginalPhoto[[2]] <- OriginalPhoto[[2]] * Correction_Green
  OriginalPhoto[[3]] <- OriginalPhoto[[3]] * Correction_Blue

  dir.create(file.path(tempfolder[m], "Corrected_Photo"), showWarnings = FALSE)
  setwd(file.path(tempfolder[m], "Corrected_Photo"))

  jpeg(paste(temp[n]), height=3000, width=4000, units='px', quality=100)
  plotRGB(OriginalPhoto,scale = max(maxValue(OriginalPhoto)), maxpixels=12000000)
  dev.off()

  setwd('..')
}
print(tempfolder[m])
}
}

```

Application des EXIF sur les images corrigées

```
library(exifr) #On windows it is needed to install strawberry http://strawberryperl.com/

tempfolder <- list.dirs(path = "*/",recursive = TRUE)
tempfolder <- tempfolder[grepl("RGB/Corrected_Photo$",tempfolder,value=FALSE)] ###RGB puis NRIR

#Pour chaque dossier de calibration
for (m in 1: length(tempfolder)) {

  # Set the working directory au dossier de calibration
  setwd(tempfolder[m])

  temp <- list.files(pattern = "*IMG",recursive = TRUE)
  ExposureC1 <- read_exif(temp[25])

  setwd('.')

  if(ncol(ExposureC1)<30){

    for (n in 1 : length(temp)) {

      #EXIF_DATA <- read_exif(temp[n])
      #setwd(tempfolder[m])

      T.img.H <- (paste0("-tagsfromfile ", "'",getwd(),"/",temp[n], "'",
                        " -all:all-makernotes -make -model -P-overwrite_original
", "'",tempfolder[m],"/",temp[n], "'"))

      exiftool_call(T.img.H) #Copy the exifs to the new imgs
    }
  } else {print(tempfolder[m])}
}
```

BIBLIOGRAPHIE

- Aasen, H. et Bolten, A. (2018). Multi-temporal high-resolution imaging spectroscopy with hyperspectral 2D imagers – From theory to application. *Remote Sensing of Environment*, 205, 374-389. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2017.10.043>
- Agisoft, L. (2018). Agisoft metashape user manual, Professional edition, Version 1.5. Agisoft LLC, St. Petersburg, Russia, from https://www.agisoft.com/pdf/metashape-pro_1_5_en.pdf, accessed June, 2, 2019.
- Ahmed, S., Nicholson, C. E., Muto, P., Perry, J. J. et Dean, J. R. (2021). The Use of an Unmanned Aerial Vehicle for Tree Phenotyping Studies. *Separations*, 8(9), 160. <https://www.mdpi.com/2297-8739/8/9/160>
- Ahrends, H. E., Brügger, R., Stöckli, R., Schenk, J., Michna, P., Jeanneret, F., . . . Eugster, W. (2008). Quantitative phenological observations of a mixed beech forest in northern Switzerland with digital photography. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 113(G4). <https://doi.org/10.1029/2007jg000650>
- Ahrends, H. E., Etzold, S., Kutsch, W. L., Stoeckli, R., Brügger, R., Jeanneret, F., . . . Eugster, W. (2009). Tree phenology and carbon dioxide fluxes: Use of digital photography for process-based interpretation at the ecosystem scale. *Climate Research*, 39, 261-274. <https://doi.org/10.3354/cr00811>
- Albaugh, T. J., Allen, H. L., Stape, J. L., Fox, T. R., Rubilar, R. A. et Price, J. W. (2012). Intra-annual nutrient flux in Pinus taeda. *Tree Physiology*, 32(10), 1237-1258. <https://doi.org/10.1093/treephys/tps082>
- Ali, A., Lin, S.-L., He, J.-K., Kong, F.-M., Yu, J.-H. et Jiang, H.-S. (2019). Tree crown complementarity links positive functional diversity and aboveground biomass along large-scale ecological gradients in tropical forests. *Science of The Total Environment*, 656, 45-54. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.11.342>
- Ampoorter, E., Barbaro, L., Jactel, H., Baeten, L., Boberg, J., Carnol, M., . . . Allan, E. (2020). Tree diversity is key for promoting the diversity and abundance of forest-associated taxa in Europe. *Oikos*, 129(2), 133-146. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/oik.06290>
- Arend, M., Gessler, A. et Schaub, M. (2015, 09/28). The influence of the soil on spring and autumn phenology in European beech. *Tree Physiology*, 36, tpv087. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpv087>
- Asner, G. P., Scurlock, J. M. O. et A. Hicke, J. (2003). Global synthesis of leaf area index observations: implications for ecological and remote sensing studies. *Global Ecology and Biogeography*, 12(3), 191-205. <https://doi.org/https://doi.org/10.1046/j.1466-822X.2003.00026.x>
- Augspurger, C. K. (2009). Spring 2007 warmth and frost: phenology, damage and refoilation in a temperate deciduous forest. *Functional Ecology*, 23(6), 1031-1039. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2009.01587.x>
- Augspurger, C. K. et Bartlett, E. A. (2003). Differences in leaf phenology between juvenile and adult trees in a temperate deciduous forest. *Tree Physiol*, 23(8), 517-525. <https://doi.org/10.1093/treephys/23.8.517>
- Baeten, L., Bruelheide, H., van der Plas, F., Kambach, S., Ratcliffe, S., Jucker, T., . . . Scherer-Lorenzen, M. (2019). Identifying the tree species compositions that maximize ecosystem functioning in European forests. *Journal of Applied Ecology*, 56(3), 733-744. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/1365-2664.13308>
- Baldocchi, D., Falge, E., Gu, L., Olson, R., Hollinger, D., Running, S., . . . Evans, R. (2001). FLUXNET: A new tool to study the temporal and spatial variability of ecosystem-scale carbon dioxide, water vapor, and energy flux densities. *Bulletin of the American Meteorological Society*, 82(11), 2415-2434.

- Barclay, H. J. (2001). Distribution of leaf orientations in six conifer species. *Canadian Journal of Botany*, 79(4), 389-397. <https://doi.org/10.1139/b01-014>
- Baruffol, M., Schmid, B., Bruelheide, H., Chi, X., Hector, A., Ma, K., . . . Niklaus, P. (2013). Biodiversity promotes tree growth during succession in subtropical forest. *PLOS ONE*, 8, e81246. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0081246>
- Bates, D. (2008). *Using lme4: Mixed-Effects Modeling in R*.
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B. et Walker, S. (2015). Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1), 1 - 48. <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>
- Baty, F., Ritz, C., Charles, S., Brutsche, M., Flandrois, J.-P. et Delignette-Muller, M.-L. (2015). A Toolbox for Nonlinear Regression in R: The Package nlstools. *Journal of Statistical Software*, 66(5), 1 - 21. <https://doi.org/10.18637/jss.v066.i05>
- Beil, I., Kreyling, J., Meyer, C., Lemcke, N. et Malyshev, A. V. (2021). Late to bed, late to rise – warmer autumn temperatures delay spring phenology by delaying dormancy. *Global Change Biology*, 27(22), 5806-5817. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/gcb.15858>
- Berni, J. J. A., Zarco-Tejada, P. J., Suarez, L. et Fereres, E. (2009). Thermal and narrowband multispectral remote sensing for vegetation monitoring from an unmanned aerial vehicle. *IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing*, 47(3), 722-738. <https://doi.org/10.1109/TGRS.2008.2010457>
- Berra, E. F. (2017). *Assessing spring phenology of a temperate woodland: a multiscale comparison of ground, Unmanned Aerial Vehicle and Landsat satellite observations*. Newcastle University].
- Berra, E. F., Gaulton, R. et Barr, S. (2017). Commercial Off-the-Shelf Digital Cameras on Unmanned Aerial Vehicles for Multitemporal Monitoring of Vegetation Reflectance and NDVI. *IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing*, 55(9), 4878-4886. <https://doi.org/10.1109/TGRS.2017.2655365>
- Berra, E. F., Gaulton, R. et Barr, S. (2019). Assessing spring phenology of a temperate woodland: A multiscale comparison of ground, unmanned aerial vehicle and Landsat satellite observations. *Remote Sensing of Environment*, 223, 229-242. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.rse.2019.01.010>
- Berra, E. F., Gaulton, R. et Stuart, B. (2016). *Use of a digital camera onboard a UAV to monitor spring phenology at individual tree level*. IGARSS 2016 - 2016 IEEE International Geoscience and Remote Sensing Symposium, Beijing, China. IEEE. <https://doi.org/10.1109/IGARSS.2016.7729904>
- Bigelow, S. et Canham, C. (2017). Neighborhood-Scale Analyses of Non-additive Species Effects on Cation Concentrations in Forest Soils. *Ecosystems*, 20(7), 1351-1363. <https://doi.org/10.1007/s10021-017-0116-1>
- Bigler, C. et Vitasse, Y. (2021, 2021/09/15/). Premature leaf discoloration of European deciduous trees is caused by drought and heat in late spring and cold spells in early fall. *Agricultural and Forest Meteorology*, 307, 108492. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2021.108492>
- Billow, C., A, M. et Bond, B. (1994). Seasonal biochemical changes in coniferous forest canopies and their response to fertilization. *Tree Physiology*, 14, 563-574. <https://doi.org/10.1093/treephys/14.6.563>
- Binkley, D., Campoe, O., Alcarde Alvares, C., Carneiro, R., Cegatta, I. et Stape, J. (2017,

- 09/25). The interactions of climate, spacing and genetics on clonal Eucalyptus plantations across Brazil and Uruguay. *Forest Ecology and Management*, 405, 271-283. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.09.050>
- Botta-Dukát, Z. (2005). Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. *Journal of Vegetation Science*, 16(5), 533-540. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2005.tb02393.x>
- Buitenwerf, R., Rose, L. et Higgins, S. (2015). Three decades of multi-dimensional change in global leaf phenology. *Nature Climate Change*, 5, 364-368. <https://doi.org/10.1038/nclimate2533>
- Buonaiuto, D. M. et Wolkovich, E. M. (2021). Differences between flower and leaf phenological responses to environmental variation drive shifts in spring phenological sequences of temperate woody plants. *Journal of Ecology*, 109(8), 2922-2933. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/1365-2745.13708>
- Burggraaff, O., Schmidt, N., Zamorano, J., Pauly, K., Pascual, S., Tapia, C., . . . Snik, F. (2019). Standardized spectral and radiometric calibration of consumer cameras. *Optics express*, 27(14), 19075-19101.
- Butterfield, B. J. et Callaway, R. M. (2013). A functional comparative approach to facilitation and its context dependence. *Functional Ecology*, 27(4), 907-917. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/1365-2435.12019>
- Callaway, R. M. (1995). Positive Interactions among Plants. *Botanical Review*, 61(4), 306-349. www.jstor.org/stable/4354258
- Callaway, R. M. (1998). Are Positive Interactions Species-Specific? *Oikos*, 82(1), 202-207. <https://doi.org/10.2307/3546931>
- Callaway, R. M., Brooker, R., Choler, P., Kikvidze, Z., Lortie, C., Michalet, R., . . . Cook, B. (2002). Positive Interactions Among Alpine Plants Increase with Stress. *Nature*, 417, 844-848. <https://doi.org/10.1038/nature00812>
- Cao, S., Danielson, B., Clare, S., Koenig, S., Campos-Vargas, C. et Sanchez-Azofeifa, A. (2019). Radiometric calibration assessments for UAS-borne multispectral cameras: Laboratory and field protocols. *ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing*, 149, 132-145. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.isprsjprs.2019.01.016>
- Capdevielle-Vargas, R., Estrella, N. et Menzel, A. (2015, 2015/10/15/). Multiple-year assessment of phenological plasticity within a beech (*Fagus sylvatica* L.) stand in southern Germany. *Agricultural and Forest Meteorology*, 211-212, 13-22. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2015.03.019>
- Cardinale, B. J., Duffy, J. E., Gonzalez, A., Hooper, D. U., Perrings, C., Venail, P., . . . Naeem, S. (2012). Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, 486(7401), 59-67. <https://doi.org/10.1038/nature11148>
- Cardinale, B. J., Matulich, K. L., Hooper, D. U., Byrnes, J. E., Duffy, E., Gamfeldt, L., . . . Gonzalez, A. (2011). The functional role of producer diversity in ecosystems. *American Journal of Botany*, 98(3), 572-592. <https://doi.org/https://doi.org/10.3732/ajb.1000364>
- Chamberlain, C. J. et Wolkovich, E. M. (2021). Late spring freezes coupled with warming winters alter temperate tree phenology and growth. *New Phytologist*, 231(3), 987-995. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/nph.17416>
- Coder, K. D. (2008). Primer on autumn tree leaf colors.

- Cole, E. F. et Sheldon, B. C. (2017). The shifting phenological landscape: Within- and between-species variation in leaf emergence in a mixed-deciduous woodland. *Ecology and evolution*, 7(4), 1135-1147. <https://doi.org/10.1002/ece3.2718>
- Croft, H., Chen, J. M. et Zhang, Y. (2014). The applicability of empirical vegetation indices for determining leaf chlorophyll content over different leaf and canopy structures. *Ecological Complexity*, 17, 119-130. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2013.11.005>
- Dandois, J. P. et Ellis, E. C. (2013). High spatial resolution three-dimensional mapping of vegetation spectral dynamics using computer vision. *Remote Sensing of Environment*, 136, 259-276. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.rse.2013.04.005>
- Davrinche, A. et Haider, S. (2021). Intra-specific leaf trait responses to species richness at two different local scales. *Basic and Applied Ecology*. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.baae.2021.04.011>
- de Bello, F., Botta-Dukát, Z., Lepš, J. et Fibich, P. (2021). Towards a more balanced combination of multiple traits when computing functional differences between species. *Methods in Ecology and Evolution*, 12(3), 443-448. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/2041-210X.13537>
- de Bello, F., P. Carmona, C., Lepš, J., Szava-Kovats, R. et Pärtel, M. (2016). Functional diversity through the mean trait dissimilarity: resolving shortcomings with existing paradigms and algorithms. *Oecologia*, 180. <https://doi.org/10.1007/s00442-016-3546-0>
- de Kroon, H., Huber, H., Stuefer, J. F. et van Groenendael, J. M. (2005). A modular concept of phenotypic plasticity in plants. *New Phytologist*, 166(1), 73-82. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01310.x>
- Delbart, N., Kergoat, L., Le Toan, T., Lhermitte, J. et Picard, G. (2005). Determination of phenological dates in boreal regions using Normalized Difference Water Index. *Remote Sensing of Environment*, 97, 26-38. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2005.03.011>
- Delpierre, N., Guillemot, J., Dufrêne, E., Cecchini, S. et Nicolas, M. (2017). Tree phenological ranks repeat from year to year and correlate with growth in temperate deciduous forests [Article de revue à facteur d'impact] [archive]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 234-235, 1-10. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2016.12.008> (revue_pas_libre_accès_total)
- Delpierre, N., Vitasse, Y., Chuine, I., Guillemot, J., Bazot, S., Rutishauser, T. et Rathgeber, C. B. K. (2016, 2016/03/01). Temperate and boreal forest tree phenology: from organ-scale processes to terrestrial ecosystem models. *Annals of Forest Science*, 73(1), 5-25. <https://doi.org/10.1007/s13595-015-0477-6>
- Denéchère, R., Delpierre, N., Apostol, E. N., Berveiller, D., Bonne, F., Cole, E., . . . Vincent, G. (2019, 2021). The within-population variability of leaf spring and autumn phenology is influenced by temperature in temperate deciduous trees. *International journal of biometeorology*, 65, 369-379. <https://doi.org/10.1007/s00484-019-01762-6>
- Denny, E. G., Gerst, K. L., Miller-Rushing, A. J., Tierney, G. L., Crimmins, T. M., Enquist, C. A. F., . . . Weltzin, J. F. (2014). Standardized phenology monitoring methods to track plant and animal activity for science and resource management applications.

- International journal of biometeorology*, 58(4), 591-601.
<https://doi.org/10.1007/s00484-014-0789-5>
- DeRose, R. J. et Seymour, R. (2010). Patterns of leaf area index during stand development in even-aged balsam fir - red spruce stands. *Canadian Journal of Forest Research*, 40, 629-637. <https://doi.org/10.1139/X10-018>
- Deutschman, D. H., Levin, S. A. et Pacala, S. W. (1999). Error propagation in a forest succession model: the role of fine - scale heterogeneity in light. *Ecology*, 80(6), 1927-1943. <https://doi.org/10.2307/176669>
- Differt, J. (2001). *Phénologie des espèces arborées*. Analyse des données du Réseau National de Suivi à long terme des Ecosystèmes Forestiers (RENECOFOR).
- Dow, C., Kim, A. Y., D'Orangeville, L., Gonzalez-Akre, E. B., Helcoski, R., Herrmann, V., . . . Anderson-Teixeira, K. J. (2022, 2022/08/01). Warm springs alter timing but not total growth of temperate deciduous trees. *Nature*, 608(7923), 552-557.
<https://doi.org/10.1038/s41586-022-05092-3>
- Dox, I., Gričar, J., Marchand, L. J., Leys, S., Zuccarini, P., Geron, C., . . . Campioli, M. (2020). Timeline of autumn phenology in temperate deciduous trees. *Tree Physiology*, 40(8), 1001-1013. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpaa058>
- Du, Y., Yang, B., Chen, S.-C. et Ma, K. (2019). Diverging shifts in spring phenology in response to biodiversity loss in a subtropical forest. *Journal of Vegetation Science*, 30(6), 1175-1183. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/jvs.12806>
- Duarte, M. M., Moral, R. d. A., Guillemot, J., Zuim, C. I. F., Potvin, C., Bonat, W. H., . . . Brancalion, P. H. S. (2021). High tree diversity enhances light interception in tropical forests. *Journal of Ecology*, 109(7), 2597-2611.
<https://doi.org/https://doi.org/10.1111/1365-2745.13669>
- Ellmore, G., Zanne, A. M. Y. et Orians, C. (2006). Comparative sectoriality in temperate hardwoods: Hydraulics and xylem anatomy. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 150, 61-71. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2006.00510.x>
- Etzold, S., Sterck, F., Bose, A. K., Braun, S., Buchmann, N., Eugster, W., . . . Zweifel, R. (2022, 2022/02/01). Number of growth days and not length of the growth period determines radial stem growth of temperate trees
[\[https://doi.org/10.1111/ele.13933\]](https://doi.org/10.1111/ele.13933). *Ecology Letters*, 25(2), 427-439.
<https://doi.org/https://doi.org/10.1111/ele.13933>
- FAO et PNUE. (2020). *La situation des forêts du monde 2020*.
<https://doi.org/https://doi.org/10.4060/ca8642fr>
- Feng, Y., Schmid, B., Loreau, M., Forrester, D. I., Fei, S., Zhu, J., . . . Fang, J. (2022). Multispecies forest plantations outyield monocultures across a broad range of conditions. *Science*, 376(6595), 865-868.
<https://doi.org/doi:10.1126/science.abm6363>
- Fichtner, A., Härdtle, W., Bruelheide, H., Kunz, M., Li, Y. et von Oheimb, G. (2018). Neighbourhood interactions drive overyielding in mixed-species tree communities. *Nature Communications*, 9(1), 1144. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-03529-w>
- Fichtner, A., Härdtle, W., Li, Y., Bruelheide, H., Kunz, M. et von Oheimb, G. (2017). From competition to facilitation: how tree species respond to neighbourhood diversity. *Ecology Letters*, 20(7), 892-900. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/ele.12786>
- Firn, J., Erskine, P. D. et Lamb, D. (2007). Woody species diversity influences productivity and soil nutrient availability in tropical plantations. *Oecologia*, 154(3), 521-533.

- <https://doi.org/10.1007/s00442-007-0850-8>
- Forrester, D. I. (2014). The spatial and temporal dynamics of species interactions in mixed-species forests: From pattern to process. *Forest Ecology and Management*, 312, 282–292. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.10.003>
- Forrester, D. I., Ammer, C., Annighöfer, P. J., Barbeito, I., Bielak, K., Bravo-Oviedo, A., . . . Pretzsch, H. (2018). Effects of crown architecture and stand structure on light absorption in mixed and monospecific *Fagus sylvatica* and *Pinus sylvestris* forests along a productivity and climate gradient through Europe. *Journal of Ecology*, 106(2), 746-760. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12803>
- Forrester, D. I. et Bauhus, J. (2016). A review of processes behind diversity—productivity relationships in forests. *Current Forestry Reports*, 2(1), 45-61.
- Fracheboud, Y., Luquez, V., Björkén, L., Sjödin, A., Tuominen, H. et Jansson, S. (2009). The control of autumn senescence in European aspen. *Plant physiology*, 149(4), 1982-1991.
- Fridley, J. D. (2012). Extended leaf phenology and the autumn niche in deciduous forest invasions. *Nature*, 485(7398), 359-362. <https://doi.org/10.1038/nature11056>
- Fu, Y. H., Piao, S., Op de Beeck, M., Cong, N., Zhao, H., Zhang, Y., . . . Janssens, I. A. (2014). Recent spring phenology shifts in western Central Europe based on multiscale observations. *Global Ecology and Biogeography*, 23(11), 1255-1263.
- Fu, Y. H., Zhang, X., Piao, S., Hao, F., Geng, X., Vitasse, Y., . . . Janssens, I. A. (2019). Daylength helps temperate deciduous trees to leaf-out at the optimal time. *Global Change Biology*, 25(7), 2410-2418. <https://doi.org/10.1111/gcb.14633>
- Gallinat, A. S., Primack, R. B. et Wagner, D. L. (2015). Autumn, the neglected season in climate change research. *Trends in Ecology & Evolution*, 30(3), 169-176. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.01.004>
- Gamon, J. et Berry, J. (2012). Facultative and constitutive pigment effects on the Photochemical Reflectance Index (PRI) in sun and shade conifer needles. *Israel Journal of Plant Sciences*, 60. <https://doi.org/10.1560/IJPS.60.1-2.85>
- Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M.-L., Roumet, C., Debussche, M., . . . Bellmann, A. (2004). Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, 85(9), 2630-2637.
- Gill, D. S., Amthor, J. S. et Bormann, F. H. (1998). Leaf phenology, photosynthesis, and the persistence of saplings and shrubs in a mature northern hardwood forest. *Tree Physiology*, 18(5), 281-289. <https://doi.org/10.1093/treephys/18.5.281>
- Givnish, T. (2002). *Adaptive significance of evergreen vs. deciduous leaves: solving the triple paradox* (vol. 36). <https://doi.org/10.14214/sf.535>
- Glatthorn, J. (2021). A spatially explicit index for tree species or trait diversity at neighborhood and stand level. *Ecological Indicators*, 130, 108073. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2021.108073>
- Gower, J. C. (1971). A General Coefficient of Similarity and Some of Its Properties. *Biometrics*, 27(4), 857-871. <https://doi.org/10.2307/2528823>
- Grime, J. P. (1998). Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology*, 86(6), 902-910. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.1998.00306.x>
- Grossman, J. J., Vanhellefont, M., Barsoum, N., Bauhus, J., Bruelheide, H., Castagneyrol,

- B., . . . Verheyen, K. (2018). Synthesis and future research directions linking tree diversity to growth, survival, and damage in a global network of tree diversity experiments. *Environmental and Experimental Botany*, 152, 68-89.
<https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2017.12.015>
- Guillemot, J., Kunz, M., Schnabel, F., Fichtner, A., Madsen, C. P., Gebauer, T., . . . Potvin, C. (2020). Neighbourhood-mediated shifts in tree biomass allocation drive overyielding in tropical species mixtures. *New Phytologist*, n/a(n/a).
<https://doi.org/10.1111/nph.16722>
- Hakala, T., Markelin, L., Honkavaara, E., Scott, B., Theocharous, T., Nevalainen, O., . . . Greenwell, C. (2018). Direct reflectance measurements from drones: Sensor absolute radiometric calibration and system tests for forest reflectance characterization. *Sensors*, 18(5), 1417.
- Hänninen, H. (2006). Climate warming and the risk of frost damage to boreal forest trees: identification of critical ecophysiological traits. *Tree Physiology*, 26(7), 889-898.
- He, D., Biswas, S. R., Xu, M.-S., Yang, T.-H., You, W.-H. et Yan, E.-R. (2021). The importance of intraspecific trait variability in promoting functional niche dimensionality. *Ecography*, 44(3), 380-390.
<https://doi.org/https://doi.org/10.1111/ecog.05254>
- Hegyí, F. (1974). A simulation model for managing jack-pine stands simulation. *Royal Coll. For, Res. Notes*, 30, 74-90.
- Heil, M. et Silva Bueno, J. C. (2007, 2007/03/27). Within-plant signaling by volatiles leads to induction and priming of an indirect plant defense in nature. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(13), 5467-5472.
<https://doi.org/10.1073/pnas.0610266104>
- Hildebrand, M., Perles-Garcia, M. D., Kunz, M., Härdtle, W., von Oheimb, G. et Fichtner, A. (2021). Tree-tree interactions and crown complementarity: The role of functional diversity and branch traits for canopy packing. *Basic and Applied Ecology*, 50, 217-227. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.baae.2020.12.003>
- Hmimina, G., Dufrene, E., Pontailier, J.-Y., Delpierre, N., Aubinet, M., Caquet, B., . . . Soudani, K. (2013). Evaluation of the potential of MODIS satellite data to predict vegetation phenology in different biomes: An investigation using ground-based NDVI measurements. *Remote Sensing of Environment*, 132, 145-158.
<https://doi.org/10.1016/j.rse.2013.01.010>
- Huang, Y., Ma, Y., Zhao, K., Niklaus, P. A., Schmid, B. et He, J.-S. (2017). Positive effects of tree species diversity on litterfall quantity and quality along a secondary successional chronosequence in a subtropical forest. *Journal of Plant Ecology*, 10(1), 28-35.
<https://doi.org/10.1093/jpe/rtw115>
- Huston, M. A. (1997). Hidden treatments in ecological experiments: re-evaluating the ecosystem function of biodiversity. *Oecologia*, 110(4), 449-460.
<https://doi.org/10.1007/s004420050180>
- Ishii, H. et Asano, S. (2009). The role of crown architecture, leaf phenology and photosynthetic activity in promoting complementary use of light among coexisting species in temperate forests. *Ecological Research*, 25, 715-722.
<https://doi.org/10.1007/s11284-009-0668-4>
- Jiang, N., Shen, M., Ciais, P., Campioli, M., Peñuelas, J., Körner, C., . . . Zhao, W. (2022). Warming does not delay the start of autumnal leaf coloration but slows its progress

- rate. *Global Ecology and Biogeography*, 31(11), 2297-2313.
<https://doi.org/https://doi.org/10.1111/geb.13581>
- Jucker, T., Bouriaud, O., Avacaritei, D., Dănilă, I., Duduman, G., Valladares, F. et Coomes, D. A. (2014). Competition for light and water play contrasting roles in driving diversity–productivity relationships in Iberian forests. *Journal of Ecology*, 102(5), 1202-1213. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/1365-2745.12276>
- Jucker, T., Bouriaud, O. et Coomes, D. A. (2015). Crown plasticity enables trees to optimize canopy packing in mixed-species forests. *Functional Ecology*, 29(8), 1078-1086.
<https://doi.org/10.1111/1365-2435.12428>
- Kattge, J., Bonisch, G., Díaz, S., Lavorel, S., Prentice, I. C., Leadley, P., W., . . . Wirth, C. (2020). TRY plant trait database – enhanced coverage and open access. *Global Change Biology*, 26(1), 119-188. <https://doi.org/10.1111/gcb.14904>
- Kawamura, K. (2010). A conceptual framework for the study of modular responses to local environmental heterogeneity within the plant crown and a review of related concepts. *Ecological Research*, 25(4), 733-744.
<https://doi.org/https://doi.org/10.1007/s11284-009-0688-0>
- Keenan, T. F., Darby, B., Felts, E., Sonnentag, O., Friedl, M. A., Hufkens, K., . . . Richardson, A. D. (2014). Tracking forest phenology and seasonal physiology using digital repeat photography: a critical assessment. *Ecological Applications*, 24(6), 1478-1489. <https://doi.org/https://doi.org/10.1890/13-0652.1>
- Keskitalo, J., Bergquist, G., Gardstrom, P. et Jansson, S. (2005). A cellular timetable of autumn senescence. *Plant physiology*, 139(4), 1635-1648.
- Kikuzawa, K. (2003). Phenological and morphological adaptations to light environment in two woody and two herbaceous plant species. *Functional Ecology*, 17, 29-38.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2003.00707.x>
- Kikuzawa, K. et Lechowicz, M. J. (2011). *Ecology of leaf longevity*. Springer Science & Business Media.
- Kim, J., Jeong, S., Park, C.-E., Park, H., Son, S. et Kim, S. Y. (2021). Regional and species variations in spring and autumn phenology of 25 temperate species in South Korea. *Asia-Pacific Journal of Atmospheric Sciences*. <https://doi.org/10.1007/s13143-021-00247-0>
- Klosterman, S., Hufkens, K., Gray, J. M., Melaas, E., Sonnentag, O., Lavine, I., . . . Richardson, A. D. (2014). Evaluating remote sensing of deciduous forest phenology at multiple spatial scales using PhenoCam imagery. *Biogeosciences*, 11(16), 4305-4320. <https://doi.org/10.5194/bg-11-4305-2014>
- Klosterman, S., Melaas, E., Wang, J. A., Martinez, A., Frederick, S., O’Keefe, J., . . . Richardson, A. D. (2018). Fine-scale perspectives on landscape phenology from unmanned aerial vehicle (UAV) photography. *Agricultural and Forest Meteorology*, 248, 397-407. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2017.10.015>
- Klosterman, S. et Richardson, A. D. (2017). Observing spring and fall phenology in a deciduous forest with aerial drone imagery. *Sensors (Basel, Switzerland)*, 17(12), 2852. <https://doi.org/10.3390/s17122852>
- Kothari, S., Montgomery, R. et Cavender-Bares, J. (2021). Physiological responses to light explain competition and facilitation in a tree diversity experiment. *Journal of Ecology*, 109(5), 2000-2018. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/1365-2745.13637>
- Kunstler, G., Falster, D., Coomes, D. A., Hui, F., Kooyman, R. M., Laughlin, D. C., . . .

- Westoby, M. (2016). Plant functional traits have globally consistent effects on competition. *Nature*, 529(7585), 204-207. <https://doi.org/10.1038/nature16476>
- Kunz, M., Fichtner, A., Härdtle, W., Raamonen, P., Bruelheide, H. et von Oheimb, G. (2019). Neighbour species richness and local structural variability modulate aboveground allocation patterns and crown morphology of individual trees. *Ecology Letters*, 22(12), 2130-2140. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/ele.13400>
- Laforest-Lapointe, I., Paquette, A., Messier, C. et Kembel, S. W. (2017). Leaf bacterial diversity mediates plant diversity and ecosystem function relationships. *Nature*, 546(7656), 145-147. <https://doi.org/10.1038/nature22399>
- Laliberté, E. et Legendre, P. (2010). A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 91(1), 299-305. <https://doi.org/10.1890/08-2244.1>
- Lamichhane, J. R. (2021). Rising risks of late-spring frosts in a changing climate. *Nature Climate Change*, 11(7), 554-555. <https://doi.org/10.1038/s41558-021-01090-x>
- Larousse. (s. d.). *Accommodation* (vol. 2022). Dictionnaire en ligne.
- Lavorel, S., Grigulis, K., McIntyre, S., Williams, N. S. G., Garden, D., Dorrough, J., . . . Bonis, A. (2008). Assessing functional diversity in the field – methodology matters! *Functional Ecology*, 22(1), 134-147. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2007.01339.x>
- Lebourgeois, V., Bégué, A., Labbé, S., Mallavan, B., Prévot, L. et Roux, B. (2008). Can commercial digital cameras be used as multispectral sensors? A crop monitoring test. *Sensors*, 8(11), 7300-7322. <https://www.mdpi.com/1424-8220/8/11/7300>
- Lechowicz, M. J. (1984). Why do temperate deciduous trees leaf out at different times? Adaptation and ecology of forest communities. *American Naturalist*, 124. <https://doi.org/10.1086/284319>
- Ledermann, T. et Stage, A. (2011). Effects of competitor spacing in individual-tree indices of competition. *Canadian Journal of Forest Research*, 31, 2143-2150. <https://doi.org/10.1139/x01-153>
- Lee, B. R. et Ibáñez, I. (2021a). Improved phenological escape can help temperate tree seedlings maintain demographic performance under climate change conditions. *Global Change Biology*, 27(16), 3883-3897. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/gcb.15678>
- Lee, B. R. et Ibáñez, I. (2021b). Spring phenological escape is critical for the survival of temperate tree seedlings. *Functional Ecology*, 35(8), 1848-1861. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/1365-2435.13821>
- Lee, W.-K. et Von Gadow, K. (1997). Iterative bestimmung der konkurrenzbäume in Pinus densiflora Beständen. *Allgemeine Forst-und Jagdzeitung*, 168(3-4), 41-45.
- Lers, A. (2007). Environmental Regulation of Leaf Senescence. Dans A. P. Reviews (dir.), *Volume 26: Senescence Processes in Plants* (vol. 26, p. 108-144). <https://doi.org/10.1002/9780470988855.ch6>.
- Levy-Varon, J. H., Batterman, S. A., Medvigy, D., Xu, X., Hall, J. S., van Breugel, M. et Hedin, L. O. (2019, 2019/12/10). Tropical carbon sink accelerated by symbiotic dinitrogen fixation. *Nature Communications*, 10(1), 5637. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-13656-7>
- Li, Y., Liu, C., Zhang, J., Yang, H., Xu, L., Wang, Q., . . . He, N. (2018). Variation in leaf chlorophyll concentration from tropical to cold-temperate forests: association with

- gross primary productivity. *Ecological Indicators*, 85, 383-389.
- Liang, J., Crowther, T. W., Picard, N., Wiser, S., Zhou, M., Alberti, G., . . . Reich, P. B. (2016). Positive biodiversity-productivity relationship predominant in global forests. *Science*, 354(6309). <https://www.scopus.com/inward/record.uri?eid=2-s2.0-84991577403&doi=10.1126%2fscience.aaf8957&partnerID=40&md5=70bf0a3dd5a44557cd692f6e32039063>
- Licor. (2014). FV2200 User Guide + LAI Manual.
- Lisein, J., Michez, A., Claessens, H. et Lejeune, P. (2015). Discrimination of deciduous tree species from time series of unmanned aerial system imagery. *PLOS ONE*, 10(11), e0141006. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0141006>
- Liu, G., Chuine, I., Denéchère, R., Jean, F., Dufrêne, E., Vincent, G., . . . Delpierre, N. (2021). Higher sample sizes and observer inter-calibration are needed for reliable scoring of leaf phenology in trees. *Journal of Ecology*, 109(6), 2461-2474. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/1365-2745.13656>
- Liu, L., Liang, L., Schwartz, M. D., Donnelly, A., Wang, Z., Schaaf, C. B. et Liu, L. (2015). Evaluating the potential of MODIS satellite data to track temporal dynamics of autumn phenology in a temperate mixed forest. *Remote Sensing of Environment*, 160, 156-165. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.rse.2015.01.011>
- Liu, L., Zhang, X., Yu, Y. et Donnelly, A. (2017). Detecting spatiotemporal changes of peak foliage coloration in deciduous and mixed forests across the Central and Eastern United States. *Environmental Research Letters*, 12. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/aa5b3a>
- Löiez, S. et Piper, F. I. (2021). Phenology explains different storage remobilization in two congeneric temperate tree species with contrasting leaf habit. *Tree Physiology*. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpab124>
- Loreau, M. (1984). Les niches écologiques des Carabides en milieu forestier. *Bulletins de l'Académie Royale de Belgique*, 333-379. https://www.persee.fr/doc/barb_0001-4141_1984_num_70_1_72342
- Loreau, M. (1998). Biodiversity and ecosystem functioning: A mechanistic model. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 95(10), 5632-5636. <https://doi.org/10.1073/pnas.95.10.5632>
- Loreau, M. (2010). Linking biodiversity and ecosystems: towards a unifying ecological theory. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, 365, 49-60. <https://doi.org/10.1098/rstb.2009.0155>
- Loreau, M. et Hector, A. (2001). Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature*, 412(6842), 72-76. <https://doi.org/10.1038/35083573>
- Luo, S., Schmid, B., Wagg, C., Chen, Y., Jiang, B., Liang, M., . . . Yu, S. (2020). Community-wide trait means and variations affect biomass in a biodiversity experiment with tree seedlings. *Oikos*, 129(6), 799-810. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/oik.07273>
- Maffei, M. E. (2010, 2010/10/01/). Sites of synthesis, biochemistry and functional role of plant volatiles. *South African Journal of Botany*, 76(4), 612-631. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.sajb.2010.03.003>
- Maitner, B. S., Boyle, B., Casler, N., Condit, R., Donoghue, J., Durán, S. M., . . . Kraft, N. J. (2018). The bien r package: A tool to access the Botanical Information and Ecology Network (BIEN) database. *Methods in Ecology and Evolution*, 9(2), 373-379.

- Malyshev, A. V., van der Maaten, E., Garthen, A., Maß, D., Schwabe, M. et Kreyling, J. (2022, 2022-April-13). Inter-Individual Budburst Variation in *Fagus sylvatica* Is Driven by Warming Rate [Original Research]. *Frontiers in Plant Science*, 13. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.853521>
- McKane, R. B., Johnson, L. C., Shaver, G. R., Nadelhoffer, K. J., Rastetter, E. B., Fry, B., . . . Murray, G. (2002). Resource-based niches provide a basis for plant species diversity and dominance in arctic tundra. *Nature*, 415(6867), 68-71. <https://doi.org/10.1038/415068a>
- Menzel, A., Sparks, T. H., Estrella, N., Koch, E., Aasa, A., Ahas, R., . . . Zust, A. (2006). European phenological response to climate change matches the warming pattern. *Global Change Biology*, 12(10), 1969-1976. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01193.x>
- Miyazawa, Y. et Kikuzawa, K. (2005). Winter photosynthesis by sapling of evergreen broad-leaved trees in a deciduous temperate forest. *The New phytologist*, 165, 857-866. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01265.x>
- Morin, X., Fahse, L., De Mazancourt, C., Scherer - Lorenzen, M. et Bugmann, H. (2014). Temporal stability in forest productivity increases with tree diversity due to asynchrony in species dynamics. *Ecology Letters*, 17(12), 1526-1535.
- Morin, X., Fahse, L., Scherer-Lorenzen, M. et Bugmann, H. (2011). Tree species richness promotes productivity in temperate forests through strong complementarity between species. *Ecol Lett*, 14(12), 1211-1219. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01691.x>
- Morisette, J. T., Richardson, A. D., Knapp, A. K., Fisher, J. I., Graham, E. A., Abatzoglou, J., . . . Liang, L. (2009). Tracking the rhythm of the seasons in the face of global change: phenological research in the 21st century. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 7(5), 253-260. <https://doi.org/10.1890/070217>
- Munné-Bosch, S. et Alegre, L. (2004). Die and let live: leaf senescence contributes to plant survival under drought stress. *Functional Plant Biology*, 31(3), 203-216. <https://doi.org/https://doi.org/10.1071/FP03236>
- Naeem, S., Thompson, L. J., Lawler, S. P., Lawton, J. H. et Woodfin, R. M. (1994). Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems. *Nature*, 368(6473), 734-737. <https://doi.org/10.1038/368734a0>
- Negi, G. C. S. (2006). Leaf and bud demography and shoot growth in evergreen and deciduous trees of central Himalaya, India. *Trees*, 20(4), 416-429. <https://doi.org/10.1007/s00468-006-0056-4>
- Niinemets, Ü. (2010). A review of light interception in plant stands from leaf to canopy in different plant functional types and in species with varying shade tolerance. *Ecological Research*, 25(4), 693-714. <https://doi.org/10.1007/s11284-010-0712-4>
- Norby, R. J., Hartz-Rubin, J. S. et Verbrugge, M. J. (2003). Phenological responses in maple to experimental atmospheric warming and CO₂ enrichment. *Global Change Biology*, 9(12), 1792-1801. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2003.00714.x>
- Pan, Y., Birdsey, R. A., Phillips, O. L. et Jackson, R. B. (2013). The Structure, Distribution, and Biomass of the World's Forests. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 44(1), 593-622. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110512-135914>

- Panchen, Z. A., Primack, R. B., Gallinat, A. S., Nordt, B., Stevens, A.-D., Du, Y. et Fahey, R. (2015). Substantial variation in leaf senescence times among 1360 temperate woody plant species: implications for phenology and ecosystem processes. *Annals of botany*, 116(6), 865-873. <https://doi.org/10.1093/aob/mcv015>
- Panchen, Z. A., Primack, R. B., Nordt, B., Ellwood, E. R., Stevens, A.-D., Renner, S. S., . . . Davis, C. C. (2014). Leaf out times of temperate woody plants are related to phylogeny, deciduousness, growth habit and wood anatomy. *New Phytologist*, 203(4), 1208-1219. <https://doi.org/10.1111/nph.12892>
- Paquette, A., Hector, A., Castagneyrol, B., Vanhellefont, M., Koricheva, J., Scherer-Lorenzen, M., . . . TreeDivNet. (2018). A million and more trees for science. *Nature Ecology & Evolution*, 2(5), 763-766. <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0544-0>
- Paquette, A. et Messier, C. (2011). The effect of biodiversity on tree productivity: from temperate to boreal forests. *Global Ecology and Biogeography*, 20(1), 170-180. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00592.x>
- Park, J. Y., Muller-Landau, H. C., Lichstein, J. W., Rifai, S. W., Dandois, J. P. et Bohlman, S. A. (2019). Quantifying Leaf Phenology of Individual Trees and Species in a Tropical Forest Using Unmanned Aerial Vehicle (UAV) Images. *Remote Sensing*, 11(13), 1534. <https://www.mdpi.com/2072-4292/11/13/1534>
- Peng, Y., Fan, M., Wang, Q., Lan, W. et Long, Y. (2018). Best hyperspectral indices for assessing leaf chlorophyll content in a degraded temperate vegetation. *Ecology and evolution*, 8(14), 7068-7078. <https://doi.org/10.1002/ece3.4229>
- Perot, T., Balandier, P., Couteau, C., Delpierre, N., Jean, F., Perret, S. et Korboulewsky, N. (2021, 2021/04/15/). Budburst date of *Quercus petraea* is delayed in mixed stands with *Pinus sylvestris*. *Agricultural and Forest Meteorology*, 300, 108326. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2021.108326>
- Petchey, O. L. et Gaston, K. J. (2006). Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters*, 9(6), 741-758. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00924.x>
- Piao, S., Liu, Q., Chen, A., Janssens, I. A., Fu, Y., Dai, J., . . . Zhu, X. (2019). Plant phenology and global climate change: Current progresses and challenges. *Global Change Biology*, 25(6), 1922-1940. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/gcb.14619>
- Plekhanova, E., Niklaus, P. A., Gastellu-Etchegorry, J.-P. et Schaepman-Strub, G. (2021). How does leaf functional diversity affect the light environment in forest canopies? An in-silico biodiversity experiment. *Ecological modelling*, 440, 109394. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2020.109394>
- Polgar, C. A. et Primack, R. B. (2011). Leaf-out phenology of temperate woody plants: from trees to ecosystems. *New Phytologist*, 191(4), 926-941. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03803.x>
- Pollastrini, M., Nogales, A. G., Benavides, R., Bonal, D., Finer, L., Fotelli, M., . . . Bussotti, F. (2017). Tree diversity affects chlorophyllafluorescence and other leaf traits of tree species in a boreal forest. *Tree Physiology*, 37(2), 199-208. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpw132>
- Porté, A., Huard, F. et Dreyfus, P. (2004, 11/01). Microclimate beneath pine plantation, semi-mature pine plantation and mixed broadleaved-pine forest. *Agricultural and Forest Meteorology*, 126, 175-182. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2004.06.001>

- Post, E., Forchhammer, M. C., Bret-Harte, M. S., Callaghan, T. V., Christensen, T. R., Elberling, B., . . . Aastrup, P. (2009). Ecological dynamics across the Arctic associated with recent climate change. *Science*, 325(5946), 1355-1358.
<https://doi.org/10.1126/science.1173113>
- Potvin, C. et Dutilleul, P. (2009). Neighborhood effects and size-asymmetric competition in a tree plantation varying in diversity. *Ecology*, 90(2), 321-327.
<https://doi.org/https://doi.org/10.1890/08-0353.1>
- Pretzsch, H. (2014). Canopy space filling and tree crown morphology in mixed-species stands compared with monocultures. *Forest Ecology and Management*, 327, 251-264.
<https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.04.027>
- Pulliam, H. R. (2000). On the relationship between niche and distribution. *Ecology Letters*, 3(4), 349-361.
- QGIS, D. T. (2021). *QGIS Geographic Information System*. Dans (Version 3.6) Open Source Geospatial Foundation. <https://www.qgis.org>
- R Core Team. (2019). *R : A language and environment for statistical computing*. Dans R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org/>
- Rao, C. et Nayak, T. (1985). Cross entropy, dissimilarity measures, and characterizations of quadratic entropy. *IEEE Transactions on Information Theory*, 31(5), 589-593.
- Richardson, A. D., Bailey, A. S., Denny, E. G., Martin, C. W. et O'Keefe, J. (2006). Phenology of a northern hardwood forest canopy. *Global Change Biology*, 12(7), 1174-1188.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01164.x>
- Richardson, A. D., Black, T. A., Ciais, P., Delbart, N., Friedl, M. A., Gobron, N., . . . Varlagin, A. (2010). Influence of spring and autumn phenological transitions on forest ecosystem productivity. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, 365(1555), 3227-3246.
<https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0102>
- Richardson, A. D., Braswell, B. H., Hollinger, D. Y., Jenkins, J. P. et Ollinger, S. V. (2009a). Near-surface remote sensing of spatial and temporal variation in canopy phenology. *Ecological Applications*, 19(6), 1417-1428. <https://doi.org/10.1890/08-2022.1>
- Richardson, A. D., Jenkins, J. P., Braswell, B. H., Hollinger, D. Y., Ollinger, S. V. et Smith, M.-L. (2007). Use of digital webcam images to track spring green-up in a deciduous broadleaf forest. *Oecologia*, 152(2), 323-334. <https://doi.org/10.1007/s00442-006-0657-z>
- Richardson, A. D., Keenan, T. F., Migliavacca, M., Ryu, Y., Sonnentag, O. et Toomey, M. (2013). Climate change, phenology, and phenological control of vegetation feedbacks to the climate system. *Agricultural and Forest Meteorology*, 169, 156-173.
<https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2012.09.012>
- Richardson, A. D. et O'Keefe, J. (2009b). Phenological differences between understory and overstory. Dans *Phenology of Ecosystem Processes: Applications in Global Change Research* (p. 87-117). Springer New York. https://doi.org/10.1007/978-1-4419-0026-5_4.
- Rissanen, K., Martin-Guay, M.-O., Riopel-Bouvier, A.-S. et Paquette, A. (2019). Light interception in experimental forests affected by tree diversity and structural complexity of dominant canopy. *Agricultural and Forest Meteorology*, 278.
<https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2019.107655>
- Roffey, M. et Wang, J. (2020). Evaluation of Features Derived from High-Resolution

- Multispectral Imagery and LiDAR Data for Object-Based Support Vector Machine Classification of Tree Species. *Canadian Journal of Remote Sensing*, 1-16.
<https://doi.org/10.1080/07038992.2020.1809363>
- Rondeaux, G., Steven, M. et Baret, F. (1996, 1996/02/01/). Optimization of soil-adjusted vegetation indices. *Remote Sensing of Environment*, 55(2), 95-107.
[https://doi.org/https://doi.org/10.1016/0034-4257\(95\)00186-7](https://doi.org/https://doi.org/10.1016/0034-4257(95)00186-7)
- Rose, L., Parker, W. C., Nock, C. A., Bauhus, J., Paquette, A., Scherer-Lorenzen, M. et Messier, C. (2022). *Does phenological asynchrony in leaf development improve nutrient uptake of mixed tree plantations*. In progress.
- Rubio-Cuadrado, Á., Camarero, J. J., Rodríguez-Calcerrada, J., Perea, R., Gómez, C., Montes, F. et Gil, L. (2021). Impact of successive spring frosts on leaf phenology and radial growth in three deciduous tree species with contrasting climate requirements in central Spain. *Tree Physiology*. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpab076>
- Ryel, R. J. (2004). Hydraulic redistribution. *Progress in botany*, 413-435.
- Ryu, Y., Verfaillie, J., Macfarlane, C., Kobayashi, H., Sonnentag, O., Vargas, R., . . . Baldocchi, D. D. (2012). Continuous observation of tree leaf area index at ecosystem scale using upward-pointing digital cameras. *Remote Sensing of Environment*, 126, 116-125. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.rse.2012.08.027>
- Sapijanskas, J., Paquette, A., Potvin, C., Kunert, N. et Loreau, M. (2014). Tropical tree diversity enhances light capture through crown plasticity and spatial and temporal niche differences. *Ecology*, 95(9), 2479-2492. <https://doi.org/10.1890/13-1366.1>
- Saxe, H., Cannell, M. G., Johnsen, Ø., Ryan, M. G. et Vourlitis, G. (2001). Tree and forest functioning in response to global warming. *New Phytologist*, 149(3), 369-399.
- Schleuter, D., Daufresne, M., Massol, F. et Argillier, C. (2010). A user's guide to functional diversity indices. *Ecological Monographs*, 80(3), 469-484.
<https://doi.org/https://doi.org/10.1890/08-2225.1>
- Schnabel, F., Schwarz, J. A., Dănescu, A., Fichtner, A., Nock, C. A., Bauhus, J. et Potvin, C. (2019). Drivers of productivity and its temporal stability in a tropical tree diversity experiment. *Global Change Biology*, 25(12), 4257-4272.
<https://doi.org/10.1111/gcb.14792>
- Schrader, J., Craven, D., Sattler, C., Cámara-Leret, R., Moeljono, S. et Kreft, H. (2021). Life-history dimensions indicate non-random assembly processes in tropical island tree communities. *Ecography*, 44(3), 469-480.
<https://doi.org/https://doi.org/10.1111/ecog.05363>
- Schwartz, M. D., Hanes, J. M. et Liang, L. (2013). Comparing carbon flux and high-resolution spring phenological measurements in a northern mixed forest. *Agricultural and Forest Meteorology*, 169, 136-147.
<https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2012.10.014>
- Schweiger, A. K., Desbiens, A. L., Charron, G., Vigne, H. L. et Laliberté, E. (2020). Foliar sampling with an unmanned aerial system (UAS) reveals spectral and functional trait differences within tree crowns. *Canadian Journal of Forest Research*, 50(10), 966-974. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2019-0452>
- Searle, E. B. et Chen, H. Y. H. (2020). Complementarity effects are strengthened by competition intensity and global environmental change in the central boreal forests of Canada. *Ecology Letters*, 23(1), 79-87.
<https://doi.org/https://doi.org/10.1111/ele.13411>

- Smith, G. M. et Milton, E. J. (1999). The use of the empirical line method to calibrate remotely sensed data to reflectance. *International Journal of Remote Sensing*, 20(13), 2653-2662. <https://doi.org/10.1080/014311699211994>
- Sonnentag, O., Hufkens, K., Teshera-Sterne, C., Young, A. M., Friedl, M., Braswell, B. H., . . . Richardson, A. D. (2012). Digital repeat photography for phenological research in forest ecosystems. *Agricultural and Forest Meteorology*, 152, 159-177. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2011.09.009>
- Steur, G., Verburg, R. W., Wassen, M. J. et Verweij, P. A. (2020, 2020/06/01/). Shedding light on relationships between plant diversity and tropical forest ecosystem services across spatial scales and plot sizes. *Ecosystem Services*, 43, 101107. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2020.101107>
- Stow, D., Nichol, C. J., Wade, T., Assmann, J. J., Simpson, G. et Helfter, C. (2019). Illumination Geometry and Flying Height Influence Surface Reflectance and NDVI Derived from Multispectral UAS Imagery. *Drones*, 3(3), 55. <https://www.mdpi.com/2504-446X/3/3/55>
- Tagle, C. et Maria, X. (2017). Study of radiometric variations in Unmanned Aerial Vehicle remote sensing imagery for vegetation mapping. *Lund University GEM thesis series*.
- Tang, J., Körner, C., Muraoka, H., Piao, S., Shen, M., Thackeray, S. J. et Yang, X. (2016). Emerging opportunities and challenges in phenology: a review. *Ecosphere*, 7(8), e01436. <https://doi.org/10.1002/ecs2.1436>
- Tatsumi, S. (2020). Tree diversity effects on forest productivity increase through time because of spatial partitioning. *Forest Ecosystems*, 7(1), 24. <https://doi.org/10.1186/s40663-020-00238-z>
- Teixeira Crusiol, L. G., Nanni, M. R., Furlanetto, R. H., Cezar, E. et Silva, G. F. C. (2020). Reflectance calibration of UAV-based visible and near-infrared digital images acquired under variant altitude and illumination conditions. *Remote Sensing Applications: Society and Environment*, 18, 100312. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.rsase.2020.100312>
- Tilman, D. et Downing, J. A. (1994). Biodiversity and stability in grasslands. *Nature*, 367(6461), 363-365.
- Tilman, D., Isbell, F. et Cowles, J. (2014). Biodiversity and ecosystem functioning. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 45, 471-493. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-120213-091917>
- Tilman, D., Knops, J., Wedin, D., Reich, P., Ritchie, M. et Siemann, E. (1997). The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science*, 277(5330), 1300-1302. <https://doi.org/10.1126/science.277.5330.1300>
- Tilman, D., Reich, P. et Isbell, F. (2012). Biodiversity impacts ecosystem productivity as much as resources, disturbance, or herbivory. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 109, 10394-10397. <https://doi.org/10.1073/pnas.1208240109>
- Tilman, D., Wedin, D. et Knops, J. (1996). Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature*, 379(6567), 718-720. <https://doi.org/10.1038/379718a0>
- Tobner, C. M., Paquette, A. et Messier, C. (2013). Interspecific coordination and intraspecific plasticity of fine root traits in North American temperate tree species. *Frontiers in Plant Science*, 4(242). <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00242>

- Tobner, C. M., Paquette, A., Reich, P. B., Gravel, D. et Messier, C. (2014). Advancing biodiversity–ecosystem functioning science using high-density tree-based experiments over functional diversity gradients. *Oecologia*, 174(3), 609-621. <https://doi.org/10.1007/s00442-013-2815-4>
- Toomey, M., Friedl, M. A., Froking, S., Hufkens, K., Klosterman, S., Sonnentag, O., . . . Richardson, A. D. (2015). Greenness indices from digital cameras predict the timing and seasonal dynamics of canopy-scale photosynthesis. *Ecological Applications*, 25(1), 99-115. <https://doi.org/10.1890/14-0005.1>
- Treedivnet. (2011). *IDENT (Canada, USA, Germany, Italy)*. Forest & Nature Lab. Récupéré le Décembre 2019 de <http://www.treedivnet.ugent.be/ExpIDENT.html>
- Trogisch, S., Liu, X., Rutten, G., Xue, K., Bauhus, J., Brose, U., . . . Bruelheide, H. (2021). The significance of tree-tree interactions for forest ecosystem functioning. *Basic and Applied Ecology*. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.baae.2021.02.003>
- Urgoiti Otazua, J., Messier, C., Keeton, W., Reich, P., Gravel, D. et Paquette, A. (2022). No complementarity no gain—Net diversity effects on tree productivity occur once complementarity emerges during early stand development. *Ecology Letters*, 25. <https://doi.org/10.1111/ele.13959>
- Uriarte, M., Condit, R., Canham, C. D. et Hubbell, S. P. (2004). A spatially explicit model of sapling growth in a tropical forest: does the identity of neighbours matter? *Journal of Ecology*, 92(2), 348-360. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/j.0022-0477.2004.00867.x>
- Valladares, F. et Niinemets, Ü. (2008). Shade Tolerance, a Key Plant Feature of Complex Nature and Consequences. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 39(1), 237-257. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173506>
- van der Plas, F., Ratcliffe, S., Ruiz-Benito, P., Scherer-Lorenzen, M., Verheyen, K., Wirth, C., . . . Allan, E. (2018, Jan). Continental mapping of forest ecosystem functions reveals a high but unrealised potential for forest multifunctionality. *Ecol Lett*, 21(1), 31-42. <https://doi.org/10.1111/ele.12868>
- Vergutz, L., Manzoni, S., Porporato, A., Novais, R. F. et Jackson, R. B. (2012). Global resorption efficiencies and concentrations of carbon and nutrients in leaves of terrestrial plants. *Ecological Monographs*, 82(2), 205-220.
- Versace, S., Garfi, V., Dalponte, M., Febraro, M. D., Frizzera, L., Gianelle, D. et Tognetti, R. (2021). Species interactions in pure and mixed-species stands of silver fir and European beech in Mediterranean mountains [Species interactions in pure and mixed-species stands of silver fir and European beech in Mediterranean mountains]. *iForest - Biogeosciences and Forestry*, 14(1), 1-11. <https://doi.org/10.3832/ifor3476-013>
- Vilà, M., Carrillo-Gavilán, A., Vayreda, J., Bugmann, H., Fridman, J., Grodzki, W., . . . Trasobares, A. (2013). Disentangling biodiversity and climatic determinants of wood production. *PLOS ONE*, 8(2), e53530. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0053530>
- Villéger, S., Mason, N. W. H. et Mouillot, D. (2008). New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, 89(8), 2290-2301. <https://doi.org/10.1890/07-1206.1>
- Violle, C. et Jiang, L. (2009). Towards a trait-based quantification of species niche. *Journal of Plant Ecology*, 2(2), 87-93. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtp007>
- Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I. et Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116(5), 882-892.

- <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x>
- Vitasse, Y. (2009). *Determinismes environnemental et génétique de la phénologie des arbres de climat tempéré – Suivi des dates de débourrement et de sénescence le long d'un gradient altitudinal et en tests de provenances* – (Publication n° 3788) Université de Bordeaux 1].
- Vitasse, Y., Baumgarten, F., Zohner, C. M., Kaewthongrach, R., Fu, Y. H., Walde, M. et Moser, B. (2021). Impact of microclimatic conditions and resource availability on spring and autumn phenology of temperate tree seedlings. *The New phytologist*. <https://doi.org/10.1111/nph.17606>
- Vitasse, Y., Bresson, C. C., Kremer, A., Michalet, R. et Delzon, S. (2010). Quantifying phenological plasticity to temperature in two temperate tree species. *Functional Ecology*, 24(6), 1211-1218. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01748.x>
- Vitasse, Y., Porté, A. J., Kremer, A., Michalet, R. et 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(1), 187-198. <http://www.jstor.org/stable/40310125>
- Wang, C. et Myint, S. W. (2015). A simplified empirical line method of radiometric calibration for small unmanned aircraft systems-based remote sensing. *IEEE Journal of Selected Topics in Applied Earth Observations and Remote Sensing*, 8(5), 1876-1885. <https://doi.org/10.1109/JSTARS.2015.2422716>
- Wang, X., Song, H., Liu, F., Quan, X. et Wang, C. (2022). Timing of leaf fall and changes in litter nutrient concentration compromise estimates of nutrient fluxes and nutrient resorption efficiency. *Forest Ecology and Management*, 513, 120188. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2022.120188>
- Wang, X., Wang, Q., Chen, Y., Zhao, R., Zhang, J., Quan, X., . . . Wang, C. (2021). Coloration and phenology manifest nutrient variability in senesced leaves of 46 temperate deciduous woody species. *Journal of Plant Ecology*. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtab105>
- Way, D. A. et Montgomery, R. A. (2015). Photoperiod constraints on tree phenology, performance and migration in a warming world. *Plant, Cell & Environment*, 38(9), 1725-1736.
- Weiner, J. et Damgaard, C. (2006). Size-asymmetric competition and size-asymmetric growth in a spatially explicit zone-of-influence model of plant competition. *Ecological Research*, 21(5), 707-712. <https://doi.org/https://doi.org/10.1007/s11284-006-0178-6>
- Welles, J. M. et Norman, J. M. (1991, 1991/09/01). Instrument for Indirect Measurement of Canopy Architecture [<https://doi.org/10.2134/agronj1991.00021962008300050009x>]. *Agronomy Journal*, 83(5), 818-825. <https://doi.org/https://doi.org/10.2134/agronj1991.00021962008300050009x>
- White, M., de Beurs, K., Didan, K., Inouye, D., Richardson, A. D., Jensen, O., . . . Lauenroth, W. (2009). Intercomparison, interpretation, and assessment of spring phenology in North America estimated from remote sensing for 1982-2006. *Global Change Biology*, 15, 2335-2359. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.01910.x>
- Wickham, H. (2016). *Ggplot2: Elegant graphics for data analysis*. Dans Springer-Verlag New York. <https://ggplot2.tidyverse.org>

- Williams, L., Paquette, A., Cavender-Bares, J., Messier, C. et Reich, P. (2017). Spatial complementarity in tree crowns explainsoveryielding in species mixtures. *Nature Ecology and Evolution*, 1, 63-63. <https://doi.org/10.1038/s41559-016-0063>
- Woldearegay, M. (2020). Climate change impacts on the distribution and phenology of plants: A review.
- Wong, C. Y. S., Mercado, L. M., Arain, M. A. et Ensminger, I. (2022). Remotely sensed carotenoid dynamics improve modelling photosynthetic phenology in conifer and deciduous forests. *Agricultural and Forest Meteorology*, 321, 108977. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2022.108977>
- Wyka, T. et Oleksyn, J. (2014). Photosynthetic ecophysiology of evergreen leaves in the woody angiosperms – A review. *Dendrobiology*, 72, 3-27. <https://doi.org/10.12657/denbio.072.001>
- Yan, G., Hu, R., Luo, J., Weiss, M., Jiang, H., Mu, X., . . . Zhang, W. (2019). Review of indirect optical measurements of leaf area index: Recent advances, challenges, and perspectives. *Agricultural and Forest Meteorology*, 265, 390-411. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2018.11.033>
- Yang, J., Lu, J., Wang, R., Wang, X., Li, S. et Shen, G. (2021a). Importance and benefit of incorporating the responses of species mean trait values in trait-based community assembly. *Ecological Indicators*, 130, 108095. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2021.108095>
- Yang, J., Song, X., Zambrano, J., Chen, Y., Cao, M., Deng, X., . . . Tang, Y. (2021b). Intraspecific variation in tree growth responses to neighbourhood composition and seasonal drought in a tropical forest. *Journal of Ecology*, 109(1), 26-37.
- Zani, D., Crowther, T. W., Mo, L., Renner, S. S. et Zohner, C. M. (2020). Increased growing-season productivity drives earlier autumn leaf senescence in temperate trees. *Science*, 370(6520), 1066-1071. <https://doi.org/doi:10.1126/science.abd8911>
- Zhang, X., Friedl, M. A., Schaaf, C. B., Strahler, A. H., Hodges, J. C. F., Gao, F., . . . Huete, A. (2003). Monitoring vegetation phenology using MODIS. *Remote Sensing of Environment*, 84(3), 471-475. [https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S0034-4257\(02\)00135-9](https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S0034-4257(02)00135-9)
- Zhang, Y., Chen, H. Y. H. et Reich, P. B. (2012). Forest productivity increases with evenness, species richness and trait variation: a global meta-analysis. *Journal of Ecology*, 100(3), 742-749. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01944.x>
- Zhao, J., Zhang, Y., Tan, Z., Song, Q., Liang, N., Yu, L. et Zhao, J. (2012). Using digital cameras for comparative phenological monitoring in an evergreen broad-leaved forest and a seasonal rain forest. *Ecological Informatics*, 10, 65-72. <https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2012.03.001>
- Zheng, L.-T., Chen, H. Y. H., Biswas, S. R., Bao, D.-F., Fang, X.-C., Abdullah, M. et Yan, E.-R. (2021). Diversity and identity of economics traits determine the extent of tree mixture effects on ecosystem productivity. *Journal of Ecology*, 109(4), 1898-1908. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/1365-2745.13614>
- Zhu, J., van der Werf, W., Anten, N. P. R., Vos, J. et Evers, J. B. (2015). The contribution of phenotypic plasticity to complementary light capture in plant mixtures. *New Phytologist*, 207(4), 1213-1222. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/nph.13416>