

# UNIVERSITÉ FRANÇOIS – RABELAIS DE TOURS

## ÉCOLE DOCTORALE SSBCV

Ecologie des Systèmes Multitrophiques et Biomimétisme

# THÈSE

 présentée par :

**Robin CAILLON**

Soutenue le : 29 janvier 2016

pour obtenir le grade de : **Docteur de l'université François – Rabelais de Tours**

Discipline/ Spécialité : Sciences de la vie

**Biogéographie du microclimat foliaire :  
Mécanismes et conséquences sur les relations plantes-insectes**

**THÈSE dirigée par :**

**Mme SUPPO Christelle**

Professeur, université François – Rabelais de Tours

**RAPPORTEURS :**

**M. HAMPE Arndt**

Directeur de Recherche, INRA

**M. CHELLE Michaël**

Directeur de Recherche, INRA

---

**JURY :**

**Mme SUPPO Christelle**

Professeur, université François – Rabelais de Tours

**M. PINCEBOURDE Sylvain**

Chargé de Recherche, CNRS

**M. HAMPE Arndt**

Directeur de Recherche, INRA

**M. CHELLE Michaël**

Directeur de Recherche, INRA

**M. LAZZARI Claudio**

Professeur, université François – Rabelais de Tours

**M. SAUDREAU Marc**

Chargé de Recherche, INRA

## Remerciements

C'est avec émotion que je rédige ces quelques lignes pour remercier les personnes qui m'ont apporté leur aide pendant ces années de thèse et m'ont permis d'aboutir à ce manuscrit.

J'aimerais remercier Arndt Hampe et Michaël Chelle d'avoir accepté d'être rapporteur de ce travail. Je remercie également Claudio Lazzari et Marc Saudreau pour avoir accepté d'être examinateur de mon travail. Egalement, merci à Michaël Chelle, Claudio Lazzari et Marc Saudreau pour les échanges scientifiques et le soutien technique.

Je remercie la direction, Jean-Paul Monge, Anne-Geneviève Bagnères et David Giron de m'avoir accueilli dans leur laboratoire et d'avoir toujours veillé à ce que les doctorants travaillent dans les meilleures conditions.

Je voudrais remercier les responsables successifs de l'équipe d'Ecologie des Systèmes Multitrophiques et Biomimétisme, Jérôme Casas puis Christelle Suppo, de m'avoir intégré dans leur groupe et de m'avoir apporté leur soutien.

J'aimerais remercier Christelle Suppo en sa qualité de directrice de thèse et Sylvain Pincebourde en tant que co-encadrant de ma thèse, pour leur confiance, leur appui sans faille, leur bonne humeur et leur optimisme. Vous avez toujours su être présents lorsque j'en avais besoin et m'accorder toute l'autonomie dont j'avais envie le reste du temps. J'ai beaucoup apprécié cet équilibre et je vous en suis très reconnaissant. Plus particulièrement, Christelle, merci pour ton regard objectif sur nos travaux, pour ta rigueur et ton organisation. Sylvain, merci pour tout ce que tu m'as appris pendant ces 4 années, pour nos échanges, tant sur des questions scientifiques que sur le plan humain, pour ta curiosité, ton ouverture et bien évidemment pour tous les moments de partage en dehors du travail.

J'aimerais remercier chaleureusement toutes les personnes qui m'ont accueilli et ont rendu possible mon travail de terrain dans de bonnes conditions : Marc Lateur au Centre Wallon de Recherche Agronomique, Nicolas Lelièvre sur son exploitation à Fourneville, Marie-Cécile Dalstein à la station expérimentale de La Morinière, Sylvaine Simon à l'INRA de Gothon et Xavier Créte au CEHM de Marsillargues. J'aimerais également remercier toutes les personnes qui travaillaient sur place et qui m'ont apporté leur soutien, que ce soit la tête dans les pommiers pour installer les stations météo, en haut d'une échelle pour installer un panneau solaire ou autour d'une barbecue pour un festin bien mérité. Merci aussi aux membres de ma famille et aux amis qui m'ont hébergés à Bruxelles, Caen, Valence et Montpellier.

J'aimerais remercier Arthur Woods pour sa collaboration ainsi que pour les discussions scientifiques.

Merci à Marjorie et Nadine pour leur efficacité et leur gentillesse et pour les ordres de mission à rallonge sur 2 mois avec passage à l'étranger réalisés au dernier moment (évidemment).

Je souhaiterais remercier Guy Bourdais pour son soutien technique, notamment concernant le montage de l'armature des panneaux solaires, et Jean-Philippe Christides pour son aide sur des questions scientifiques et techniques si diversifiées qu'il m'est impossible de les résumer ici en quelques mots.

Je remercie Météo France et l'Institut Royal Météorologique de Belgique pour leur collaboration et l'accès aux données météo primordiales pour ma thèse.

J'aimerais remercier Thomas Cahon, stagiaire de Master 2 qui m'a permis de développer davantage l'aspect « insecte » de ma thèse et dont les travaux ont permis d'enrichir ce manuscrit.

Je tiens à remercier les personnes qui ont partagé mon bureau : Amélie, Antoine1, Antoine2, Gaëlle et Will. Merci pour tous les bons moments passés et pour le soutien pendant les coups durs. Plus particulièrement, merci à Amélie, l'une des pierres angulaires du trio MCM pour sa bonne humeur et tous les bons moments passés sur le terrain ou en formation. Un grand merci à Antoine1 pour le soutien et les conseils. On a traversé cette expérience, surmonté les bas et profité des hauts ensemble.

Merci à Antoine1, Antoine2 et Thomas pour les pauses du midi qui nous permettaient de bien nous vider la tête, particulièrement sur la fin de la thèse. Un merci particulier à Thomas et surtout du courage pour la thèse. N'oublie pas, le plus important, ce sont les collants !

Un merci tout particulier à Germain et Jérémy pour les soirées fléchettes, la musique trop forte, les discussions sur la recherche et le rock français, les burgers, la bonne bidoche, les sandwiches club, bref le gras ! Donc la vie ! Ca n'aurait vraiment pas été pareil sans vous, la caution de mon appartement en témoigne.

Merci à tous les autres membres de l'IRBI qui ont permis de rendre ces années au laboratoire encore plus agréables : Jérém, Elfie, Julien, Aurélien, Géraldine, Thibaut, Simon, Frank, Carole, Fabrice, Elisabeth, Karine. Pardon et merci à tous ceux que je pourrais oublier.

Enfin, merci aux amis de Paris qui ont toujours été à mes côtés pour me soutenir et un merci chaleureux à ma famille et mes parents qui m'ont supporté, surtout mais pas seulement, pendant ces quelques mois de fin de thèse passés sur Paris.

## Résumé

Les performances du végétal et des arthropodes dont il constitue le microhabitat dépendent des températures de surface foliaire. Celles-ci peuvent dévier fortement de la température de l'air et présenter des niveaux d'hétérogénéité différents selon l'échelle spatiale considérée. La feuille atténue les températures extrêmes en rapprochant son amplitude de variation journalière de celle de la température de l'air. Cependant, cette réponse diminue l'hétérogénéité des températures de surface foliaire et les capacités de thermorégulation comportementale des arthropodes à l'échelle de la feuille. Les températures moyennes de surface foliaire atténuent peu le réchauffement, et déterminent localement la performance photosynthétique du végétal. De l'échelle de la feuille à celle de la canopée, les plantes montrent des réponses différentes au réchauffement. Ce type de changement d'échelle est primordial pour améliorer notre compréhension de l'impact des changements climatiques.

Mots-clés : acariens, canopée, changement climatique, échelle spatiale, écologie biophysique, écologie quantitative, extrêmes, feuille, gradient latitudinal, hétérogénéité, microclimat, microhabitat, moyenne, photosynthèse, plasticité physiologique, phytophages, pucerons, réchauffement, relations plantes-arthropodes, résistance thermique, température, température corporelle, température létale, thermorégulation comportementale, variance.

## Abstract

Plant performance and leaf-dwelling arthropods are impacted by leaf surface temperatures. Leaf surface temperatures can show important deviation from air temperature and present different levels of heterogeneity depending on the spatial scale. The leaf buffers temperature extremes by getting closer in amplitude to air temperature. However, this physiological response decreases the heterogeneity of temperatures at the leaf surface and the opportunities for arthropods to behaviorally thermoregulate in this microclimate. Mean temperatures at the leaf surface show low buffering abilities in response to warming and locally determine photosynthetic performance. From the leaf to the canopy scale, plants show different responses to warming and scaling is crucial to increase our understanding of the impact of global warming.

Key words: aphids, behavioural thermoregulation, biophysical ecology, body temperature, canopy, climate change, extremes, heterogeneity, latitudinal gradient, leaf, lethal temperature, mean, microclimate, microhabitat, photosynthesis, physiological plasticity, phytophagous, plant-arthropods relationship, quantitative ecology, spatial scale, spider mites, temperature, thermal resistance, variance, warming.

# Table des matières

<b>LISTE DES TABLEAUX</b>	<b>I</b>
<b>LISTE DES FIGURES</b>	<b>II</b>
<b>LISTE DES ANNEXES</b>	<b>IX</b>
<b>INTRODUCTION GENERALE</b>	<b>1</b>
<b>1. LES PLANTES DANS LES ECOSYSTEMES</b>	<b>3</b>
1.1. UN POLE DE BIODIVERSITE MAJEUR	3
1.2. A LA BASE DES FLUX DE MATIERE ET D'ENERGIE : LA PHOTOSYNTHESE	3
1.3. PERFORMANCE PHOTOSYNTHETIQUE ET TEMPERATURE DE FEUILLE	3
<b>2. LE MICROCLIMAT FOLIAIRE</b>	<b>5</b>
2.1. ECHANGES DE CHALEUR AVEC L'ENVIRONNEMENT AMBIANT	5
2.1.1. Couche limite : la frontière physique du microclimat foliaire	5
2.1.2. Activité stomatique : O <sub>2</sub> , CO <sub>2</sub> et vapeur d'eau	6
2.1.3. Régulation de l'activité stomatique : déficit de pression de vapeur	6
2.1.4. Sources d'hétérogénéité du microclimat foliaire	6
2.2. TEMPERATURES DE SURFACE FOLIAIRE	7
2.2.1. Etat de l'art : des conditions spécifiques et hétérogènes	7
2.2.2. Extrêmes de température : un challenge physiologique	8
2.2.3. Plasticité de l'appareil photosynthétique	8
2.2.4. Plasticité du bilan thermique	9
<b>3. LA REPONSE MICROCLIMATIQUE</b>	<b>10</b>
3.1. EN MOYENNE	10
3.1.1. Biogéographie du microclimat foliaire : deux études majeures	10
3.1.2. Vers l'hypothèse d'une convergence des températures de surface de feuille	12
3.1.3. Plasticité physiologique : quelle stratégie ?	12
3.1.3.1. <i>Bilan thermique de la feuille</i>	12
3.1.3.2. <i>Appareil photosynthétique</i>	12
3.2. EN VARIANCE	13
3.3. RELATIONS MULTITROPHIQUES : LES ARTHROPODES A LA SURFACE DES FEUILLES	16
3.3.1. Le microclimat foliaire : une question de taille pour les arthropodes	16
3.3.2. Impact de la réponse microclimatique pour les arthropodes	16
3.3.3. Stratégie de thermorégulation comportementale	17
3.3.3.1. <i>Sélection de microhabitats</i>	17

3.3.3.2. <i>Cas particulier du microclimat foliaire</i>	17
<b>4. PROJET DE THESE</b>	<b>18</b>
4.1. ORIGINALITE DU PROJET : ECHELLE SPATIO-TEMPORELLE ET FREQUENCE D'ECHANTILLONNAGE	18
4.2. OBJECTIFS GENERAUX	18
4.3. OBJECTIFS SPECIFIQUES	18
4.3.1. Chapitre 1 – Echelle foliaire : hétérogénéité microclimatique et thermorégulation comportementale	18
4.3.2. Chapitre 2 et 3 - Echelle biogéographique	19
4.3.2.1. <i>Chapitre 2 : analyse descriptive du gradient microclimatique</i>	19
4.3.2.2. <i>Chapitre 3 : gradient microclimatique et performances photosynthétiques</i>	19

## **CHAPITRE I - WARMING DECREASES THERMAL HETEROGENEITY OF LEAF SURFACES:**

### **IMPLICATIONS FOR BEHAVIOURAL THERMOREGULATION BY ARTHROPODS** **21**

<b>1. INTRODUCTION</b>	<b>23</b>
<b>2. MATERIALS &amp; METHODS</b>	<b>26</b>
2.1. BIOLOGICAL MODEL	26
2.2. EXPERIMENT 1 - LEAF MICROCLIMATE CHARACTERIZATION	27
2.3. EXPERIMENT 2 - LETHAL TEMPERATURE THRESHOLD OF <i>T. URTICAE</i>	27
2.4. EXPERIMENT 3 – DISTRIBUTION OF <i>T. URTICAE</i> ON THE LEAF SURFACE	28
2.5. STATISTICAL ANALYSIS	29
<b>3. RESULTS</b>	<b>31</b>
3.1. EXPERIMENT 1 - LEAF MICROCLIMATE CHARACTERIZATION	31
3.2. EXPERIMENT 2 - UPPER LETHAL TEMPERATURE THRESHOLD FOR <i>T. URTICAE</i>	34
3.3. EXPERIMENT 3 – THERMOREGULATION BY <i>T. URTICAE</i>	34
<b>4. DISCUSSION</b>	<b>37</b>

## **CHAPITRE II - TREE LEAVES BUFFER THE AMPLITUDE OF WARMING BY LAGGING BEHIND**

### **DAILY TEMPERATURE EXTREMES** **41**

<b>1. INTRODUCTION</b>	<b>43</b>
<b>2. MATERIALS &amp; METHODS</b>	<b>46</b>
2.1. BIOLOGICAL MODEL AND STUDY SITES	46
2.2. CLIMATIC MEASUREMENTS	47
2.3. MICROCLIMATIC MEASUREMENTS	47
2.4. STOMATAL CONDUCTANCE	48
2.5. STATISTICAL ANALYSIS	49

<b>3. RESULTS</b>	<b>51</b>
<b>4. DISCUSSION</b>	<b>65</b>
<b><u>CHAPITRE III- JOINT SHIFTS IN TREE LEAF TEMPERATURES AND THERMAL OPTIMUM FOR PHOTOSYNTHESIS ALONG A LATITUDINAL GRADIENT</u></b>	<b><u>69</u></b>
<b>1. INTRODUCTION</b>	<b>71</b>
<b>2. MATERIALS &amp; METHODS</b>	<b>74</b>
2.1. BIOLOGICAL MODEL AND STUDY SITES	74
2.2. CLIMATIC MEASUREMENTS	76
2.3. MICROCLIMATIC MEASUREMENTS	76
2.4. TEMPERATURE RESPONSE CURVES OF PHOTOSYNTHESIS	77
2.5. STATISTICAL ANALYSIS	78
<b>3. RESULTS</b>	<b>80</b>
3.1. CLIMATIC LATITUDINAL GRADIENT	80
3.2. THE LEAF TEMPERATURE LATITUDINAL GRADIENT	80
3.3. PHOTOSYNTHESIS THERMAL OPTIMUM	85
<b>4. DISCUSSION</b>	<b>89</b>
4.1. THE LATITUDINAL GRADIENT OF LEAF TEMPERATURES	89
4.2. THE THERMAL OPTIMUM FOR PHOTOSYNTHESIS	90
4.3. BUFFERING ABILITY IN A WARMING ENVIRONMENT	91
<b><u>DISCUSSION GENERALE</u></b>	<b><u>95</u></b>
<b>1. BILAN THERMIQUE DE LA PLANTE : LE RESULTAT D'INTERACTIONS COMPLEXES</b>	<b>98</b>
1.1. FACTEURS ENVIRONNEMENTAUX	100
1.1.1. Facteurs environnementaux influençant le rayonnement intercepté par la feuille	100
1.1.1.1. <i>Couverture nuageuse</i>	100
1.1.1.2. <i>Altitude et topographie</i>	101
1.1.2. Facteurs environnementaux influençant le bilan thermique de la feuille	103
1.1.2.1. <i>Convection forcée</i>	103
1.1.2.2. <i>L'eau</i>	105
1.2. FACTEURS PROPRES A LA FEUILLE	114
1.2.1. Propriétés optiques de la feuille	114
1.2.1.1. <i>Absorbance</i>	114
1.2.1.2. <i>Cuticule</i>	121
1.2.1.3. <i>Pubescence</i>	124

1.2.2.	Propriétés architecturales de la feuille	126
1.2.2.1.	<i>Taille</i>	126
1.2.2.2.	<i>Orientation</i>	126
1.2.2.3.	<i>Inclinaison</i>	126
1.2.2.4.	<i>Forme</i>	127
1.3.	COMMENT A-T-ON PRIS EN COMPTE CES FACTEURS DANS LA THESE ?	128
1.4.	MODELISATION BIOPHYSIQUE : VERS UNE APPROCHE INTEGRATIVE DU BILAN THERMIQUE DE LA FEUILLE	129
<b>2.</b>	<b>RELATIONS MULTITROPHIQUES PLANTE-ARTHROPODES</b>	<b>133</b>
2.1.	RESISTANCE THERMIQUE DES ARTHROPODES A LA SURFACE DES FEUILLES	133
2.1.1.	Echantillonnage de populations d'arthropodes	133
2.1.2.	Dispositif expérimental d'un test de température létale	134
2.1.3.	Dose létale 50 (DL <sub>50</sub> )	137
2.1.3.1.	<i>Un indicateur de la résistance thermique des arthropodes</i>	137
2.1.3.2.	<i>Profil le long d'un gradient latitudinal</i>	138
2.1.4.	Tolérance des ectothermes au réchauffement	141
2.1.5.	Evaluation de la résistance thermique des ectothermes	142
2.1.5.1.	<i>Quelle variable ?</i>	142
2.1.5.2.	<i>Dans le 1<sup>er</sup> rôle : le microclimat</i>	143
2.1.6.	Résistance thermique et changement climatique	143
2.2.	IMPACT DE L'HERBIVORIE SUR LE MICROCLIMAT FOLIAIRE	144
2.2.1.	L'herbivorie – des modes d'alimentation variés	144
2.2.2.	Impact de l'herbivorie sur le végétal	145
2.2.2.1.	<i>Hypothèses</i>	145
2.2.2.2.	<i>Dispositif expérimentale pour l'évaluation de l'impact de l'herbivorie sur le microclimat foliaire</i>	145
2.2.2.3.	<i>Impact de l'herbivorie sur l'excès de température de feuille</i>	148
2.2.2.4.	<i>Impact de l'herbivorie sur l'hétérogénéité de composition des températures de surface foliaire</i>	150
2.2.2.5.	<i>Impact de l'herbivorie sur l'hétérogénéité de configuration des températures de surface foliaire</i>	151
2.2.3.	Réponse physiologique du végétal à l'herbivorie	152
2.2.4.	Conséquences de l'herbivorie sur les capacités de thermorégulation comportementale des arthropodes à la surface des feuilles	154
2.2.5.	Conséquences de l'herbivorie sur l'activité photosynthétique de la feuille	155
2.2.5.1.	<i>Insectes broyeurs de feuille – le cas des larves de lépidoptères</i>	155

2.2.5.2. <i>Insectes piqueur-suceurs se nourrissant du contenu des cellules du mésophylle – le cas des acariens et de la punaise</i>	156
2.2.5.3. <i>Insectes piqueurs-suceurs se nourrissant du phloème – le cas du puceron</i>	157
2.2.6. Herbivorie et changement climatique	159
<b>3. HETEROGENEITE SPATIALE DES TEMPERATURES : DE L'ECHELLE FOLIAIRE A L'ECHELLE BIOGEOGRAPHIQUE</b>	<b>162</b>
3.1. QUANTIFICATION	164
3.1.1. Hétérogénéité thermique moyenne	164
3.1.2. Réponse de l'hétérogénéité thermique à la température de l'air	165
3.1.2.1. <i>Hétérogénéité thermique intra-feuille</i>	165
3.1.2.2. <i>Hétérogénéité thermique intra-canopée</i>	165
3.1.2.3. <i>Hétérogénéité thermique : Une réponse au réchauffement spécifique à chaque échelle</i>	166
3.2. RELATIONS MULTITROPHIQUES ET ECHELLES SPATIALES : IMPACT DU CHANGEMENT CLIMATIQUE SUR LA THERMOREGULATION COMPORTEMENTALE DES ARTHROPODES	167
<b><u>CONCLUSION</u></b>	<b>169</b>
<b><u>RÉFÉRENCES</u></b>	<b>177</b>
<b><u>ANNEXES</u></b>	<b>215</b>

## Liste des tableaux

Table 1. Short description of each site with latitude, longitude, altitude and the address. ....46

Table 2. Short description of each site with latitude, longitude, altitude and the address. ....75

# Liste des figures

Figure 1. Performance photosynthétique (A) en fonction de la température. Des conditions de croissance différentes peuvent donner lieu à un déplacement de la courbe de performance initiale (courbe bleue → courbe rouge) et par la même occasion à un déplacement de la température optimale pour la photosynthèse ( $T_{opt1} \rightarrow T_{opt2}$ ), permettant de maintenir un niveau de photosynthèse maximale équivalent ( $A_{max}$ ) au sein de climats différents. ....4

Figure 2. Représentation schématique de la couche limite entre la surface d'un substrat solide et l'air libre à proximité. Trois types d'écoulement résultent du vent arrivant frontalement au substrat : (1) écoulement turbulent, (2) écoulement intermédiaire et (3) écoulement laminaire. Les conditions de température, d'humidité et de convection évoluent au fur et à mesure que l'on se rapproche de la surface du substrat. ....5

Figure 3. Réponse des températures de surface de feuille en moyenne et conséquences sur le budget thermique de la feuille et sur ses performances photosynthétiques. .... 11

Figure 4. Réponse des températures de surface de feuille en termes de variance et hypothèses sur les conséquences pour les performances photosynthétiques..... 15

Figure 5. Primary organism, *T. urticae* (top, photo credit: Gilles San Martin) and infrared image of an apple leaf surface taken in the field under full sunlight (bottom, photo credit: Sylvain Pincebourde).....26

Figure 6. Temperature excess between mean leaf surface temperature and ambient air ( $T_{ex}^{mean}$ ) according to air temperature and air relative humidity conditions (line and circles: 30 %, dashed line and squares: 60 %, and dotted line and triangles: 90 %). .....31

Figure 7. Temperature excess ( $T_{ex}$ ) between maximal (top) and minimal (bottom) leaf surface temperature and ambient air according to air temperature and air relative humidity conditions (line and circles: 30 %, dashed line and squares: 60 %, and dotted line and triangles: 90 %). .....32

Figure 8. Temperature Range Index (TRI) according to air temperature and air relative humidity conditions (line and circles: 30 %, dashed line and squares: 60 %, and dotted line and triangles: 90 %). .....33

Figure 9. Aggregation Index (AI) according to air temperature and air relative humidity conditions (line and circles: 30 %, dashed line and squares: 60 %, and dotted line and triangles: 90 %). .....34

Figure 10. Body temperature of spider mites ( $T_{\text{body}}$ ) as a function of the mode of the leaf surface temperatures ( $T_{\text{mode}}$ ) at 25 °C (top) and 37 °C (bottom) air temperature. Graphs show data for the first (black triangles) and last (empty circles) time of the experiment, after 1 hour.....35

Figure 11. Deviation of spider mite body temperature from the mode of leaf surface temperatures ( $T_{\text{dev}}$ ) as a function of this mode at 25 °C (top; confidence interval in dashed lines) and 37 °C (bottom) air temperature. Graphs show data for the first (black triangles) and last (empty circles) time of the experiment, after 1h. Observations with high leverage are identified in grey. ....36

Figure 12. Location of the five orchards used in this study.....51

Figure 13. Latitudinal gradient of air temperature, air relative humidity, global radiation, wind speed and pluviometry in June, July, August and September 2012. Maxima are reported by black circles and means by white circles.....52

Figure 14. Latitudinal gradient of air temperature, air relative humidity, global radiation, wind speed and pluviometry in June, July, August and September 2013. Maxima are reported by black circles and means by white circles.....53

Figure 15. Mean ( $\pm$  sd) stomatal conductance ( $g_s$ ) across latitude for sunny (red) and shady (blue) leaves in 2012 (left graph) and 2013 (right graph). Data for Gembloux (50.56° lat.) are missing in 2013.....54

Figure 16. Time lag (min) (mean  $\pm$  sd) between daily maximal  $T_{\text{air}}$  and daily maximal GR (in black) and between daily maximal  $T_{\text{leaf}}$  and daily maximal  $T_{\text{air}}$  (in red for sunny leaves and blue for shady leaves) across the gradient of monthly mean  $T_{\text{air}}$ . Regression lines are reported on the graphs with the corresponding colors. Data are presented for each month, from June to September, and for each year, 2012 (left panel) and 2013 (right panel).....56

Figure 17. Increase in time lag (min) (mean  $\pm$  sd) between daily maximal  $T_{\text{air}}$  and daily maximal GR (in black) and between daily maximal  $T_{\text{leaf}}$  and daily maximal  $T_{\text{air}}$  (in red for sunny leaves and blue for shady leaves) for a 1 °C increment in monthly mean  $T_{\text{air}}$ . Data are presented for each month, from June to September, and each year, 2012 (upper graph) and 2013 (lower graph). ....57

Figure 18. Daily leaf temperature excess ( $T_{\text{ex}}$ ) (°C) between minimal  $T_{\text{leaf}}$  and minimal  $T_{\text{air}}$  (circles and lines for the regression) and between maximal  $T_{\text{leaf}}$  and maximal  $T_{\text{air}}$  (cross and dotted lines for the regression) across the gradient of monthly mean  $T_{\text{air}}$  (mean  $\pm$  sd).

Sunny leaves are in red and shady leaves in blue. Data are presented for each month, from June to September, and for each year, 2012 and 2013.....	59
Figure 19. Variation in the leaf temperature excess (%) between minimal $T_{leaf}$ and minimal $T_{air}$ relatively to a 1 °C increment in monthly mean $T_{air}$ (mean $\pm$ sd). Sunny leaves in red and shady leaves in blue. Data are presented for each month, from June to September, and for each year, 2012 (upper graph) and 2013 (lower graph). .....	60
Figure 20. Variation in the leaf temperature excess (%) between maximal $T_{leaf}$ and maximal $T_{air}$ relatively to a 1 °C increment in monthly mean $T_{air}$ . Sunny leaves in red and shady leaves in blue. Data are presented for each month, from June to September, and for each year, 2012 (upper graph) and 2013 (lower graph). .....	62
Figure 21. Daily proportion (%) of $T_{leaf}$ above $T_{air}$ for sunny leaves (in red) and shady leaves (in blue) across the gradient of daily mean $T_{air}$ (mean $\pm$ sd). Data are presented for each month, from June to September, and for each year, 2012 (left panel) and 2013 (right panel).....	64
Figure 22. Location of the five orchards used in this study and latitudinal gradient of climatic data illustrated for the daily ( $\pm$ SD) maximal $T_{air}$ and maximal GR (black circles), and mean $T_{air}$ and mean GR (white circles) in June 2013. ....	74
Figure 23. Latitudinal gradient of the daily ( $\pm$ SD) maximal $T_{leaf}$ (black circles) and mean $T_{leaf}$ (white circles) for each month. Daily maximal $T_{air}$ and daily mean $T_{air}$ are represented in dotted and dashed lines, respectively. For visual convenience, the scale of the “Y” axis is adapted for each month. ....	81
Figure 24. Latitudinal gradient of the daily ( $\pm$ SD) maximal $T_{ex}$ (black circles) and daily mean $T_{ex}$ (white circles) for each month. These are the daily maximal $T_{leaf}$ or daily mean $T_{leaf}$ minus the daily maximal $T_{air}$ or daily mean $T_{air}$ , respectively.....	83
Figure 25. Buffer estimates of the daily ( $\pm$ SD) mean (A) and maximal (B) $T_{ex}$ and their variability within tree canopy by distinguishing leaves on the east (white bars) and west (grey bars) sides of the row. Data from all sites were combined together. Buffer estimates quantify the proportion of the variation of the daily mean or maximal $T_{air}$ that is buffered by the leaf. For example, a buffer estimate of -10 % means that $T_{ex}$ will decrease by 0.1 °C for each 1 °C increment in $T_{air}$ (meaning an increase in $T_{leaf}$ of 0.9 °C for each 1 °C increment in $T_{air}$ ), thus buffering 10 % of the increase in $T_{air}$ . Letters above (A) and below (B) bars indicate significant differences (see text). .....	84
Figure 26. Temperature response curves of photosynthesis along latitude. (A) The photosynthesis rate relative to maximum is given for each leaf, and the linear regressions	

are represented in color for each site: Gembloux (blue), Fourneville (red), La Morinière (green), Gotheron (purple), Marsillargues (orange). The estimated thermal optimums for photosynthesis are represented by arrows of the same color for each site. . (B) Mean ( $\pm$  SD) photosynthesis rate measured at the closest leaf temperature from the optimum at each site. Other parameters were set optimal. Light intensity was set at  $1500 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ,  $\text{CO}_2$  concentration at 380 ppm, and vapour pressure deficit at a mean value of  $1.13 \pm 0.12$  kPa. Letters above points indicate significant differences (see text). For the mean ( $\pm$  SD) photosynthesis rate with all parameters set optimal (Light intensity at  $1500 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ,  $\text{CO}_2$  concentration at 380 ppm and vapour pressure deficit at a mean value of  $1.13 \pm 0.12$  kPa) and a leaf temperature at  $25^\circ\text{C}$  see supporting information S6. ....86

Figure 27. Deviation between the daily mean ( $\pm$  SD)  $T_{\text{leaf}}$  and  $T_{\text{opt}}$  when considering 2 and 5 weeks of microclimatic data prior to the measurement of the photosynthesis thermal optimum. A data point is missing for Gotheron at two weeks because of a failure of the microclimatic station the month before the measurement of the photosynthesis thermal optimum. ....87

Figure 28. Deviation between the daily maximal ( $\pm$  SD)  $T_{\text{leaf}}$  and  $T_{\text{opt}}$  when considering 2 and 5 weeks of microclimatic data prior to the measurement of the photosynthesis thermal optimum. A data point is missing for Gotheron at two weeks because of a failure of the microclimatic station the month before the measurement of the photosynthesis thermal optimum. ....88

Figure 29. Représentation schématique des différents types de radiations interceptées par la surface d'une feuille (extrait de "Plant Physiology" de Park S. Nobel, 1999). ....99

Figure 30. Conductance stomatique ( $g_s$ ) moyenne ( $\pm$  sd) en fonction de la latitude pour les feuilles de soleil (rouge) et les feuilles d'ombre (bleu) en 2012 et 2013. Les données pour Gembloux (i.e.  $50.56^\circ$  de latitude) sont indisponibles pour l'année 2013 pour des raisons techniques. .... 106

Figure 31. Moyenne ( $\pm$ sd) journalière de la dépression maximale de la température de surface de feuille par rapport à la température de l'air pour les feuilles de soleil (cercles noirs) et les feuilles d'ombre (cercles blancs) pendant la nuit (A) et le matin, c'est-à-dire entre le lever du soleil et midi (UTC+2) (B) le long du gradient latitudinal. L'écart de température a été calculé à partir de la température de l'air ambiant à l'extérieur de la canopée et à partir de la température de l'air au sein de la canopée pour les feuilles de soleil et les feuilles d'ombre, respectivement. .... 108

- Figure 32. Moyenne ( $\pm$  sd) journalière de la dépression maximale de la température de feuille par rapport à la température de rosée pour les feuilles de soleil (cercles noirs) et les feuilles d'ombre (cercles blancs) pendant la nuit (A) et le matin, c'est-à-dire en le lever du soleil et midi (UTC+2) (B) le long du gradient latitudinal. La ligne en pointillés indique une dépression maximale nulle..... 110
- Figure 33. Moyenne journalière de la fréquence des températures de feuilles inférieures à la température de rosée pour les feuilles de soleil (cercles noirs) et les feuilles d'ombre (cercles blancs) pendant la nuit (A) et le matin, c'est-à-dire entre le lever du soleil et midi (UTC+2) (B) le long du gradient latitudinal..... 112
- Figure 34. Représentation schématique de l'interception du rayonnement lumineux à la surface d'une feuille. .... 115
- Figure 35. Spectre d'absorption caractéristique des feuilles du pommier *Malus domestica* dans le domaine visible et proche infra-rouge (i.e. 400 nm à 900 nm) par site (A), selon le côté du rang où se trouve la feuille dans le verger (B) et en fonction de l'exposition au rayonnement (C). .... 117
- Figure 36. Analyse en Composante Principale (ACP) de l'absorbance des feuilles du pommier *Malus domestica* en fonction de la latitude, du côté du rang dans le verger, et de l'exposition au rayonnement. Les ellipses de confiance indiquent une différence significative entre les niveaux d'un facteur lorsqu'elles ne se recouvrent pas. .... 119
- Figure 37. Absorbance moyenne ( $\pm$  sd) des feuilles du pommier *Malus domestica* dans le domaine visible et proche infra-rouge (i.e. 400 nm à 900 nm) selon la latitude (A), le côté du rang sur lequel se trouve la feuille (B) et l'exposition au rayonnement (C). .... 120
- Figure 38. Modélisation de l'hétérogénéité thermique intra-canopée reconstituée le deux juin à 12h pour les quatre arbres digitalisés sur le site de La Morinière. Les deux arbres au centre sont les arbres sur lesquels les mesures de températures de feuilles ont été effectuées. L'hétérogénéité thermique a été reconstituée à partir de la position du soleil, du rayonnement global et diffus (rayonnement photosynthétiquement actif = 356.76 W.m<sup>-2</sup>; rayonnement proche infrarouge = 396.24 W.m<sup>-2</sup>), de la température de l'air ( $T_{\text{air}}$  = 14.7 °C), de la vitesse du vent (vitesse du vent = 1.9 m.s<sup>-1</sup>) et du rayonnement atmosphérique de grande longueur d'onde. .... 131
- Figure 39. Modélisation de l'hétérogénéité thermique intra-feuille à partir de la microtopographie de la surface de la feuille, de la température de l'air ( $T_{\text{air}}$  = 25 °C), du rayonnement global (Rayonnement photosynthétiquement actif et proche infrarouge =

500 W.m <sup>-2</sup> ), de la position du soleil (élévation = 27 °), de l'humidité relative (HR = 40 %)	132
Figure 40. Dispositif expérimental pour la détermination de la température létale du puceron vert non-migrant <i>Aphis pomi</i> .	136
Figure 41. Profil latitudinal de la DL <sub>50</sub> . La droite indique la régression de la DL <sub>50</sub> en fonction de la latitude.	138
Figure 42. Profil latitudinal de la DL <sub>50</sub> en fonction de la température maximale (A) et moyenne (B) globale de l'air (croix) et de la feuille (cercles). Les droites de régression sont indiquées en trait plein.	139
Figure 43. Distribution de fréquence des températures de surface des feuilles de soleil pour chacun des 3 sites où des pucerons ont pu être échantillonnés. La distribution de fréquence des feuilles de soleil du côté est du rang est en pointillés et celle des feuilles de soleil du côté ouest du rang en trait plein. La droite verticale en pointillés indique la valeur de la DL <sub>50</sub> calculée pour chaque site.	140
Figure 44. Evolution de la température ambiante à l'intérieur de la chambre climatique CONVIRON pendant les 6 heures de l'expérimentation ; température mesurée toutes les deux minutes à l'aide d'un thermocron (i-Button, Maxim Integrated, San jose, CA, Etats-Unis). La résolution thermique de 0.5 °C explique le profil de température en escalier.	147
Figure 45. Photo infrarouge de la surface d'une feuille de pommier capturée en chambre climatique Conviron et exposée à une température de l'air de 25 °C, une humidité relative de 60 % et un rayonnement de 220-240 W.m <sup>-2</sup> .	148
Figure 46. Excès de température de feuille (°C) minimal (bleu), moyen (vert) et maximal (rouge) pour chacun des 3 traitements (contôle, pucerons et végétaline) et pour quatre temps d'expérimentation (t <sub>0</sub> à 10h, T <sub>air</sub> = 15 °C ; t <sub>1</sub> à 13h, T <sub>air</sub> = 30 °C ; t <sub>2</sub> à 14h, T <sub>air</sub> = 20 °C ; t <sub>3</sub> à 16h, T <sub>air</sub> = 15 °C).	149
Figure 47. Réponse du « Temperature Range Index » à un cycle diurnal de température de l'air pour une feuille de pommier saine (ronds et trait plein), une feuille de pommier contenant des pucerons à densité modérée (carrés et tiret) et une feuille de pommier dont la face inferieur à été enduite de végétaline (triangles et pointillés) ; les barres représentent l'erreur standard à la moyenne.	151
Figure 48. Réponse de l' « Aggregation Index » à un cycle diurnal de température de l'air pour une feuille de pommier saine (ronds et trait plein), une feuille de pommier contenant des pucerons à densité modérée (carrés et tirets) et une feuille dont la face	

inférieure a été enduite de végétaline (triangles et pointillés) ; les barres représentent l'erreur standard à la moyenne..... 152

Figure 49. Hétérogénéité spatiale journalière moyenne ( $\pm$  sd) des températures de surface foliaire à l'échelle de la canopée (ronds noirs) et à l'échelle d'une feuille individuelle (triangles). Les triangles noirs correspondent à l'hétérogénéité spatiale intra-feuille calculée à partir des données infra-rouge du chapitre 1 de la thèse et correspondent à une moyenne de l'hétérogénéité mesurée pendant 1 heure en conditions de température constante (25 °C, 30 °C et 39 °C). Le triangle blanc correspond à l'hétérogénéité spatiale intra-feuille calculée à partir des données infra-rouge des travaux menés sur l'impact de l'herbivorie présentée dans la discussion générale du mémoire (B.II. Impact de l'herbivorie sur le microclimat foliaire). Ce point a été calculé au moment du pic de chaleur journalier dans le cadre d'un cycle diurnal de température de l'air simulé en laboratoire ( $T_{\text{air}} = 30 \text{ °C}$ ). L'hétérogénéité spatiale intra-canopée (ronds noirs) est présentée en relation avec la température maximale journalière de l'air calculée sur chacun des 5 sites le long du gradient latitudinal et pour chacun des 4 mois. L'hétérogénéité spatiale intra-feuille est présentée en relation avec la température maximale de l'air atteintes dans le cadre des cycles diurnaux simulés en laboratoire (triangle blanc) et en relation avec la température de l'air appliquée de manière constante pendant 1 heure en laboratoire également (triangles noirs)..... 164

Figure 50. Représentation schématique de la réponse microclimatique à l'échelle de la feuille et de la canopée et des relations plante-arthropodes étudiées dans le cadre de la thèse. .... 172

## Liste des annexes

Annexe S1. Survival rate of <i>T. urticae</i> (%) according to temperature (°C). The line represents the non-linear regression (see text). Dotted lines represent the 95% confidence interval.....	217
Annexe S2. Distribution frequency of (top) leaf surface temperatures at the start (line) and end (dashed line) of the experiment, and (bottom) body temperature of spider mites at the start (triangles) and end (circles) of the experiment. These data represent a single replicate at 25°C air temperature for illustration.....	218
Annexe S3. Characteristics of the five orchards where data were collected.....	219
Annexe S4. Latitudinal gradient of air temperature, air relative humidity, global radiation, wind speed and pluviometry in June, July, August and September 2013. Maxima are reported by black circles and means by white circles.....	220
Annexe S5. Location of the five orchards used in this study (A). Solar panel for power supply (B) and microclimatic weather station (C) used for data collection and storage. (D) The latitudinal gradient of climatic data is illustrated for the daily ( $\pm$ SD) maximal $T_{air}$ and maximal GR (black circles), and mean $T_{air}$ and mean GR (white circles) in June 2013. ....	221
Annexe S6. Mean ( $\pm$ SD) photosynthesis rate measured at 25°C of leaf temperature (A25°C) along latitude. Gembloux is represented in blue, Fourneville in red, La Morinière in green, Gotheron in purple, and Marsillargues in orange. Other parameters were set optimal. Light intensity was set at 1500 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ , CO <sub>2</sub> concentration at 380 ppm, and vapour pressure deficit at a mean value of $1.13 \pm 0.12$ kPa.....	222
Annexe S7. Optimal temperature for photosynthesis as a function of latitude.....	223



# Introduction Générale



# 1. Les plantes dans les écosystèmes

## 1.1. Un pôle de biodiversité majeur

Les échanges que les plantes réalisent avec leur environnement sont importants pour leur survie mais aussi pour celle des millions d'espèces de plantes, champignons, arthropodes et micro-organismes dont elles constituent l'habitat et/ou la source d'alimentation (Hammond et al. 1997 ; Rodgers & Kitching 1998 ; Walter et al. 1998 ; Novotny et al. 2002). Les forêts, dont près de 16 % se trouvent en milieu tempéré (De Frenne et al. 2013), couvrent près de la moitié de la surface terrestre de la planète (Melillo et al. 1993) et on retrouve dans la canopée 40 % des espèces existantes dont 10 % sont des spécialistes (Hammond et al. 1997). On estime ainsi de deux à six millions le nombre d'espèces d'insectes herbivores vivant dans la canopée (Novotny et al. 2002 ; Ødegaard 2000). Cette richesse s'explique par la structure tridimensionnelle de la canopée, propice à la diversification de niche et à la stratification verticale (Ozanne et al. 2003 ; De Frenne et al. 2013).

## 1.2. A la base des flux de matière et d'énergie : la photosynthèse

Si la canopée abrite une grande diversité d'espèces, elle joue également un rôle primordial dans le cycle du carbone et le recyclage des nutriments (Sage & Kubien 2007 ; Ozanne et al. 2003). Les plantes sont à la base de la production primaire des écosystèmes. Elles fournissent un apport en matière et en énergie aux organismes dont elles constituent l'alimentation et dont dépendent les maillons plus élevés de la chaîne alimentaire (Charley & Richards 1983 ; Hobbie 1992). Ce sont des organismes autotrophes qui synthétisent leur propre matière organique à partir d'éléments inorganiques, de minéraux et d'énergie. Pour cela, les plantes extraient par leurs racines les minéraux du sol et assimilent par la voie de la photosynthèse le carbone du CO<sub>2</sub> atmosphérique à partir d'énergie lumineuse. La photosynthèse est une réaction photochimique primordiale pour le maintien et le développement du végétal.

## 1.3. Performance photosynthétique et température de feuille

La température est l'un des facteurs abiotiques clés affectant la performance et la fitness des organismes de façon générale (Huey & Stevenson 1979 ; Huey & Kingsolver 1989 ; Huey & Kingsolver 1993 ; Somero 1995), et la photosynthèse ne déroge pas à cette règle (Berry & Björkman 1980 ; Sage & Kubien 2007). La courbe de performance de la photosynthèse est décrite par une parabole asymétrique avec une température optimale à

laquelle l'assimilation du CO<sub>2</sub> est maximisée (Figure 1). L'activité photosynthétique est donc limitée à faible et haute température de feuille. Ainsi, des valeurs décrivant la réponse de la photosynthèse à la température de feuille peuvent être relevées dans la littérature. Par exemple, la température optimale pour la photosynthèse a été mesurée chez l'arroche de Babington, l'épicéa et le peuplier à 26 °C, 15 °C et 28 °C, respectivement (Berry & Björkman 1980 ; Neilson et al. 1972 ; Dillaway & Kruger 2010). Il a par ailleurs été mesuré une photosynthèse réduite de 50 % à une température de 43 °C, 37 °C et 36 °C, respectivement. La courbe de performance de la photosynthèse peut ainsi montrer une variabilité importante selon la plante considérée et le climat au sein duquel elle croît. En effet, la photosynthèse est influencée par la température des tissus foliaires, i.e. la température de feuille, qui dépend elle-même de nombreux facteurs environnementaux.

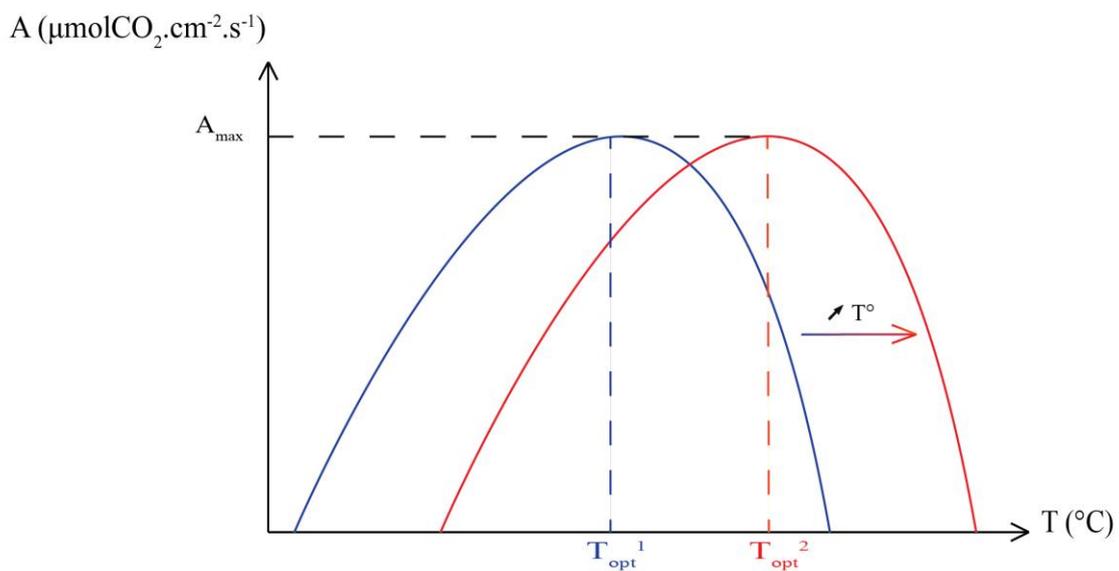


Figure 1. Performance photosynthétique (A) en fonction de la température. Des conditions de croissance différentes peuvent donner lieu à un déplacement de la courbe de performance initiale (courbe bleue → courbe rouge) et par la même occasion à un déplacement de la température optimale pour la photosynthèse ( $T_{\text{opt}1} \rightarrow T_{\text{opt}2}$ ), permettant de maintenir un niveau de photosynthèse maximale équivalent ( $A_{\text{max}}$ ) au sein de climats différents.

## 2. Le microclimat foliaire

### 2.1. Echanges de chaleur avec l'environnement ambiant

Les échanges de chaleur entre la feuille et l'air ambiant sont principalement impactés par le rayonnement. Deux processus biophysiques permettent à la feuille de contrebalancer la composante radiative (Jones 1992 ; Campbell & Norman 1998 ; Pincebourde & Woods 2012) : (i) la couche limite qui est la fine couche d'air stable à l'interface entre la feuille et l'air s'écoulant librement à proximité et (ii) l'activité stomatique, définie comme la conductance stomatique et le taux de transpiration de la surface d'une feuille (Jones 1999 ; Mott & Buckley 2000).

#### 2.1.1. Couche limite : la frontière physique du microclimat foliaire

La couche limite résulte de la viscosité de l'air et de la rugosité de la surface de la feuille (Figure 2). Elle délimite physiquement le microclimat foliaire et peut atteindre une épaisseur de 10 mm selon la vitesse du vent dans le milieu ambiant, la taille et la forme de la feuille, et la densité de trichomes à sa surface (Burrage 1971; Campbell & Norman 1998). Une couche limite épaisse et de faible conductance va jouer un rôle important dans la détermination du microclimat foliaire (Oke 1978). C'est le cas par exemple de feuilles de grande taille peu soumises au vent dont la température de surface va être élevée par rapport à celle de l'air ambiant (Linacre 1967 ; Gates 1968 ; Burrage 1971).

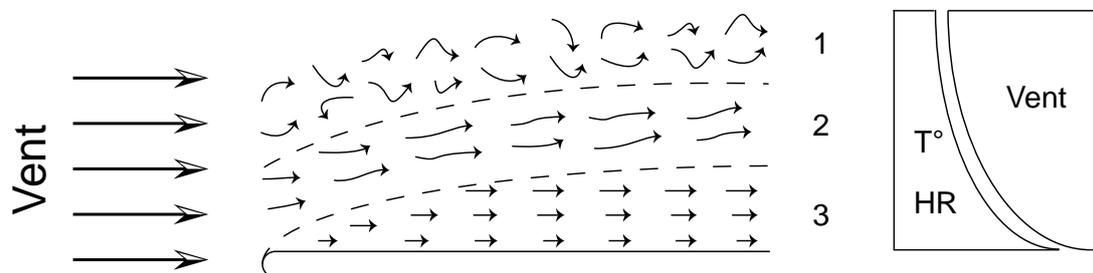


Figure 2. Représentation schématique de la couche limite entre la surface d'un substrat solide et l'air libre à proximité. Trois types d'écoulement résultent du vent arrivant frontalement au substrat : (1) écoulement turbulent, (2) écoulement intermédiaire et (3) écoulement laminaire. Les conditions de température, d'humidité et de convection évoluent au fur et à mesure que l'on se rapproche de la surface du substrat.

### 2.1.2. Activité stomatique : O<sub>2</sub>, CO<sub>2</sub> et vapeur d'eau

L'activité stomatique d'une plante peut être décomposée en deux éléments intrinsèquement liés. D'une part, la conductance stomatique qui est régie par l'ouverture et la fermeture des stomates, de petits orifices présents sur la face inférieure et/ou supérieure des feuilles. Les stomates permettent les échanges d'O<sub>2</sub> et de CO<sub>2</sub> nécessaires à la photosynthèse tout en limitant les pertes d'eau. D'autre part, le taux de transpiration qui correspond à la quantité de vapeur d'eau transpirée par la feuille dans un intervalle de temps donné. L'activité stomatique modifie les conditions rencontrées au sein de la couche limite et joue un rôle important dans la détermination du microclimat foliaire.

### 2.1.3. Régulation de l'activité stomatique : déficit de pression de vapeur

L'activité stomatique dépend à la fois de caractéristiques de la plante et de son environnement (Martin et al. 1999; Monteith and Unsworth 1990; Nobel 2005; Schuepp 1993). La conductance stomatique peut être limitée par l'écophysiologie de la plante. En effet, les stomates sont influencés par le statut hydrique de la plante et tendront à rester fermés pour limiter les pertes d'eau lorsque celle-ci est stressée (Hsiao 1973). Ce peut être le cas lorsque l'apport en eau est insuffisant ou encore lorsque le déficit de pression de vapeur d'eau (VPD) entre la feuille et l'air ambiant est élevé. De plus, la transpiration s'effectue par diffusion passive. La vapeur d'eau transpirée par les stomates au travers de la couche limite et vers le milieu ambiant suit donc un gradient de concentration et est amoindrie dans un environnement à fort taux d'humidité, c'est à dire lorsque le VPD entre la feuille et l'air ambiant est faible (Hsiao 1973 ; Burrage 1971). Une plante présentant un fort stress hydrique ou soumise à une forte humidité ambiante montrera donc une faible activité stomatique. L'activité stomatique, par la diffusion passive de vapeur d'eau par les stomates, au travers de la couche limite et vers le milieu ambiant, modifie les conditions rencontrées au sein de la couche limite. Ces deux processus, couche limite et activité stomatique, à la base des échanges de chaleur génèrent donc des conditions de température spécifiques à la surface de la feuille que l'on désigne sous le terme de microclimat foliaire.

### 2.1.4. Sources d'hétérogénéité du microclimat foliaire

Couche limite et conductance stomatique présentent une hétérogénéité spatio-temporelle à l'échelle d'une feuille individuelle. La couche limite est plus épaisse au centre que sur les bords de la feuille (Burrage 1971 ; Oke 1978) et son épaisseur varie également

dans le temps selon les conditions climatiques ambiantes, principalement en fonction du vent. La conductance de la couche limite, pour la vapeur d'eau et la température, dépend notamment de son épaisseur et est donc variable dans le temps et à un instant donné à l'échelle d'une seule feuille (Oke 1978). L'activité stomatique peut également présenter une variabilité spatio-temporelle à la surface d'une seule et même feuille (Jones 1999 ; Mott & Buckley 2000). En effet, en observant l'activité stomatique de régions adjacentes d'une même feuille à une échelle très fine, il est possible de constater des comportements différents. On parle alors de conductance stomatique en patch. Des variations de près de 400 % ont ainsi été observées sur une unique feuille de *Phaseolus vulgaris* (Jones 1999). Ce phénomène est d'importance puisqu'il a été démontré qu'une variation de 20 % de la conductance stomatique pouvait entraîner une variation de 1 °C de la température de surface de feuille dans un environnement à faible convection (Jones 1999). La couche limite et l'activité stomatique constituent donc une importante source d'hétérogénéité à la surface des feuilles, en particulier en termes de températures.

## 2.2. Températures de surface foliaire

### 2.2.1. Etat de l'art : des conditions spécifiques et hétérogènes

L'hétérogénéité du microclimat foliaire a été quantifiée par des mesures directes dans le cadre de quelques études. Un intervalle de température de 1 °C a été mesuré à la surface d'une seule feuille de plant de tomate (Cook et al. 1964) contre 4 °C dans le cas du soja et du haricot (Jones 1999 ; Aldea et al. 2005). Par ailleurs, le rayonnement incident élève la température de surface de la feuille au dessus de la température de l'air (Field et al. 1982). C'est un élément primordial à intégrer dans la compréhension de la dynamique du microclimat foliaire. On parle alors d'excès de température de feuille. Ainsi, un excès de température de 10 °C entre la feuille et l'air ambiant peut facilement être observé (Cook et al. 1964 ; Pincebourde et al. 2007) et des excès de température allant jusqu'à 20 °C ont même été rapportés chez certaines plantes alpines soumises à un haut niveau de rayonnement (Linacre 1967). Le microclimat foliaire peut offrir une hétérogénéité importante de températures à la surface d'une seule feuille avec des valeurs bien plus élevées que la température de l'air ambiant, et constitue donc un élément critique dans les relations de nombreux arthropodes avec le climat. Cependant, la réponse du microclimat foliaire, en termes d'hétérogénéité ou d'extrêmes de température, est très peu étudiée et nous ne disposons que de très peu de connaissances à ce sujet. La température de feuille elle-même,

bien qu'admise comme un facteur primordial dans l'étude de la conductance stomatique, de la photosynthèse ou encore des relations hydriques de la plante avec son milieu, reste encore inconnue pour la plupart des espèces dans leur milieu naturel.

### 2.2.2. Extrêmes de température : un challenge physiologique

Lors de variations journalières ou saisonnières de la température de l'air ou encore lors d'événements de forte chaleur plus ponctuels, la température de feuille peut atteindre des valeurs sous-optimales pour la photosynthèse, voire même atteindre des niveaux critiques pour l'intégrité de la plante ou de ses organes. La plante doit donc faire face à un double challenge : (i) réguler sa température de surface de feuille pour éviter d'atteindre des températures létales ou au moins en limiter l'impact et (ii) conserver une activité photosynthétique la plus proche de l'optimale, nécessaire au maintien de ses organes et à son développement. Puisque les plantes ne se déplacent pas et se dispersent relativement lentement (Aitken et al. 2008), leurs capacités de résilience et d'adaptation aux variations du climat sont cruciales (Williams et al. 2008). Elles reposent sur leur plasticité physiologique pour faire face aux variations de température. Les plantes peuvent jouer sur deux aspects intrinsèquement liés de leur fonctionnement physiologique pour faire face à ces deux challenges : (i) l'appareil photosynthétique et (ii) le bilan thermique.

### 2.2.3. Plasticité de l'appareil photosynthétique

Les processus adaptatifs de l'appareil photosynthétique sont cruciaux pour les espèces pérennes qui peuvent subir d'importantes variations de température de l'air au cours de leur vie et pour les espèces dont l'aire de répartition présente une hétérogénéité de conditions climatiques. Des populations ou espèces dont le développement s'est effectué au sein de climats différents (e.g. latitudes différentes) montrent une augmentation de la température optimale pour la photosynthèse avec la température ambiante (Berry & Bjorkman 1980 ; Battaglia et al. 1996) (Figure 1). Cependant, cette tendance n'est pas la règle et l'acclimatation de la photosynthèse ne suit pas toujours la température de l'environnement (Dillaway & Kruger 2010). Le taux de photosynthèse est déterminé par la température de surface de la feuille, et non par la température de l'air ambiant (Pincebourde & Woods 2012). Or, la température de surface de feuille peut s'éloigner de manière plus ou moins importante de la température de l'air selon les espèces et le climat considérés (Cook et al. 1964 ; Linacre 1967 ; Leuzinger & Körner 2007 ; Pincebourde et al. 2007 ; Helliker & Richter 2008). Il est

donc possible que des patterns de température de feuille différents, selon l'environnement ou la latitude, puissent expliquer la relation liant la température optimale pour la photosynthèse à la température de l'environnement.

#### 2.2.4. Plasticité du bilan thermique

Les plantes ont développé différentes stratégies pour faire face aux variations de température de l'air et réguler leur propre température. L'activité stomatique constitue l'un des principaux leviers permettant à la feuille de compenser des variations de température de l'air à court terme. Le niveau de rayonnement est le principal facteur d'activation des stomates. Ainsi, à haut niveau de rayonnement et à température de l'air et humidité constante, un accroissement de la conductance stomatique d'une feuille peut augmenter son évapotranspiration et diminuer en retour sa température de surface de 15 °C (Campbell & Norman 1998). La température de surface de la feuille dépend aussi de sa forme (Pincebourde & Woods 2012) et de sa taille (Campbell & Norman 1998). Ces deux facteurs affectent l'épaisseur de la couche limite et impactent l'efficacité de l'activité stomatique dans la régulation de la température de surface de feuille. Ainsi, dans les mêmes conditions climatiques, une feuille dix fois plus petite ne montrera qu'une diminution de 9 °C de la température de surface de feuille (Campbell & Norman 1998). Au contraire, dans certains cas, l'accroissement de la conductance stomatique peut diminuer la température de surface de feuille à telle point que celle-ci passe en dessous de la température de l'air (Campbell & Norman 1998). L'activité stomatique peut ainsi permettre à la feuille de moduler son excès de température et donner à la plante les capacités d'atténuer les conditions climatiques ambiantes. Il est à noter que la conductance stomatique peut être contrainte par le stress hydrique de la plante (Jones 1999).

## 3. La réponse microclimatique

### 3.1. En moyenne

#### 3.1.1. Biogéographie du microclimat foliaire : deux études majeures

Deux études présentant une approche différente de la température de feuille, mais réalisées à une échelle biogéographique, sont à retenir pour illustrer et appuyer les capacités des plantes à atténuer les variations du climat ambiant. En 1967, Linacre a réalisé une méta-analyse rassemblant des données de température de l'air et de température de feuille mesurées à midi pour une soixantaine d'espèces allant des arbres aux herbacées. Plus récemment, Helliker et Richter (2008) ont calculé la température de la canopée de 39 espèces d'arbre de latitudes boréales à subtropicales pendant la période de croissance (i.e. photosynthèse active) à partir de la teneur des troncs en un isotopique de l'oxygène. Linacre se base donc sur des mesures ponctuelles et directes de températures de feuille, en opposition aux températures de feuilles calculées à partir de mesures isotopique de l'étude de Helliker et Richter. Néanmoins, ces deux études ont démontré de manière similaire que l'écart de température entre la feuille et l'air ambiant diminue lorsque la température de l'air augmente (Figure 3). Linacre puis Helliker et Richter ont mis en avant une diminution de l'excès de température de feuille d'une valeur proportionnelle à 30 % et 45 % de l'augmentation de la température de l'air, respectivement. En d'autres termes, l'excès de température de feuille diminue de 0.3 °C et 0.45 °C pour chaque degré de température de l'air supplémentaire. Pour des valeurs élevées de la température de l'air, l'excès de température de feuille est donc négatif. C'est-à-dire que la température de surface de feuille est inférieure à la température de l'air. Leur démonstration aboutie à une température de feuille relativement constante au regard des différents climats considérés, d'une valeur de  $28.5\text{ °C} \pm 7.9\text{ °C}$  et  $21.4\text{ °C} \pm 2.2\text{ °C}$  (moyenne  $\pm$  écart-type) respectivement.

Microclimatic response - In mean

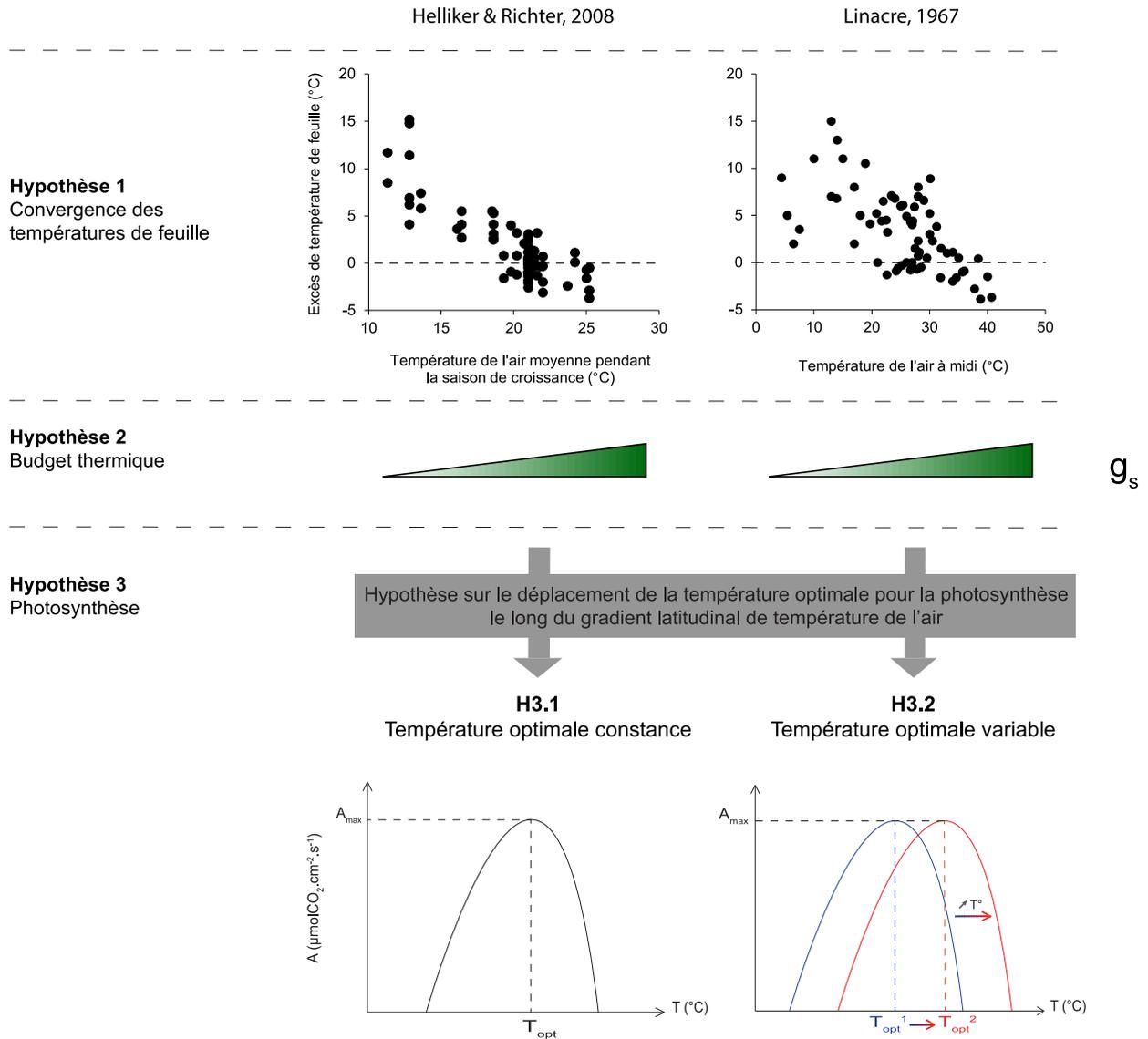


Figure 3. Réponse des températures de surface de feuille en moyenne et conséquences sur le bilan thermique de la feuille et sur ses performances photosynthétiques.

### 3.1.2. Vers l'hypothèse d'une convergence des températures de surface de feuille

Si chacune des études avance une valeur de température de feuille différente, expliquée par le fait que les données utilisées par Linacre ont été acquises sur des feuilles exposées à un fort rayonnement soit pendant la période la plus chaude de la journée, elles ne véhiculent pas moins le même message fort. Les plantes disposent de mécanismes aboutissant à une régulation de la température de feuille et à son maintien à une valeur relativement constante. Cependant, la température de surface foliaire n'a jamais été mesurée sur le terrain, le long d'un gradient latitudinal, pendant toute une saison de croissance, notamment du fait des contraintes logistiques que cela implique (Helliker & Richter 2008). Par conséquent, la convergence de la température de feuilles localisées dans des climats différents n'a jamais pu être confrontée à des mesures empiriques, directes et robustes et reste encore aujourd'hui une hypothèse à vérifier (Figure 3 : H1).

### 3.1.3. Plasticité physiologique : quelle stratégie ?

Ces deux études aboutissent au postulat d'une adaptation du bilan thermique de la feuille au climat local à défaut d'une adaptation de l'appareil photosynthétique. Autrement dit, la feuille tend à conserver une température constante pour satisfaire un niveau de photosynthèse optimale plutôt que de permettre une photosynthèse optimale à des températures différentes et fonctions du climat local.

#### *3.1.3.1. Bilan thermique de la feuille*

Il en découle une première hypothèse pour le bilan thermique de la feuille. S'il est possible pour la feuille de maintenir une température de surface constante, la conductance stomatique doit montrer des niveaux d'autant plus importants que la température de l'air augmente (Figure 3 : H2). En effet, la conductance stomatique constitue le principal levier de la feuille pour réguler à court terme sa température et tamponner une augmentation de la température de l'air, par exemple lors des extrêmes journaliers.

#### *3.1.3.2. Appareil photosynthétique*

Il découle également de ces deux études une hypothèse concernant les performances photosynthétiques de la plante. Cependant, chaque étude présente quelques nuances notables. Si Linacre (1967) n'écarte pas la possibilité d'une plasticité de l'appareil photosynthétique

malgré l'apparente température de feuille constante, Helliker et Richter (2008) militent davantage pour une constance de la température optimale pour la photosynthèse (Figure 3 : H3).

En effet, Linacre démontre une température de feuille relativement constante et en conséquence une diminution de l'excès de température de feuille au fur et à mesure que la température de l'air augmente. Il décrit ainsi une valeur de température de l'air autour de laquelle l'excès de température de feuille est nul et où la température de la feuille est égale à la température de l'air. Cependant, plutôt que de fixer cette « température d'égalité » à une seule et unique valeur de température, Linacre choisit de décrire une zone « aux alentours de 33 °C ». Cela implique donc une certaine variabilité de la température des feuilles malgré l'apparente régulation dont elles font preuve et par voie de conséquence la nécessité d'une plasticité de l'appareil photosynthétique pour pallier à cette variabilité et maintenir une activité optimale.

Au contraire, Helliker et Richter démontrent à partir de mesures isotopiques une température de feuille relativement constante de 21.4 °C. Le système de calcul de la température de feuille implique que cette valeur corresponde à la température optimale pour la photosynthèse. Leur étude démontre donc implicitement une température optimale pour la photosynthèse constante au travers des différents climats considérés. Cependant, ils tempèrent cette démonstration dans le cadre de leur discussion. Ils y nuancent cette valeur de 21.4 °C en la présentant comme une valeur de température de feuille maintenue par la plante sur le long terme via sa plasticité physiologique et morphologique et évoquent une « plasticité fonctionnelle de l'appareil photosynthétique » permettant à la plante de compenser les variations climatiques à court terme et de maintenir une activité photosynthétique optimale.

Quoi qu'il en soit, aucune des hypothèses relatives à la variabilité des niveaux de conductance (Figure 3 : H2) et à la constance de la température optimale pour la photosynthèse (Figure 3 : H3) n'ont jamais été vérifiées par des mesures directes sur le terrain, le long d'un gradient latitudinal, ni liées des mesures de températures de surface de feuille réalisées dans les mêmes conditions.

### 3.2. En variance

Linacre (1967) et Helliker et Richter (2008) ont étudiés la température de surface de feuille à partir de valeurs ponctuelles ou de valeurs moyennes mais n'ont pas considéré la variabilité du microclimat dans sa réponse au climat ambiant. En effet, si l'excès de température de feuille diminue lors d'une augmentation de la température de l'air, il est

possible que la variabilité journalières des températures de feuille soit elle aussi modifiée (Figure 4 : H4). On peut alors étudier cette relation en posant 3 cas de figure différents et en formulant des hypothèses concernant les conséquences pour les performances photosynthétiques de la plante. Dans un premier cas, si la variabilité journalière des températures de feuille diminue lorsque la température de l'air augmente, on peut s'attendre à observer un déplacement important de la température optimale pour la photosynthèse (Figure 4 : H4.2). En effet, une variabilité journalière diminuée n'est pas ou peu susceptible d'offrir à la plante des températures optimales pour la photosynthèse à quelque moment que ce soit de la journée. Dans un second cas, si la variabilité journalière des températures de feuille reste constante au travers des différents climats, on peut s'attendre à observer un déplacement plus modéré de la température optimale pour la photosynthèse (Figure 4 : H4.1). En effet, une variabilité journalière constante, si suffisante, peut offrir à la plante des températures optimales pour la photosynthèse à certains moments de la journée. Enfin, dans un troisième cas, si la variabilité journalière des températures de feuille augmente avec la température de l'air, on peut s'attendre à observer peu ou pas de déplacement de la température optimale pour la photosynthèse (Figure 4 : H4.3). En effet, la variabilité journalière accrue des températures de surface foliaire est susceptible d'offrir à la plante des températures optimales pour la photosynthèse pendant une partie significative de la journée et donc de pallier à l'augmentation de la température de l'air. L'acquisition de mesures empiriques, directes et robustes de températures de feuilles est primordiale pour comprendre la réponse du microclimat foliaire au climat ambiant en termes de variabilité des températures et pallier au manque de connaissances dont nous disposons dans ce domaine.

## Microclimatic response - In variance

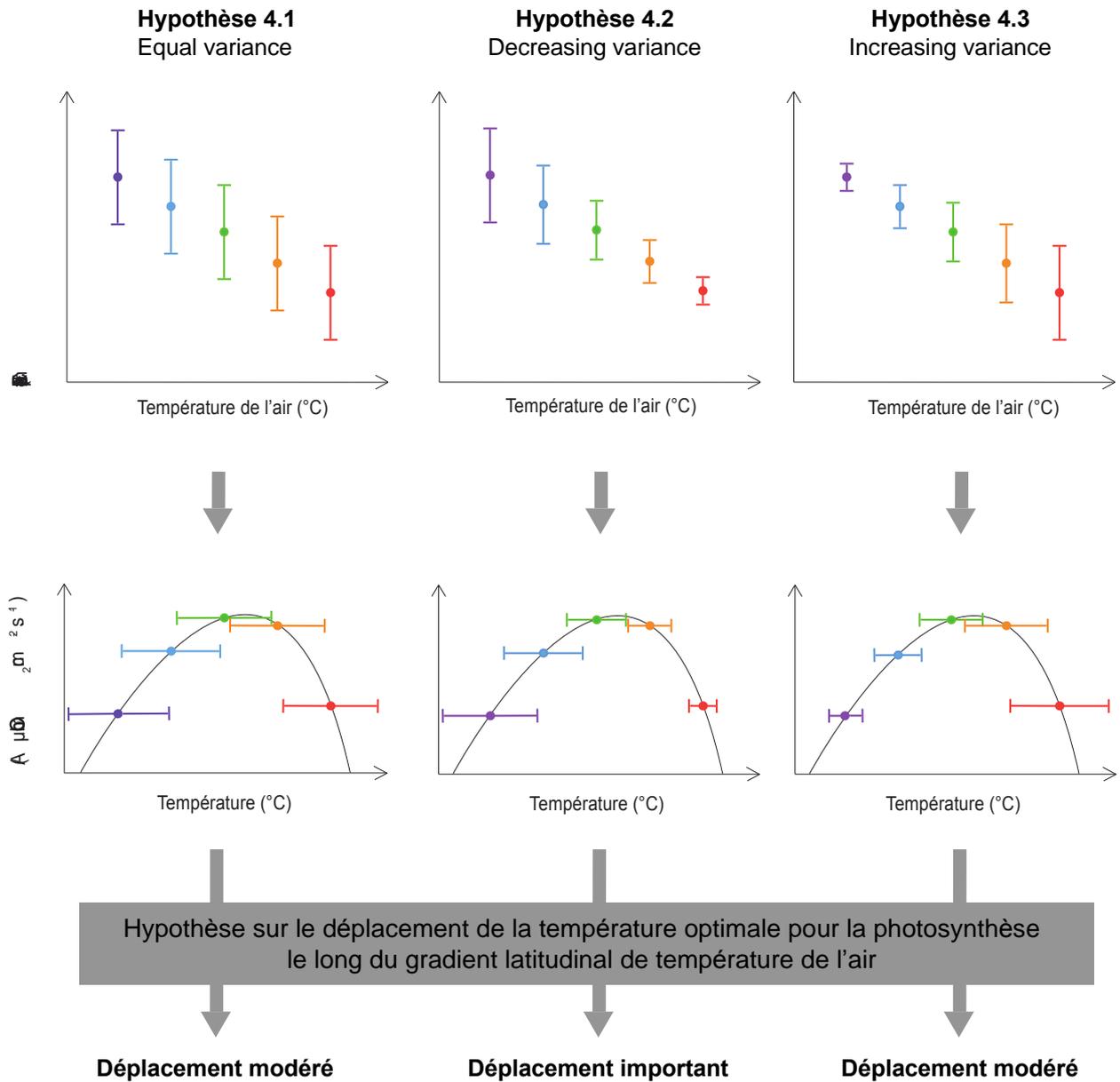


Figure 4. Réponse des températures de surface de feuille en termes de variance et hypothèses sur les conséquences pour les performances photosynthétiques.

### 3.3. Relations multitrophiques : les arthropodes à la surface des feuilles

#### 3.3.1. Le microclimat foliaire : une question de taille pour les arthropodes

Les organismes suffisamment petits pour être contenus dans la couche limite font partie du microclimat foliaire et sont soumis à ses conditions particulières (Potter et al. 2009 ; Woods 2009 ; Woods 2013 ; Pincebourde & Woods 2012). C'est ainsi le cas pour une grande diversité d'arthropodes qui effectuent tout ou partie de leur cycle de vie à la surface des feuilles et qui sont soumis à leur environnement local. Ces organismes se soustraient au climat ambiant et à ses variations pour être influencés directement par la variabilité et la dynamique des conditions à la surface de la feuille qu'ils occupent. A la surface d'une feuille de 10 cm de long, un organisme mesurant jusqu'à plus de 3 mm se trouve au sein de la couche limite (Woods 2009 ; Woods 2013). Woods (2013) a ainsi démontré chez *Manduca sexta* que les œufs et les premiers stades larvaires sont soumis au microclimat foliaire alors que les adultes sont liés au climat ambiant du fait de leur taille plus importante. La dépendance au microclimat foliaire peut donc varier au cours du cycle de vie des organismes.

#### 3.3.2. Impact de la réponse microclimatique pour les arthropodes

Les arthropodes sont des ectothermes et reposent en très grande majorité sur une source de chaleur externe pour réguler leur température corporelle (May 1979). La température du microclimat foliaire détermine donc leur survie, leur développement et plus largement leur distribution (Willmer 1986 ; Pincebourde & Casas 2006 ; Pincebourde & Woods 2012 ; Saudreau et al. 2013). Puisqu'ils sont impliqués dans de nombreux processus clés tels que la décomposition de la matière organique, la pollinisation, la prédation, et le parasitisme, leur capacité à répondre aux températures du microclimat foliaire et à exploiter leur variabilité est susceptible d'avoir des conséquences importantes pour la structure et le fonctionnement des écosystèmes (Amarasekare & Savage 2011). La plante joue le rôle de tampon des conditions climatiques et peut être visualisée comme un filtre entre le climat et les organismes qui vivent en son sein. La compréhension de leurs interactions avec le microclimat foliaire est donc primordiale.

### 3.3.3. Stratégie de thermorégulation comportementale

#### 3.3.3.1. *Sélection de microhabitats*

Pour optimiser leur performance, les arthropodes ont développé différentes stratégies de thermorégulation comportementale, dont la plus commune est la sélection du microhabitat (Kearney et al. 2009 ; May 1979). Il s'agit pour eux de se déplacer rapidement sur de petites distances pour maintenir une température corporelle la plus proche de l'optimale. Lors d'événements de fortes chaleurs, cela peut également leur permettre d'éviter d'approcher des températures létales ou d'en limiter l'impact (Robertson et al. 1996 ; Li & Wang 2005).

#### 3.3.3.2. *Cas particulier du microclimat foliaire*

Le microclimat foliaire a ceci de spécifique qu'il est généré par un organisme vivant réagissant au climat ambiant et à ses variations. Le microclimat des arthropodes dépend donc d'une part des conditions climatiques ambiantes, mais également de la réponse physiologique de leur microhabitat, c'est-à-dire de la plante. En effet, l'hétérogénéité du microclimat foliaire est cruciale puisqu'elle va conditionner les opportunités de thermorégulation des organismes.

## 4. Projet de thèse

### 4.1. Originalité du projet : échelle spatio-temporelle et fréquence d'échantillonnage

Ce projet de thèse s'appuie sur un gradient latitudinal. C'est un outil pertinent puisqu'il offre un gradient de température de l'air permettant d'étudier la plasticité physiologique d'un organisme dont il couvre en partie l'aire de distribution (Gilman et al. 2006; De Frenne et al. 2013). Le gradient latitudinal a permis l'acquisition de séries temporelles de température de feuille sur quatre mois, pendant deux années consécutives, à haute fréquence d'échantillonnage (i.e. 10 min) ainsi que la réalisation de mesures ponctuelles de photosynthèse et de conductance. L'association de mesures directes de telles séries temporelles de température de feuille à des mesures de performance de la feuille constitue un cas sans précédent dans l'étude de la réponse microclimatique et confère à ces travaux une grande originalité.

### 4.2. Objectifs généraux

Les objectifs de ce projet de thèse sont de (i) quantifier la réponse microclimatique en termes de filtre du climat ambiant en moyenne, en variance et en extrêmes de température, (ii) quantifier les conséquences de cette réponse microclimatique en termes de performance pour le végétal, et (iii) explorer les conséquences pour les arthropodes vivant à la surface des feuilles.

### 4.3. Objectifs spécifiques

#### 4.3.1. Chapitre 1 – Echelle foliaire : hétérogénéité microclimatique et thermorégulation comportementale

Le **chapitre 1** est focalisé à l'échelle de la feuille individuelle. Il s'attache à quantifier la réponse du microclimat foliaire en termes d'hétérogénéité de températures et explore les conséquences sur les capacités de thermorégulation comportementale des arthropodes vivant à la surface des feuilles. Comment l'hétérogénéité des températures du microclimat foliaire est-elle impactée par les conditions de température et d'humidité du milieu ambiant ? Les arthropodes se déplacent-ils à la surface de la feuille pour réguler leur température corporelle ? Cette capacité de thermorégulation est elle conditionnée par l'hétérogénéité du

microclimat foliaire ? Les travaux relatifs au chapitre 1 ont été effectués en laboratoire et en environnement contrôlé.

#### 4.3.2. Chapitre 2 et 3 - Echelle biogéographique

Les **chapitres 2 et 3** sont focalisés à l'échelle biogéographique et comprennent des mesures de terrain réalisées le long du gradient latitudinale. Ils s'attachent à quantifier la capacité du microclimat foliaire à tamponner les variations de la température de l'air le long du gradient latitudinal climatique et à en déterminer les conséquences pour la plante et les arthropodes vivant à la surface des feuilles.

##### *4.3.2.1. Chapitre 2 : analyse descriptive du gradient microclimatique*

Le **chapitre 2** caractérise le gradient latitudinal microclimatique en termes de décalage temporel et de différence d'amplitude entre les extrêmes de température de l'air et les extrêmes de températures de surface de feuille. Le long du gradient latitudinal de température de l'air, les feuilles peuvent-elles décaler leur dynamique de température dans le temps afin d'atteindre leur température maximale après la température maximale de l'air ambiant et ainsi diminuer leurs extrêmes journaliers ? Pour les mêmes raisons, peuvent-elles ajuster leur amplitude de variations journalières de température ? Le chapitre 2 explore également les conséquences du gradient latitudinal microclimatique sur les températures subies par les organismes au sein du microclimat foliaire. Les arthropodes peuvent-ils profiter du microclimat foliaire pour ajuster leur temps d'exposition aux extrêmes journaliers au fur et à mesure que la température de l'air augmente le long du gradient latitudinal ?

##### *4.3.2.2. Chapitre 3 : gradient microclimatique et performances photosynthétiques*

Le **chapitre 3** caractérise le gradient latitudinal microclimatique en moyenne et en extrêmes de températures et quantifie les conséquences de ce gradient sur les performances du végétal en termes de photosynthèse. Dans quelle mesure la feuille peut-elle atténuer le gradient latitudinal en termes de moyenne et d'extrêmes de température de l'air ? Quelles en sont les conséquences pour la température de feuille optimale pour la photosynthèse le long du gradient ? Comment les performances du végétal sont-elles impactées par le gradient de température de feuille en moyenne et en extrêmes ?



# Chapitre I - Warming decreases thermal heterogeneity of leaf surfaces: Implications for behavioural thermoregulation by arthropods

Caillon, R., Suppo, C., Casas, J., Woods, H. A., Pincebourde, S. Warming decreases thermal heterogeneity of leaf surfaces: implications for behavioural thermoregulation by arthropods. *Functional Ecology*, 2014, 28, 1449-1458.

Abstract:

This first chapter is focused at the lower scale studied in this thesis. It aimed to quantify the effects of environmental change on the thermal heterogeneity of the leaf microclimate and to explore the implications for behavioural thermoregulation by arthropods at the leaf scale.

Ectotherms rely heavily on the spatial variance of environmental conditions to thermoregulate. Theoretically, their fitness is maximized when they can find suitable microhabitats by moving over short distances and this condition is met when spatial variance is high at fine spatial scales. Strikingly, despite the diversity of organisms living in leaf microhabitats, little is known about the impact of warming on the spatial variance of climatic conditions at the scale of individual leaf surfaces.

Using thermography, we characterized the apple leaf microclimate in terms of span and spatial aggregation of surface temperatures across a range of air temperatures and relative humidities. Then, we assessed how thermal heterogeneity within individual leaves affected behavioural thermoregulation by the two-spotted spider mite (*Tetranychus urticae* Koch) under both near-optimal and sub-lethal conditions in this microhabitat.

Warming decreases thermal heterogeneity of leaf surfaces with critical implications for arthropods – behavioural thermoregulation alone is not sufficient to escape the heat in the leaf microhabitat. Information on spatial variance of microclimatic conditions is critical for estimating how readily organisms can buffer global warming by moving.

# 1. Introduction

A common approach in global change biology is to relate the average change of a climate signal to biological processes (Whittaker 2001). However, focusing on mean effects can be unrealistic because the variance, in time or space, can also be ecologically meaningful. The role of temporal variance has mostly been assessed by studying the ecological impacts of the occurrence of extreme events (Easterling et al. 2000; Denny et al. 2009; Pincebourde et al. 2012). For example, a change in temporal variance was shown to reverse the effect of the mean change in some cases (Benedetti-Cecchi et al. 2006). By contrast to the temporal variance and despite its impact on the thermoregulation opportunities of ectotherms (Kearney et al. 2009), the role of spatial variance (i.e. spatial heterogeneity) has been largely disregarded in global change biology until recently (Scherrer & Korner 2010 ; Sears et al. 2011; Buckley et al. 2013 ; Scheffers et al. 2014). Moreover, the link between microclimate heterogeneity and its impacts on ectotherms has been traditionally studied at scales above meters (see Angilletta 2009). Climate change is expected to modify the spatial heterogeneity of microhabitats—that is the spatial arrangement of temperature patches—because of non-linear relationships between climate variables and performance of organisms (Kearney 2013). Strikingly, little is known on the impact of environmental changes on the spatial heterogeneity of temperatures at very fine scales such as individual leaf surfaces despite the great diversity of organisms living in the leaf microhabitat (Pincebourde & Woods 2012).

Ectotherms directly depend on spatial heterogeneity of temperatures because they need to perform well by choosing temperatures that give high rates of development and to escape lethal temperatures (Kearney et al. 2009). They have evolved several thermoregulatory mechanisms to cope with temperature heterogeneity (Chown & Nicolson 2004 ; Angilletta 2009). Although endothermic strategies exist (Krogh & Zeuthen 1941 ; Lahondère & Lazzari 2012), most arthropods rely on an external heat source to control their body temperature (May 1979). This control often involves behaviour—moving rapidly over short distances or among different microhabitats to approach optimal temperatures for performance. To this end, arthropods must be able to sense and respond to local variation in temperatures—such responses can be quicker when the variation occurs at finer scales. In addition, the level of heterogeneity must be sufficient to enable arthropods to find suitable temperatures within local scales. For instance, flat-rock spiders can select precisely suitable microhabitats for egg development that are only a few centimetres apart from unsuitable locations underneath hot rocks in Australian temperate habitats during summer (Pike et al.

2012). A particular case of behavioural thermoregulation is thermal avoidance where organisms stay away from extreme temperatures in their environment (Robertson et al. 1996 ; Li & Wang 2005). Overall, behavioural thermoregulation must be considered to assess the impact of macroclimate and climate change on organisms (Kearney et al. 2009).

Here, we focused on the ability of spider mites to thermoregulate within the leaf microclimate. Leaves are particularly suitable habitats for studying behavioural thermoregulation, because they impose finite extents over which arthropods movements can easily be studied, and because single leaf surfaces can show substantial thermal heterogeneity (Jones 1999). This spatial heterogeneity is generated through two biophysical processes underlying heat exchanges between the plant and the environment (Jones 1992 ; Campbell & Norman 1998 ; Pincebourde & Woods 2012): (i) the boundary layer, which is the air layer at the interface between the leaf and nearby free-stream air and (ii) the stomatal patchiness, which is the spatial and temporal heterogeneity of the stomatal conductance over a single leaf surface (Jones 1999 ; Mott & Buckley 2000). The thickness of the boundary layer can reach 10 mm depending on wind speed, on the size and shape of the leaf, and on the density of trichomes at its surface (Burrage 1971 ; Campbell & Norman 1998). Stomatal patchiness modifies local conditions within the boundary layer on the lower side of a leaf, where stomata are located in most dicotyledonous plants. Small arthropods like spider mites or insect eggs (<1 mm) are directly influenced by the temperature deviations between leaf surface temperature and air temperature (Potter et al. 2009). However, it remains unclear whether small arthropods can exploit the thermal heterogeneity of the leaf microclimate to perform behavioural thermoregulation within a single leaf surface (Woods 2013).

Leaf microclimates have mostly been characterized in terms of mean temperatures without accounting for thermal heterogeneity (Pincebourde & Woods 2012). For instance, the mean leaf temperature excess (i.e. temperature deviation between leaf surface and ambient air) can go up to 10 °C (Cook et al. 1964 ; Pincebourde *et al.* 2007) or even 20 °C in some alpine plants in full sunlight (Linacre 1967). Thermal heterogeneity of intra-leaf surfaces has been quantified in fewer studies. Tomato leaves had a 1 °C range of temperature over a single leaf surface (Cook et al. 1964) while French bean and soybean leaves had ranges up to 4 °C (Jones 1999 ; Aldea et al. 2005). Nevertheless, these studies report levels of thermal heterogeneity only under partially controlled environmental conditions (i.e. in greenhouses). Fully controlled experimental conditions would allow a more precise assessment of the thermal heterogeneity of leaf surfaces. In particular, its response to an increase in ambient temperature is not known. Consequently, the potential effects of global warming on the

behavioural thermoregulation abilities of leaf-dwelling arthropods remain largely unexplored (Pincebourde & Woods 2012).

To understand whether and how spider mites thermoregulate, we must first characterize the spatial heterogeneity of temperatures at the leaf surface. Therefore, we used experimental manipulation of ambient conditions to compare the thermal heterogeneity of individual leaves under moderate and harsh ambient temperature conditions. We studied the leaf surface at a high spatial resolution using thermography to characterize temperature heterogeneity in terms of composition (i.e. range of temperature values) and configuration (i.e. spatial pattern of the temperature values). Then, we explored the potential effects of intra-leaf heterogeneity on the behavioural thermoregulation abilities of spider mites under moderate and harsh ambient temperature conditions. We measured *T. urticae*'s lethal temperature threshold to ensure that sub-lethal thermal conditions were applied during this second experiment.

## 2. Materials & Methods

### 2.1. Biological model

Leaf surface temperature measurements were made on the Golden cultivar of the apple tree *Malus domestica* (Rosaceous). Apple seedlings (less than 3 years-old) were grown in pots (15 cm in diameter) in a greenhouse with variable meteorological conditions, with air temperature ranging from 14.5 °C to 42.5 °C and air relative humidity from 29.5 % to 95 % during the study period (minima and maxima). Seedlings were watered generously about every 2-3 days according to conditions, and each pot received nitrogen-enriched fertilizer (N-P-K: 5-3-7). Local populations of the two-spotted spider mite (Figure 5) *Tetranychus urticae* (Acarid: Tetranychidae) were sampled around Tours (France) in early spring of 2011. Spider mites were then reared directly on seedlings in the greenhouse. Both last-instar larvae and adults were used for the experiments, which were done in the morning when stomata open rapidly in response to blue-enriched light in nature (Zeiger et al. 2002 ; Shimazaki et al. 2007 ; Wang et al. 2011).

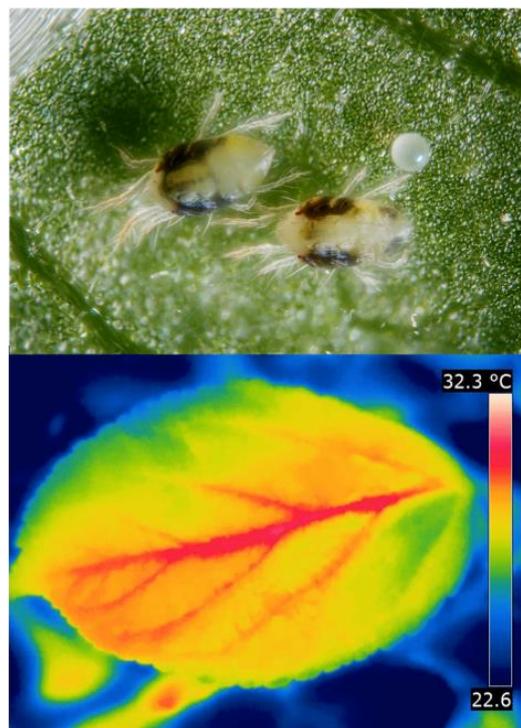


Figure 5. Primary organism, *T. urticae* (top, photo credit: Gilles San Martin) and infrared image of an apple leaf surface taken in the field under full sunlight (bottom, photo credit: Sylvain Pincebourde).

## 2.2. Experiment 1 - Leaf microclimate characterization

The aim was to quantify the spatial heterogeneity of leaf surface temperatures under different environmental conditions. We determined the impact of shifting air temperature and relative humidity on the leaf surface temperatures. The temperature heterogeneity of the leaf surface was measured focusing on two components: the composition, which refers to the range of temperature values, and the configuration, which refers to their spatial pattern. Apple trees were placed in a climatic chamber 24 hours before the experiment, with a photoperiod of 14:10 and temperatures of 25 °C: 18 °C (day: night). This acclimation period was set to homogenize physiological states of apple seedlings. The climatic chamber (VB 1014-A, Vötsch, Balingen Frommern, Germany) allowed for precise control of temperature and relative humidity with limited, constant and spatially homogeneous air flows (0.3 m.s<sup>-1</sup>). Three air temperature treatments (25 °C, 30 °C and 39 °C) were crossed with three air relative humidity treatments (30 %, 60 %, and 90 %), resulting in nine different treatments with three replicates each. This spans a wide range of conditions that spider mites may encounter in their natural environments. For each replicate, the leaf surface was positioned flat, right below the lamp (hydrargyrum medium-arc iodide lamp, HSI-T SX 400W, Sylvania Britelux). Incident radiation received by all replicates was in the range of 220-240 Wm<sup>2</sup>.

The measurement of leaf surface temperature started 15 min after the target air temperature was reached in the climatic chamber. Leaf surface temperatures were measured with a thermal imaging device (FLIR Systems, B335, Wilsonville, OR, USA) equipped with a macro lens (FLIR Systems, IR LENS 10 mm) one hour after the experiment started, giving a thermal image with a temperature value for each pixel decomposing the leaf surface (Figure 5). The camera's lens was positioned 20 cm from the leaf surface, resulting in a spatial resolution of  $0.49 \pm 0.11$  mm and a thermal resolution of 0.05 °C. This resolution approximates the body sizes of adult spider mites (0.3-0.5 mm: Kreiter 2003). The emissivity was set at 0.99 as determined previously by comparing the temperature reading on the camera with the actual leaf surface temperature measured using a type-T thermocouple (copper-constantan) at the very same location.

## 2.3. Experiment 2 - Lethal temperature threshold of *T. urticae*

The lethal temperature threshold of *T. urticae* was measured for comparison with leaf surface temperature values. For each temperature treatment, a group of 10 spider mites was

exposed to a single air temperature treatment during one hour in the climatic chamber. We tested exposure to temperature from 40 °C (for group one) to 47 °C (for group nine). The experimental duration (1 hour) was in the range of exposure to daily maximal temperature for small arthropods on leaf surfaces in the field (Pincebourde et al. 2007).

Prior to the experiment, spider mites were in the greenhouse, where they were submitted to daily natural variations of environmental conditions (see above). Single spider mites were put in an Eppendorf tube with wet cotton to ensure high and constant relative humidity, and placed in the climatic chamber once the target air temperature was reached. A fine thermocouple was inserted in one Eppendorf tube to measure actual temperatures. Temperature was assumed to be the same in each Eppendorf tube. After the treatment, spider mites were removed from the chamber and mortality was measured 24 hours later. The lethal temperature threshold is the temperature at which 50 % mortality is observed (lethal dose 50 %; LD<sub>50</sub>).

#### 2.4. Experiment 3 – Distribution of *T. urticae* on the leaf surface

The characterization of the leaf microclimate (Experiment 1) identified the air temperature needed to reach sub-lethal temperatures for spider mites at the leaf surface, based on the lethal temperature threshold measurement (Experiment 2). The aim of experiment 3 was to measure the impact of different climatic conditions on the distribution of spider mites at the leaf surface according to the thermal heterogeneity of the leaf surface. Like in Experiment 1, apple seedlings were conditioned 24 h before the experiment. Two air temperature treatments of 25 °C (moderate condition) and 37 °C (harsh condition) were applied, with six replicates for each (six leaves from six different plants). Relative humidity was fixed at 60 % at both temperatures. For each replicate, the leaf surface was placed in a horizontal position right below the lamp. Incident radiation received by all replicates was in the range of 220-240 Wm<sup>-2</sup>.

For each replicate, an apple seedling was exposed alone to the experimental temperature in the climatic chamber for 15 minutes. Then, 20 spider mites were put on the lower surface of a leaf and given 15 minutes to acclimate. After that, the experiment started and the distributions of both spider mites and leaf surface temperatures were recorded simultaneously for one hour (total time was 90 min). A video camera (HDC-SD200, Panasonic, Kadoma, Osaka, Japan) was used to follow spider mites at the lower leaf surface. The same thermal imaging device described above for Experiment 1 (FLIR Systems, B335) was used to measure upper leaf surface temperatures at the beginning and end of experiment

to compare thermoregulation opportunities. The thermal conductivity between the upper and lower leaf surfaces, and the thinness of the integument, are such that surface temperature is considered equal on both sides (Jones 1999). The body temperature of a spider mite was assumed to be equal to the leaf surface temperature since they were indistinguishable on infrared images and since they are deeply immersed within the leaf boundary layer due to their small size (Ferro & Southwick 1984). We acknowledge, however, that the humidity within the leaf boundary layer may differ between the two leaf sides since the apple leaf is hypostomatous—stomata are present only on the lower side.

## 2.5. Statistical analysis

Data on leaf surface temperatures were extracted from raw images with ThermaCam Researcher software (FLIR Systems). In terms of temperature range, descriptive statistics such as mean, maximal, and minimal temperatures at the leaf surface were used. These descriptive statistics were calculated on the temperature excess between leaf surface pixels and the ambient air. To assess a per area range of temperature, the Temperature Range Index (TRI) was calculated on the pixel temperature values of the leaf surface with Fragstats software (University of Massachusetts, Landscape Ecology Lab). This index is based on the patch richness density that is widely used in landscape ecology and which allows the comparison among landscapes (i.e. leaves) of different sizes (McGarigal & Marks 1994). It is close to 0 when the range of temperature is very low and increases with it. In terms of spatial pattern, the Aggregation Index (AI), also used in landscape ecology, was computed to assess the extent to which elements of the same class (i.e. temperature pixels of the same value) are aggregated or clumped in a landscape (i.e. at the leaf surface) (He et al. 2000). Expressed as a percentage of maximal aggregation, AI goes from 0 when the landscape is minimally aggregated to 100 when it is maximally aggregated (i.e. a single compact patch for each temperature value). A multifactorial analysis of variance (two-way ANOVA) and post-hoc Tukey tests were performed with the R package “stats” (R Development Core Team 2013) to determine which descriptors (mean, minimum, maximum, TRI, AI) were influenced by environmental conditions.

The upper lethal temperature threshold of *T. urticae* was estimated by non-linear regression of survival rate against air temperature (supporting information: Figure S1). A logistic dose-response regression was performed in Table Curve (Systat Software Inc., Chicago, Illinois, USA) to estimate the lethal temperature threshold leading to 50 % of individuals to die (LD<sub>50</sub>).

In Experiment 3, we studied the behavioural thermoregulation abilities of spider mites. Leaf surface temperature distribution involved up to 9,000 observations because of the spatial resolution of the infrared camera. In contrast, the body temperature distribution of spider mites corresponded to no more than 80 observations for each temperature treatment (25 °C and 37 °C). Thus, a direct comparison of the two distributions is not reasonable. The null hypothesis is that spider mites do not thermoregulate. Furthermore, by randomly distributing themselves at the leaf surface, they experience the leaf temperature distribution. Therefore, the most probable body temperature value corresponds to the most represented temperature value at the leaf surface: the mode of the frequency distribution of leaf surface temperatures. In contrast, we would observe a deviation between body temperature of spider mites and the mode of the leaf surface temperature when they actively thermoregulate. To determine if spider mites were randomly located on the leaf surface, we expressed their body temperature in relation to the mode of the frequency distribution of leaf surface temperatures. Body temperature was extracted from the thermal images according to mite position at the leaf surface for both air temperature treatments (25 °C and 37 °C) (supporting information: Figure S2). The temperature deviation between surface temperature at the spider mite location and the mode of the leaf surface temperature was calculated. A deviation of their body temperature from the mode of the leaf surface temperature is indicative of preferred temperature at the leaf surface and thus of behavioural thermoregulation. A multiple regression analysis was performed to assess the relationship between body temperature deviation and the mode of the leaf surface temperature at the first and last time of the experiment for each air temperature treatment. Then, each model was improved keeping only those variables showing a significant effect. Leverage was checked to identify over-influential observations ( $h > 3\hat{h}$ ; with  $h$  the leverage of a given observation, and  $\hat{h}$  the mean leverage). The regression analysis was performed again after removing over-influential data points to check for robustness of the statistical model.

## 3. Results

### 3.1. Experiment 1 - Leaf microclimate characterization

In terms of composition, air temperature and air relative humidity had opposing effects on the leaf temperature excess. The mean leaf temperature excess—the mean leaf surface temperature minus the ambient air temperature—varied inversely with air temperature (Anova, Temperature:  $F_{2,18} = 27.11$ ,  $P < 0.001$ ) (Figure 6). When the air relative humidity was 30 %, for example, the mean leaf temperature excess decreased from 6.9 °C to 5.2 °C as the ambient temperature rose from 25 °C to 39 °C. The effect of air relative humidity on the mean leaf temperature excess was significant (Anova, Relative Humidity:  $F_{2,18} = 4.48$ ,  $P=0.027$ ) and was most pronounced at an intermediate temperature of 30 °C, as indicated by a significant interaction between air relative humidity and temperature (Anova, Temperature\*Relative Humidity:  $F_{4,18}=3.39$ ,  $P=0.031$ ).

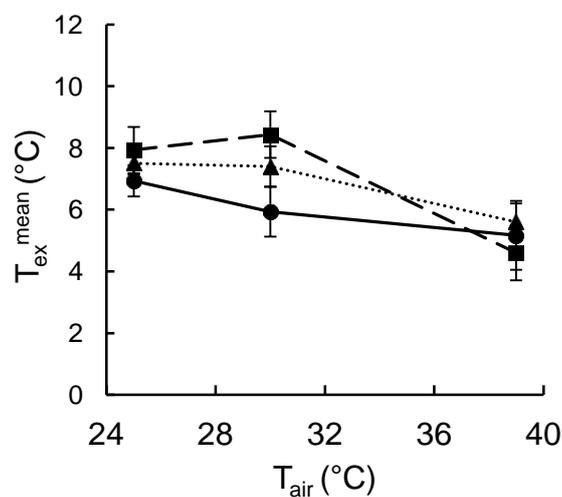


Figure 6. Temperature excess between mean leaf surface temperature and ambient air ( $T_{ex}^{mean}$ ) according to air temperature and air relative humidity conditions (line and circles: 30 %, dashed line and squares: 60 %, and dotted line and triangles: 90 %).

Minimal and maximal leaf temperature excesses—the minimal and maximal leaf surface temperature minus the ambient air temperature—were calculated for a more accurate understanding of the microclimatic response. The minimal leaf temperature excess was significantly affected by air relative humidity (Anova, Relative Humidity:  $F_{2,18} = 16.40$ ,  $P <$

0.001) and temperature (Anova, Temperature:  $F_{2,18} = 3.67$ ,  $P = 0.046$ ) (Figure 7). The minimal leaf temperature excess was the lowest at an air relative humidity of 30 % and decreased with increasing air temperature (Anova, Temperature:  $F_{2,18} = 3.67$ ,  $P = 0.046$ ) (Figure 7). The interaction between air relative humidity and temperature was not significant for the minimal leaf temperature excess (Anova, Temperature\*Relative Humidity:  $F_{4,18} = 2.18$ ,  $P = 0.112$ ). The maximal leaf temperature excess showed no significant relationship with air relative humidity (Anova, Relative Humidity:  $F_{2,18} = 3.08$ ,  $P = 0.071$ ), but varied inversely with air temperature (Anova, Temperature:  $F_{2,18} = 36.81$ ,  $P < 0.001$ ). The interaction between air relative humidity and temperature was not significant for the maximal leaf temperature excess (Anova, Temperature\*Relative Humidity:  $F_{4,18} = 2.59$ ,  $P = 0.071$ ).

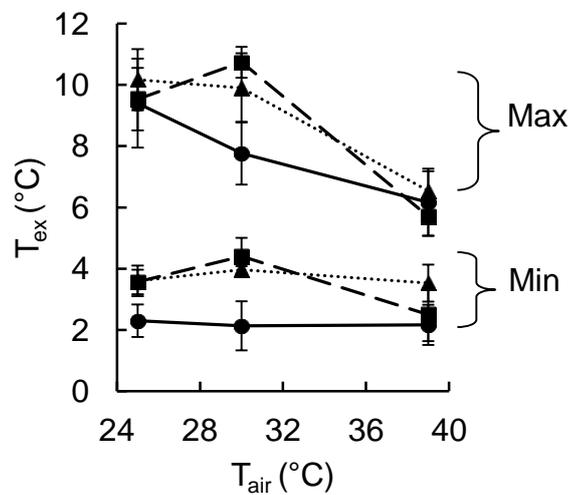


Figure 7. Temperature excess ( $T_{ex}$ ) between maximal (top) and minimal (bottom) leaf surface temperature and ambient air according to air temperature and air relative humidity conditions (line and circles: 30 %, dashed line and squares: 60 %, and dotted line and triangles: 90 %).

In addition, TRI showed no significant relationship with air relative humidity (Anova, Relative Humidity:  $F_{2,18} = 2.77$ ,  $P = 0.089$ ) but was inversely related to air temperature (Anova, Temperature:  $F_{2,18} = 14.35$ ,  $P < 0.001$ ) (Figure 8). The interaction between air relative humidity and temperature was not significant for TRI (Anova, Temperature\*Relative Humidity:  $F_{4,18} = 1.35$ ,  $P = 0.291$ ). Therefore, the range of temperatures available at the leaf surface responds mostly to air temperature and warming led to a decrease of this range.

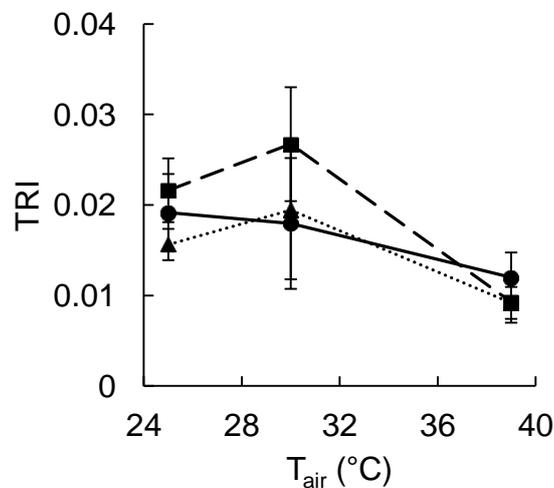


Figure 8. Temperature Range Index (TRI) according to air temperature and air relative humidity conditions (line and circles: 30 %, dashed line and squares: 60 %, and dotted line and triangles: 90 %).

In terms of configuration, a similar pattern to the one of TRI was found for the spatial distribution of leaf surface temperatures (Figure 9). AI increased with air temperature (Anova, Temperature:  $F_{2,18} = 20.80$ ,  $P < 0.001$ ). It ranged from 61.8 % to 72.6 % at an air temperature of 25 °C and 39 °C respectively. Air relative humidity and the interaction between air temperature and relative humidity had no detectable effect (Anova, Relative Humidity:  $F_{2,18} = 0.43$ ,  $P = 0.656$ ; Anova, Temperature\*Relative Humidity:  $F_{4,18} = 1.05$ ,  $P = 0.410$ ). Therefore, the spatial pattern of temperatures at the leaf surface responds mostly to air temperature and warming led to more aggregated leaf surface temperatures.

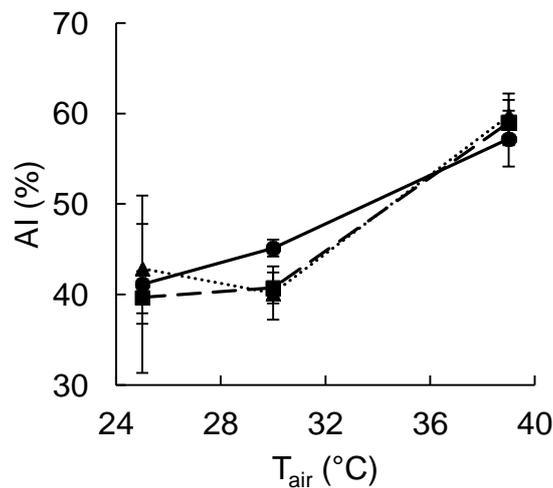


Figure 9. Aggregation Index (AI) according to air temperature and air relative humidity conditions (line and circles: 30 %, dashed line and squares: 60 %, and dotted line and triangles: 90 %).

### 3.2. Experiment 2 - Upper lethal temperature threshold for *T. urticae*

The logistic dose-response regression showed a drop in the survival rate of spider mites between 45.5 °C and 46 °C, from 70 % to 0 % (logistic regression:  $r^2 = 0.93$ ;  $F_{2,6} = 62.5$ ;  $P < 0.001$ ) (supporting information: Figure S1). The non-linear regression estimated the LD<sub>50</sub> at 45.9 °C.

### 3.3. Experiment 3 – Thermoregulation by *T. urticae*

On average, at the end of the 1 h experiment, 5.7 and 5.8 spider mites were found at the leaf surface at 25 °C and 37 °C air temperature, respectively. The rest of the 20 spider mites put on the leaf may have spun a web to drop off the leaf, or may have moved to another

part of the plant via the petiole. Overall, the body temperature of spider mites increased with the distribution mode of the leaf surface temperatures in the two treatments (Figure 10).

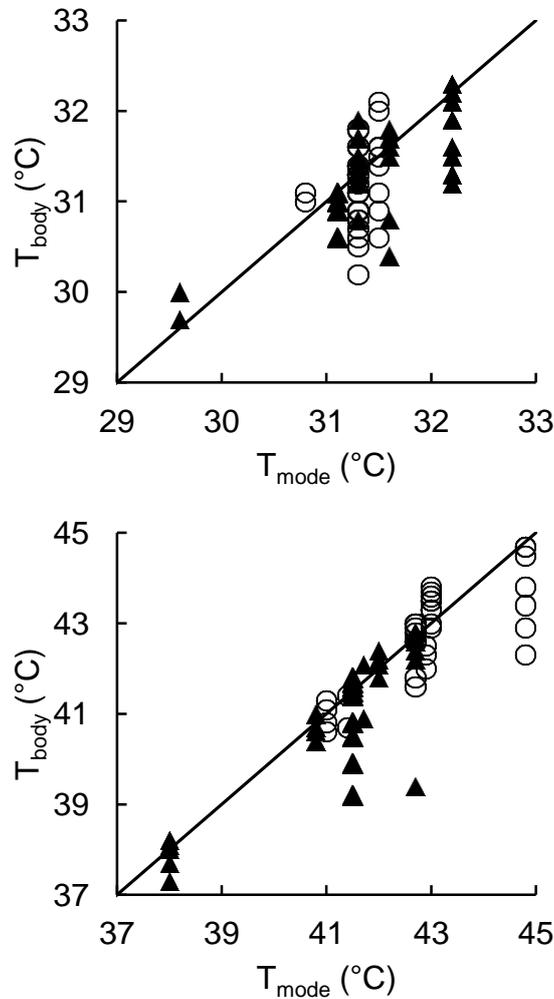


Figure 10. Body temperature of spider mites ( $T_{\text{body}}$ ) as a function of the mode of the leaf surface temperatures ( $T_{\text{mode}}$ ) at 25 °C (top) and 37 °C (bottom) air temperature. Graphs show data for the first (black triangles) and last (empty circles) time of the experiment, after 1 hour.

At 25 °C air temperature, the body temperature deviation varied inversely to the mode of the leaf surface temperatures (linear regression, Mode:  $t\text{-value} = -2.85$ ,  $P = 0.006$ ) and time had no significant effect (linear regression, Time:  $t\text{-value} = -0.0281$ ,  $P = 0.978$ ) (Figure 11.A). Keeping the significant variables, the improved statistical model showed that body temperature deviated from the mode of the leaf surface temperatures with an estimated parameter of  $-0.26$  (linear regression, Mode:  $t\text{-value} = -3$ ,  $P = 0.004$ ). Leverage statistics

revealed two points with high leverage (grey symbols in Fig. 11). Once those points were removed, body temperature deviated from the mode of the leaf surface temperatures with an estimated parameter of -0.29 (linear regression, Mode: t-value = -2.64, P = 0.010). For the experiment at 37 °C, neither the mode of the leaf surface temperatures (linear regression, Mode: t-value = -0.99, P = 0.325) nor time (linear regression, Time: t-value = 1.49, P = 0.141) showed significant effect. In the improved model, only the intercept was fitted (linear regression, Intercept: t-value = -2.86, P = 0.006) with a significant value of -0.25 (Figure 11.B). Leverage statistics did not reveal any over-influential data point in the treatment at 37 °C air temperature.

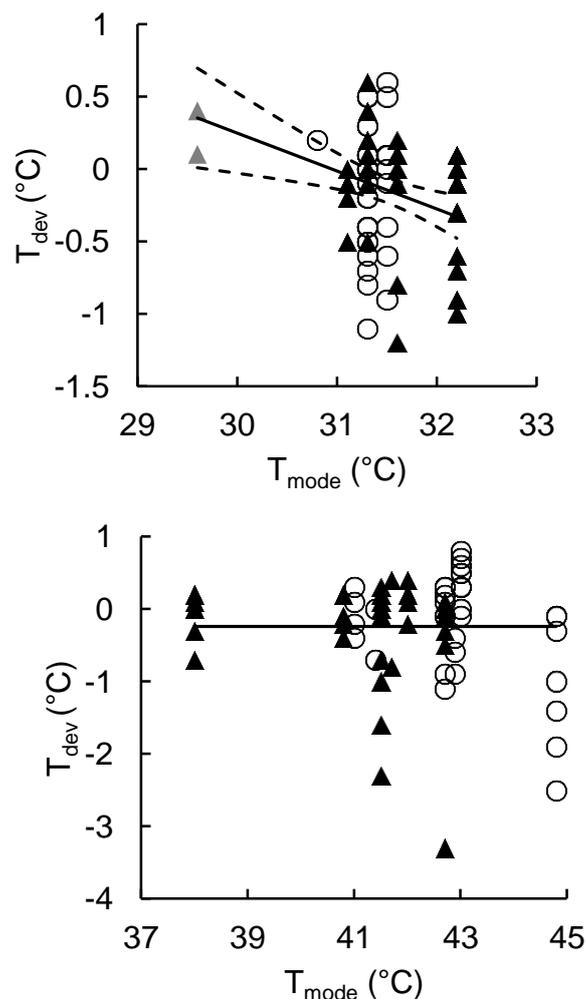


Figure 11. Deviation of spider mite body temperature from the mode of leaf surface temperatures ( $T_{dev}$ ) as a function of this mode at 25 °C (top; confidence interval in dashed lines) and 37 °C (bottom) air temperature. Graphs show data for the first (black triangles) and last (empty circles) time of the experiment, after 1h. Observations with high leverage are identified in grey.

## 4. Discussion

Leaf surface temperature can be highly heterogeneous, especially in full sunlight (Jones 1999). Here, we show how environmental conditions modulate the thermal heterogeneity of individual leaves in terms of composition (temperature range) and configuration (spatial distribution of temperatures). Our study is the first to detail this relationship between environmental conditions and the level of thermal heterogeneity at a single leaf surface. Despite an impact on the leaf temperature excess, relative humidity did not affect the thermal heterogeneity of the leaf surface itself. By contrast, air temperature had large effects on leaf temperature heterogeneity. Warming both decreased the range of temperatures available at the leaf surface, and increased the aggregation of similar temperature values. Together, these two effects homogenized the leaf microclimate. In addition, the leaf partially buffered the amplitude of the warming, as the maximal temperature excess was lower at higher ambient temperatures.

Leaves provide microclimates for leaf-dwelling arthropods. We explored the potential effects of the heterogeneity of leaf surface temperatures on the behaviour of spider mites. Behavioural thermoregulation should be more difficult when the leaf surface is homogeneous at high ambient temperature. Indeed, we found that spider mites do not thermoregulate under sub-lethal conditions, although a narrow range of colder temperatures could have been selected. The ability of organisms to avoid extreme heat would therefore depend much more on the ability of the leaf to buffer unusual climatic conditions than on their own success in avoiding sub-lethal temperatures, as long as they remain at the leaf surface. *Tetranychus urticae*, however, is a web spinner, especially at high population density (Le Goff et al. 2010). This skill allows it to escape harsh conditions at the leaf surface by moving out onto the web. In addition, daily migration of spider mites towards upper plant parts, which is mainly driven by light stimulus, is much reduced under warm conditions (Mori 1962 ; Pralavorio et al. 1989). This suggests that spider mites would avoid fully illuminated leaves when air temperatures are high. Finally, *T. urticae* is quite resistant to high temperatures, with a lethal temperature threshold of 45.9 °C. This threshold may explain the passive behaviour of spider mites in the homogeneous matrix of leaf surface temperatures, even though this matrix contains temperatures close to the lethal threshold.

In contrast to extreme conditions, moderate temperatures gave greater scope for behavioural thermoregulation. At 25 °C air temperature, the range of temperatures at the leaf surface encompassed the optimal developmental temperature of *T. urticae*, which is around

30 °C (Bounfour & Tanigoshi 2001). On average, the body temperature of spider mites increased by 0.71 °C for each 1 °C increment in the mode of the leaf surface temperatures above this optimal temperature (Figure 11). Therefore, spider mites buffer about 29% of the leaf surface warming by thermoregulating in moderate environmental conditions. Thus, spider mites select leaf areas with surface temperatures close to their optimum for developmental rate or other temperature-dependent life-history traits, leading potentially to high rates of population growth. We suggest that behavioural thermoregulation within single leaf surfaces could play a role in the population dynamics of small arthropods, but this link remains to be explored. Unfortunately, few studies have considered the leaf temperature as a driver of leaf-dwelling arthropod population growth (Kingsolver 1979 ; Pincebourde & Woods 2012 ; see also Bernard et al. 2012 for a parallel with a plant-phytopathogen interaction).

In a single canopy into the field, between-leaf heterogeneity adds up to intra-leaf heterogeneity. In fact, the range of mean apple leaf temperatures within a single plant canopy (sunny and shaded leaves differ by about 5 °C; Pincebourde et al. 2007) compares well with the range of temperatures over single apple leaf surfaces under moderate conditions (about 6 °C). In addition, the range of within-canopy variation in leaf temperatures varies from about 6°C up to more than 10°C for 8 deciduous tree species in a temperate forest (Leuzinger & Körner 2007). Arthropods have evolved particular behaviours in response to such within-canopy heterogeneities, for example by moving up and down in a canopy (Willmer 1982). We show that behavioural responses also occur at the within-leaf level, although the time scale of the behaviours is likely to differ between the leaf and the canopy scale.

The leaf temperature excess clearly depends on meteorological conditions. In particular, incoming radiation raises leaf temperature above ambient temperature (Field et al. 1982). However, our experimental measurements are likely to underestimate the leaf temperature excess in natural conditions, because natural level of radiation can reach much higher values than the moderate ones we used (220-240 Wm<sup>-2</sup>) (Gates 1980). With all others parameters fixed (radiative heat flux, but also relative humidity, convection, and water status of the plant), we demonstrate a homogenization of temperatures at the leaf surface with warming (at 39°C air temperature). In our study region, maximal air temperature reached 37.8 °C in 2012 and 34.9 °C in 2013 (meteorological data collected at about 30 km from our greenhouse). While the air temperature applied in our lab experiment is close to the extremes that mites experience in our region, radiative heat flux in nature could be more than four times higher than the one we applied. With similar air temperature conditions and such high

radiative heat fluxes, heat and water stresses are likely to be important, leading to similar or even stronger reductions in both leaf mean temperature excess and temperature heterogeneity as transpiration rate is increasing and stomata are closing, respectively. The leaf temperature excess also depends on the properties of the leaf. Because of the structure of the boundary layer at the leaf surface, leaf edges are colder than central parts. The boundary layer tends to be thinner at the leaf edges, especially at the leading edge, and thicker in the middle. Hence, the resistance to heat loss is higher in central portions of a leaf, leading to higher temperatures (Oke 1978). Also, the wind regime was turbulent, causing the boundary layer to develop from all edges of the leaf. This turbulent regime explains the overall circular distribution of leaf surface temperatures from warm leaf centre to cool leaf edges (see Figure 5).

Warming decreased the mean leaf temperature excess. The interesting feature is that the minimal temperature excess varied only slightly while the maximal one decreased markedly with ambient warming. In other words, at high ambient temperatures, the maximal leaf surface temperatures came to resemble minimal temperature excess, which perhaps reflects actions taken by the plant to avoid or minimize thermal stress to its tissues. The different behaviour of the minimal and maximal temperature excesses in response to warming explains the decrease of the temperature range index at high air temperature. Therefore, warming leads to both a shift and a decrease of the range of temperature available at the leaf surface, thereby depressing the temperature heterogeneity. Furthermore, the aggregation index increases with ambient temperature. Warming tends to gather together temperature pixels of the same value into bigger and better defined patches at the leaf surface. A more aggregated spatial pattern of temperatures decreases temperature heterogeneity in terms of configuration. Overall, warming constrains considerably the thermal environment within the leaf microclimate in a predictable way.

The homogenization of the leaf microclimate with warming can be caused by the response of the plant to environmental stress. Apple leaves were under near-optimal conditions in the moderate treatment. With the radiation level we imposed, the stomatal conductance was at about 70% of its maximal value (as inferred from the light response curves of apple leaves; Massonnet 2004 ; Pincebourde et al. 2006). Under such favourable conditions, the latent heat losses from a leaf are at least as important as convective heat losses. Hence, variation in stomatal conductance over a single leaf surface should lead to significant deviations in transpiration rate and ultimately generate heterogeneity in surface temperatures, as emphasized in our results. By contrast, high air temperature exposes leaves

not only to heat stress but also to water stress because of the increase of the leaf vapour pressure deficit (VPD) with air temperature (Gates 1980). Nevertheless, the relationship between leaf VPD, transpiration rate and stomatal conductance is nonlinear: At high air temperature and thus high VPD, the stomatal conductance decreases to control transpiration rate (Monteith 1995 ; Bunce 1996 ; Massonnet 2004 ; Pincebourde & Casas 2006) and thus limit water stress. The exponential decrease in stomatal conductance with increasing leaf VPD can only limit the increase in transpiration rate at a plateau at which leaf surface temperature becomes independent of stomatal activity (Oren et al. 1999). Therefore, at high leaf VPD, transpiration remains significant despite stomatal closure, leading to a decrease in leaf temperature excess. Hence, under extreme air temperature, slight spatial variations in the level of stomatal closure are expected to have little effects on the transpiration rate and therefore on the leaf surface temperatures, leading to homogenization of the leaf surface temperatures. As a result, extreme air temperatures both depress the leaf temperature excess and homogenize leaf surface temperatures.

Global warming is now recognized as a major threat to organisms and to the ecosystems they occupy. A key problem for the scientific community is to predict the consequences of global warming at the small scales at which most organisms live (Potter et al. 2013). Significant advances have been made in understanding the role of temporal variance in the response of organisms to global warming (Benedetti-Cecchi *et al.* 2006; Pincebourde et al. 2012). Here, for the first time, we report the impacts of environmental changes on the spatial heterogeneity of temperatures at the scale of individual leaf surfaces. We highlight the importance of analyzing spatial variance in microhabitat temperatures. Spatial variance is critical for understanding the opportunities for organisms to buffer daily temperature extremes or, in a broader context, global warming. The grid used to decompose the environment must be fine enough to capture the actual spatial heterogeneity available to organisms during behavioural thermoregulation (Kearney et al. 2009) and dispersal (Buckley et al. 2013). For leaf-dwelling arthropods, the leaf surface shows different patterns of spatial heterogeneity according to the proximate ambient environment, which itself varies from leaf to leaf within plant canopies (Sinoquet et al. 2001; Pincebourde et al. 2007). Therefore, two leaves close to each other in a canopy can present different opportunities for behavioural thermoregulation by tiny organisms. This emphasizes the difficulty of generalizing climate downscaling models because of the complexity of microhabitats. It remains to determine whether movement by organisms within such small spatial scales will significantly help them to buffer some part of the climatic changes as measured at global or regional scales.

# Chapitre II - Tree leaves buffer the amplitude of warming by lagging behind daily temperature extremes

Caillon, R. & Pincebourde, S. Tree leaves buffer the amplitude of warming by lagging behind daily temperature extremes. To be submitted to *Agricultural and Forest Meteorology*.

Abstract:

The second chapter constitutes the first scaling of this thesis. After studying spatial heterogeneity of temperatures at the leaf surface in the first chapter, we scale here to a 700 km gradient in Western Europe.

Tiny organisms experience the surrounding environment at a small spatial and temporal scale and it is recognized that small spatial scales offer microclimates with specific patterns of conditions. Daily amplitudes of leaf and air temperatures follow specific patterns that deviate more or less from each other and the temporal pattern of daily variations in leaf temperatures is also expected to vary with air temperature.

Here, the latitudinal gradient allowed us to test for the response of the leaf microclimate to warming, in time and amplitude, through direct measurements of leaf temperature in apple orchards. We also aimed to characterize the variability of the microclimatic response within canopy by considering leaves exposed to direct radiation and leaves sheltered in the shade.

The leaf microhabitat buffered daily extremes of temperature via biophysical mechanisms involving time lag. These relationships influenced the daily proportion of time with leaves warmer than ambient air. Therefore, the timing of critical climatic variables showed latitudinal patterns that determined the biogeographical pattern of the leaf microclimatic response.

# 1. Introduction

Temperature is one of the key variables affecting the performance and fitness of organisms (Huey & Stevenson 1979 ; Huey & Kingsolver 1989 ; Huey & Kingsolver 1993 ; Somero 1995). Virtually all processes such as immune and sensory systems, growth, nutrition and reproduction are strongly impacted by temperature and its variability (Cossins & Bowler 1987 ; Angilletta et al. 2002 ; Chown & Nicolson 2004). Hence, temperature changes impact the physiology of individuals and the dynamics and distribution of their population (Parmesan and Yohe 2003 ; Root et al. 2003 ; Root et al. 2005 ; IPCC 2007). However, the temperature experienced by organisms does not necessarily equal the macroscale temperature, which is measured by standard meteorological stations (Gates 1980). The body size of organisms and the spatial scale at which they live strongly influence both the amplitude and the temporal pattern of thermal conditions experienced by organisms (Pincebourde & Woods 2012 ; Potter et al. 2013).

The body size of many ectotherms is less than a centimetre (May 1988 ; Potter et al. 2013). Thus, tiny organisms experience the surrounding environment at a small spatial and temporal scale (Potter et al. 2013 ; Kingsolver et al. 2011). At such scales, topography and surface orientation were shown to offer favourable conditions allowing organisms to meet favourable conditions and to achieve their development (Thomas et al. 1999 ; Merrill et al. 2008). For example, hot rocks in Australian temperate habitats were shown to offer favourable conditions for egg development of flat-rock spiders while unsuitable locations were only few centimetres away (Pike et al. 2012). More broadly, Scherrer and Koerner (2010) showed that alpine landscapes are thermally heterogeneous such that this environment was strongly decoupled from conditions in the free atmosphere by 2 °C to 9 °C. In general, it is recognized that small spatial scales offer a high microclimatic diversity (Potter et al. 2013 ; Woods et al. 2015). Therefore, local conditions should be considered when assessing the response of organisms to climate variations (Gilman et al. 2006).

Plants are one of the most important terrestrial microhabitats (Hammond et al. 1997 ; Rodgers & Kitching 1998 ; Walter et al. 1998 ; Novotny et al. 2002). Canopies hold a huge biodiversity, hosting bacteria, fungi, plants and arthropods: this is the habitat of 40 % of terrestrial biodiversity, 10 % of which is specialist of this specific environment (Hammond et al. 1997). Most of this biodiversity achieves part or all of its life cycle on leaves. Leaves are biophysical entities with specific thermal conditions (Pincebourde & Woods 2012 ; Woods

2013 ; Kingsolver et al. 2011 ; Pincebourde et al. 2007). For example, in arid regions, eggs and first larval instars of moths are coupled to leaf temperature which is cooler than ambient air (Woods 2013). On the contrary in temperate regions, leaves magnify free atmosphere temperature by up to 10°C (Pincebourde et al. 2007). Plant canopies also show a remarkable thermal heterogeneity which influences insect development (Pincebourde et al. 2007). Leaves are therefore crucial filters of environmental conditions for the organisms living in this microhabitat.

The leaf microclimate, including leaf temperature, is driven mainly through two biophysical processes underlying heat exchanges between the plant and the environment (Jones 1992; Campbell & Norman 1998; Pincebourde & Woods 2012): (i) the boundary layer, which is the air layer at the interface between the leaf and nearby free-stream air (Campbell & Norman, 1998) and (ii) the stomatal behavior, which defines stomatal conductance and transpiration rate over a single leaf surface (Jones 1999; Mott & Buckley 2000). Several studies reported substantial temperature differences between leaf microclimate and its nearby environment due to these processes (Cook, Dixon & Leopold 1964; Pincebourde et al. 2007; Linacre 1967).

The relationship between the leaf temperature excess (i.e. difference of temperature between leaf surface and ambient air) and the ambient air temperature has been emphasized specifically in two remarkable studies. Linacre (1967) and Helliker and Richter (2008) showed, respectively, that daily maximal (i.e. difference between daily maximal leaf surface and ambient air temperature at midday) and annual mean (i.e. tree lifetime global average of mean annual difference between leaf surface and ambient air temperature during the growing season) temperature excesses of a leaf decrease as air temperature increases. Leaf temperature excess responds to air temperature variations, thereby buffering macroclimatic variability due to the biophysical functioning of the leaf (Pincebourde and Woods 2012). Hence, we hypothesize that the daily amplitude of leaf temperatures should decrease with warming or at low latitudes as a result of this buffer of elevated air temperatures.

The temporal pattern of daily variations in leaf temperatures is also expected to vary with air temperature. Radiation from the atmosphere heats the ground, which releases infrared radiation and warms up further the ambient air, causing a delay between the patterns of radiation and air temperature (Gates 1980). This leads to the so-called phenomenon “daily temperature lag” (Ritter 2003) and causes the air temperature to reach its maximum after radiation maximum. The time lag between maximal radiation and air temperature may impact leaf temperature patterns. The microclimatic response, in terms of stomatal conductance and

transpiration, relies partly on the amount of incident radiation. Hence, receiving maximal radiation before maximal air temperature is reached could have consequences on the thermal budget of the leaf, enabling both the plant and the arthropod living at their surfaces to escape a higher maximal temperature that could be reached if the leaf follows the air temperature pattern. Such consequence of the time lag has received little attention. At a higher temporal scale, De Frenne et al. (2013) coined the term 'climatic lag' to describe the ability of canopy closure to buffer the amplitude of global warming.

Our main objectives were to characterize the interaction between climate and microclimate at the leaf surface in time and in amplitude. Latitudinal gradients represent a relevant tool for such studies because they offer a gradient of air temperature across which we can study the response of microclimate to varying macroclimate (Gilman et al. 2006; Scherrer & Körner 2010). We used a high temporal resolution dataset of leaf temperatures and climatic variables across a 700 km gradient in Western Europe to characterize the interaction between climate and leaf microclimate. First, we studied the timing of critical descriptors such as daily maximal air and leaf temperature and daily maximal radiation. We characterized two daily temperature lags: (i) the lag between daily maximal air temperature and daily maximal global radiation and (ii) the lag between daily maximal temperature at the leaf surface and in the ambient air. Then, we quantified the daily amplitude of leaf and air temperatures across latitudes. Finally, we computed the time spent by leaves at temperatures higher than air temperature across latitudes to quantify the buffering effect of the leaf microclimate as we move southward. We distinguished between sunny and shaded leaves to estimate the influence of exposure to solar radiation. Finally, stomatal conductances were measured at each site to link the ecophysiology of leaves and their thermal behaviors. Our study is the first to analyse the relationships between climate and microclimate at the leaf surface at a biogeographical scale, i.e. along a latitudinal gradient, using a unique dataset of measured leaf temperatures with a high temporal resolution.

## 2. Materials & Methods

### 2.1. Biological model and study Sites

The study was conducted on a 7° latitudinal gradient ( $\approx 750$  km) from south of France up to Belgium in 2012 and 2013 (Figure 1). Five orchards at five different sites provided a regular coverage of the latitudinal gradient to sample leaf and air temperatures at low altitude (Table 1). Orchard rows were oriented from south to north with one side of the row facing east and the other one facing west. The only exception was for Gembloux in 2013 where rows were oriented from east to west with one side facing north and the other one facing south.

Table 1. Short description of each site with latitude, longitude, altitude and the address.

Site	Address	Latitude (degrees minutes seconds)	Longitude (degrees minutes seconds)	Altitude (m)
Marsillargues	CEHM, Mas Carrière, 34590 Marsillargues, France.	43°37'N	04°09'E	1
Gotheron	INRA, Domaine de Gotheron, 26320 Saint-Marcel-lès-Valence, France.	44°58'N	04°55'E	182
La Morinière	Station d'expérimentations de La Morinière, 37800 Saint-Epain, France.	47°09'N	00°35'E	100
Fourneville	Route de Honfleur, 14600 Fourneville, France.	49°22'N	00°13'E	125
Gembloux	CRA-W Biotechnologies, 234 Chaussée de Charleroi, 5030 Gembloux, Belgium.	50°33'N	04°39'E	165

Leaf surface temperatures ( $T_{\text{leaf}}$ ) were measured on the apple tree *Malus domestica* (Rosaceae), on Ariane cultivars in the 3 southern sites of Marsillargues, Gotheron, and La Morinière and on Golden cultivars in Fourneville. In the northernmost site (Gembloux), we used Ariane and Golden cultivars in 2012 and 2013, respectively. Attention was paid to choose orchards as similar as possible, to avoid any variability in temperature due to other mechanisms than those related to the leaf filter (supporting information: Figure S3). However, the Ariane cultivar is scarcely present in Northern Europe and the Golden cultivar rarely planted in the South of France. Trees were grown from seven to nine years and were three to four meters high. Microclimatic and climatic measurements were taken continuously at each site throughout spring and summer 2012 and 2013. Microclimatic measurements started at different times in spring at each site because of the phenological shift along the latitudinal gradient, apple leaves flushing out later in Northern sites than in Southern ones. Microclimatic measurements were performed on leaves exposed to direct radiation (i.e. sunny leaves at the rim of the canopy) and on leaves protected from direct radiation (i.e. shady leaves inside the canopy). The relative importance of sunny and shady leaves on the whole canopy photosynthesis depends on cloud coverage (Urban et al. 2012) and it was thus possible to capture the variability of the microclimatic response inside the canopy by measuring these two kinds of leaf.

## 2.2. Climatic Measurements

Except for Gembloux, each site had its own weather station recording at least air temperature ( $T_{\text{air}}$ ), relative humidity (RH) and pluviometry (P) (Figures 13 & 14). Missing variables such as wind speed and global radiation (GR) (Figures 13 & 14) were provided by Météo France through weather stations within few kilometres of the orchard. All climatic data for the orchard of Gembloux were provided by the Royal Meteorological Institute of Belgium (RMI) through the weather station of Ernage, 4 kilometres away. Climatic data were acquired with a time step of 30 min. Hence, a linear interpolation was performed between each data point separated by 30 min to match the time step of 10 min of the microclimatic data (see below).

## 2.3. Microclimatic Measurements

$T_{\text{leaf}}$  was measured using fine copper-constantan thermocouples (Type T, 0.2 mm in diameter; TCSA, Dardilly, France). Thermocouples were wrapped around the petiole of leaves and the tip of the thermocouple was applied onto the limb of the lower leaf surface

such that the natural orientation of the leaves was conserved. Thermocouples were applied on leaves of about 1 month to ensure that temperature was recorded on organs with a maximal physiological activity (Field 1987). Leaves were  $9.0 \pm 1.3$  cm long overall (mean  $\pm$  SD among the five sites). Significant length differences were found overall (Kruskal-Wallis: chi-squared = 4.5206,  $P < 0.05$ ), but post-hoc test showed no significant differences between sites (Kruskal-Wallis multiple comparisons:  $P > 0.05$  for all between-sites comparisons), possibly due to differences in the sample size for each site (see below) (Keppel 1991). In addition, leaf orientation and inclination was recorded to ensure a similar distribution among sites. Leaves were sampled on both east and west sides of the row. Thermocouples were connected to an AM25T or AM16/32B multiplexer (Campbell Scientific Ltd, Leicestershire, UK) wired to a CR10X or CR1000 data logger (Campbell Scientific Ltd.), depending on the site. Power was supplied by a PS100 alkaline battery (12 V, 7 Ah; Campbell Scientific Ltd) connected to an SX410M (10 W; Ameresco Solar, Framingham, Massachusetts, United States) or an U5 10 (10 W; UPV SOLAR Ltd, Coimbatore, India) solar panel (supporting information: Figure S5).

Equipment was set up in the field from the beginning of June to the end of September. Measurements were recorded every 10 min at the surface of 12 sunny and 12 shady leaves for each site during this period of 4 months. Thermocouples were distributed equally among two neighbouring apple trees in the middle of the orchard to avoid edge effects at the border. Thermocouples were checked once between July and August and replaced on a new set of leaves of age about 1 month. A last control of the contact of thermocouples with the leaf surface was done before the equipment was removed from the field, in September. Only the sensors remaining in contact with the leaf surface were conserved for the analysis. Thus, sample size varied slightly between sites.

## 2.4. Stomatal conductance

We measured stomatal conductance with a portable LI-6400XT gas exchange system (LiCor Inc., Lincoln, Nebraska, USA). The device allowed the control of environmental variables within the leaf chamber (6 cm<sup>2</sup> area) and it was equipped with an infrared gas analyser for the measurement of CO<sub>2</sub> and water vapour exchange. Stomatal conductance was then calculated from the general gas exchange formula of Von Caemmerer and Farquhar (1981). A 6400-02B LED light source provided an optimal light intensity of 1500  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  in the critical wavelength for stomatal response. A standard CO<sub>2</sub> concentration of 380 ppm was applied in the leaf chamber (IPCC 2007). The vapour pressure deficit was set to a mean

value of  $1.06 \pm 0.18$  kPa for all measurements. Stomatal conductance was determined by measuring leaf gas exchange at a standard leaf temperature of 25 °C. Measurements were conducted at the same time every day, from 09:00 am to 16:00 pm, on 7 leaves of each exposure (i.e. sunny vs. shady) and each orientation (i.e. east vs. west; south vs. north for Gembloux in 2013). Hence, we measured gas exchange on 28 leaves per site. Measurements were made on pre-illuminated leaves to ensure that stomatal activity has started. The leaf chamber of the LiCor system was clipped to attached-leaves and a stabilization time of 20-40 minutes was enforced. The leaf was discarded when stomatal conductance was not stable after that time. Leaf gas exchanges were measured on leaves of about 1 month-old. Measurements were acquired in 2012 and 2013 at different time at each site, between July 11 and August 11 in 2012 and between July 25 and September 13 in 2013.

## 2.5. Statistical analysis

We characterized  $T_{\text{leaf}}$  at the five sites with a temporal resolution of 10 min from the microclimatic and climatic data. To study the temporal relationship between macro- and microclimate, we extracted the timing of the daily maximal amount of global radiation (GR) and daily maximal  $T_{\text{leaf}}$  and  $T_{\text{air}}$ . Then, we computed, on one hand the lag between daily maximal  $T_{\text{leaf}}$  and daily maximal  $T_{\text{air}}$  (leaf lag), and on the other hand the lag between daily maximal  $T_{\text{air}}$  and daily maximal GR (air lag). Then, we studied the evolution of both leaf and air lags across latitudes (i.e. as daily mean air temperature increases). We also extracted daily minimal and maximal values of  $T_{\text{leaf}}$  and  $T_{\text{air}}$  to compute the temperature excess ( $T_{\text{ex}}$ ) between minimal  $T_{\text{leaf}}$  and minimal  $T_{\text{air}}$  and between maximal  $T_{\text{leaf}}$  and maximal  $T_{\text{air}}$ . For example, a positive  $T_{\text{ex}}$  calculated on  $T_{\text{leaf}}$  and  $T_{\text{air}}$  indicates that daily  $T_{\text{leaf}}$  was higher than daily  $T_{\text{air}}$ . We also calculated the time, expressed in percentage of daytime (including night and day times), when  $T_{\text{leaf}}$  was higher than  $T_{\text{air}}$  to study the consequences in terms of temperatures experienced by arthropods at the leaf surface. We averaged this daily portion over the 4-months period for the two years.

We performed a multifactorial analysis of variance to determine if climatic data showed significant variability along latitude using the package 'stats' (R development Core Team, 2014). To analyse the spatial pattern of  $T_{\text{leaf}}$  across the five sites, we built a linear model of leaf and air daily temperature lags against monthly mean  $T_{\text{air}}$  (i.e. the daily mean  $T_{\text{air}}$  averaged over the season). As fixed factors, we used month (i.e. June, July, August or September) and year (i.e. 2012, 2013) to search for a trend between- and within-seasons, and the daily mean air temperature for the month and year considered. Then, we performed a

multifactorial analysis of variance (three-way anova) on the linear model to determine which variables had a significant effect on leaf and air daily temperature lags. Finally, we performed a post-hoc test with the function 'lstrends' of the package 'lsmeans' (R development Core Team, 2014) to extract the slope of the fitted lines that modelled the effect of monthly mean  $T_{\text{air}}$  on leaf and air daily temperature lags in each treatment (i.e. for each month and year) and to proceed to multiple comparisons based on these slopes. We did the same analysis to characterize the effect of monthly mean  $T_{\text{air}}$  on the daily  $T_{\text{ex}}$ . Sunny and shady leaves were identified in analyses to study the variability of the relationship between climate and microclimate within tree canopy.

We analysed the slope estimates of the effect of mean daily  $T_{\text{air}}$  on leaf and air lags and on the daily  $T_{\text{ex}}$ . In the case of leaf and air lags, slope estimates quantify the increase in lag as monthly mean  $T_{\text{air}}$  increases. For example, a slope estimate of  $10 \text{ min.}^{\circ}\text{C}^{-1}$  shows an increase of the lag of 10 min for each  $1^{\circ}\text{C}$  increment in monthly mean  $T_{\text{air}}$ . In the case of  $T_{\text{ex}}$ , slope estimates quantify the proportion of the variation in monthly mean  $T_{\text{air}}$  that is not echoed at the leaf surface. For example, a slope estimate of -10 % shows an increase of  $T_{\text{ex}}$  of  $0.9^{\circ}\text{C}$  for each  $1^{\circ}\text{C}$  increment in monthly mean  $T_{\text{air}}$ . Significant differences were determined using the function 'lstrends' of the package 'lsmeans' (R development Core Team, 2014).

### 3. Results

The climatic parameters (both daily means and daily maximal values) all varied with latitude (Anova,  $P < 0.0001$ ) (Figure 13 & 14). In June 2012, for example, daily mean  $T_{\text{air}}$  increased southward by  $8.12\text{ }^{\circ}\text{C}$ , daily mean GR by  $169.32\text{ W}\cdot\text{m}^{-2}$ , daily maximal  $T_{\text{air}}$  by  $10.37\text{ }^{\circ}\text{C}$ , and daily maximal GR by  $75\text{ W}\cdot\text{m}^{-2}$  between the southern site, Marsillargues, and the northern one, Gembloux. On the contrary, daily mean RH increased northward by  $35.51\%$ , and daily maximal RH by  $16\%$ . Wind speed was the strongest in Gotheron, the second southern site and daily mean and daily maximal WS between Gotheron and Gembloux was in June 2012 of  $2.90\text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$  and  $4.54\text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ , respectively. Similarly, all the climatic parameters but the daily maximal RH (Anova,  $P > 0.05$ ) showed differences between months (Anova,  $P < 0.01$  for all).



Figure 12. Location of the five orchards used in this study.

The two years 2012 and 2013 were quite comparable and only the daily maximal RH differed between the two years (RH: Anova, F-value = 6.3659,  $P < 0.05$ ; Anova  $P > 0.05$  for all other parameters) (Figure 13 & 14). Finally, pluviometry did not differ with latitude (Anova, F-value = 1.1282,  $P > 0.05$ ), month (Anova, F-value = 1.2382,  $P > 0.05$ ) nor year (Anova, F-value = 0.1987,  $P > 0.05$ ).

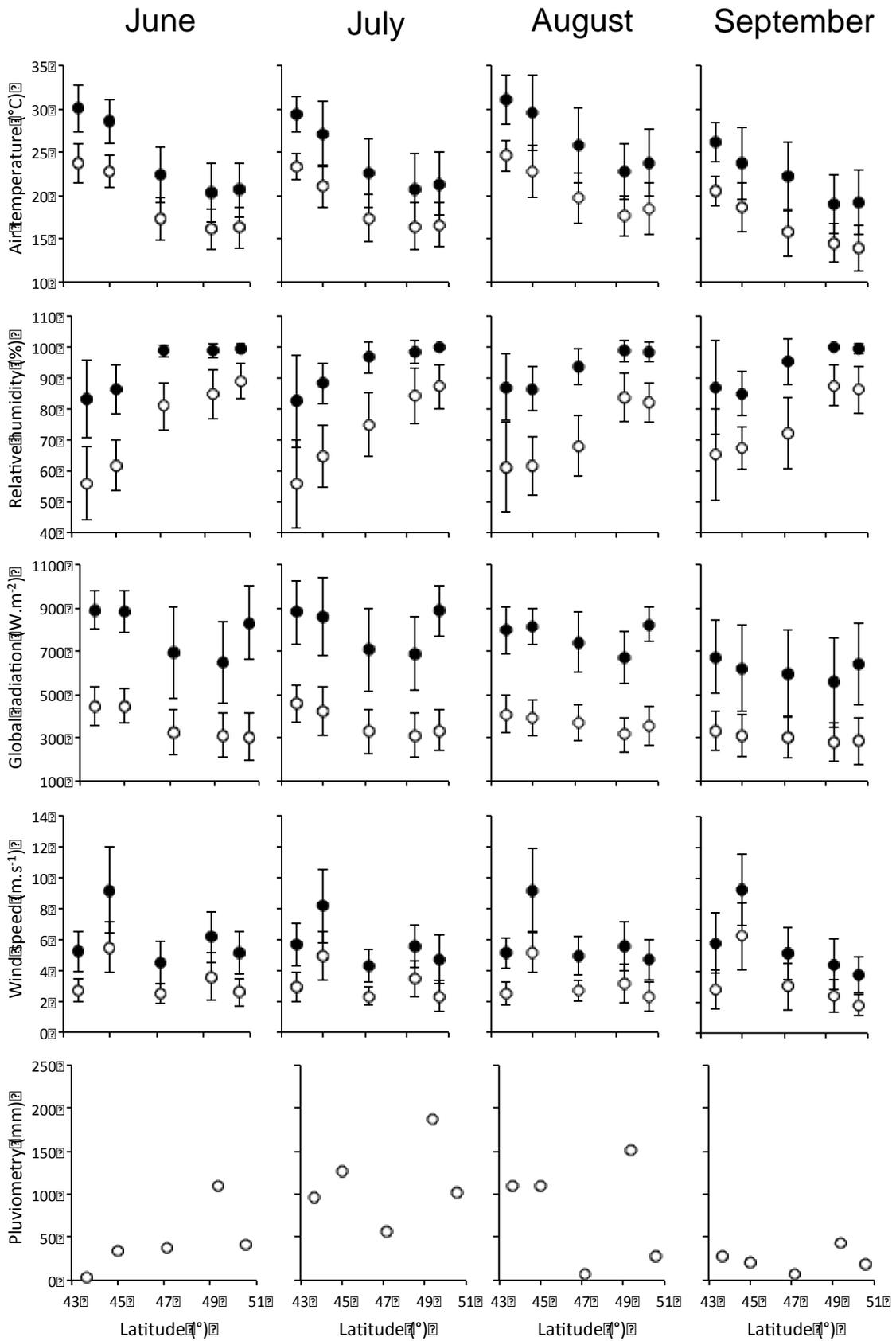


Figure 13. Latitudinal gradient of air temperature, air relative humidity, global radiation, wind speed and pluviometry in June, July, August and September 2012. Maxima are reported by black circles and means by white circles.

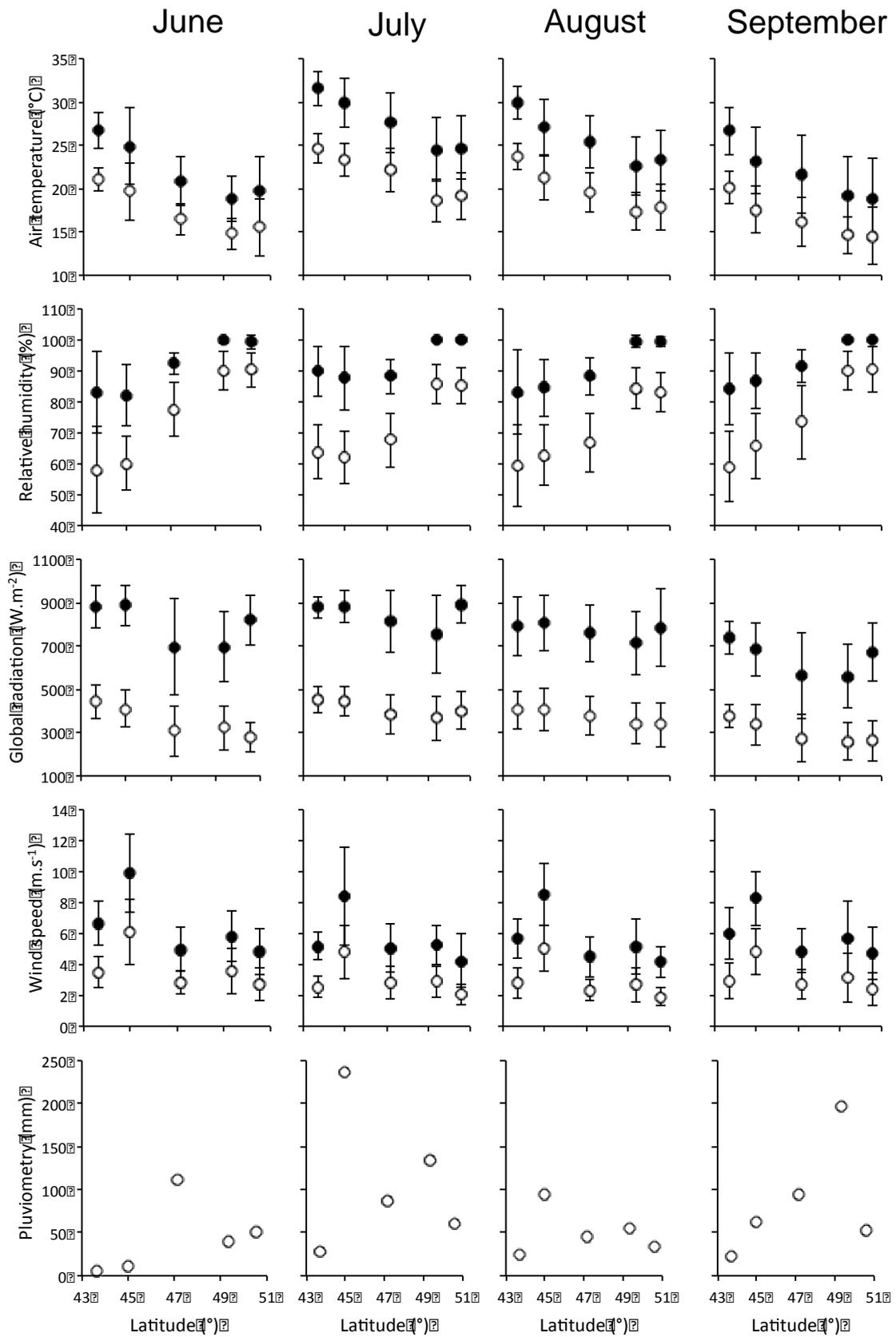


Figure 14. Latitudinal gradient of air temperature, air relative humidity, global radiation, wind speed and pluviometry in June, July, August and September 2013. Maxima are reported by black circles and means by white circles.

Stomatal conductance varied through latitude (Anova, F-value = 9.9604,  $P < 0.01$ ) and depending on the exposition of the leaf (Anova, F-value = 15.6217,  $P < 0.001$ ) but not between years (Anova, F-value = 2.6744,  $P > 0.05$ ) (Figure 15). The leaf stomatal conductance differed between sunny and shaded leaves at all sites (Figure 15). No latitudinal gradient emerged for the stomatal conductance of shaded leaves. However, the stomatal conductance of sunny leaves tended to increase from North to South with the exception of the southern site Marsillargues that showed the lowest values. Overall, no clear difference was apparent between 2012 and 2013 for the two categories of leaves, suggesting a similar ecophysiological functioning between the two years.

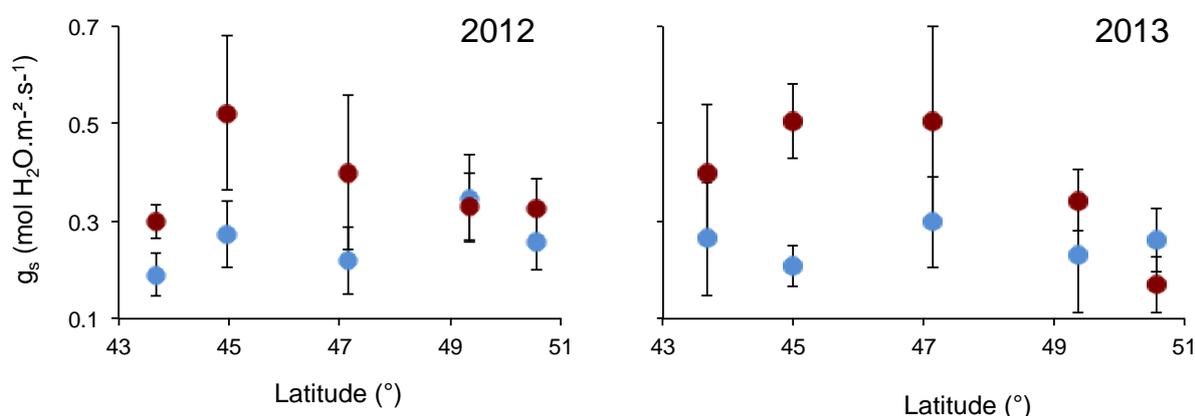


Figure 15. Mean ( $\pm$  sd) stomatal conductance ( $g_s$ ) across latitude for sunny (red) and shady (blue) leaves in 2012 (left graph) and 2013 (right graph). Data for Gembloux (50.56° lat.) are missing in 2013.

The air lag (i.e. difference between the timing of maximal radiation and the timing of daily maximal  $T_{air}$ ) varied as a function of monthly mean  $T_{air}$  (Anova, F-value = 55.0338,  $P < 0.0001$ ) and months (Anova, F-value = 52.9707,  $P < 0.0001$ ) and it was similar between 2012 and 2013 (Anova, F-value = 0.3319,  $P > 0.05$ ) (black lines in Figure 16). The effect of monthly mean  $T_{air}$  was different in amplitude between months (Anova, interaction term, F-value = 56.1051,  $P < 0.0001$ ). Monthly mean  $T_{air}$  showed a significant effect on the air lag for each month in 2012 (Istrends, t-ratio  $\geq 3.696$  and  $P \leq 0.001$  for all) as well as in 2013 (Istrends, t-ratio  $\geq 3.555$  and  $P \leq 0.001$  for all) (Figure 16). The slope estimates of the air

daily temperature lag showed an increase by 12.2/11.3 (for 2012/2013) min by 1 °C increment in monthly mean  $T_{\text{air}}$  in June, 5.2/4.5 min.°C<sup>-1</sup> in July, 9.4/8.8 min.°C<sup>-1</sup> in August and 32.8/30.4 min.°C<sup>-1</sup> in September (Figure 17).

The leaf lag (i.e. difference between the timing of daily maximal  $T_{\text{leaf}}$  and  $T_{\text{air}}$ ) varied with monthly mean  $T_{\text{air}}$  (Anova, F-value = 13.6717,  $P < 0.001$ ), both between months (Anova, F-value = 5.2594,  $P < 0.01$ ) and between years (Anova, F-value = 19.4937,  $P < 0.0001$ ) (Figure 16). The leaf lag showed no differences between sunny and shady leaves (Anova, F-value = 0.0006,  $P > 0.05$ ). Again, the effect of monthly mean  $T_{\text{air}}$  was not the same for all months (Anova, interaction term, F-value = 5.5853,  $P < 0.001$ ). For sunny leaves in 2012, monthly mean  $T_{\text{air}}$  showed an effect on the leaf lag for all months (Istrends, t-ratio  $\geq 5.673$ ,  $P < 0.01$ ) but the direction of the effect varied (Figure 17). The slope estimates indicated that the leaf lag increases by 8 min by 1 °C increment in monthly mean  $T_{\text{air}}$  in August and 12.9 min.°C<sup>-1</sup> in September, whereas the leaf lag decreases by 11.6 min.°C<sup>-1</sup> in June and 5.8 min.°C<sup>-1</sup> in July (Figure 17). For shady leaves in 2012, monthly mean  $T_{\text{air}}$  showed a significant effect in August (Istrends, t-ratio = 3.698 and  $P < 0.001$ ) and September (Istrends, t-ratio = -2.603 and  $P < 0.01$ ) but not in June (Istrends, t-ratio = 1.418 and  $P > 0.05$ ) and July (Istrends, t-ratio = 0.734 and  $P > 0.05$ ). The slope estimates showed that the leaf daily temperature lag increases by 7.3 min by 1 °C increment in monthly mean  $T_{\text{air}}$  in August and decreases by 9.6 min.°C<sup>-1</sup> in September.

For sunny leaves in 2013, monthly mean  $T_{\text{air}}$  impacted the leaf daily temperature lag in August (Istrends, t-ratio = -2.717,  $P < 0.01$ ) and September (Istrends, t-ratio = -8.135,  $P < 0.0001$ ) but not in July (Istrends, t-ratio = 1.946,  $P > 0.05$ ) and July (Istrends, t-ratio = 1.706,  $P > 0.05$ ) (Figure 17). The slope estimates indicated that the leaf daily temperature lag decreases by 5.2 min by 1 °C increment in monthly mean  $T_{\text{air}}$  in August, and by 22.2 min.°C<sup>-1</sup> in September (Figure 17). For shady leaves in 2013, monthly mean  $T_{\text{air}}$  influenced the leaf daily temperature lag in September (Istrends, t-ratio = -5.533,  $P < 0.0001$ ), and only marginally in June (Istrends, t-ratio = -2.019,  $P < 0.0435$ ). There was no effect of monthly mean  $T_{\text{air}}$  in July (Istrends, t-ratio = -1.106,  $P > 0.05$ ) and August (Istrends, t-ratio = -1.826,  $P > 0.05$ ) (Figure 17). The slope estimate showed that the leaf daily temperature lag decreases by 5 min by 1 °C increment in monthly mean  $T_{\text{air}}$  in June and by 16 min.°C<sup>-1</sup> in September.

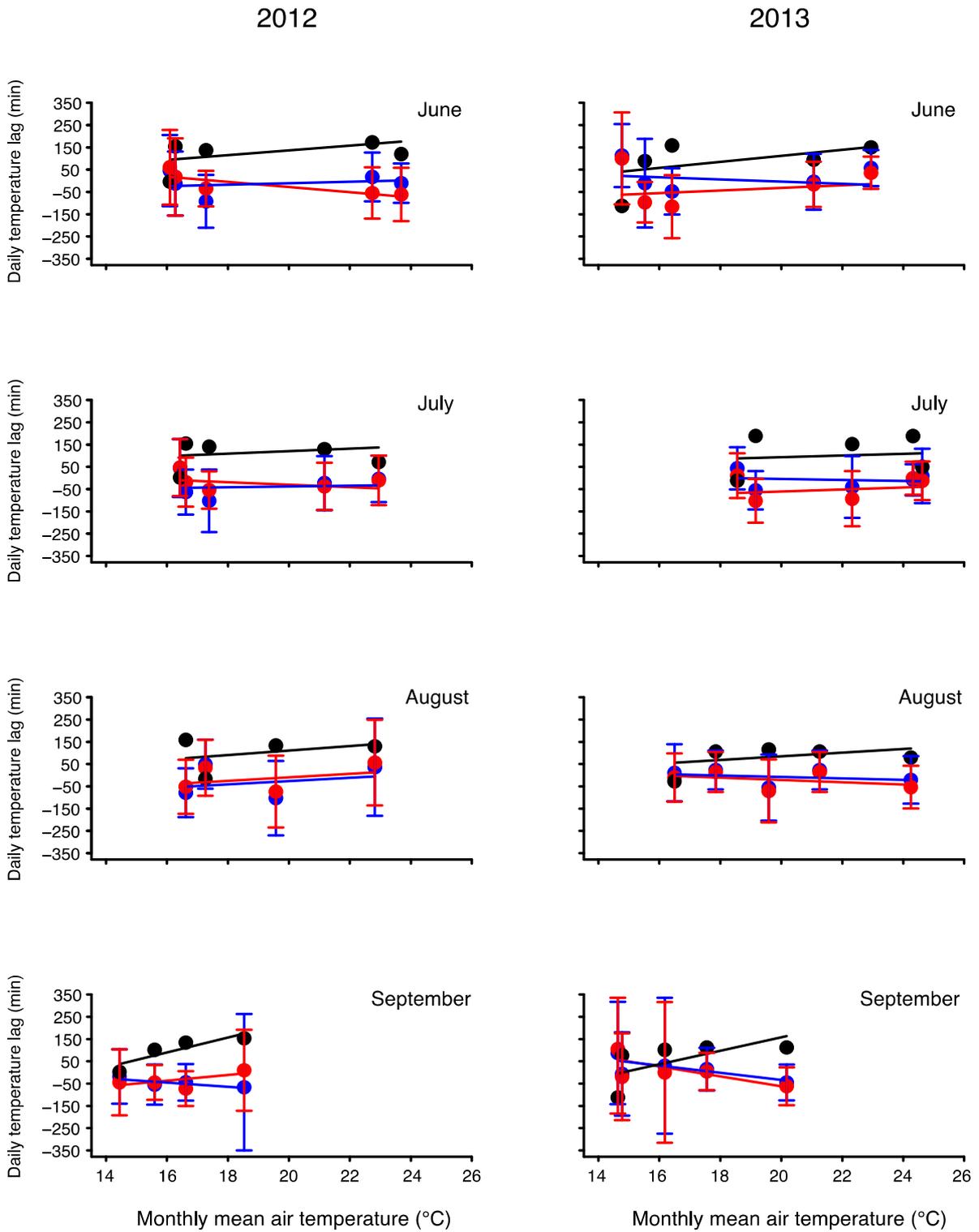


Figure 16. Time lag (min) (mean  $\pm$  sd) between daily maximal  $T_{air}$  and daily maximal GR (in black) and between daily maximal  $T_{leaf}$  and daily maximal  $T_{air}$  (in red for sunny leaves and blue for shady leaves) across the gradient of monthly mean  $T_{air}$ . Regression lines are reported on the graphs with the corresponding colors. Data are presented for each month, from June to September, and for each year, 2012 (left panel) and 2013 (right panel).

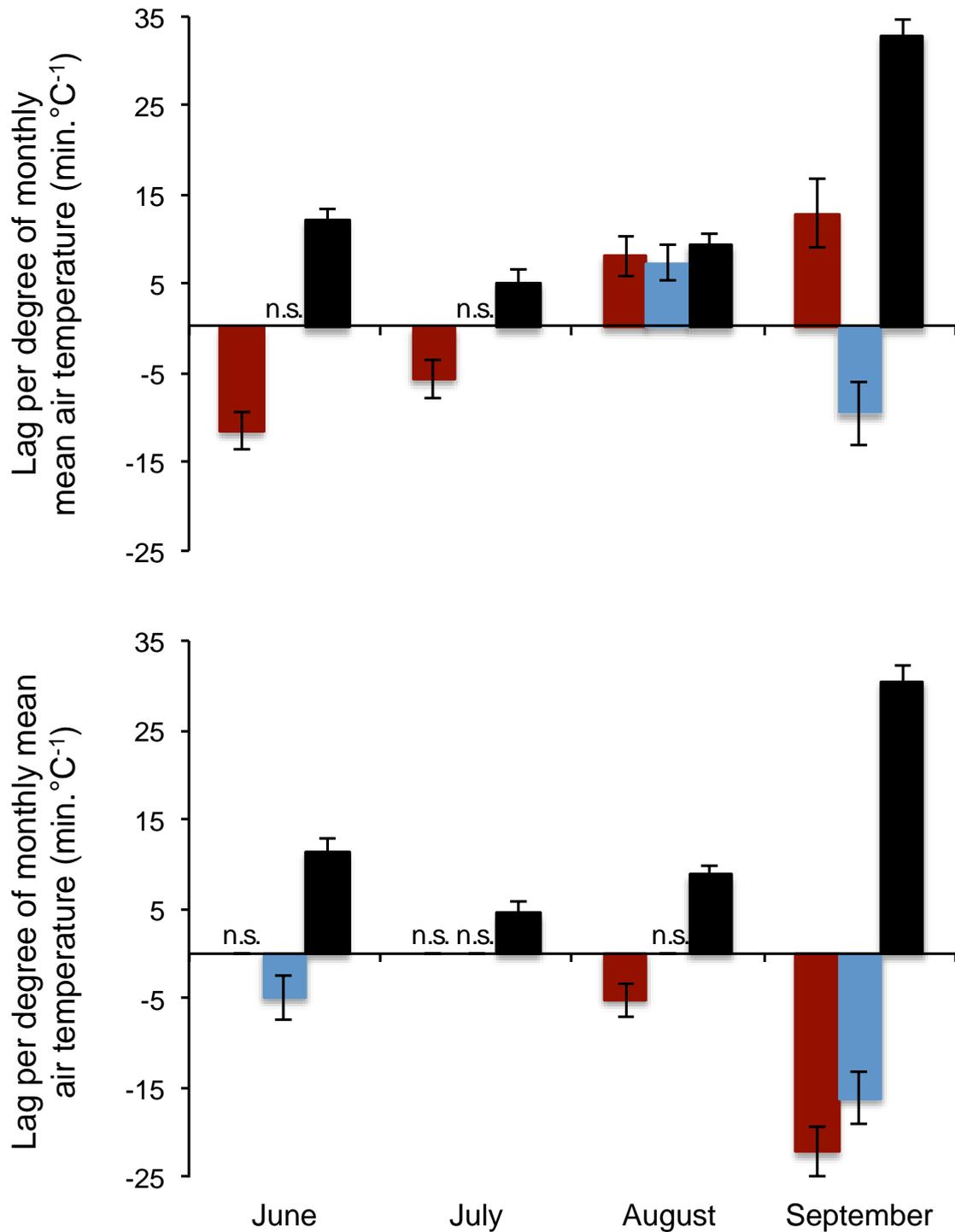


Figure 17. Increase in time lag (min) (mean  $\pm$  sd) between daily maximal  $T_{\text{air}}$  and daily maximal GR (in black) and between daily maximal  $T_{\text{leaf}}$  and daily maximal  $T_{\text{air}}$  (in red for sunny leaves and blue for shady leaves) for a 1 °C increment in monthly mean  $T_{\text{air}}$ . Data are presented for each month, from June to September, and each year, 2012 (upper graph) and 2013 (lower graph).

The deviation between daily minimal  $T_{\text{leaf}}$  and daily minimal  $T_{\text{air}}$  varied with monthly mean  $T_{\text{air}}$  (Anova, F-value = 217.7303,  $P < 0.0001$ ), months (Anova, F-value = 36.1303,  $P < 0.0001$ ), year (Anova, F-value = 55.8099,  $P < 0.0001$ ), and exposition of the leaf (Anova, F-value = 5.8842,  $P < 0.05$ ) (dotted lines in Figure 18). Numerous interaction terms were detected, showing in particular that the amplitude of the effect of monthly mean  $T_{\text{air}}$  differed according to the month (Anova, F-value = 31.3035,  $P < 0.0001$ ), year (Anova, F-value = 81.6715,  $P < 0.0001$ ) and the exposition of the leaf (Anova, F-value = 13.2484,  $P < 0.001$ ) (Figure 18).

For sunny leaves in 2012, monthly mean  $T_{\text{air}}$  influenced the deviation between daily minimal  $T_{\text{leaf}}$  and daily minimal  $T_{\text{air}}$  for each month (Istrends, t-ratio  $\geq -3.765$  and  $P < 0.05$  for all) (Figure 18). The slope estimate increased over the season, and it was of  $-0.052$  °C in  $T_{\text{leaf}}$  by 1 °C increment in monthly mean  $T_{\text{air}}$  in June,  $-0.035$  °C.°C<sup>-1</sup> in July,  $0.126$  °C.°C<sup>-1</sup> in August and  $0.153$  °C.°C<sup>-1</sup> in September (Figure 19). This means for example that in September 2012, the  $T_{\text{ex}}$  between the minimal  $T_{\text{leaf}}$  of sunny leaves and the minimal  $T_{\text{air}}$  will be reduced by  $0.153$  °C for each 1 °C increment in monthly mean  $T_{\text{air}}$ . By contrast, for sunny leaves in 2013, this influence was detected only in July (Istrends, t-ratio =  $-2.383$  and  $P < 0.05$ ) and August (Istrends, t-ratio =  $6.193$  and  $P < 0.0001$ ), with slope estimates of  $-0.042$  °C.°C<sup>-1</sup> in July and  $0.086$  °C.°C<sup>-1</sup> in August (Figure 19).

For shady leaves in 2012 and 2013, monthly mean  $T_{\text{air}}$  impacted the deviation between daily minimal  $T_{\text{leaf}}$  and daily minimal  $T_{\text{air}}$  in July (Istrends, t-ratio =  $3.814$  and  $P = 0.0001$ ), August (Istrends, t-ratio =  $14.756$  and  $P < 0.0001$ ) and September (Istrends, t-ratio =  $3.538$  and  $P = 0.001$ ) but not in June (Istrends, t-ratio =  $0.705$ ,  $P > 0.05$ ) (Figure 19). The slope estimates were of  $0.059/-0.1$  °C.°C<sup>-1</sup> in July,  $0.2/0.029$  °C.°C<sup>-1</sup> in August and  $0.089/-0.049$  °C.°C<sup>-1</sup> in September for 2012 and 2013, respectively (Figure 19).

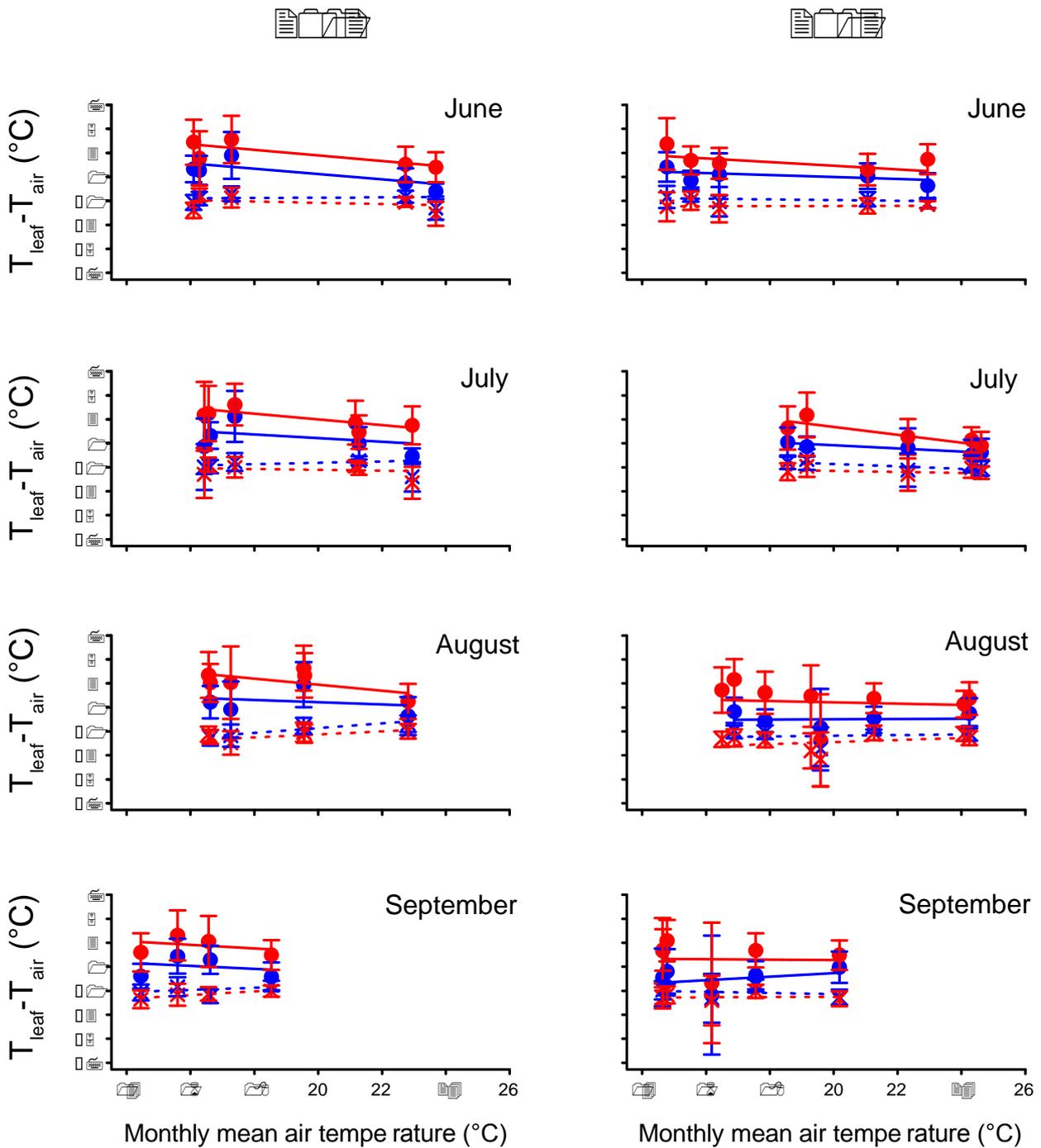


Figure 18. Daily leaf temperature excess ( $T_{ex}$ ) ( $^{\circ}\text{C}$ ) between minimal  $T_{leaf}$  and minimal  $T_{air}$  (circles and lines for the regression) and between maximal  $T_{leaf}$  and maximal  $T_{air}$  (cross and dotted lines for the regression) across the gradient of monthly mean  $T_{air}$  (mean  $\pm$  sd). Sunny leaves are in red and shady leaves in blue. Data are presented for each month, from June to September, and for each year, 2012 and 2013.

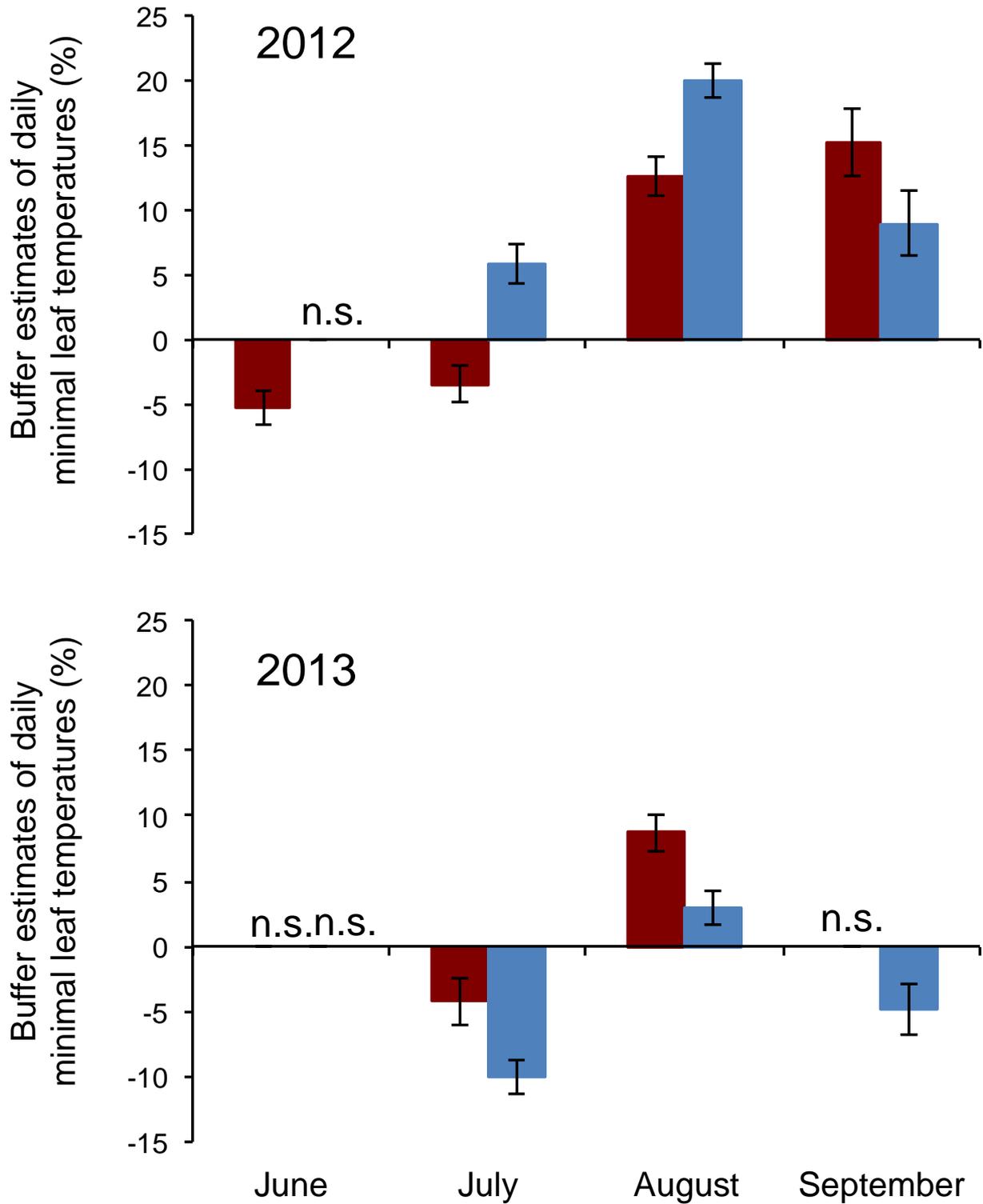


Figure 19. Variation in the leaf temperature excess (%) between minimal  $T_{\text{leaf}}$  and minimal  $T_{\text{air}}$  relatively to a 1 °C increment in monthly mean  $T_{\text{air}}$  (mean  $\pm$  sd). Sunny leaves in red and shady leaves in blue. Data are presented for each month, from June to September, and for each year, 2012 (upper graph) and 2013 (lower graph).

The deviation between the daily maximal  $T_{\text{leaf}}$  and daily maximal  $T_{\text{air}}$  was impacted by the monthly mean  $T_{\text{air}}$  (Anova, F-value = 26.664,  $P < 0.0001$ ), the month (Anova, F-value = 28.570,  $P < 0.0001$ ), the year (Anova, F-value = 98.035,  $P < 0.0001$ ), and the exposition of the leaf (Anova, F-value = 176.117,  $P < 0.0001$ ) (Figure 18). The amplitude of the effect of monthly mean  $T_{\text{air}}$  varied according to the month (Anova, interaction term, F-value = 18.721,  $P < 0.0001$ ), the year (Anova, F-value = 30.596,  $P < 0.0001$ ), and the exposition of the leaf (Anova, F-value = 51.056,  $P < 0.0001$ ).

For sunny leaves, monthly mean  $T_{\text{air}}$  influenced the deviation between the daily maximal  $T_{\text{leaf}}$  and maximal  $T_{\text{air}}$  for each month in 2012 (Istrends, t-ratio  $\geq -15.872$  and  $P < 0.0001$  for all) and only for June, July and August in 2013 (Istrends, t-ratio  $< -5.227$  and  $P < 0.0001$ ) (Figure 20). The slope estimates for 2012/2013 were of  $-0.267/-0.174$  °C.°C<sup>-1</sup> in June,  $-0.294/-0.202$  °C.°C<sup>-1</sup> in July,  $-0.186/-0.093$  °C.°C<sup>-1</sup> in August and  $-0.117$  °C.°C<sup>-1</sup> in September 2012 (Figure 20).

For shady leaves, monthly mean  $T_{\text{air}}$  impacted the deviation between the daily maximal  $T_{\text{leaf}}$  and maximal  $T_{\text{air}}$  in June, July and August in 2012 (Istrends, t-ratio  $< -5.164$  and  $P < 0.0001$ ), and in June, July and September in 2013 (Istrends, t-ratio  $< 2.819$  and  $P < 0.01$ ) (Figure 20). The slope estimates in 2012/2013 were of  $-0.174/-0.082$  °C.°C<sup>-1</sup> in June,  $-0.201/-0.109$  °C.°C<sup>-1</sup> in July,  $-0.093$  °C.°C<sup>-1</sup> in August 2012 and  $0.068$  °C.°C<sup>-1</sup> in September 2013 (Figure 20).

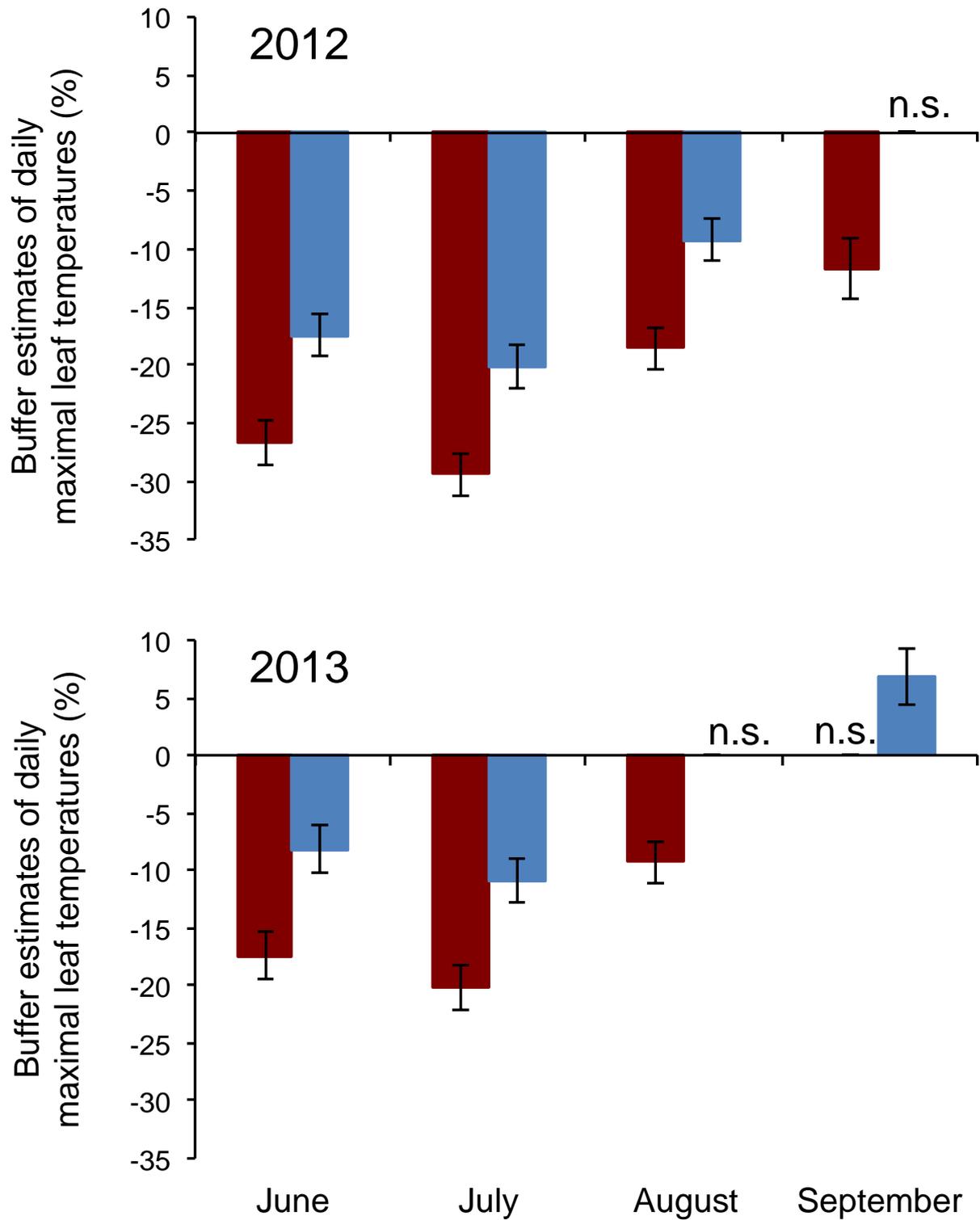


Figure 20. Variation in the leaf temperature excess (%) between maximal  $T_{\text{leaf}}$  and maximal  $T_{\text{air}}$  relatively to a 1 °C increment in monthly mean  $T_{\text{air}}$ . Sunny leaves in red and shady leaves in blue. Data are presented for each month, from June to September, and for each year, 2012 (upper graph) and 2013 (lower graph).

The daily proportion of  $T_{\text{leaf}}$  above  $T_{\text{air}}$ , expressed in percentage of daytime, differed with monthly mean  $T_{\text{air}}$  (Anova, F-value = 38.7604,  $P < 0.0001$ ), the month (Anova, F-value = 91.3345,  $P < 0.0001$ ), the year (Anova, F-value = 57.2498,  $P < 0.0001$ ) and the exposition of the leaf (Anova, F-value = 9.4728,  $P < 0.01$ ) (Figure 21). The effect of monthly mean  $T_{\text{air}}$  on the daily proportion of  $T_{\text{leaf}}$  above  $T_{\text{air}}$  (interaction terms) varied between months (Anova, F-value = 86.8551,  $P < 0.0001$ ), years (Anova, F-value = 124.7872,  $P < 0.0001$ ), and depending on the exposition of the leaf (Anova, F-value = 9.5672,  $P < 0.01$ ) (Figure 21). Generally, the proportion of  $T_{\text{leaf}}$  above  $T_{\text{air}}$  decreased while monthly mean  $T_{\text{air}}$  increased (lstrends, t-ratio < 6.226,  $P < 0.0001$ ), with few exceptions for sunny leaves in August and September 2012 and in June and August 2013 (lstrends, t-ratio < 1.453,  $P > 0.05$ ). In mean, the daily proportion of  $T_{\text{leaf}}$  above  $T_{\text{air}}$  was up to 70 % in June 2012 and as low as 10 % in July 2013 (Figure 21). The time spent by  $T_{\text{leaf}}$  above  $T_{\text{air}}$  also tended to decrease in the season from June to September.

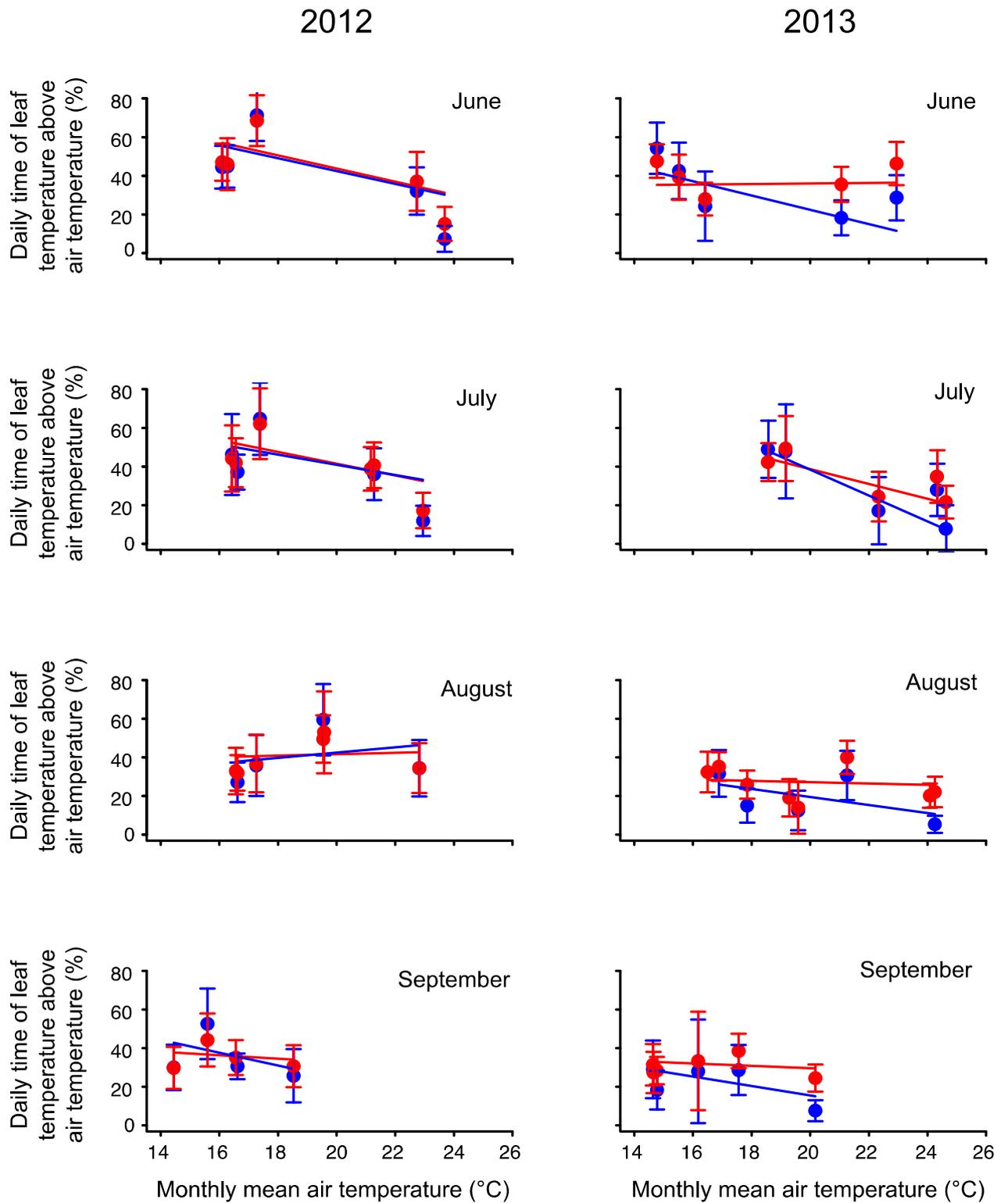


Figure 21. Daily proportion (%) of  $T_{\text{leaf}}$  above  $T_{\text{air}}$  for sunny leaves (in red) and shady leaves (in blue) across the gradient of daily mean  $T_{\text{air}}$  (mean  $\pm$  sd). Data are presented for each month, from June to September, and for each year, 2012 (left panel) and 2013 (right panel).

## 4. Discussion

We studied the ability of apple tree leaves to buffer the amplitude of warming. Our study is the first to address this question using a latitudinal gradient with a strong air temperature shift ( $\sim 10^{\circ}\text{C}$ ) and direct measurements of leaf temperature with a high temporal resolution. We found that the leaf microhabitat buffers the highest daily temperatures via biophysical mechanisms involving time lag. The daily maximal air temperature was more retarded compared to daily maximal leaf temperature when moving southward along the latitudinal gradient, i.e. when increasing the monthly mean air temperature. As a result, the daily amplitude of leaf temperature became similar to that of air temperature with increasing monthly mean air temperature, in particular for sunny leaves. These relationships influenced the daily proportion of time with leaves warmer than ambient air. A marked latitudinal gradient was found for most months, with leaves spending less time above air temperature as monthly mean air temperature increased (i.e. when moving southward), especially for shady leaves. Therefore, the timing of critical climatic variables shows latitudinal patterns that determined the biogeographical pattern of the leaf microclimatic response.

Time lags between global radiation peak and maximal air temperatures and between maximal leaf temperatures and maximal air temperatures varied with monthly mean air temperature. The sequence is the following. Each day, global radiation peaks before leaves and air reach their maximal temperature. As monthly mean air temperature increases, maximal air temperatures are more retarded compared to the global radiation peak. Furthermore, maximal air temperatures are also more retarded compared to maximal leaf temperatures. Hence, the physiological response of the leaf to increasing air temperature while moving southward leads to an additional lag between leaf and air maximal temperatures. Incoming radiation is a critical factor for the leaf thermal budget. It is one of the main factors controlling stomatal opening and the physiological activity of the leaf (Campbell & Norman 1998). The time lag between global radiation peak and maximal air temperature could allow leaves to optimize their photosynthetic activity under the highest levels of radiation while air temperature is not yet at maximal levels. This is especially important in the south of the latitudinal gradient where air temperatures are more stressful than in the North. Interestingly, the geographical pattern of the time lag between maximal leaf and air temperature appears throughout the season for both shady and sunny leaves. The underlying mechanism likely involves the variation of diffuse radiation relative to direct radiation (Campbell & Norman 1998). We cannot exclude however that the leaves classified

as shaded received direct radiation within a short temporal window during the day. Overall, the time lag we report is in accordance with Salisbury and Spomer (1964) who showed a lag from 5 to 20 min between air and leaf temperatures of alpine plants in the late afternoon. The time lag we describe is also of similar length than that reported for air temperature inside plant canopies. For example, Faye et al. (2014) showed that the air inside potato crop canopies lagged behind daily maximal atmospheric temperature by about 8 min at an elevation of 2800 m. Therefore, it is possible that the time lag for shaded leaves was caused by an overall effect of canopies that could play a role of 'climatic buffer' similar to the one described for forest covers (De Frenne et al. 2013).

The general pattern described above for the time lag across latitudes was not found for all months. For example, the daily time lag for sunny leaves relative to maximal air temperature decreased with monthly mean  $T_{\text{air}}$  in June and July 2012 and in August and September 2013. However, it increased in August and September 2012 and showed no relationship in June and July 2013 (Figure 17). Therefore, the leaf lag never increased across latitudes early in the season for sunny leaves. For temperate plants, June and July are periods of high growth and physiological activity. High rates of photosynthesis and transpiration during those months may counteract the evolution of the time lag between maximal leaf and air temperature, in particular if plants transpire relatively more in the South, which could result in a maximal leaf temperature occurring earlier during the day. Indeed, the high levels of stomatal conductance at Southern latitudes support this hypothesis (Figure 15).

For shady leaves, the time lag between leaf and air maximal temperature decreased with monthly mean  $T_{\text{air}}$  in September 2012 and in June and September 2013. However, it increased in August 2012 and showed no relationship for the rest of the months (Figure 17). Shaded leaves are sheltered inside the canopy, inside which they are exposed to diffuse rather than direct radiation. Hence, they show lower levels of stomatal conductance (Figure 15). In the case of shady leaves, less harsh conditions and a lower physiological activity may explain that their temperatures showed less often a negative lag compared to sunny leaves. Nevertheless, they neither showed any positive lag in the early season (i.e. June and July). Few studies emphasized the importance of cloud coverage on the relative participation of shady and sunny leaves in the  $\text{CO}_2$  gas exchange of the whole canopy (Still et al. 2009 ; Urban et al. 2012). Under cloudy sky conditions during the period of high growth, the proportion of diffuse radiation raises  $\text{CO}_2$  assimilation rate of shady leaves. As a consequence, the contribution of shady leaves can increase from a fifth to more than a half of the whole canopy gas exchanges (Urban et al 2012). In our study, stomatal conductance of

leaves was measured under direct radiation but shady leaves may respond better under low radiation level corresponding to diffuse radiation in the field. An alternative hypothesis is that shaded leaves never reach temperatures that negatively alter their ecophysiology. Then, they don't need to develop strategies to escape the heat life sunny leaves do.

The daily amplitude of leaf temperatures decreased as monthly mean  $T_{\text{air}}$  increased southward. The daily maximal leaf temperature converged to daily maximal air temperature at southern latitudes, thereby causing this change in daily amplitude. This trend may reflect a response of the plant to avoid or at least minimize thermal stress. In addition, daily minima of leaf temperatures also converged to daily minima of air temperature, representing another cause of the decrease in daily amplitude of leaf temperature albeit rather minor. As a consequence, warming constrains the daily variability of leaf surface temperature. This is coherent with previous studies by Linacre (1967) who showed, for well watered thin-leaved plants exposed to noonday sunshine, that the leaf temperature excess decreased with warming. In the south, high rates of stomatal conductance of sunny leaves can allow high transpiration rates at the surface of sunny leaves (Figure 15). These high transpiration rates may not only buffer maximal leaf temperature in time as suggested before but also in amplitude. For shady leaves, this decrease in the leaf temperature excess is lower (Figure 20) and may be allowed by the radiative protection conferred by the canopy rather by high levels of stomatal conductance that remained relatively low and constant along the latitudinal gradient (Figure 15). We have shown that the physiological response of the leaf to warming leads to a decrease of the spatial heterogeneity through maximal temperature (*cf.* Chapitre 1). Here we show that warming also reduces temporal heterogeneity of temperatures at the leaf surface for leaf-dwelling arthropods.

The biophysical functioning of the leaf, combined with the latitudinal gradient in time lags between maximal radiation level, maximal air temperature and the temperature at the leaf surface, generates a latitudinal gradient in the conditions at the leaf surface. The proportion of time with leaf temperature above ambient air temperature decreased markedly from north to south. This suggests that organisms living at the leaf surface would not experience the same thermal conditions depending on latitude and relative to environmental conditions. For example, in June 2012, leaf-dwelling arthropods would be exposed to temperatures higher than ambient air temperatures during 70 % of the time at northern latitudes, whereas it decreases to almost 10 % at southern latitudes. This finding is coherent with the results reported by Helliker and Richter (2008): mean tree leaf temperature is more likely to be above ambient air temperature during daytime at high latitudes compared to

subtropical areas. However, by contrast to this same study, our results contradict the hypothesis that tree leaves may be converging toward the same absolute surface temperature at all latitudes (Helliker & Richter 2008). We focused on the apple tree, which is pruned every year to remain within a given standardized architectural level. By contrast, Helliker and Richter studied various species of large forest trees with potentially different architectures. Forest tree species can have different leaf temperature distribution depending on their ecophysiology and architecture (Leuzinger & Körner 2007).

These results emphasize the potential for the leaf microclimate to buffer the amplitude of climate change. The thermal variance is higher at northern latitudes than in the South and variance is a key driver of the response of organisms to climate change (Vasseur et al. 2013). Therefore, these results suggest that organisms at high latitudes may be more adapted to high levels of variance and thus potentially more resilient to climate change (Pincebourde & Woods 2012). Overall, the tree leaf microclimatic response to warming along a latitudinal gradient is likely to influence population dynamics of arthropods living at the leaf surface, including pests and their predators. Organisms at the leaf surface may not experience the amplitude of regional climate warming, but instead the leaf filters environmental change in rather complex manner. Kearney et al. (2014) characterized microclimatic conditions at the surface of soils around the globe through biophysical modeling based on their knowledge of soils buffering properties. In the same way, the understanding of the biophysical functioning of the leaf microclimate will allow us to achieve such modeling to better forecast the ecological impacts of global change.

# Chapitre III - Joint shifts in tree leaf temperatures and thermal optimum for photosynthesis along a latitudinal gradient

Caillon, R. & Pincebourde, S. Joint shifts in tree leaf temperatures and thermal optimum for photosynthesis along a latitudinal gradient. To be submitted to *Global Ecology and Biogeography*.

Abstract:

The chapter 3 is focused at the same scale as chapter 2, quantifying the microclimatic response to warming through the latitudinal gradient.

Plants rely on their physiological plasticity to cope with temperature fluctuations, in particular to maximize the rate of photosynthesis along the various climates they may encounter within their geographical distribution. Hence, the chapter 3 aimed to characterize the latitudinal gradient of leaf surface temperature and to analyse how photosynthesis performance relates to it.

In the same way as chapter 2, the latitudinal gradient allowed us to test for the response of the leaf microclimate to warming, in means and in extremes of temperature, through direct measurements in apple orchards. We also aimed to characterize the variability of the microclimatic response within canopy by considering leaves located on the east and west side of the rows of apple trees.

Our results emphasize an adaptation of the photosynthesis process to the average microclimatic conditions leading to local optima for photosynthesis.

# 1. Introduction

Temperature is one of the key variable affecting the performance and fitness of organisms (Huey & Stevenson 1979 ; Huey & Kingsolver 1989 ; Huey & Kingsolver 1993 ; Somero 1995). Virtually all processes such as immune and sensory systems, growth, nutrition and reproduction are strongly impacted by temperature and its variability (Cossins & Bowler 1987 ; Angilletta et al. 2002 ; Chown & Nicolson 2004). In plants, photosynthesis and gross primary productivity are impacted by environmental temperature (Nobel 1999). The propensity of plants to fine-tune the thermal sensitivity of their photosynthetic apparatus according to the temperature variability is not only important for their survival, but also for the whole ecosystem productivity because of their role in carbon cycles and nutrients recycling (Sage & Kubien 2007). Since plants cannot move or hardly migrate (Aitken et al. 2008), they ultimately rely on their physiological plasticity to cope with temperature fluctuations, in particular to maximize the rate of photosynthesis along the various climates the plant may encounter within its geographical distribution.

The thermal performance of photosynthesis is described by an asymmetric parabolic curve with an optimum temperature at which the CO<sub>2</sub> assimilation rate is maximized (e.g., Greer & Weedon 2012). Thus, photosynthesis is limited at both low and high temperatures. Studies on the plasticity of the photosynthetic response to temperature emphasized a greater plasticity of C<sub>3</sub> plants compared to C<sub>4</sub>, particularly in evergreen woody plants and perennial herbaceous plants (Yamori et al. 2014). Typically, the comparison of populations or species at various environmental temperatures (or latitudes) shows that the optimum temperature of photosynthesis increases with growth temperature or with seasonal shifts (Berry & Bjorkman 1980 ; Battaglia et al. 1996). This trend is not the rule, however, and the thermal acclimation of photosynthesis can scale only modestly with environmental temperature (Dillaway & Kruger 2010). Nevertheless, the CO<sub>2</sub> assimilation rate is driven by leaf surface temperature and not necessarily by ambient air temperature directly (Pincebourde & Woods 2012). Leaf temperature can differ greatly from environmental temperature and it varies among species (Linacre 1967 ; Leuzinger & Körner 2007 ; Helliker & Richter 2008). Different patterns of leaf temperature across environments or latitudes may explain the various relationships between the thermal optimum of photosynthesis and environmental temperature.

The leaf microclimate, including leaf temperature, is generated mainly through two biophysical processes underlying heat exchanges between the plant and the environment (Jones 1992 ; Campbell & Norman 1998 ; Pincebourde & Woods 2012): (i) the boundary

layer, which is the air layer at the interface between the leaf and nearby free-stream air (Campbell & Norman 1998) and (ii) the stomatal behavior, which defines the stomatal conductance and the transpiration rate over a single leaf surface (Jones 1999 ; Mott & Buckley 2000). Several studies emphasized strong temperature differences between the leaf microclimate and its nearby environment. For instance, the leaf temperature excess (i.e. temperature deviation between leaf surface and ambient air) has been shown to go up to 10 °C (Cook et al. 1964 ; Pincebourde et al. 2007) or even 20 °C in some alpine plants in full sunlight (Linacre 1967).

While the importance of leaf temperature is acknowledged by plant ecophysiologicalists to study stomatal conductance, photosynthesis, water relations or drought sensitivity (Campbell et al. 1990 ; Jones 1999 ; Scherrer et al. 2011), it remains largely unknown in the field for most plant species (Leuzinger & Körner 2007 ; Pincebourde & Casas 2007 ; Pincebourde & Woods 2012). The leaf temperature of plants is analogue to the body temperature of ectotherms. Several studies highlighted the importance of considering body temperature to assess the impact of climate on ectotherms organisms (Gilman et al. 2006 ; Kearney et al. 2009 ; Angilletta 2009 ; Huey et al. 2014). Here, we explore the extent to which it is important to consider leaf temperatures instead of environmental or growth temperatures to assess the impacts of environmental changes on the performance of plants. The ability of plants to respond to increases in mean leaf temperatures and in abnormally high leaf temperatures through photosynthesis plasticity will determine the impact of global warming on plants and ecosystem productivity (Sage & Kubien 2007 ; Niu et al. 2012).

Our main objective was to characterize the latitudinal gradient of leaf surface temperature and to analyse how photosynthesis performance relates to it. Latitudinal gradients represent a relevant tool to study the impact of temperature variability on the body temperature of organisms (Gilman et al. 2006 ; Helmuth et al. 2006 ; Clusella-Trullas & Chown 2014). They offer a gradient of air temperature across which we can study the plasticity of the leaf thermal budget and its consequences for leaf performance. First, we studied the ability of the leaf to filter climatic variations along the latitudinal gradient using a high temporal resolution dataset of measured leaf temperatures. Only a high temporal resolution of recordings can give reliable estimates of the maximal temperature reached by a leaf surface every day. Second, we measured the thermal performance of photosynthesis along the latitudinal gradient to infer the thermal optimum at each site. We analyzed the latitudinal variability of the thermal optimum in comparison to the leaf temperature gradient. Our study is the first to analyse the relationships between photosynthesis performance and

leaf temperature at a biogeographical scale using a unique dataset of leaf temperatures measured with a high temporal resolution along a latitudinal gradient.

## 2. Materials & Methods

### 2.1. Biological model and study Sites

The study was conducted on a 7° latitudinal gradient ( $\approx 750$  km) from south of France up to Belgium (Figure 22). Five orchards at five different sites provided a regular coverage of the latitudinal gradient to sample leaf and air temperatures at low altitude (Table 1). Rows were oriented from south to north with one side of the row facing east and the other one facing west, except for Gembloux where rows were oriented from east to west with one side facing north and the other one facing south.

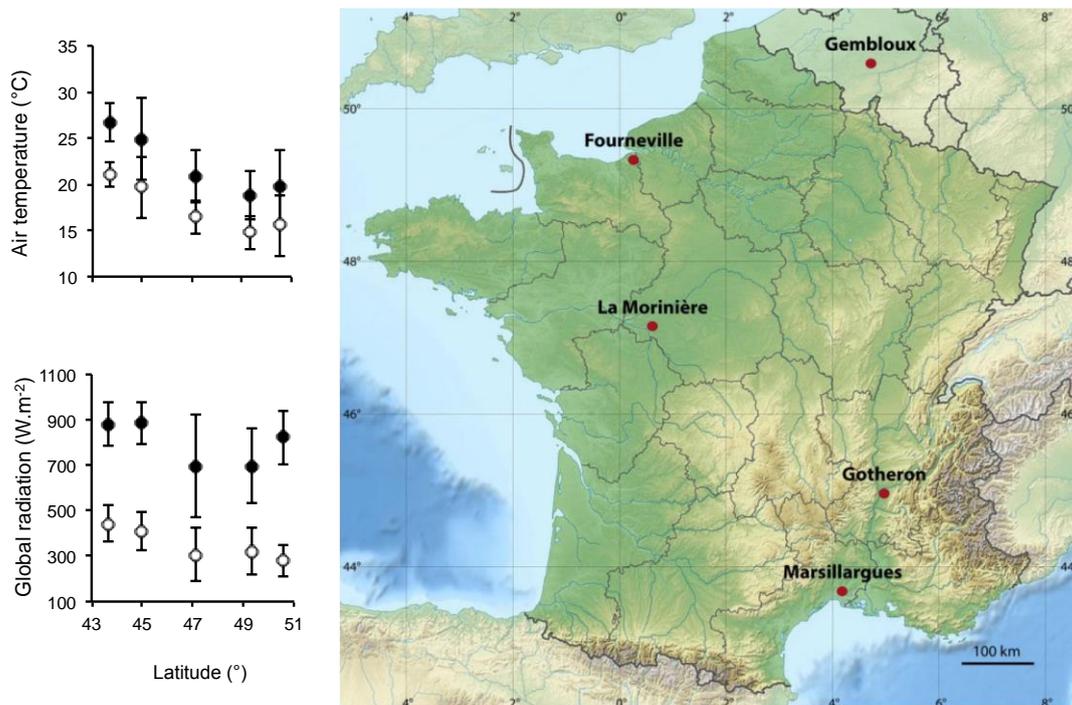


Figure 22. Location of the five orchards used in this study and latitudinal gradient of climatic data illustrated for the daily ( $\pm$  SD) maximal  $T_{air}$  and maximal GR (black circles), and mean  $T_{air}$  and mean GR (white circles) in June 2013.

Table 2. Short description of each site with latitude, longitude, altitude and the address.

Site	Address	Latitude (degrees minutes seconds)	Longitude (degrees minutes seconds)	Altitude (m)
Marsillargues	CEHM, Mas Carrière, 34590 Marsillargues, France.	43°37'N	04°09'E	1
Gotheron	INRA, Domaine de Gotheron, 26320 Saint-Marcel-lès-Valence, France.	44°58'N	04°55'E	182
La Morinière	Station d'expérimentations de La Morinière, 37800 Saint-Epain, France.	47°09'N	00°35'E	100
Fourneville	Route de Honfleur, 14600 Fourneville, France.	49°22'N	00°13'E	125
Gembloux	CRA-W Biotechnologies, 234 Chaussée de Charleroi, 5030 Gembloux, Belgium.	50°33'N	04°39'E	165

Leaf surface temperatures ( $T_{\text{leaf}}$ ) were measured on the apple tree *Malus domestica* (Rosaceae), on Ariane cultivars for the 3 southern sites and Golden cultivars for the 2 northern ones. Indeed, the Ariane cultivar is not present in Northern Europe, and the Golden cultivar is rarely planted in the South of France. Trees were grown from seven to nine years and were three to four meters high. Attention was paid to choose orchards as similar as possible to avoid any variability in temperature due to mechanisms other than those related to the leaf filter (supporting information: Figure S3). Microclimatic and climatic measurements were taken continuously at each site throughout spring and summer 2013. Microclimatic measurements started at different times in spring at each site because of the phenological mismatch along the latitudinal gradient, apple leaves flushing out later in Northern sites than in Southern ones. Microclimatic measurements were performed on leaves exposed to direct radiation (i.e. sunny leaves) to ensure a sufficient physiological activity to test for their

buffering properties. Moreover, sunny leaves contribute disproportionately to the whole tree canopy assimilation of CO<sub>2</sub> (Urban et al. 2012).

## 2.2. Climatic Measurements

Except for Gembloux, each site had its own weather station recording at least air temperature ( $T_{\text{air}}$ ) (Figure 22), relative humidity (RH) and pluviometry (P) (see Appendix n°2). Missing variables such as wind speed (U) (supporting information: Figure S4) and global radiation (GR) (Figure 22) were provided by Meteo France through weather stations within few kilometres of the considered orchard. All climatic data for the orchard of Gembloux were provided by the Royal Meteorological Institute of Belgium (RMI) through the weather station of Ernage, 4 kilometres away. Climatic data were acquired with a time step of 30 min. Hence, a linear interpolation was performed between each data point separated by 30 minutes to match the time step of 10 min of the microclimatic data (see below).

## 2.3. Microclimatic Measurements

$T_{\text{leaf}}$  was measured using fine copper-constantan thermocouples (Type T, 0.2 mm in diameter; TCSA, Dardilly, France). Thermocouples were wrapped around the petiole of leaves exposed to direct radiation and the tip of the thermocouple was applied onto the limb of the lower leaf surface such that the natural orientation of the leaves was conserved. Thermocouples were applied on leaves of about 1 month to ensure that temperature was recorded on organs with a maximal physiological activity (Field 1987). Leaves were  $8.6 \pm 1.3$  cm long overall (mean + SD among the five sites). Significant differences were emphasized for the overall sample (Kruskal-Wallis: chi-squared = 10.5774,  $P < 0.05$ ), but post-hoc test showed no significant differences between groups (Kruskal-Wallis multiple comparisons:  $P > 0.05$  for all between-sites comparisons), possibly due to differences in the sample size for each sites (see below) (Keppel 1991). In addition, leaf orientation and inclination was recorded to ensure a similar distribution among sites. Leaves were sampled on both east and west side of the row. Thermocouples were connected to an AM25T or AM16/32B multiplexer (Campbell Scientific Ltd, Leicestershire, UK) wired to a CR10X or CR1000 data logger (Campbell Scientific Ltd.), depending on the site. Power was supplied by a PS100 alkaline battery (12 V, 7 Ah; Campbell Scientific Ltd) connected to an SX410M (10 W; Ameresco Solar, Framingham, Massachusetts, United States) or an U5 10 (10 W; UPV SOLAR Ltd, Coimbatore, India) solar panel (supporting information: Figure S5).

Equipment was set up in the field from the beginning of June to the end of September. Measurements were recorded every 10 min at the surface of 12 sunny leaves for each site during this period of 4 months. Thermocouples were distributed equally in two neighbouring apple trees in the middle of the orchard to avoid edge effects at the border. Thermocouples were checked once between July and August and replaced on a new set of leaves of about 1 month. A last control of the contact of thermocouples with the leaf surface was done before the equipment was removed from the field, in September. Only the sensors remaining in contact with the leaf surface were conserved for the analysis. Thus, sample size varied between sites. We processed only the data collected during the day-time to capture the thermal behaviour of leaf surfaces when leaves are photosynthetically active. Nocturnal temperatures were discarded from the analysis.

## 2.4. Temperature Response Curves of photosynthesis

We measured the thermal response curves of photosynthesis with a portable LI-6400XT photosynthesis system (LiCor Inc., Lincoln, Nebraska, USA). The device allowed the control of environmental variables within the leaf chamber (6 cm<sup>2</sup> area) and it was equipped with an infrared gas analyzer for the measurement of CO<sub>2</sub> gas exchange. Photosynthesis was then calculated from the general gas exchange formula of Von Caemmerer and Farquhar (1981). A 6400-02B LED light source provided an optimal light intensity of 1500  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  in the critical wavelength for photosynthesis. A standard CO<sub>2</sub> concentration of 380 ppm was applied in the leaf chamber (IPCC 2007). The vapour pressure deficit was set to a mean value of  $1.13 \pm 0.12$  kPa for all measurements. The temperature response curve of photosynthesis was drawn by measuring leaf gas exchange at three leaf temperature values: 20 °C, 25 °C and 30 °C. Individual response curves were measured at the same time every day, from 09:00 am to 15:00 pm, on 6 sunny leaves per site chosen randomly on the east side of the row where microclimatic measurements were done. Measurements were made on pre-illuminated leaves to ensure that stomatal activity has started. Hence, eighteen data points were recorded for each site, allowing us to draw a unique response curve for each site. The leaf chamber of the LiCor system was clipped to attached-leaves and a stabilization time of 20-40 minutes was enforced. The leaf was discarded when stomatal conductance and photosynthesis were not stable after that time. Leaf gas exchanges were measured on leaves of about 1 month-old. The response curves were acquired in 2013, at different time at each site: from July 25 to August 08 in Gotheron, from August 09 to

August 15 in Marsillargues, from August 19 to August 23 in La Morinière, from August 30 to September 05 in Fourneville and from September 09 to September 13 in Fourneville.

## 2.5. Statistical analysis

We characterized leaf surface temperatures at the five sites with a temporal resolution of 10 min from the microclimatic and climatic data. Based on two metrics, upper maxima and means (after nocturnal values were discarded), we calculated the leaf temperature ( $T_{\text{leaf}}$ ) and the leaf temperature excess ( $T_{\text{ex}}$ ) to study the relationship between leaf and air temperatures.  $T_{\text{ex}}$  is the difference of temperature between the leaf and the air. A positive  $T_{\text{ex}}$  indicates that  $T_{\text{leaf}}$  was higher than  $T_{\text{air}}$ . Hence, four variables were computed for each individual leaf: First, the daily mean  $T_{\text{leaf}}$  and the daily mean  $T_{\text{ex}}$ . The daily mean  $T_{\text{ex}}$  is the difference of temperature between the daily mean  $T_{\text{leaf}}$  and the daily mean  $T_{\text{air}}$ . Second, the daily maximal  $T_{\text{leaf}}$  and the daily maximal  $T_{\text{ex}}$ . The daily maximal  $T_{\text{ex}}$  is the difference of temperature between the daily maximal  $T_{\text{leaf}}$  and the daily maximal  $T_{\text{air}}$ .

We computed the photosynthesis rate relative to maximum for each leaf, allowing us to standardize the individual photosynthesis curves. We fitted a polynomial function of second order on the data of relative photosynthesis with the R package 'stats' (R development Core Team 2014) to estimate the optimal  $T_{\text{leaf}}$  for photosynthesis ( $T_{\text{opt}}$ ).  $T_{\text{opt}}$  is defined as the  $T_{\text{leaf}}$  at which photosynthesis rate is maximal. Then, we studied the impact of the latitudinal gradient of  $T_{\text{leaf}}$  on leaf  $T_{\text{opt}}$  using the same upper maxima and mean leaf metrics. We calculated the temperature excess between the mean and maximal  $T_{\text{leaf}}$  and  $T_{\text{opt}}$  ( $\Delta T_{\text{opt}}$ ). These are the mean  $\Delta T_{\text{opt}}$  and maximal  $\Delta T_{\text{opt}}$ , respectively.

We performed the non-parametric test of Kruskal-Wallis to determine if climatic data showed significant variability along latitude using the package 'stats' (R development Core Team 2014). To analyse the spatial pattern of leaf temperatures along the five sites, we built a linear model of  $T_{\text{leaf}}$  and  $T_{\text{ex}}$  against  $T_{\text{air}}$ , with the following fixed factors: the side of the row where the leaf was located (i.e. east or west), and the month when data was collected (i.e. June, July, August or September) to search for seasonal trends. The model was applied on both leaf metrics: mean and upper maxima. Then, we performed a multifactorial analysis of variance (three-way anova) on the linear model to determine which variables had a significant effect on  $T_{\text{leaf}}$ . Finally, we performed a post-hoc test with the function 'lstrends' of the package 'lsmeans' (R development Core Team 2014) to proceed to multiple comparisons based on the slope of the fitted lines that modelled the effect of  $T_{\text{air}}$  on  $T_{\text{leaf}}$  in each treatment (i.e. for each month and each side of the row).

In addition, we gathered together the slope estimates of the effect of  $T_{\text{air}}$  on  $T_{\text{ex}}$  to characterize the buffering abilities of the leaf to variations in  $T_{\text{air}}$  and its variability within tree canopy by distinguishing leaves at the east and west side of the row. Buffer estimates quantify the proportion of the variation of the daily mean or maximal  $T_{\text{air}}$  that is buffered by the leaf. For example, a buffer estimate of -10 % means that  $T_{\text{ex}}$  will increase by 0.9 °C for each 1 °C increment in  $T_{\text{air}}$  (meaning an increase in  $T_{\text{leaf}}$  of 0.9 °C for each 1 °C increment in  $T_{\text{air}}$ ), thus buffering 10 % of the increase in  $T_{\text{air}}$ . Significant differences were determined using the function 'lstrends' of the package 'lsmeans' (R development Core Team 2014).

To compare the empirical estimates of  $T_{\text{opt}}$  with the data of daily mean and maximal  $T_{\text{leaf}}$ , we performed a one-sample t-test on the data of  $\Delta T_{\text{opt}}$  with the R package 'stats' (R development Core Team 2014). Hence, we determined if the daily mean and maximal  $\Delta T_{\text{opt}}$  were significantly different from zero. In such a case,  $T_{\text{opt}}$  would be significantly different from both daily mean and maximal  $T_{\text{leaf}}$  and there would be no adaptation of  $T_{\text{opt}}$  to any metric of  $T_{\text{leaf}}$ . To explore the temporal resolution of the acclimation of  $T_{\text{opt}}$ , we divided our data set of  $T_{\text{leaf}}$  and  $T_{\text{air}}$  into periods of one to five weeks before the day of photosynthesis measurement.

## 3. Results

### 3.1. Climatic latitudinal gradient

The daily mean  $T_{\text{air}}$  (Kruskal-Wallis, latitude:  $H = 198.2052$ ,  $df = 4$ ,  $P < 0.0001$ ), daily mean RH (Kruskal-Wallis, latitude:  $H = 286.3847$ ,  $df = 4$ ,  $P < 0.0001$ ), daily mean GR (Kruskal-Wallis, latitude:  $H = 297.5335$ ,  $df = 4$ ,  $P < 0.0001$ ), daily maximal  $T_{\text{air}}$  (Kruskal-Wallis, latitude:  $H = 177.6625$ ,  $df = 4$ ,  $P < 0.0001$ ) daily maximal RH (Kruskal-Wallis, latitude:  $H = 314.2151$ ,  $df = 4$ ,  $P < 0.0001$ ) and daily maximal GR (Kruskal-Wallis, latitude:  $H = 367.5527$ ,  $df = 4$ ,  $P < 0.0001$ ) showed significant differences through latitude (supporting information: Figure S4). Daily mean  $T_{\text{air}}$  varied by  $9.82\text{ }^{\circ}\text{C}$ , daily mean RH by  $38.38\%$ , daily mean GR by  $218\text{ W}\cdot\text{m}^{-2}$ , daily maximal  $T_{\text{air}}$  varied by  $10.13\text{ }^{\circ}\text{C}$ , daily maximal RH by  $29.06\%$  and daily maximal GR by  $390\text{ W}\cdot\text{m}^{-2}$ .

In addition, the daily maximal U (Kruskal-Wallis, latitude:  $H = 303.2913$ ,  $df = 4$ ,  $P < 0.0001$ ) and daily P (Kruskal-Wallis, latitude:  $H = 45.3101$ ,  $df = 4$ ,  $P < 0.0001$ ) also showed significant differences through latitude but with a lower variability (supporting information: Figure S4). Daily mean U varied by  $4.33\text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ , daily maximal U by  $5.54\text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ , and daily P by  $1.47\text{ mm}$ .

Thus, the latitudinal gradient of  $T_{\text{air}}$ , RH and GR was well marked while the overall variability of U and P remained low with a weak latitudinal gradient.

### 3.2. The leaf temperature latitudinal gradient

Daily mean  $T_{\text{leaf}}$  (excluding nocturnal temperatures) showed a significant relationship with daily mean  $T_{\text{air}}$  (Anova, F-value =  $6131.6287$ ,  $P < 0.0001$ ), the sampling month (Anova, F-value =  $6.1581$ ,  $P < 0.001$ ) but not with the side of the row (Anova, F-value =  $2.1430$ ,  $P > 0.05$ ) (Figure 23). There was a significant interaction between the side of the row and the daily mean  $T_{\text{air}}$  (Anova, F-value =  $6.2266$ ,  $P < 0.05$ ), and between the sampling month and the daily mean  $T_{\text{air}}$  (Anova, F-value =  $6.7669$ ,  $P < 0.001$ ). For leaves at the east-side of the row, daily mean  $T_{\text{air}}$  showed a significant effect for each month (Istrends, t-ratio  $\geq 24.854$  and  $P < 0.0001$  for all) with a slope estimate of  $0.94$  in June,  $0.93$  in July,  $0.98$  in August and  $1.02$  in September. For leaves at the west-side of the row, daily mean  $T_{\text{air}}$  showed a significant effect for each month too (Istrends, t-ratio  $\geq 25.254$  and  $P < 0.0001$  for all) with a slope estimate of  $0.97$  in June and July,  $1.01$  in August and  $1.05$  in September.

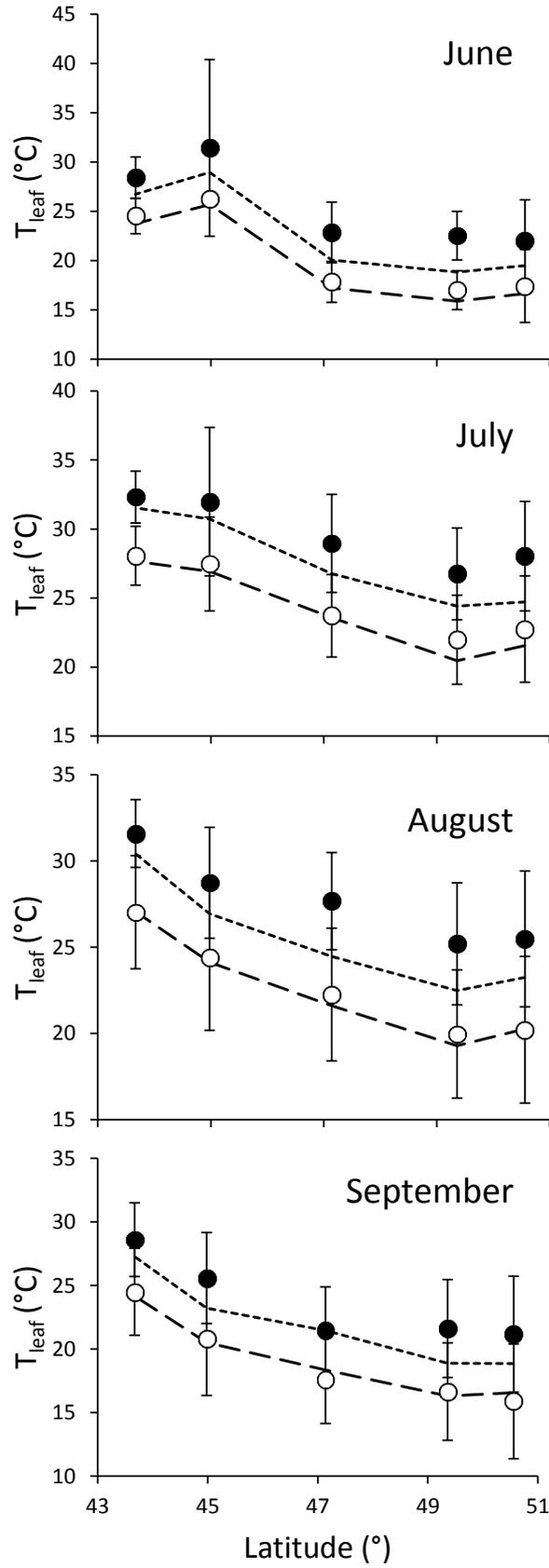


Figure 23. Latitudinal gradient of the daily ( $\pm$  SD) maximal  $T_{\text{leaf}}$  (black circles) and mean  $T_{\text{leaf}}$  (white circles) for each month. Daily maximal  $T_{\text{air}}$  and daily mean  $T_{\text{air}}$  are represented in dotted and dashed lines, respectively. For visual convenience, the scale of the “Y” axis is adapted for each month.

Daily maximal  $T_{\text{leaf}}$  showed a significant relationship with daily maximal  $T_{\text{air}}$  (Anova, F-value = 2022.0761,  $P < 0.0001$ ), the sampling month (Anova, F-value = 12.6982,  $P < 0.0001$ ) and the side of the row (Anova, F-value = 46.0881,  $P < 0.0001$ ) (Figure 23). For leaves at the east-side of the row, daily maximal  $T_{\text{air}}$  showed a significant effect for each month (Istrends, t-ratio  $\geq 38.054$  and  $P < 0.0001$  for all) with a slope estimate of 0.83 in June, 0.80 in July, 0.76 in August and 0.85 in September. A similar effect hold for leaves at the west-side of the row (Istrends, t-ratio  $\geq 40.357$  and  $P < 0.0001$  for all) with a slope estimate of 0.92 in June, 0.89 in July, 0.85 in August and 0.94 in September.

Daily mean  $T_{\text{ex}}$  showed a significant relationship with the sampling month (Anova, F-value = 6.1581,  $P < 0.001$ ) but neither with daily mean  $T_{\text{air}}$  (Anova, F-value = 2.0577,  $P > 0.05$ ) nor the side of the row (Anova, F-value = 2.1430,  $P > 0.05$ ) (Figure 24). There was a significant interaction between the side of the row and daily mean  $T_{\text{air}}$  (Anova, F-value = 6.2266,  $P < 0.05$ ), and between the sampling month and daily mean  $T_{\text{air}}$  (Anova, F-value = 6.7669,  $P < 0.001$ ). For leaves at the east-side of the row, daily mean  $T_{\text{air}}$  showed a significant effect in July only (Istrends, t-ratio = -3.567,  $P < 0.001$ ;  $P > 0.05$  for the other months) with a slope estimate of -0.07. By contrast, for leaves at the west-side of the row, daily mean  $T_{\text{air}}$  showed a significant effect in September only (Istrends, t-ratio = 4.033,  $P = 0.0001$ ;  $P > 0.05$  for the other months) with a slope estimate of 0.05 (Figure 25).

Finally, daily maximal  $T_{\text{ex}}$  was also related to daily maximal  $T_{\text{air}}$  (Anova, F-value = 194.9367,  $P < 0.0001$ ), the sampling month (Anova, F-value = 12.6982,  $P < 0.0001$ ) and the side of the row (Anova, F-value = 46.0881,  $P < 0.0001$ ) (Figure 24). Daily maximal  $T_{\text{air}}$  showed a significant effect for each month on both sides (Istrends, t-ratio  $\leq -3.608$  and  $P < 0.0001$  for all). The slope estimates for leaves on the east side were of -0.17 in June, -0.20 in July, -0.24 in August and -0.15 in September, and for leaves on the west side they were of -0.08 in June, -0.11 in July, -0.15 in August and -0.06 in September (Figure 25).

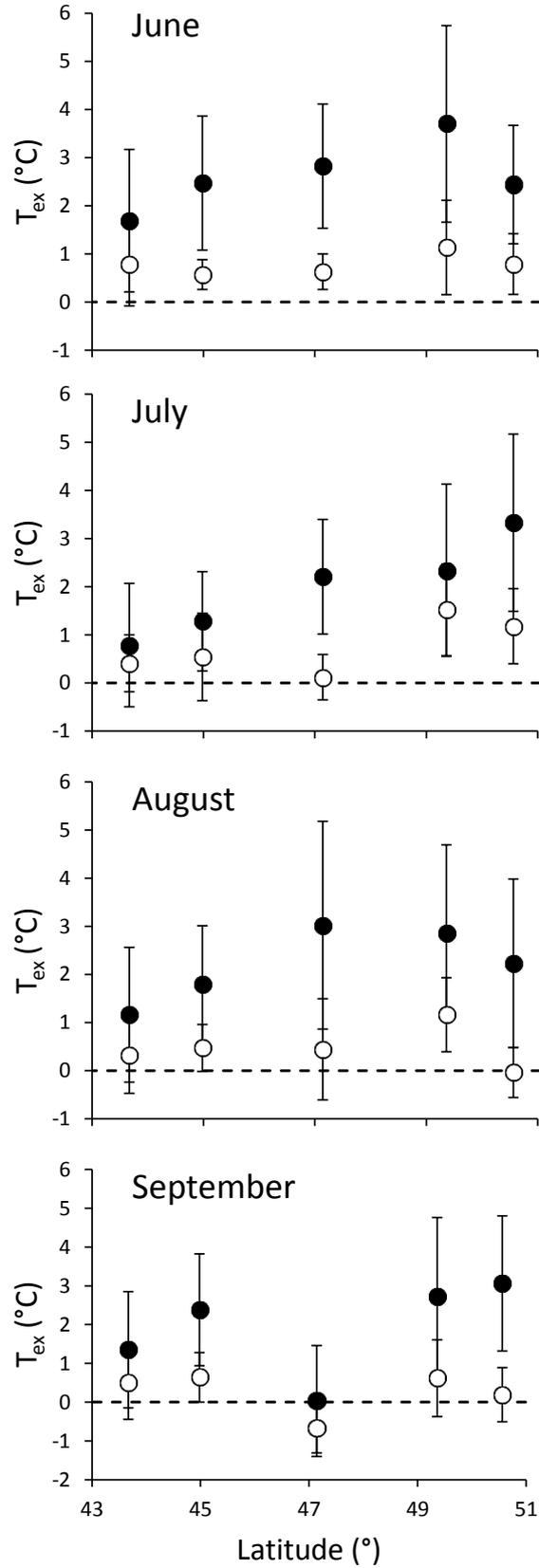


Figure 24. Latitudinal gradient of the daily ( $\pm$  SD) maximal  $T_{ex}$  (black circles) and daily mean  $T_{ex}$  (white circles) for each month. These are the daily maximal  $T_{leaf}$  or daily mean  $T_{leaf}$  minus the daily maximal  $T_{air}$  or daily mean  $T_{air}$ , respectively.

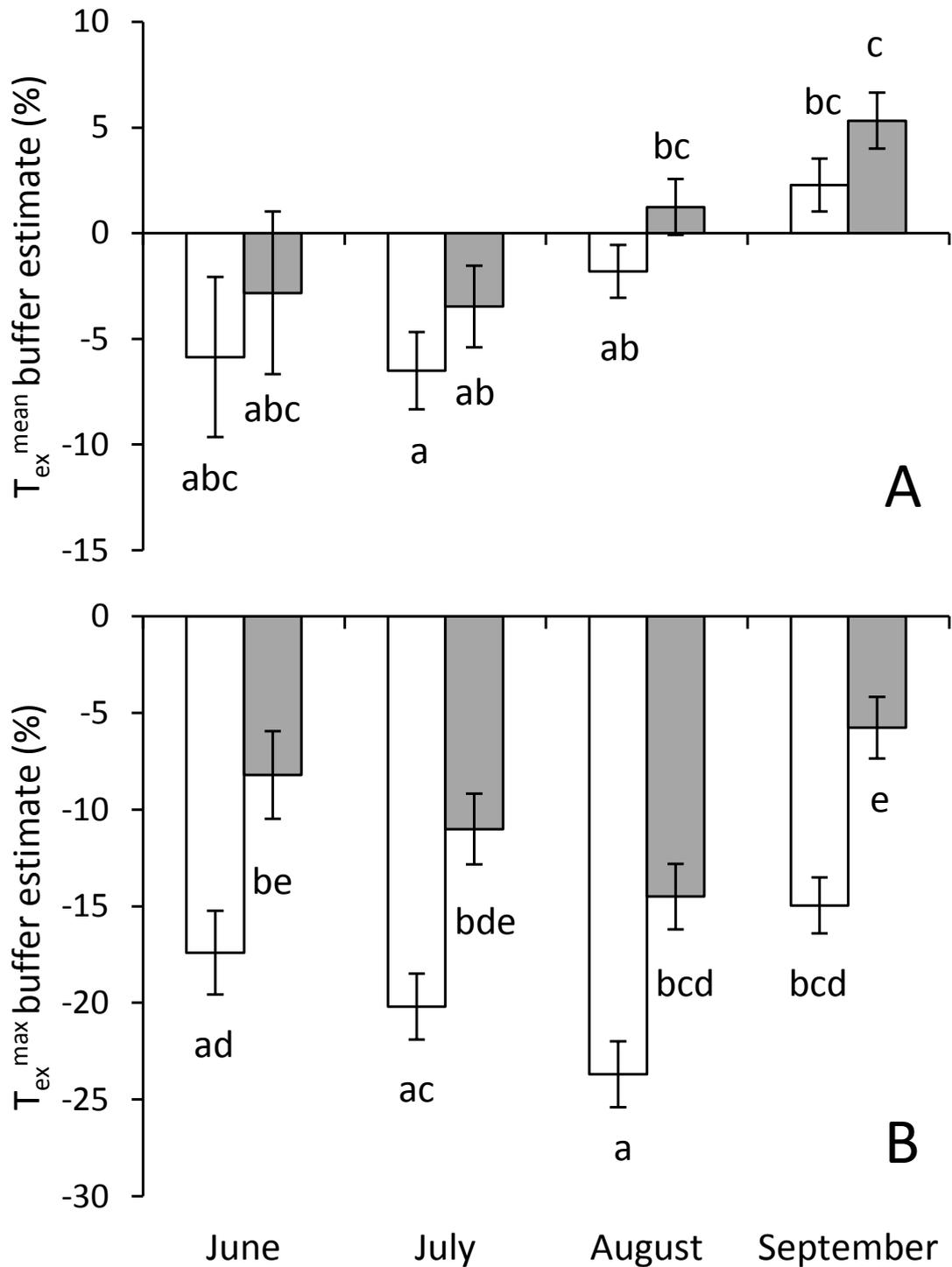


Figure 25. Buffer estimates of the daily ( $\pm$  SD) mean (A) and maximal (B)  $T_{ex}$  and their variability within tree canopy by distinguishing leaves on the east (white bars) and west (grey bars) sides of the row. Data from all sites were combined together. Buffer estimates quantify the proportion of the variation of the daily mean or maximal  $T_{air}$  that is buffered by the leaf. For example, a buffer estimate of -10 % means that  $T_{ex}$  will decrease by 0.1 °C for each 1 °C increment in  $T_{air}$  (meaning an increase in  $T_{leaf}$  of 0.9 °C for each 1 °C increment in  $T_{air}$ ), thus buffering 10 % of the increase in  $T_{air}$ . Letters above (A) and below (B) bars indicate significant differences (see text).

### 3.3. Photosynthesis thermal optimum

$T_{\text{opt}}$  was estimated for each of the five sites following reasonable non linear fits (Non-Linear Regression, Gembloux:  $r^2 = 0.88$ , t-value = 6.031,  $P < 0.001$ ; Fourneville:  $r^2 = 0.48$ , t-value = 0.705,  $P > 0.05$ ; Morinière:  $r^2 = 0.58$ , t-value = 1.673,  $P > 0.05$ ; Gotheron:  $r^2 = 0.42$ , t-value = 2.566,  $P < 0.05$ ; Marsillargues:  $r^2 = 0.32$ , t-value = 1.184,  $P > 0.05$ ).  $T_{\text{opt}}$  was of 22.79 °C in Gembloux, 18.82 °C in Fourneville, 21.97 °C in La Moriniere, 26.7 °C in Gotheron and 28.97 °C in Marsillargues (Figure 26). For the relationship between optimal temperature for photosynthesis and latitude see figure S7 in supporting information.

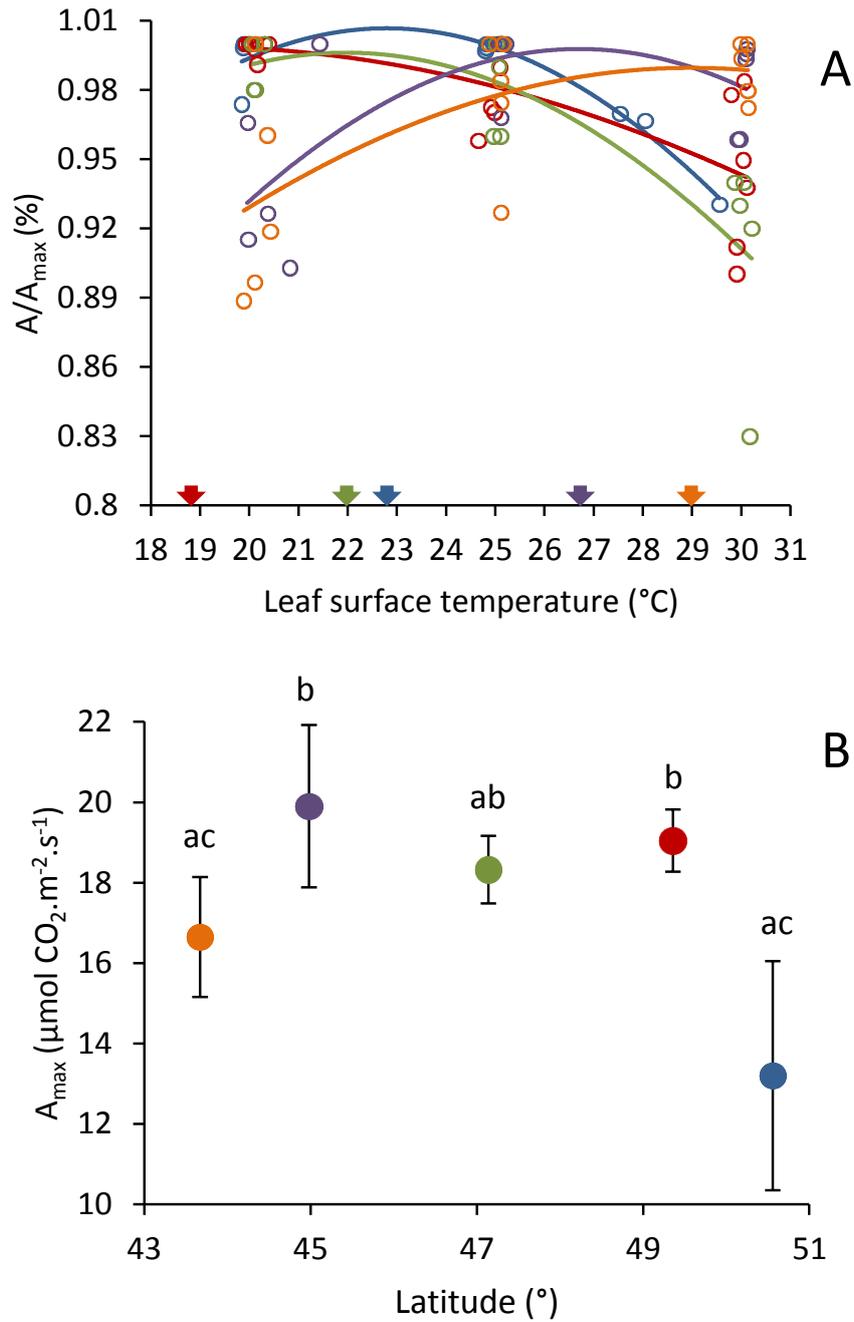


Figure 26. Temperature response curves of photosynthesis along latitude. (A) The photosynthesis rate relative to maximum is given for each leaf, and the linear regressions are represented in color for each site: Gembloux (blue), Fourneville (red), La Morinière (green), Gotheron (purple), Marsillargues (orange). The estimated thermal optimums for photosynthesis are represented by arrows of the same color for each site. (B) Mean ( $\pm$  SD) photosynthesis rate measured at the closest leaf temperature from the optimum at each site. Other parameters were set optimal. Light intensity was set at  $1500 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,  $\text{CO}_2$  concentration at 380 ppm, and vapour pressure deficit at a mean value of  $1.13 \pm 0.12$  kPa. Letters above points indicate significant differences (see text). For the mean ( $\pm$  SD) photosynthesis rate with all parameters set optimal (Light intensity at  $1500 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,  $\text{CO}_2$  concentration at 380 ppm and vapour pressure deficit at a mean value of  $1.13 \pm 0.12$  kPa) and a leaf temperature at  $25^\circ\text{C}$  see supporting information S6.

Mean  $\Delta T_{opt}$  was significantly different from zero from two to three weeks before photosynthesis measurements (Student t-test, two weeks: t-value = -3.1742,  $P < 0.01$ , three weeks: t-value = -4.5169,  $P < 0.0001$ ) but not for one, four and five weeks of microclimatic data (Student t-test,  $P > 0.05$  for all) (Figure 27).

By contrast, maximal  $\Delta T_{opt}$  differed from zero from one to five weeks of microclimatic data before photosynthesis measurements (Student t-test, t-value  $\geq 15.5182$  and  $P < 0.0001$  for all) (Figure 28).

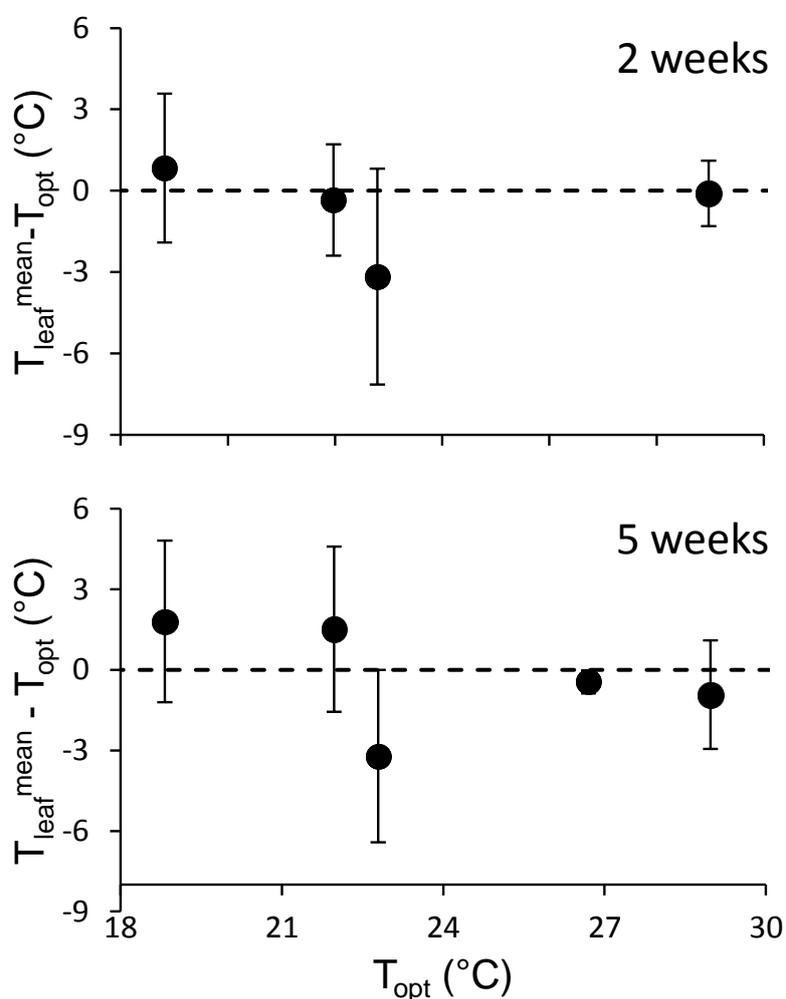


Figure 27. Deviation between the daily mean ( $\pm$  SD)  $T_{leaf}$  and  $T_{opt}$  when considering 2 and 5 weeks of microclimatic data prior to the measurement of the photosynthesis thermal optimum. A data point is missing for Gotheron at two weeks because of a failure of the microclimatic station the month before the measurement of the photosynthesis thermal optimum.

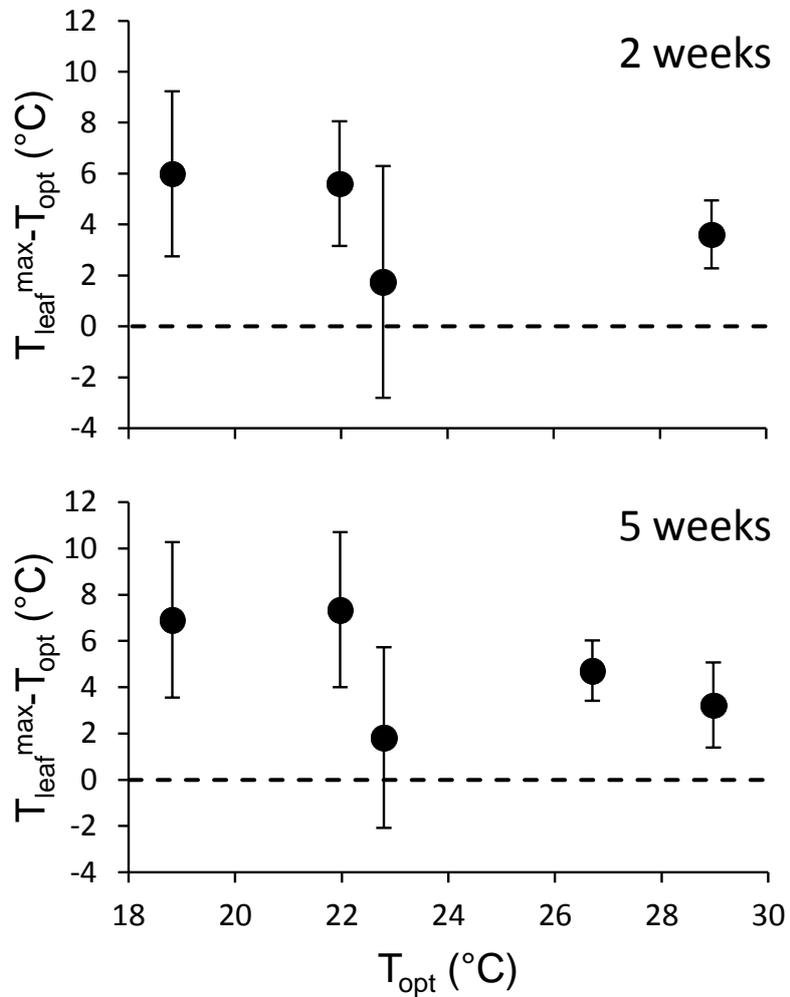


Figure 28. Deviation between the daily maximal ( $\pm$  SD)  $T_{\text{leaf}}$  and  $T_{\text{opt}}$  when considering 2 and 5 weeks of microclimatic data prior to the measurement of the photosynthesis thermal optimum. A data point is missing for Gotheron at two weeks because of a failure of the microclimatic station the month before the measurement of the photosynthesis thermal optimum.

## 4. Discussion

Our aim was to quantify the ability of the leaf to buffer variable climatic conditions encountered along the latitudinal gradient of air temperature and to dig into the consequences for leaf performance in terms of photosynthesis. Our study is the first to address these questions using a latitudinal gradient with a strong air temperature shift and direct measurements of leaf temperature, with a high temporal resolution, and photosynthesis. Overall, leaf temperatures decreased with latitude but different behaviours can be described depending on the metric. Daily mean leaf temperature was close to air temperature. Nevertheless, when comparing daily maxima of air and leaf temperature through latitude, the leaf showed abilities to buffer daily climatic 'extremes' with a variable efficacy depending on the side of the row where the leaf was located. Still, the latitudinal gradient of maximal leaf temperature remained significant, presenting different conditions at the leaf surface between latitudes. Then, the thermal optimum for photosynthesis increased southward, matching well the daily mean  $T_{\text{leaf}}$ . Therefore, rather than an adaptation of the leaf thermal budget to maintain a constant temperature at the leaf surface and match a single thermal optima for photosynthesis through latitude (Helliker & Richter 2008), our results emphasize an adaptation of the photosynthesis process to the average microclimatic conditions leading to local optima for photosynthesis.

### 4.1. The latitudinal gradient of leaf temperatures

We measured leaf temperatures almost continuously for one full growing season along a large latitudinal gradient, leading to the first experimental assessment of tree leaf temperature latitudinal gradient. In general, apple leaf temperatures decreased northward whatever the metric (Figure 23). This result contradicts the general conclusion of Helliker and Richter (2008), which states that tree leaf temperatures converge toward the same value along latitudes. This comparison should be made with caution, however, since the methodology used in this study (oxygen isotopes) estimated the equivalent of a leaf temperature averaged over all growing seasons of a tree life. In addition, the architecture of apple trees is manipulated in orchards. Therefore, the buffering effect of different canopy architectures along latitudes is probably absent. Indeed, changing apple tree architecture does not induce much thermal deviations (Saudreau et al. 2013).

Amazingly, the apple leaf temperature gradient varied across months in its magnitude and patterning, mostly because it followed air temperature variations. Indeed, daily means of

leaf and air temperatures varied in a similar way through latitude, leading to close latitudinal gradients. For example, only 6 % of the variation in daily mean  $T_{\text{air}}$  was buffered by the leaves at the east side of the row, at the most, in July. In other words, daily mean  $T_{\text{leaf}}$  increased at least by 0.94 °C for each 1 °C increment in daily mean  $T_{\text{air}}$ . For leaves at the west side of the row, it decreased to 4 %. By contrast, the leaves also showed abilities to magnify climatic variability at the end of the season.

For example, daily mean  $T_{\text{ex}}$  increased by 0.05 °C for each 1 °C increment in daily mean  $T_{\text{air}}$  in September. Overall, this apparently weak buffer or magnifier can be explained by the temporal resolution of daily averages. Averaging can obscure or inflate a physical or physiological response occurring in a finer temporal window (Dillon et al. 2010). Indeed, the temporal resolution of climatic data was found to have a great impact on climate change impacts forecasted by biophysical models when comparing daily and monthly averages (Kearney et al. 2012). Daily averages can also attenuate artificially the amplitude of the response of organisms to climate variations.

Daily maximal temperatures can be better determinant of eco-physiological responses (Helmuth et al. 2014). Different behaviours of daily maximal  $T_{\text{leaf}}$  can be described. The leaves located at the east side of the row showed higher ability to buffer the latitudinal variation in daily maximal  $T_{\text{air}}$ . As emphasized by the linear regression, from 15 % (September) to 24 % (August) of the variation in daily maximal  $T_{\text{air}}$  was buffered by leaves at the east side of the row whereas it ranged from 6 % (September) to 15 % (August) for the leaves at the west side of the row. Daily maxima of leaf and air temperatures were increasing in slightly different ways through latitude, leading to somewhat different latitudinal gradients. Therefore, leaf temperature and not air temperature should be considered when exploring the effects of temperature extremes on the ecophysiology of plants as well as of the arthropods living in the leaf microclimate. Current approaches to study the ecological responses to climate change are too often based on broad-scale trends and averages that may have little to do with the vulnerability of organisms and ecosystems (Helmuth et al. 2014). Ignoring the microclimate functioning and patterns can lead to large errors when predicting the maintenance of populations under warmer conditions (Pincebourde & Casas 2015).

## 4.2. The thermal optimum for photosynthesis

The optimal temperature for photosynthesis showed plasticity to fluctuations in daily mean  $T_{\text{leaf}}$ . In fact,  $T_{\text{opt}}$  matched daily mean  $T_{\text{leaf}}$  in two out of the five periods tested. On the contrary,  $T_{\text{opt}}$  never matched daily maximal  $T_{\text{leaf}}$ . Therefore, leaves are not maximizing

photosynthesis during the hottest period of the day. Instead, they are adapted to the mean conditions they get daily depending on their position and orientation in the canopy (Urban et al. 2012). These factors determine the global radiation that a leaf receives (Sinoquet et al. 2001). The maximal amount of radiation at a leaf surface is obtained during the morning and the afternoon for leaves located on the East and the West sides of the row, respectively, which are periods with leaf temperature close to daily mean. Our results are coherent with those reported by Sendall et al. 2015: they found that boreal and temperate deciduous trees exhibit  $T_{opt}$  for photosynthesis close to the air temperature during daytime as averaged over the previous 5 days. Then, daily mean  $T_{leaf}$  is a reliable proxy of thermal optimum for photosynthesis. Daily mean  $T_{leaf}$  can be used to study the impact of climate on leaf performance, while daily maximal  $T_{leaf}$  is more pertinent for studying tolerance to thermal stress.

Our study reveals a latitudinal pattern of  $T_{opt}$  with a relatively constant maximal photosynthesis rate between sites. This result contradicts most of the studies that measured maximal photosynthesis in various species along a latitudinal gradient (e.g. Gornall and Guy 2007 ; Luoma 1997). However, this discrepancy is certainly due to methodological issues. These studies assumed implicitly that the  $T_{opt}$  is the same at all latitudes. But we show that the performance is maintained around maximal values by shifting the  $T_{opt}$  across latitudes. Therefore, the variability of the thermal optimum should be considered when characterizing maximal photosynthesis across latitudes. Indeed, when photosynthesis is measured at the same temperature at all sites, a pattern of increasing photosynthesis across latitude may emerge because the relatively low temperature may be sub-optimal for southern locations and near-optimal for northern sites (e.g. Gornall & Guy 2007). In addition, a deeper insight in the thermal budget of the plant would allow a more comprehensive understanding of the mechanisms underlying maximal photosynthetic performance since leaf temperature can deviate from ambient air temperature substantially.

### 4.3. Buffering ability in a warming environment

We found that the daily maximal temperature excess of leaves decreased as the daily maximal air temperature increased. This buffering ability of the leaf reflects the general strategy of plants to escape too high leaf temperatures and to avoid thermal stress. Incoming radiation raises daily maximal  $T_{leaf}$  above daily maximal  $T_{air}$  (Field et al. 1982), leading to a positive temperature excess. A meta-analysis on the relationship between leaf and air temperatures in various plant species from different climates showed that the leaf temperature

excess is inversely proportional to  $T_{\text{air}}$  with a slope of 35 % (Linacre 1967). This is of the same order of magnitude than the buffering ability we found in our study, which was at best of 24 % in August for daily maxima of leaves at the east side of the row. Therefore this ability to buffer air temperature extremes is general among plant species. Nevertheless, buffering abilities of plants are not integrated into ecological models that relate plant performance and temperature (Pincebourde & Woods 2012). The amplitude of the buffer can explain why plants are *apparently* not able to fully acclimate their optimal temperature for photosynthesis following experimental warming (Sendall et al. 2015). In these studies, leaf temperatures are not measured, but the shift in  $T_{\text{opt}}$  should be compared to about 65% of the amplitude of warming (assuming a buffer of 35%) rather than directly to the whole amplitude of warming.

The difference in buffering abilities of leaves at the east and west side of the row can be explained by the timing at which they receive the maximal amount of global radiation during the day. Leaves at the east side of the row get a maximal amount of radiation in the morning, till midday (Sinoquet et al. 2001). This is before  $T_{\text{air}}$  reaches its maximum later in the afternoon. Then, they remain in the shade for the rest of the day. Conversely, for leaves at the west side of the row, the timing at which global radiation is maximal matches the maximal  $T_{\text{air}}$ , at the beginning of the afternoon. Therefore, most part of the buffering ability of the leaves at the east side of the row is caused by the relatively low amount of global radiation received when  $T_{\text{air}}$  is maximal. As a consequence, leaf-dwelling arthropods may take advantage of the buffering properties of the leaf microclimate to deal with extreme climatic events with a stronger efficacy while being on leaves at the east side of the row. Further, this suggests that these interactions between canopy architecture, leaf position, leaf buffering ability and climate may lead to higher thermal heterogeneity at local scale (within tree canopy) than at global scale (along a latitudinal gradient). In a context of global change, this aspect deserves more attention.

Ecologists often refer to the body temperature of organisms as the critical variable to determine the potential impacts of climate on organisms. The buffering ability of plant leaf surfaces along a latitudinal gradient is comparable to other organisms. A study on the body temperature of the intertidal mussel *Mytilus californianus* emphasized a buffering ability from 40 % to 93 % (Gilman et al. 2006). It means that the body temperature of the mussel will increase from 0.07 °C to 0.6 °C for each 1 °C increment in  $T_{\text{air}}$ . The buffering ability of mussels is partly due to the timing of the low tide during the day and on the position of the mussel in the intertidal zone when it occurs. Thereby, mussels show an amazing analogy with

leaves in canopies. The buffering properties of leaves depend on their position in the canopy (e.g. the side of the row in our study) while it depends on the position in the intertidal zone for mussels. Another study on the temperature trends of the air near the sea surface and of water along the Portuguese coast revealed a buffering ability of water of 0.56 at the most. This means that only 0.56 % of the temperature increase of the air near the sea surface was echoed in water (Lima et al. 2007). In the same way as leaves for arthropods, the seas offer microclimates and buffering properties for marine organisms. At the scale of the landscape, vegetation cover and topography interact to generate a high spatial heterogeneity in soil temperatures such that a warming of 2K results in the loss of only 3% of the current microclimates, suggesting a large buffer at a regional scale (Scherrer & Körner 2011). Characterizing the microclimate of organisms appears therefore as a crucial component when estimating the ability of organisms to buffer shifts in environmental temperature across latitudes. Large datasets of field microclimate measurements taken at a fine temporal and spatial resolution (such as ours), combined with biophysical modeling approaches (Kearney et al. 2009), offer promising avenues in forecasting accurately future shifts in biodiversity as a response to global change.



## Discussion Générale



Les plantes constituent un élément primordial des écosystèmes terrestres par leur diversité, leur rôle de microhabitat pour des millions d'espèces et leur importance dans les flux de matière et d'énergie (Hobbie 1992 ; Charley & Richards 1983 ; Melillo et al. 1993 ; Hammond et al. 1997 ; Rodgers & Kitching 1998 ; Walter et al. 1998 ; Ødegaard 2000 ; Novotny et al. 2002 ; Ozanne et al. 2003 ; Sage & Kubien 2007). La température de surface de feuille est un facteur crucial pour la plante mais également pour la communauté d'arthropodes qu'elle abrite. Cependant, elle reste inconnue pour la plupart des espèces en milieu naturel (Pincebourde & Casas 2007 ; Pincebourde & Woods 2012). Cette étude est la première à fournir des mesures empiriques directes, robustes et répétées sur le long terme de la température de feuille en milieu naturel contrôlé. Elle constitue donc la première étude d'envergure permettant de quantifier avec précision la réponse microclimatique pour comprendre la relation du climat au microclimat foliaire dans un contexte de changement climatique.

La discussion générale de cette thèse suit la même logique que les trois chapitres qui en constituent le corps. Cette logique consiste en un changement d'échelle graduel, tant dans l'espace qu'en terme de niveaux trophiques. La **1<sup>ère</sup> partie** de cette discussion rassemble les principaux facteurs qui n'ont pas été évoqués dans le corps du mémoire et qui jouent un rôle significatif sur le microclimat de la feuille. Ces facteurs sont tant environnementaux que propre à la feuille elle-même. La **2<sup>ème</sup> partie** concerne les relations multitrophiques plante-arthropodes. Elle traite de l'impact du microclimat foliaire sur la résistance thermique des arthropodes qui vivent en son sein et de l'effet qu'ils exercent en retour sur leur microclimat. La **3<sup>ème</sup> partie** traite de la relation entre hétérogénéité thermique et échelle spatiale. Elle a pour but de comparer l'hétérogénéité des températures aux différentes échelles spatiales considérées dans ce mémoire, de la feuille individuelle jusqu'au cas de 2 canopées situées à des latitudes différentes.

# 1. Bilan thermique de la plante : le résultat d'interactions complexes

Le corps de ce mémoire s'est attelé à étudier la relation du climat au microclimat foliaire. On a ainsi considéré l'effet de la température de l'air sur la dynamique, les extrêmes, et l'hétérogénéité des températures du microclimat. Cependant, le climat est constitué d'un ensemble de facteurs qui peuvent varier de manière concomitante et non-linéaire. Ces facteurs peuvent présenter des interactions primordiales pour la réponse physiologique des organismes à leur environnement et pour leurs capacités de résistance aux températures. Certains facteurs peuvent ainsi atténuer ou amplifier l'effet de la température de l'air. Par exemple, la photopériode influence la tolérance aux faibles températures chez *Spodoptera exigua*, le ver légionnaire de la betterave (Boardman et al. 2013). Egalement, des conditions d'humidité fluctuantes provoquent l'effet inverse de températures fluctuantes et diminuent la proportion de protéines de choc thermique chez *Thaumatococcus leucocretus* (Kim & Song 2000). D'autres variables que la température de l'air doivent donc être prises en compte pour étudier la réponse microclimatique en considérant toute la complexité de l'environnement dont dépendent la feuille et les organismes qui s'y développent.

Le rayonnement constitue la source d'énergie à l'origine de l'excès de température entre la surface de la feuille et l'air ambiant (*cf.* Chapitre 1). C'est également un facteur d'activation des stomates qui participent à la régulation de la transpiration de la feuille et donc à la régulation de sa température de surface (Jones 1999). La quantité et la qualité du rayonnement joue un rôle très important dans le bilan thermique de la feuille.

Sur la figure 29 extraite de « Plant Physiology » de Park S. Nobel (1999), on peut constater que l'origine du rayonnement reçu par la feuille présente une grande diversité. La feuille reçoit du rayonnement en provenance directe de la source émettrice : le soleil. On parle alors de rayonnement direct ( $S^{\text{direct}}$ ). Une partie de ce rayonnement direct est diffusé par l'ensemble des molécules et particules de très petites tailles rencontrées dans l'atmosphère. On parle alors de rayonnement diffus ( $S^{\text{sky}}$ ). Les nuages présents dans l'atmosphère diffusent aussi une partie du rayonnement direct qui les traverse ( $S^{\text{cloud}}$ ). Enfin, l'ensemble du rayonnement direct et diffus peut être réfléchi par le milieu environnant. Contrairement à la diffusion qui correspond à un changement irrégulier de direction de la lumière causé par la rencontre d'éléments de très petites tailles ( $< 4 \text{ nm}$ ), la réflexion correspond à un changement

précis de direction au contact d'une surface. On parle de rayonnement réfléchi ( $rS^{\text{cloud}}$ ,  $rS^{\text{direct}}$ ,  $rS^{\text{sky}}$ ).

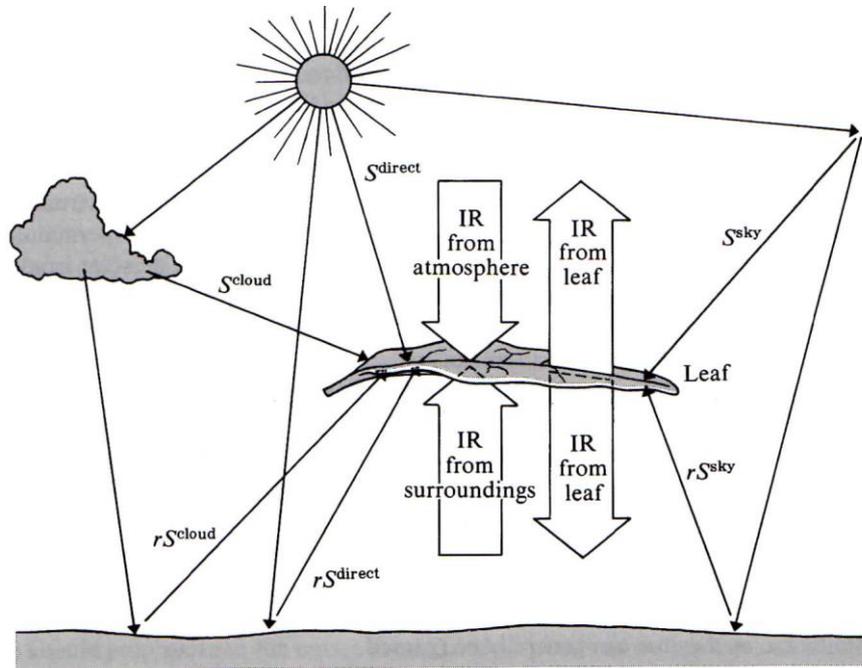


Figure 29. Représentation schématique des différents types de rayonnement interceptés par la surface d'une feuille (extrait de "Plant Physiology" de Park S. Nobel, 1999).

Etant donné l'importance du rayonnement dans le bilan thermique de la feuille, tous les facteurs influençant chaque type de rayonnement décrit précédemment vont impacter la quantité et la qualité d'énergie radiative absorbée par la feuille et modifier sa température de surface. Nous allons donc décrire ces facteurs en nous attachant à chaque fois à les replacer dans le cadre du gradient latitudinal et à en déduire l'impact pour la feuille en termes de température de surface. Dans un premier temps, nous aborderons les facteurs environnementaux qui jouent un rôle déterminant dans le rayonnement reçu par la feuille et influencent son bilan thermique. Dans un second temps, nous traiterons des propriétés optiques et architecturales de la feuille qui influencent la quantité et/ou la qualité d'énergie radiative qu'elle absorbe.

## 1.1. Facteurs environnementaux

### 1.1.1. Facteurs environnementaux influençant le rayonnement intercepté par la feuille

#### *1.1.1.1. Couverture nuageuse*

La couverture nuageuse joue un rôle important dans la quantité et la qualité du rayonnement reçu par les plantes. Pendant une journée nuageuse, le rayonnement direct émis par le soleil est grandement réduit alors que le rayonnement diffus émis par les nuages est important. Les nuages émettent également un rayonnement infrarouge qui a pour effet d'augmenter la température de l'air à proximité de la plante et donc la température de surface de ses feuilles (Alward 1999).

Pendant la nuit, en l'absence de rayonnement solaire, la surface terrestre et les plantes refroidissent en émettant un rayonnement infrarouge vers l'atmosphère plus froide. Dans ce contexte, la présence de nuages va empêcher le rayonnement infrarouge provenant de la terre de passer dans l'atmosphère. De plus, le rayonnement infrarouge émis par les nuages pendant la nuit augmente la température du ciel qui peut ainsi passer de -20 °C à 1 °C (Jordan & Smith 1994 ; Nobel 1999). En conséquence, la quantité de rayonnement infrarouge intercepté par la plante augmente pendant la nuit sous un ciel couvert et atténue d'autant la diminution de température de surface que connaît la feuille. La température de feuille est inférieure à la température de l'air pendant au moins une partie de la nuit par temps clair. En revanche, par ciel couvert, les phénomènes évoqués précédemment peuvent permettre à la feuille de maintenir sa température de surface à valeur égale ou au dessus de la température de l'air. Ceci a pour conséquence d'atténuer les températures extrêmes minimales que les arthropodes subissent à la surface des feuilles pendant la nuit (Brewer & Smith 1997). Nous aborderons plus bas le cas des températures nocturnes de manière plus approfondie (*cf.* Discussion générale : chapitre 1.1.2.2. L'eau).

A l'inverse, l'absence de couverture nuageuse a aussi d'importantes conséquences pour la plante. Par une nuit claire, une plante peut geler alors que la température de l'air est supérieure à zéro. En effet, du fait de l'absence totale de nuages, l'excès de rayonnement infrarouge émis par la plante par rapport au rayonnement infrarouge qu'elle reçoit peut diminuer la température de surface de la feuille en dessous de 0 °C malgré une température ambiante positive (Nobel 1999). Ce processus constitue un problème important en agronomie

où le gel des cultures peut représenter un fort préjudice économique et priver les populations humaines d'une ressource alimentaire essentielle.

L'angle d'incidence du rayonnement solaire est plus important à faible latitude, c'est-à-dire au sud de notre gradient latitudinal, et augmente d'autant plus l'intensité du rayonnement direct reçu par les feuilles de soleil en l'absence de nuages. La différence de température entre les feuilles directement exposées au rayonnement et les feuilles à l'abri au sein de la canopée est donc potentiellement plus marquée dans le sud. On peut donc s'attendre à observer une hétérogénéité de température plus élevée au sein d'une même canopée dans le sud de la France, offrant des opportunités de thermorégulation plus importante aux arthropodes. Ce sujet sera abordé plus en profondeur dans le dernier chapitre de la discussion général de ce mémoire (*cf.* Discussion générale : C. Hétérogénéité de température et changement d'échelle spatiale). La présence de nuage dans le sud va diminuer le rayonnement direct et par la même occasion l'hétérogénéité intra-canopée. Par conséquent, une couverture nuageuse importante dans le sud peut modifier le profil latitudinal de l'hétérogénéité intra-canopée.

#### *1.1.1.2. Altitude et topographie*

Les conditions environnementales telles que le niveau de rayonnement et la température de l'air varient en latitude. Les gradients latitudinaux sont ainsi utilisés pour retrouver une variabilité de conditions climatiques et étudier la réponse physiologique des organismes à un climat variable (Ozanne et al. 2003 ; Scherrer & Körner 2010 ; De Frenne et al. 2013). C'est ainsi l'usage que nous en faisons dans notre étude. Cependant, la distribution des organismes s'effectue dans les 3 dimensions de l'espace et l'altitude exerce également une grande influence sur les conditions environnementales qu'ils ressentent.

L'altitude à laquelle se trouve une plante influence la qualité et la quantité de rayonnement qu'elle reçoit. Le rayonnement direct augmente avec l'altitude et, par conséquent, le rayonnement diffus et réfléchi également (Nobel 1999). Cependant, puisque la température de l'air est plus basse à haute altitude, la part de rayonnement infrarouge reçu par la feuille diminue. Le rayonnement global (i.e. direct, diffus, réfléchi et IR) reçu par la feuille diminue donc en conséquence. Dans notre étude, les 5 sites où nous avons réalisés les mesures de terrain ont été sélectionnés de manière à limiter la variabilité en altitude. Les sites ont ainsi une altitude moyenne de  $104 \pm 71$  m.

L'altitude implique également un autre facteur déterminant pour le rayonnement reçu par la plante. En effet, une plante en altitude a de grandes chances d'être dans un

environnement à la topographie complexe. Par exemple, une montagne offre des conditions climatiques variables à un même moment de la journée selon l'orientation du versant sur lequel on se place (Oke 1978). Une plante située sur un versant orienté à l'est recevra du rayonnement direct tôt dans la journée, lorsque le soleil se lève. A l'inverse, une plante située sur un versant orienté à l'ouest recevra du rayonnement direct plus tard dans la journée, lorsque le soleil sera suffisamment haut. En conséquence, une plante sur un versant est pourra potentiellement présenter une activité photosynthétique optimale plus tôt dans la journée qu'une plante sur un versant ouest qui devra attendre davantage pour recevoir une quantité suffisante de rayonnement directe apte à satisfaire une activité physiologique optimale.

Par ailleurs, le timing des maxima de variables cruciales pour la plante peut potentiellement être différent selon le versant considéré. Le rayonnement global maximal est atteint quotidiennement lorsque le soleil est au zénith, c'est-à-dire à midi heure solaire, et la température de l'air maximale plus tard dans l'après-midi. En effet, le maximum de température de l'air présente un retard plus ou moins important par rapport au maximum de rayonnement global (*cf.* chapitre 2). De ce fait, une plante située sur le versant ouest d'une montagne peut subir davantage la concomitance du maximum de température de l'air et du maximum de rayonnement global et sera susceptible de présenter des températures de surface plus élevées qu'une feuille située sur le versant est.

Cette variabilité spatiale des conditions environnementales opère également à une échelle spatiale plus petite, dans le cadre d'un verger. Les vergers constituent des écosystèmes façonnés par l'Homme et sont donc réfléchis pour optimiser les performances du végétal. Les arbres sont répartis en rangs orientés dans la majorité des cas sur un axe nord-sud. Les côtés des rangs sont ainsi orientés est-ouest pour optimiser l'interception du rayonnement en provenance du soleil qui suit sa course d'est en ouest. Comme les versants d'une montagne, les rangs d'un verger offrent une exposition différente aux feuilles qui composent leur canopée en fonction du côté sur lequel elles se trouvent. C'est dans ce contexte que nous avons mis en évidence une plus grande capacité des feuilles situées du côté est du rang à atténuer les extrêmes climatiques à leur surface en comparaison des feuilles situées du côté ouest (*cf.* chapitre 3). Les feuilles du côté ouest subissent une température de l'air maximale à un moment de la journée où le rayonnement est également élevé. Ceci limite les feuilles dans leur capacité à atténuer les extrêmes climatiques en régulant leur température de surface, en comparaison des feuilles situées du côté est du rang.

Les versants d'une montagne sont susceptibles de reproduire ce phénomène à une échelle spatiale plus grande. Une montagne s'élève plus haut qu'un arbre dans un verger et

peut potentiellement présenter des conditions environnementales d'autant plus variable en termes de valeur absolue et de timing des extrêmes. De ce fait, la capacité des plantes à atténuer les pics de chaleur journaliers peut montrer des différences plus marquées entre les versants d'une montagne qu'entre les rangs d'un verger.

## 1.1.2. Facteurs environnementaux influençant le bilan thermique de la feuille

### 1.1.2.1. Convection forcée

A proximité immédiate de la surface de la feuille, les mouvements d'air sont plus réduits que dans l'atmosphère (Nobel 1999). Cependant, même à vitesse de vent très faible ( $0.10 \text{ m.s}^{-1}$ ), la convection forcée domine la convection libre en termes de pertes de chaleur et le vent est à l'origine de la plus grande partie des pertes de chaleur de la feuille. Au fur et à mesure que le vent augmente, lorsque l'on s'éloigne de la surface de la feuille au sein de la couche limite puis dans l'air ambiant, davantage de chaleur est dissipée et les flux d'air deviennent de plus en plus turbulent (Nobel 1999). Les flux d'air turbulents sont caractéristiques à proximité de la végétation. On parle aussi de tourbillons (Nobel 1999).

La convection forcée diminue l'épaisseur de la couche limite (Nobel 1999) dont dépendent les échanges de chaleur et de vapeur d'eau entre la feuille et l'air ambiant (Rosenberg 1974). En effet, l'épaisseur moyenne de la couche limite à la surface d'une feuille plane dépend principalement de la vitesse du vent et de la taille de la feuille :

$$\delta_{(mm)}^{bl} = 4 \sqrt{\frac{l}{v}}$$

Avec  $l$  la longueur moyenne de la feuille dans la direction du vent en m,  $v$  la vitesse du vent en  $\text{m.s}^{-1}$  et  $\delta^{bl}$  l'épaisseur moyenne de la couche limite en mm (Nobel 1999). Le vent va avoir un impact important sur les larges feuilles qui présentent une épaisseur moyenne de la couche limite plus importante et une température de surface éloignée de la température de l'air (Nobel 1999). Le vent diminue l'épaisseur de la couche limite, et augmente sa conductance aux échanges de chaleur (Martin et al. 1999). En conséquence, le vent diminue la température de surface de la feuille et homogénéise le microclimat foliaire.

Les feuilles d'ombre interceptent une plus faible quantité de rayonnement directe que les feuilles de soleil. Leur température de surface est donc plus faible et plus proche de la

température de l'air. Cependant, les feuilles d'ombre sont soumises à une convection forcée moins forte puisqu'à l'abri au sein de la canopée et présentent une taille plus importante que les feuilles de soleil. La couche limite à leur surface est donc plus épaisse en comparaison d'une feuille de soleil de taille équivalente et elles réalisent moins d'échanges de chaleur avec leur environnement ambiant. A l'inverse, les feuilles de soleil peuvent être soumises à une convection forcée bien plus importante lorsque le vent se lève et sont de plus petite taille. Elles ont donc une couche limite moins épaisse et réalisent davantage d'échanges de chaleur avec leur environnement ambiant.

Dans le cadre d'un rayonnement global élevé, les feuilles de soleil auront une température de surface plus élevée que les feuilles d'ombre et présenteront un excès de température plus important. En revanche, un vent fort est susceptible d'atténuer l'écart de température entre ces deux types de feuilles. Comme j'ai pu l'observer sur le terrain, la différence de température entre les feuilles d'ombre et les feuilles de soleil diminuait drastiquement lorsque le vent se levait, la température des feuilles de soleil se rapprochant de celle des feuilles d'ombre.

Ce phénomène a pour conséquence de modifier le profil latitudinal de l'hétérogénéité intra-canopée. Prenons pour exemple 2 sites éloignés en latitude. A Gotheron (i.e. 44.98 ° de latitude) le vent présentait les valeurs les plus importantes sur les 2 années de terrain. En juillet 2013 à Gotheron, le vent était en moyenne de  $4.8 \pm 1.7 \text{ m.s}^{-1}$  avec une valeur maximale journalière moyenne de  $8.4 \pm 3.2 \text{ m.s}^{-1}$ . A Fourneville (i.e. 49.36 ° de latitude) la vitesse moyenne journalière du vent était de  $2.9 \pm 1 \text{ m.s}^{-1}$  avec une valeur maximale journalière moyenne de  $5.2 \pm 1.2 \text{ m.s}^{-1}$ . Ces deux sites étaient donc contrastés du point de vue de la vitesse du vent, notamment pendant le mois de juillet 2013. Comparons alors l'hétérogénéité intra-canopée, c'est-à-dire l'écart de température le plus important entre 2 feuilles de la même canopée, sur chacun des sites lors d'une journée avec un vent faible et similaire sur les 2 sites, et lors d'une journée avec un vent toujours faible à Fourneville mais fort à Gotheron.

Le 25/07 à Fourneville et Gotheron respectivement, la vitesse moyenne du vent était de  $3.2 \text{ m.s}^{-1}$  et  $2.1 \text{ m.s}^{-1}$ , le rayonnement global moyen de  $346 \text{ W.m}^{-2}$  et  $481 \text{ W.m}^{-2}$  et la température moyenne de l'air de  $21.1 \text{ °C}$  et  $29.4 \text{ °C}$ . Dans ces conditions, l'écart de température entre les feuilles de soleil et les feuilles d'ombre était de  $0.5 \text{ °C}$  à Fourneville et  $2 \text{ °C}$  à Gotheron. L'hétérogénéité intra-canopée présentait donc une augmentation avec la température de l'air puisque 4 fois supérieure à Gotheron par rapport à Fourneville. Le 28/07 à Fourneville et Gotheron respectivement, la vitesse moyenne du vent était de  $3.8 \text{ m.s}^{-1}$  et  $8.3 \text{ m.s}^{-1}$ , le rayonnement global moyen de  $362 \text{ W.m}^{-2}$  et  $368 \text{ W.m}^{-2}$  et la température moyenne

de l'air de 21.1 °C et 29.4 °C. Le vent soufflait donc à Gotheron 4 fois plus fort que le 25/07. Dans ces conditions, l'écart de température entre les feuilles de soleil et les feuilles d'ombre était toujours de 0.5 °C à Fourneville, mais était tombé à 0.6 °C à Gotheron. En présence de vent fort, l'hétérogénéité intra-canopée à Gotheron chute pour atteindre la même valeur qu'à Fourneville et le profil latitudinal de cette hétérogénéité intra-canopée disparaît.

#### 1.1.2.2. L'eau

##### 1.1.2.2.1. Stress hydrique

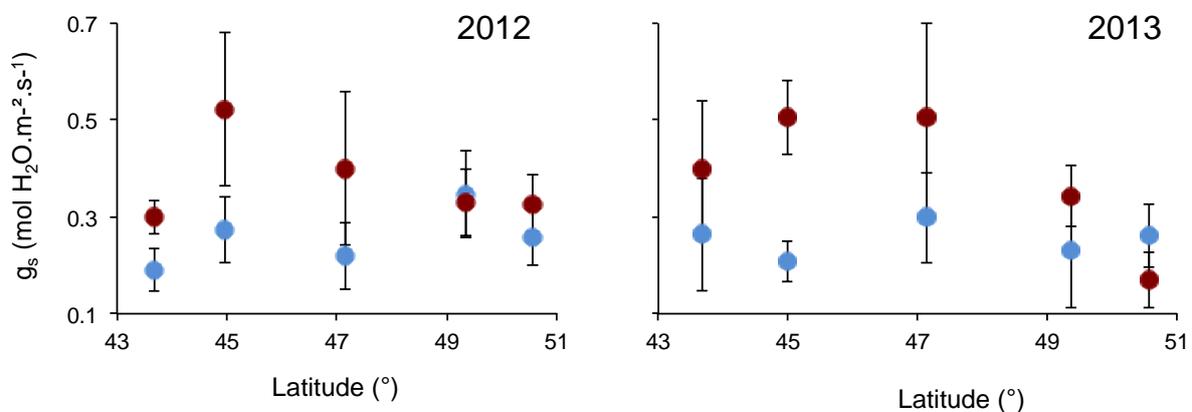
L'eau est primordiale pour la réponse physiologique des plantes à leur environnement (Jones 1999). En effet, une plante présentant un stress hydrique aura une activité physiologique limitée. Ses stomates se fermeront pour limiter les pertes d'eau, stoppant tout échange gazeux nécessaire à la photosynthèse et retirant à la plante le principal moyen qu'elle a à disposition pour réguler sa température de surface.

J'ai pu constater ce type de réponse lorsque j'ai réalisé pendant l'été 2012 des mesures de conductance à l'aide d'un analyseur d'échange gazeux portable (LiCor Inc., Lincoln, Nebraska, USA; détails dans le chapitre 3). Le LI-6400XT permet le contrôle des conditions environnementales au sein de la chambre dans laquelle la feuille est enfermée lors des mesures. Les mesures ont donc été effectuées dans les mêmes conditions sur chacun des sites pour tester variabilité latitudinale de la réponse physiologique du pommier. Ces mesures ont été réalisées en conditions dites « optimales », c'est-à-dire à une température de l'air de 25 °C, un rayonnement de 1500  $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ , une concentration en CO<sub>2</sub> de 380 ppm et un déficit de pression de vapeur de  $1.13 \pm 0.12$  kPa.

Lors de ces mesures, le site de Marsillargues (i.e. 43.67 ° de latitude) a montré des valeurs de conductance étonnamment basses en comparaison par exemple du site de Gotheron (i.e. 44.98 ° de latitude) dont les conditions environnementales étaient quasi similaires entre juin et juillet, c'est-à-dire entre le début de ma campagne de terrain et les mesures de conductance. En effet, Gotheron et Marsillargues présentaient tous deux des niveaux de rayonnement élevés avec une moyenne journalière de 434  $\text{W.m}^{-2}$  et 451  $\text{W.m}^{-2}$ , respectivement. La température de l'air était également très proche avec une moyenne journalière de 21.9 °C à Gotheron et 23.5 °C à Marsillargues. En revanche, la pluviométrie était plus faible à Marsillargues qu'à Gotheron avec des valeurs de 100 mm et 160 mm, respectivement. Marsillargues présentait donc une pluviométrie 40 % inférieure à celle de Gotheron sur les mois de juin et juillet.

En conséquence, les mesures de conductance ont révélé des valeurs 40 % inférieures à Marsillargues, et même jusqu'à 56 % inférieures en ne considérant que les feuilles de soleil, les plus susceptibles de souffrir du manque d'eau sur ce site (figure 2.A). Ce stress hydrique a pu être confirmé à Marsillargues à l'aide de mesures de potentiel hydrique de feuille réalisées par le personnel de la station expérimentale. Dans notre étude, le stress hydrique constaté à Marsillargues a donc considérablement affecté la réponse physiologique des pommiers aux conditions environnementales locales.

Figure 30. Conductance stomatique ( $g_s$ ) moyenne ( $\pm$  sd) en fonction de la latitude pour les feuilles de soleil (rouge) et les feuilles d'ombre (bleu) en 2012 et 2013. Les données pour Gembloux (i.e. 50.56 ° de latitude) sont



indisponibles pour l'année 2013 pour des raisons techniques.

À l'échelle biogéographique, ce stress a modifié le profil latitudinal de la conductance stomatique des pommiers. En effet, en 2012 comme en 2013, on observe une tendance des feuilles de soleil à développer des niveaux de conductance de plus en plus élevés au fur et à mesure que l'on se déplace vers le sud du gradient latitudinal (Figure 30). Les feuilles d'ombre montrent quant à elle des niveaux de conductance relativement constants. En 2012, le fort stress hydrique des arbres sur le site de Marsillargues modifie le profil latitudinal de la conductance des feuilles de soleil. La conductance stomatique chute à Marsillargues pour atteindre des valeurs inférieures à celles du site le plus au nord, c'est-à-dire Gembloux (i.e. 50.56 ° de latitude). En 2013 à Marsillargues, j'ai opté pour un autre verger où le système d'irrigation différent permettait de diminuer le stress hydrique des arbres. Par conséquent, le profil latitudinal de la conductance stomatique des feuilles de soleil était quasiment rétabli en 2013. Quasiment puisque les conditions climatiques restent difficiles sur ce site.

En l'absence de précipitations, différents mécanismes permettent aux plantes de conserver un accès à l'eau primordial pour leur survie. Ces mécanismes sont contrôlés par la

concentration de vapeur d'eau dans l'atmosphère, la température de l'air à proximité de la plante et la température de surface de la plante.

#### 1.1.2.2.2. La rosée

La rosée correspond à la condensation de la vapeur d'eau contenue dans l'air en de petites gouttelettes au contact d'une surface exposée à l'air libre et dont la température est inférieure ou égale à la température de rosée de l'air (Agam & Berliner 2006). La température de rosée de l'air, ou point de rosée, est la température à laquelle la pression partielle de vapeur d'eau est égale à la pression de vapeur saturante. En d'autres termes, il s'agit de la température à laquelle la vapeur d'eau contenue dans l'air se condense, à pression et humidité constante.

Même si aucune condensation n'a lieu dans l'air ambiant, lorsque l'humidité relative est inférieure à 100 %, il suffit que la température de la feuille soit inférieure au point de rosée pour que de la vapeur d'eau se condense à sa surface. Monteith (1957) a observé de la rosée à la surface de feuilles dont la température était de 0.4 °C à 1.4 °C en dessous de la température de l'air dont l'humidité relative était comprise entre 91 % et 99 %. La température de surface des feuilles peut être inférieure à la température de l'air pendant la nuit et une partie de la matinée. Jordan & Smith (1994) ont rapporté des températures de feuilles jusqu'à 6 °C inférieures à la température de l'air pendant la nuit chez une espèce herbacée en milieu alpin. La rosée peut donc être fréquente à la surface des feuilles pendant ces moments de la journée.

Dans le cadre du gradient latitudinal, la température de surface foliaire a montré des écarts extrêmes journaliers avec la température de l'air de -2.1 °C à -4.5 °C pour les feuilles de soleil et de -0.4 °C à -1.6 °C pour les feuilles d'ombre, pendant la nuit selon les sites (Figure 31.A). Le matin, c'est-à-dire du lever du soleil jusqu'à midi (UTC+2), ces écarts étaient de -1.2 °C à -3.2 °C pour les feuilles de soleil et -0.5 °C à -1.8 °C pour les feuilles d'ombre (Figure 31.B). On peut donc observer que les feuilles peuvent présenter une dépression de température de surface importante par rapport à la température de l'air et que cette dépression est plus importante la nuit que le matin et pour les feuilles de soleil que pour les feuilles d'ombre. Par ailleurs, on n'observe pas de profil latitudinal et la dépression de température de la surface des feuilles est à peu près similaire entre les sites le long du gradient.

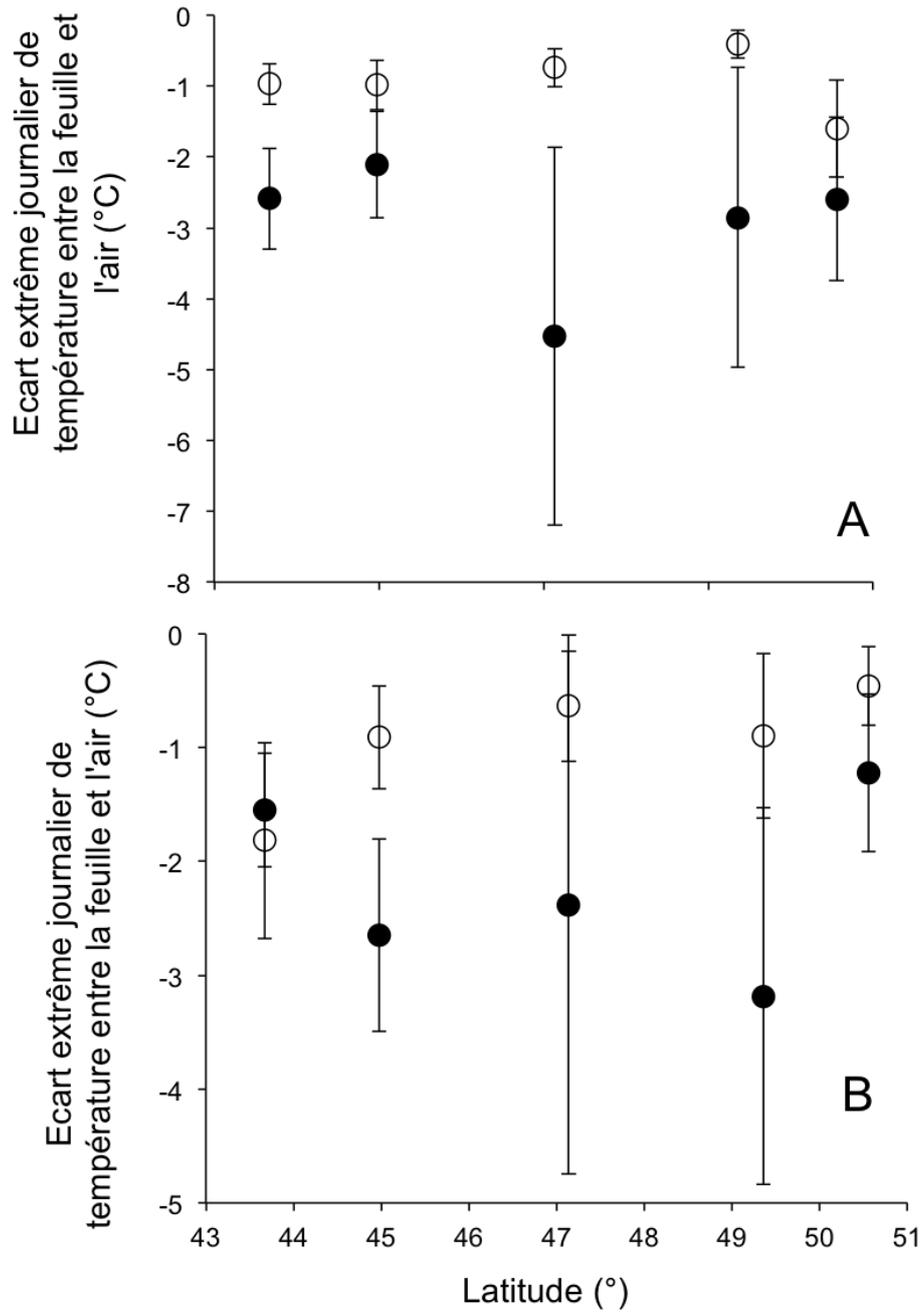


Figure 31. Moyenne ( $\pm$ sd) journalière de la dépression maximale de la température de surface de feuille par rapport à la température de l'air pour les feuilles de soleil (cercles noirs) et les feuilles d'ombre (cercles blancs) pendant la nuit (A) et le matin, c'est-à-dire entre le lever du soleil et midi (UTC+2) (B) le long du gradient latitudinal. L'écart de température a été calculé à partir de la température de l'air ambiant à l'extérieur de la canopée et à partir de la température de l'air au sein de la canopée pour les feuilles de soleil et les feuilles d'ombre, respectivement.

Afin d'évaluer directement la probabilité de rosée le long du gradient latitudinal, j'ai calculé la température du point de rosée pour chaque site et chaque instant sur toute la saison à partir de la formule suivante :

$$T_d = \frac{c \ln\left(\frac{e_a}{a}\right)}{b - \ln\left(\frac{e_a}{a}\right)}$$

Avec trois constantes  $a = 0.611$  kPa,  $b = 17.502$  et  $c = 240.97$  °C ;  $e_a$  la pression de vapeur de l'air ambiant (Campbell & Norman 1998). La pression de vapeur de l'air ambiant ( $e_a$ ) peut être calculée à partir de la formule suivante :

$$e_a = h_r e_s(T_{air})$$

Avec  $h_r$  l'humidité relative de l'air ambiant et  $e_s$  la pression de vapeur saturante à la température de l'air ambiant ( $T_{air}$ ).  $e_s$  peut être calculé à partir de la formule suivante :

$$e_s(T_{air}) = a \exp\left(\frac{b T_{air}}{T_{air} + c}\right)$$

Avec les trois constantes  $a = 0.611$  kPa,  $b = 17.502$  et  $c = 240.97$  °C ;  $T_{air}$  la température de l'air ambiant. Enfin la température du point de rosée a pu être calculée comme suit :

$$T_d = \frac{c \ln\left(\frac{h_r a \exp\left(\frac{b T_{air}}{T_{air} + c}\right) T_{air}}{a}\right)}{b - \ln\left(\frac{h_r a \exp\left(\frac{b T_{air}}{T_{air} + c}\right) T_{air}}{a}\right)}$$

Contrairement à la relation de la température de la feuille à la température de l'air, la relation de la température de la feuille à la température du point de rosée présente un profil latitudinal (Figure 32). Comme précédemment, les feuilles peuvent présenter une dépression de température de surface importante par rapport à la température de rosée et que cette dépression est plus importante la nuit que le matin et pour les feuilles de soleil que pour les feuilles d'ombre. La nuit comme le matin, les feuilles des 2 sites les plus au sud (i.e. Gotheron et Marsillargues) ne présentent que rarement des écarts extrêmes de température négatifs avec la température du point de rosée.

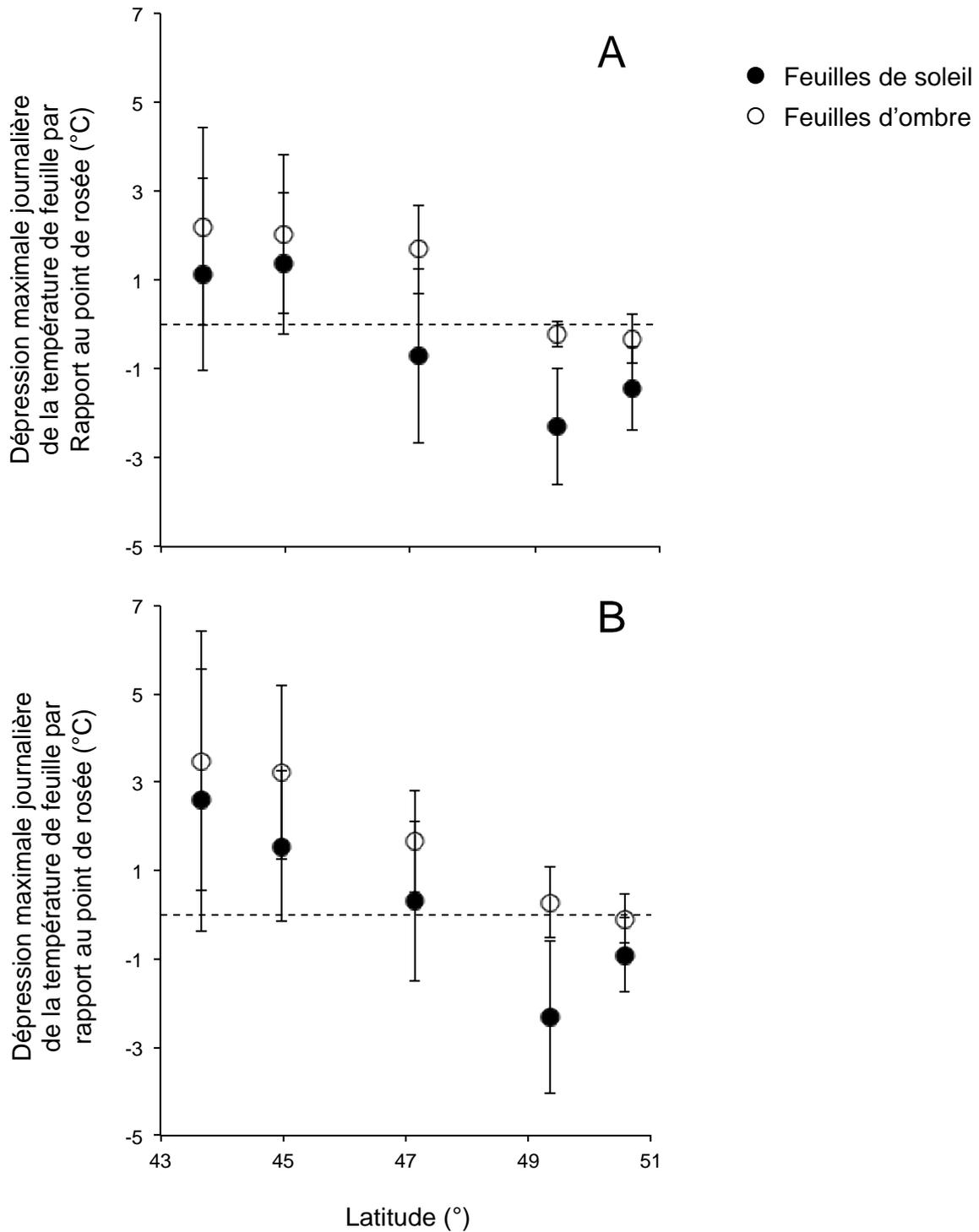


Figure 32. Moyenne ( $\pm$  sd) journalière de la dépression maximale de la température de feuille par rapport à la température de rosée pour les feuilles de soleil (cercles noirs) et les feuilles d'ombre (cercles blancs) pendant la nuit (A) et le matin, c'est-à-dire en le lever du soleil et midi (UTC+2) (B) le long du gradient latitudinal. La ligne en pointillés indique une dépression maximale nulle.

De plus, la fréquence journalière des températures de surface de feuille inférieures à la température de rosée est proche de zéro pour les sites les plus au sud et augmente pour les sites situés au nord du gradient jusqu'à 29 % pour les feuilles d'ombre et 53 % pour les feuilles de soleil à Gembloux pendant la nuit (Figure 33). Le matin, elle est également proche de zéro pour les sites les plus au sud et atteint 17 % et 31 % pour les feuilles d'ombre et les feuilles de soleil, respectivement, à Gembloux (Figure 33). Cela signifie donc bien que la température de surface des feuilles descend de manière relativement moins fréquente en dessous de la température de rosée dans le sud du gradient latitudinal et pour les feuilles d'ombre.

Cette différence entre feuilles de soleil et feuilles d'ombre est due au fait que les feuilles d'ombre sont situées au sein de la canopée et exposées à un rayonnement infrarouge plus important de leur environnement proche. Au contraire, les feuilles de soleil perdent davantage de chaleur vers l'atmosphère dont la température effective est plus faible (*cf.* Discussion générale : 1.1.1.1.Couverture nuageuse). En conséquence, la probabilité d'observer de la rosée à la surface des feuilles est maximale pour les feuilles de soleil au nord de notre gradient latitudinal.

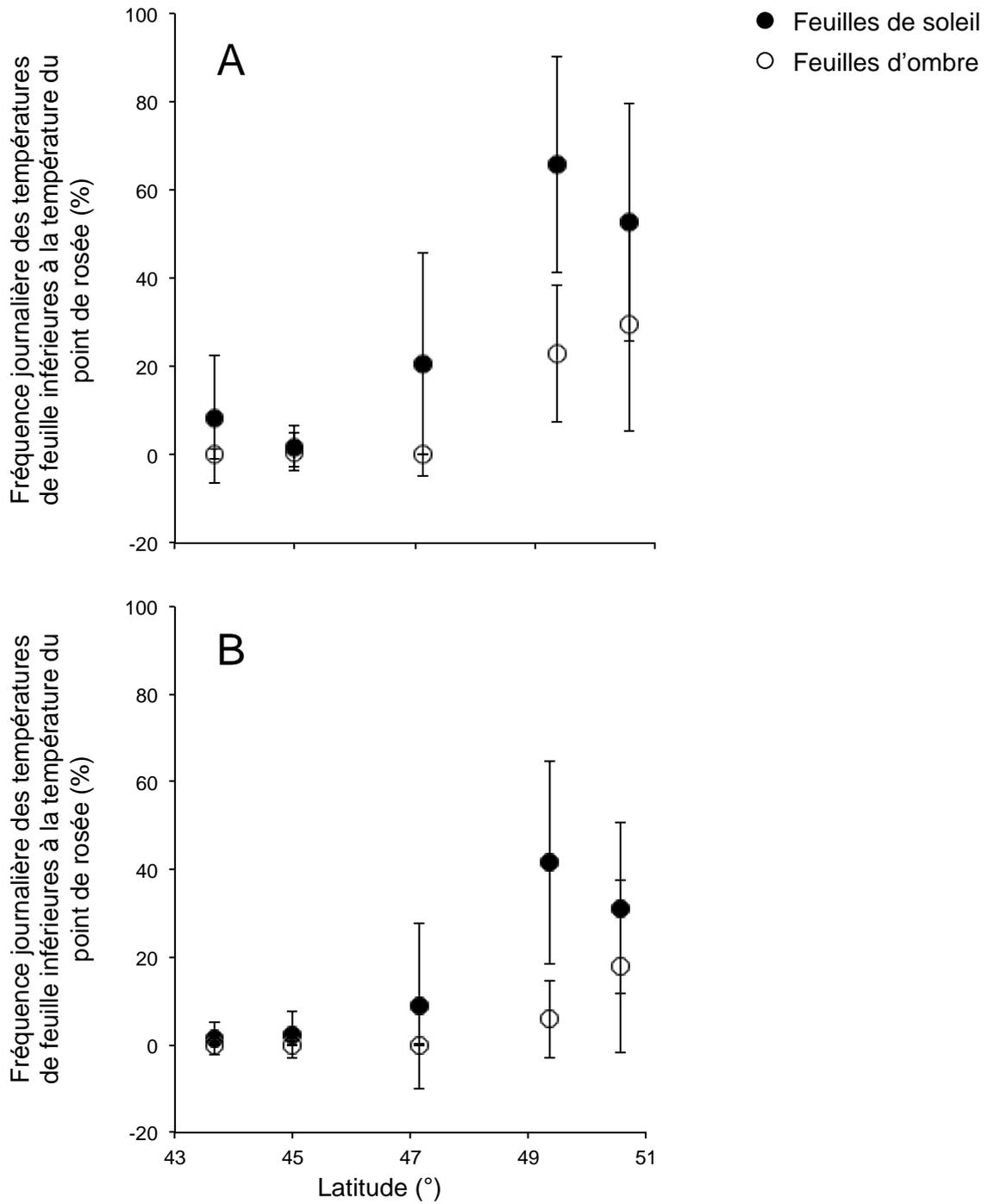


Figure 33. Moyenne journalière de la fréquence des températures de feuilles inférieures à la température de rosée pour les feuilles de soleil (cercles noirs) et les feuilles d'ombre (cercles blancs) pendant la nuit (A) et le matin, c'est-à-dire entre le lever du soleil et midi (UTC+2) (B) le long du gradient latitudinal.

La rosée présente une grande importance en écologie et en agronomie. Malgré les faibles quantités d'eau qu'elle représente, elle peut constituer une source d'eau cruciale pour les plantes ayant subi un stress hydrique important (Agam & Berliner 2006 ; Goldsmith et al. 2012). Dans certaines régions arides, la rosée peut même constituer la principale source d'eau disponible pour la survie des plantes (Rosenberg 1974). La rosée peut également bénéficier aux cultures en diminuant le déficit de pression de vapeur à proximité immédiate des gouttelettes se condensant à la surface des feuilles, permettant ainsi l'ouverture des stomates, la régulation de la température de surface de la feuille et le maintien de la photosynthèse (Slatyer 1967 ; Agam & Berliner 2006).

Cependant, la rosée ne présente pas que des avantages pour les plantes. Une rosée importante peut diminuer voir supprimer l'évaporation à la surface de la feuille pour une durée déterminée, inhibant l'assimilation du CO<sub>2</sub> pour la photosynthèse et empêchant la plante de réguler sa température de surface (Rosenberg 1974 ; Smith & McClean 1989). Elle peut aussi favoriser l'établissement de certains pathogènes dont la présence peut modifier l'activité physiologique de la plante et par conséquent sa température de feuille. Par exemple, une grande diversité de champignons ne pourront pénétrer la plante par ses stomates que si ceux-ci sont recouverts d'eau (Pedro & Gillespie 1982a ; Morin et al. 1993). Certains pathogènes ont également besoin d'eau pour la division cellulaire. C'est pourquoi l'humectation, c'est-à-dire la durée pendant laquelle la surface des feuilles est couverte d'une fine pellicule d'eau, constitue une variable primordiale dans le contrôle des pathogènes des plantes cultivées (Agam & Berliner 2006).

Une fois l'environnement de la feuille caractérisé avec précision, un certain nombre de propriétés structurelles et architecturales qui leur sont propres vont influencer leur perception de cet environnement complexe. La structure des feuilles et l'architecture des plantes sont influencées par l'intensité du rayonnement auquel elles sont soumises pendant leur développement (Gutschick 1999). Ainsi, les feuilles exposées directement au rayonnement présentent davantage de caractères adaptatifs aux conditions extrêmes que les feuilles à l'ombre (Masuch & Kettrup 1989 ; Lee et al. 1990 ; Kürschner 1997 ; Rocas et al. 1997).

## 1.2. Facteurs propres à la feuille

### 1.2.1. Propriétés optiques de la feuille

Les propriétés optiques des plantes caractérisent leur composition biochimique et leur capacité à maximiser l'utilisation du spectre de lumière visible (Gould 2004 ; Noda et al. 2013). Elles sont liées à l'activité physiologique des plantes et influencent directement leur performance, dont la photosynthèse (Lee & Graham 1986 ; Lee et al. 1990 ; Terashima et al. 2009 ; Noda et al. 2013). Elles ont également un impact sur la température de surface des feuilles (Smith & McClean 1989; Smith et al. 1997; Nobel 1999 ; Turunen et al. 1999 ; Riederer 2006).

#### *1.2.1.1. Absorbance*

##### 1.2.1.1.1. Interception du rayonnement à la surface d'une feuille

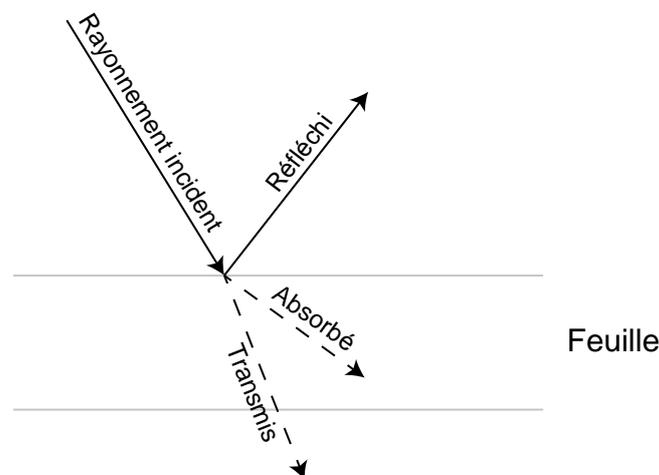
Lorsque le rayonnement solaire atteint la surface d'une feuille, une partie de celui-ci est réfléchi, une autre est transmise au travers de la feuille et enfin une dernière partie est absorbée par les pigments photosynthétiques de la feuille (Figure 34). C'est cette dernière partie du rayonnement qui permet l'excitation des pigments photosynthétiques et le déclenchement de la réaction photochimique à la base de la photosynthèse. L'absorbance définit donc la capacité de la feuille à absorber le rayonnement incident à une longueur d'onde donnée (Campbell & Norman 1998) et c'est une propriété primordiale pour la photosynthèse. J'ai donc réalisé des mesures d'absorbance au sein de chaque site pour étudier le bilan thermique de la feuille en complément des mesures de température et de conductance. L'objectif était de déterminer la variabilité de l'absorbance le long du gradient latitudinal afin de mettre en évidence une éventuelle plasticité de la feuille lui permettant de compenser par exemple des différences d'ensoleillement ou de température.

Figure 34. Représentation schématique de l'interception du rayonnement lumineux à la surface d'une feuille.

#### 1.2.1.1.2. Dispositif expérimental pour la mesure de l'absorbance

L'absorbance est mesurée à l'aide d'un spectroradiomètre. Cet appareil décompose la lumière blanche polychromatique en longueurs d'onde individuelles et analyse l'intensité lumineuse transmise à chacune de ces longueurs d'onde. En interposant une feuille de pommier sur le trajet du rayon lumineux, la lumière transmise diminuera pour les longueurs d'ondes absorbées et réfléchies par la feuille. Une mesure complémentaire de la réflectance de la feuille permet d'obtenir son spectre d'absorption caractéristique (Figure 35).

Sur chaque site, j'ai échantillonné 28 feuilles selon leur exposition au rayonnement et le côté du rang dans lequel elles se trouvaient (i.e. 7 feuilles de soleil du côté est du rang, 7 feuilles de soleil du côté ouest du rang, 7 feuilles d'ombre du côté est du rang et 7 feuilles d'ombre du côté ouest du rang au sein de chaque site). Les mesures ont été effectuées en laboratoire quelques minutes après l'échantillonnage pour éviter que la qualité des tissus de la feuille et leurs propriétés optiques ne se dégradent. Un spectroradiomètre équipé d'une sphère intégrante (LiCor, LI-1800, Inc., Lincoln, Nebraska, USA) et d'un capteur optique (TriOS GmbH, miniSPEC, Oldenbourg, Allemagne) a permis la mesure de la réflectance et de la transmittance et le calcul de l'absorbance des feuilles de pommier échantillonnées sur le terrain sur tout le spectre visible (i.e. 400 nm à 800 nm) et sur une partie du proche infrarouge (i.e. 800 nm à 900 nm). Ainsi, j'ai obtenu le spectre d'absorbance caractéristique d'une



feuille sur un intervalle de longueur d'onde de 400 nm à 900 nm pour chacune des 28 feuilles échantillonnées au sein de chaque site (Figure 35). Il s'agit du spectre d'absorption

caractéristique des pigments photosynthétiques de la feuille qui absorbent dans le bleu pour le carotène et dans le bleu et le rouge pour la chlorophylle a et b.

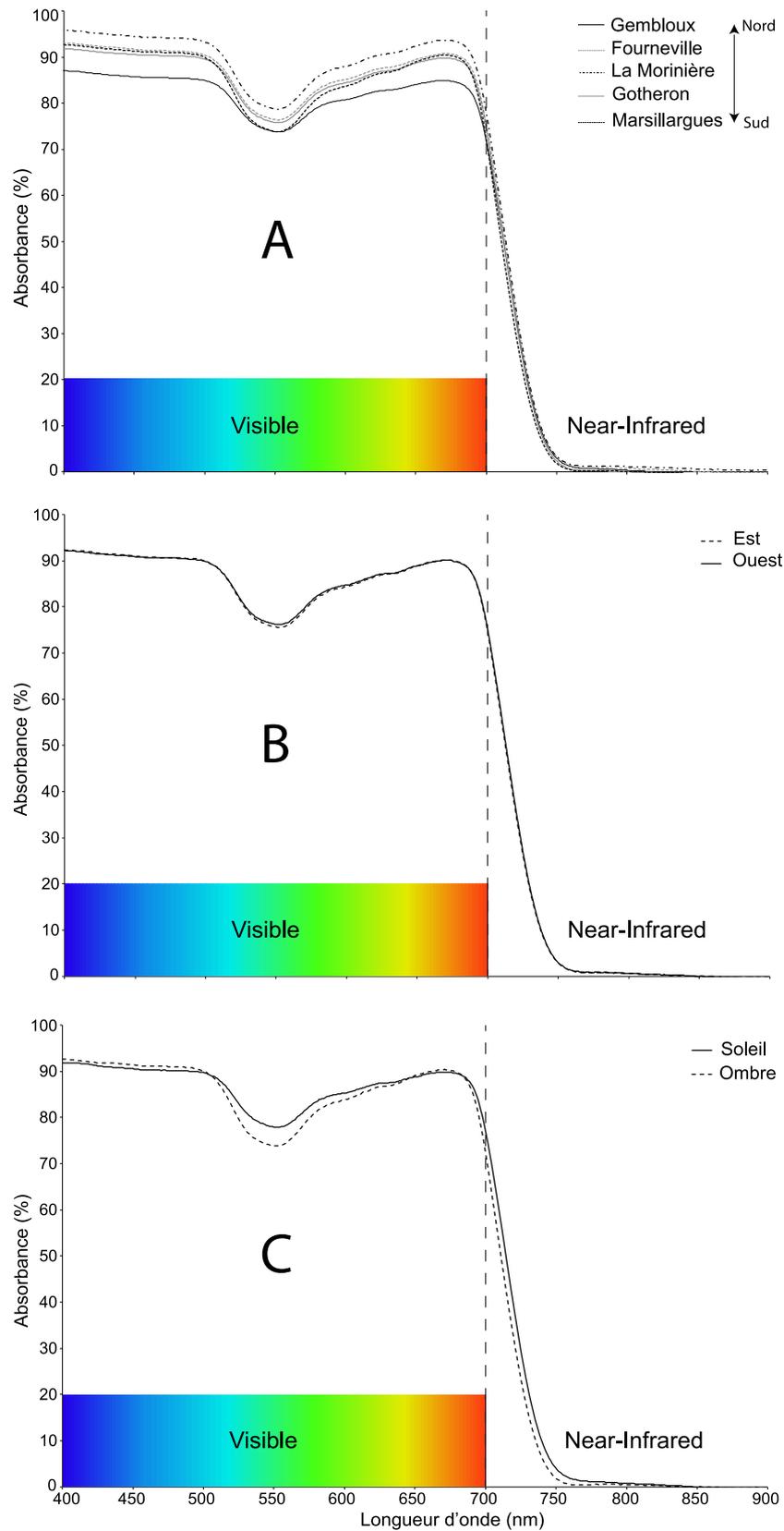


Figure 35. Spectre d'absorption caractéristique des feuilles du pommier *Malus domestica* dans le domaine visible et proche infra-rouge (i.e. 400 nm à 900 nm) par site (A), selon le côté du rang où se trouve la feuille dans le verger (B) et en fonction de l'exposition au rayonnement (C).

#### 1.2.1.1.3. Profil latitudinal de l'absorbance des feuilles du pommier *Malus domestica*

J'ai procédé à une Analyse en Composante Principale (ACP) sur les 500 longueurs d'onde auxquelles l'absorbance a été mesurée (i.e. 400 nm à 900 nm) avec la fonction « PCA » du package « FactoMineR ». L'ACP est une méthode statistique descriptive multidimensionnelle permettant de traiter simultanément un grand nombre de variables quantitatives. Elle permet de passer d'une représentation des données dans un espace à  $n$  dimensions (ici les 500 longueurs d'onde mesurées) à une représentation dans un espace de dimension réduite, idéalement dans un plan, c'est-à-dire dans un espace à 2 dimensions. L'analogie la plus simple consiste à penser à un photographe cherchant le meilleur angle de vue pour transcrire en deux dimensions une scène observée en trois dimensions. Dans mon cas, l'espace de représentation des données comporte plus de dimensions (i.e. 500) mais l'ACP se charge de faire le même travail que le photographe, c'est-à-dire de chercher le plus petit nombre de dimensions permettant de décrire le plus fidèlement et le plus simplement possible les données.

L'ACP a permis de passer d'un espace à 500 dimensions à un espace à deux dimensions permettant d'expliquer plus de 90 % de la variabilité du jeu de données (figure 8). Dans le but de déterminer si les modalités de chaque variable explicative (i.e. type de feuille, côté du rang et latitude) sont significativement différentes les unes des autres, j'ai tracé les ellipses de confiance à l'aide de la fonction « plotellipses » du package « FactoMineR ». « Plotellipses » permet de tracer les ellipses de confiance des différentes modalités de chaque variable explicative (Figure 36). Lorsque les ellipses de confiance de deux modalités d'une même variable se chevauchent, il n'y a pas de différences significatives entre les modalités concernées. Au contraire, il y a une différence significative si celles-ci ne se chevauchent pas.

Au regard des ellipses de confiance, l'absorbance présente des différences significatives selon le type de feuille considérée (i.e. soleil vs. ombre) et selon la latitude pour deux des sites étudiés (Figure 36). En effet, les sites de Gembloux (i.e. 50.56 ° de latitude) et de La Morinière (i.e. 47.14 ° de latitude) présentent une différence significative par rapport aux autres sites. En revanche, l'absorbance ne présente pas de différence significative selon le côté du rang où se trouve la feuille (i.e. est vs. ouest).

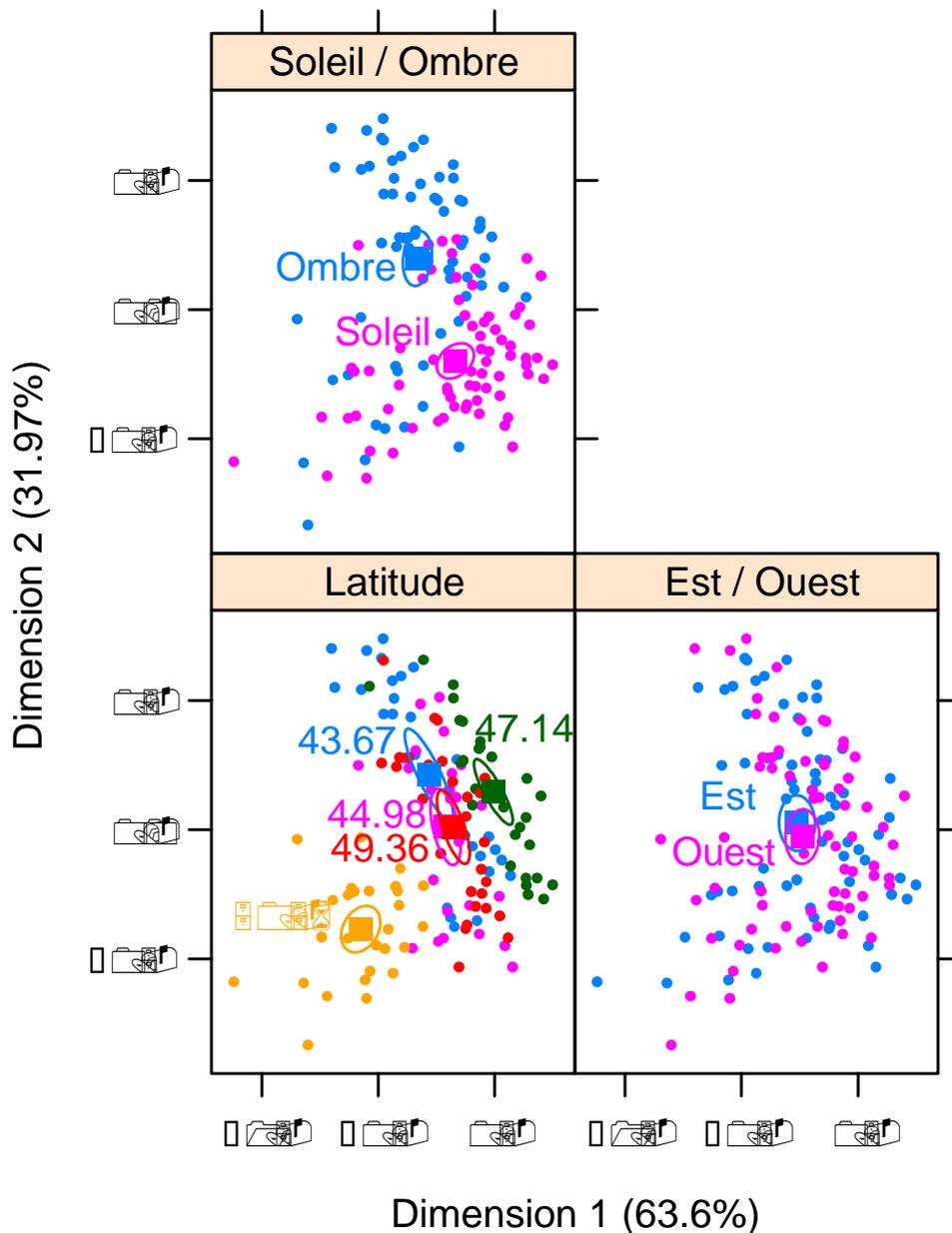


Figure 36. Analyse en Composante Principale (ACP) de l'absorbance des feuilles du pommier *Malus domestica* en fonction de la latitude, du côté du rang dans le verger, et de l'exposition au rayonnement. Les ellipses de confiance indiquent une différence significative entre les niveaux d'un facteur lorsqu'elles ne se recouvrent pas.

Une analyse de variance multivariée (MANOVA) sur les 2 dimensions sélectionnées par l'ACP a montré que le côté du rang sur lequel se trouve la feuille n'a pas d'effet significatif sur l'absorbance (MANOVA, F-value = 1.120,  $P > 0.05$ ) mais que celle-ci varie significativement selon la latitude (MANOVA, F-value = 32.060,  $P < 0.0001$ ) et le type de feuille (MANOVA, F-value = 62.919,  $P < 0.0001$ ).

Bien que l'absorbance varie significativement avec la latitude, aucune tendance n'apparaît entre les sites (Figure 37.A). L'absorbance moyenne est la plus importante à La Morinière (i.e. le site situé au milieu du gradient latitudinal), la plus faible à Gembloux (i.e. le site le plus au nord) et est à une valeur intermédiaire à peu près équivalente au sein des trois autres sites. Le côté du rang ne joue aucun rôle dans la détermination de l'absorbance. Les spectres d'absorption moyens sont tout à fait superposés (Figure 37.B) et l'absorbance moyenne des feuilles de chaque côté du rang est identique (Figure 37.B). En revanche, l'exposition de la feuille a montré un effet significatif sur l'absorbance (Figure 36). L'absorbance moyenne des feuilles exposées directement au rayonnement est plus importante que celle des feuilles situées au sein de la canopée, à l'abri du rayonnement (Figure 37.C). Les feuilles de soleil absorbent ainsi en moyenne 55.7 % du rayonnement, contre 54.6 % pour les feuilles d'ombre. Il ne s'agit donc que d'une différence substantielle de 1.1 % entre les deux types de feuille.

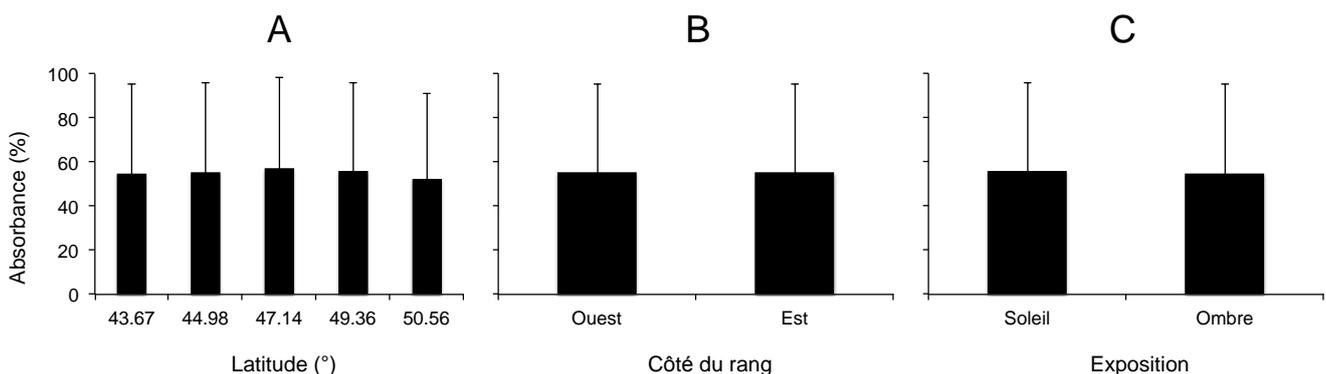


Figure 37. Absorbance moyenne ( $\pm$  sd) des feuilles du pommier *Malus domestica* dans le domaine visible et proche infra-rouge (i.e. 400 nm à 900 nm) selon la latitude (A), le côté du rang sur lequel se trouve la feuille (B) et l'exposition au rayonnement (C).

L'absorbance moyenne plus importante des feuilles de soleil provient principalement d'une plus grande capacité à absorber le rayonnement autour de 550 nm (Figure 37.C). Sur cette longueur d'onde, les feuilles de soleil absorbent 77.9 % du rayonnement contre 73.9 % pour les feuilles d'ombre. Elles présentent donc une différence d'absorption de 4 % à 550 nm. Il s'agit de la longueur d'onde à laquelle l'absorption de l'anthocyanine est maximale (Gould 2004). L'anthocyanine est un pigment dérivé des flavonoïdes présent notamment dans/sous l'épiderme supérieur des feuilles (Chalker-Scott 1999). Sa synthèse peut-être

induite par des facteurs environnementaux, notamment par un haut niveau de rayonnement potentiellement dommageable pour la plante.

Lorsque la plante reçoit un haut niveau de rayonnement, le rendement de la photosynthèse diminue. On parle alors de photo-inhibition (Gould 2004). Des réactions oxydatives peuvent également se produire (i.e. photo-oxydation), menant à l'apparition de radicaux libres de l'oxygène. Ceux-ci peuvent endommager la membrane des thylakoïdes, l'ADN et dénaturer des protéines impliquées dans le transport d'électrons pour la photosynthèse (Gould 2004). L'anthocyanine joue un rôle de photo-protection pour la feuille en absorbant l'excès de photons. Ce pigment empêche ainsi les réactions d'oxydation et l'apparition de radicaux libres et assure l'intégrité de l'appareil photosynthétique et de la plante (Schalker-Scott 1999 ; Gould 2004). L'anthocyanine peut également être synthétisée sous l'effet d'un rayonnement UV-B et protéger la plante de dommages pouvant être causés à l'ADN. Cependant, ce rôle fait débat dans la communauté scientifique (Schalker-Scott 1999 ; Gould 2004).

En conclusion, l'absorbance des feuilles présente des différences sur certains sites, sans montrer de tendance générale le long du gradient latitudinal climatique. Au sein de chaque site, les feuilles exposées directement au rayonnement présentent une absorbance plus importante mais qui n'est pas liée aux pigments chlorophylliens impliqués dans la photosynthèse. Cette absorbance accrue est due à des pigments protégeant la feuille de la photo-inhibition et de la photo-oxydation. Elle permet donc tout de même indirectement à la feuille de maintenir son activité photosynthétique à un niveau optimal. Cependant, l'anthocyanine présente un coût pour la plante lors de sa synthèse et lors de sa dégradation, mais également par sa capacité à absorber la lumière bleue et à réfléchir la lumière rouge. Elle interfère ainsi avec les pigments chlorophylliens qui absorbent en très grande majorité dans le bleu et le rouge (Chalker-Scott 1999).

#### *1.2.1.2. Cuticule*

La cuticule est un film translucide composé de polymères de lipides et de cires solubles localisé entre la plante et son environnement ambiant (Riederer 2008). Elle est présente sur la face externe des cellules de l'épiderme des parties aériennes des plantes. Il ne s'agit pas d'une couche de cellules mais d'une membrane externe continue (Riederer 2008).

La cuticule tient plusieurs rôles essentiels pour la plante (Riederer 2008). Sa fonction première est d'offrir une barrière imperméable contre les pertes d'eau des tissus de la plante (Jeffree 2008). La face externe de la cuticule est recouverte d'une cire épicuticulaire qui

confère des propriétés hydrophobes à la plante (Jeffree 2008) et conserve sa surface propre et sèche (Jeffree 2008). La cuticule confère également à la feuille une protection contre le rayonnement. L'intensité du rayonnement intercepté par la feuille et l'humidité ambiante influencent l'aspect cireux de la surface de la plante (Richardson et al. 2005 ; Riederer 2008) qui lui permet d'atténuer le rayonnement de courte longueur d'onde (Jeffree 2008).

La cuticule joue donc un rôle important dans la réponse physiologique de la plante à son environnement ambiant. En effet, l'état hydrique de la plante est un facteur limitant dans sa capacité à réaliser les échanges gazeux nécessaires à la photosynthèse et dans le contrôle de sa transpiration pour la régulation de sa température de surface. Par ailleurs, elle participe également à conserver l'intégrité de ses tissus et de son appareil photosynthétique dans son rôle de protection contre le rayonnement.

#### 1.2.1.2.1. Régulation des échanges d'eau avec l'environnement

La cuticule constitue avec les stomates l'une des adaptations physiologiques à la colonisation du milieu terrestre et de son atmosphère relativement sèche par les plantes (Riederer 2008). La faible perméabilité à l'eau de la cuticule permet à la feuille d'ajuster l'ouverture de ses stomates pour contrôler ses pertes d'eau et réguler sa température de surface. En effet, pour que le contrôle des pertes d'eau de la plante par les stomates soit efficace, les pertes d'eau au travers de la cuticule doivent être inférieures aux pertes d'eau résiduelles au travers des stomates lorsque ceux-ci sont fermés.

La perméabilité à l'eau de la cuticule est plus importante chez les espèces à feuilles caduques que chez les espèces à feuilles persistantes. (Kirsch et al. 1997 ; Gratani & Bombelli 2000). De plus, la résistance aux échanges d'eau est d'autant plus importante que la turgescence de la feuille (Riederer 2008) et l'humidité de l'air diminuent (Schreiber et al. 2001). L'épaisseur de la cuticule n'a pas d'effet sur sa perméabilité à l'eau et les cuticules les plus fines sont souvent celles qui opposent le plus de résistance aux échanges d'eau (Becker & Fock 1986; Riederer & Schreiber 1995; Riederer & Schreiber 2001; Schreiber & Kerstiens 2006 ; Riederer 2008).

#### 1.2.1.2.2. Propriétés hydrophobes

La surface des feuilles de nombreuses espèces possède des propriétés hydrophobes empêchant la formation d'une pellicule d'eau, après une pluie par exemple (Smith & McClean 1989 ; Brewer & Smith 1995 ; Ishibashi & Terashima 1995 ; Brewer and Smith 1997 ; Riederer 2008). Cette propriété est particulièrement importante tôt le matin lorsque la

rosée se forme à la surface des feuilles. En effet, l'apparition de la rosée coïncide avec l'ouverture des stomates et peut provoquer l'inhibition de la photosynthèse (Smith & McClean 1989 ; cf. Discussion générale : 1.1.2.2. L'eau).

Les propriétés hydrophobes de la cuticule permettent également à la feuille de nettoyer sa surface de la poussière et des particules aérosols qui peuvent s'y trouver. Les gouttelettes d'eau, lorsqu'elles sont évacuées, nettoient sur leur chemin la surface de la feuille. On parle d'effet Lotus (Wagner et al. 2003 ; Otten and Herminghaus 2004 ; Jeffree 2008). Le maintien d'une surface propre et sèche est primordial pour la feuille puisque cela lui permet d'intercepter un maximum de rayonnement sur toute sa surface. En effet, la présence de particules entre le rayonnement incident et les pigments photosynthétiques peut potentiellement diminuer le rendement photosynthétique de la feuille et altérer le bilan carbone de la plante. En conséquence, la capacité de la feuille à conserver une surface propre peut être importante pour la photosynthèse selon le milieu dans lequel se trouve la plante et les risques qu'ont ses organes photosynthétiques de se retrouver cachés d'une source d'énergie cruciale pour ces organismes autotrophes.

D'un point de vue microclimatique, la capacité de la feuille à nettoyer sa surface de la poussière et des particules aérosols peut lui permettre de contrôler plus efficacement sa température de surface. Tout objet présent à la surface de la feuille crée des points de frictions avec l'air ambiant et augmente l'épaisseur de la couche limite. Puisque l'épaisseur de la couche limite augmente la résistance de la feuille aux pertes de chaleur, il est possible que la présence de corps étranger sur la surface de la feuille en augmente la température. Ce phénomène peut être à considérer pour les feuilles de soleil qui sont exposées à un fort rayonnement et sujettes aux dépôts de poussière et de particules puisqu'exposées à l'environnement ambiant, en périphérie de la canopée.

#### 1.2.1.2.3. Cuticule brillante ou argentée – Capacités de réflexion du rayonnement

La disponibilité du rayonnement dans le domaine visible (i.e. 400 nm 800 nm) constitue l'un des principaux facteurs contrôlant la colonisation de l'environnement terrestre par les plantes (Riederer 2008). Cependant, un excès de rayonnement peut causer des dommages à l'appareil photosynthétique de la feuille. Ainsi, de nombreuses espèces atteignent des niveaux de rayonnement saturants avant même que le soleil ne soit à son zénith et que le rayonnement ne soit maximal. Les pressions de sélection ont donc poussé les feuilles à développer une cuticule permettant de réfléchir le rayonnement. Une couche dense

de cristaux de cire épicuticulaires augmente la dispersion et la réflexion et rendent tolérable l'intensité du rayonnement qui atteint les tissus photosynthétiques au sein de la feuille. La surface des feuilles est également frappée par un rayonnement UV (280 nm – 400 nm) qui peut aussi endommager l'appareil photosynthétique de la plante. La cuticule, et souvent la couche externe de cellules de l'épiderme et ses vacuoles, filtrent le rayonnement UV et protègent les tissus internes de la feuille (Riederer 2006).

Par son action sur le rayonnement, la cuticule permet aux feuilles de réduire leur température de surface (Smith & McClean 1989 ; Smith et al. 1997 ; Turunen et al. 1999). Certaines plantes possèdent des feuilles dont la cuticule présente un aspect brillant qui peut augmenter jusqu'à 3 fois la part du rayonnement réfléchi (Nobel 1999). La proportion de rayonnement absorbé par ces feuilles est donc réduite avec d'importantes conséquences pour la transpiration, la température de surface et la photosynthèse. Ainsi, une réduction de l'absorbance de 10 % peut diminuer la température de feuille de 11 °C (Nobel 1999). Les conséquences pour la transpiration et la photosynthèse peuvent être particulièrement importantes pour les plantes des milieux désertiques et chauds. La cuticule permet également d'éviter la photo-inhibition et d'augmenter l'efficacité de l'utilisation de l'eau (Smith & McClean 1989 ; Smith et al. 1997 ; Turunen et al. 1999).

#### 1.2.1.3. Pubescence

De nombreuses espèces présentent des poils à la surface de leurs feuilles. Ces poils ont de nombreuses fonctions (Haworth & McElwain 2008).

Les espèces du genre *Encelia* se développant en milieux désertiques présentent des trichomes contrairement aux espèces des milieux offrant une température moyenne de l'air plus faible qui en sont dépourvus. La présence de trichomes peut aussi varier au cours des saisons chez certaines espèces (Nobel 1999). Les feuilles de l'arbuste *Encelia farinosa* produites pendant la période sèche et chaude présentent une pubescence plus importante qui leur confère une réflectance pour les courtes longueurs d'onde 20 % supérieure par rapport aux feuilles produites pendant la période froide et humide. En conséquence, la température de surface des feuilles de *Encelia farinosa* diminue de 5 °C et leur activité photosynthétique augmente de 10 % à 60 % pendant la période chaude et sèche, en comparaison d'un niveau constant de pubescence pendant toute l'année. Ceci suggère que la fonction écologique des trichomes est de réfléchir le rayonnement pour diminuer la température de la feuille et les risques de photo-inhibition (Ehleringer et al. 1976 ; Ehleringer & Bjorkman 1978 ; Ehleringer & Mooney 1978 ; Ehleringer 1981).

Les poils augmentent également l'épaisseur de la couche limite par leur simple présence, jusqu'à 1 mm chez certaines espèces. Ils augmentent ainsi la résistance de la couche limite pour la diffusion de vapeur d'eau bien que des échanges puissent avoir lieu à la surface des poils eux-mêmes (Nobel 1999). Chez *Encelia farinosa*, l'augmentation de la pubescence des feuilles pendant la saison chaude et sèche leur permet d'économiser leurs réserves d'eau en diminuant leur taux de transpiration de 23 % (Ehleringer & Mooney 1978). La pubescence, en augmentant l'épaisseur de la couche limite, permet d'accroître l'efficacité de l'utilisation de l'eau (Ehleringer et al. 1976 ; Ehleringer & Bjorkman 1978 ; Ehleringer and Mooney 1978 ; Ehleringer 1981).

La pubescence présente donc de nombreux avantages pour les plantes de milieux arides puisqu'elle permet aux feuilles d'augmenter leur réflectance, de diminuer les flux radiatifs atteignant leur surface et de conserver une température optimale, d'augmenter l'épaisseur de leur couche limite et de réduire leur transpiration et en conséquence de tous ces effets de maintenir leurs niveaux de photosynthèse malgré des conditions environnementales difficiles (Johnson 1975 ; Smith 1978 ; Ehleringer & Werk 1986). A l'inverse, chez certaines espèces, les adaptations micro-morphologiques servent à augmenter la température de surface de la feuille plutôt qu'à la diminuer. Par exemple, les trichomes transparents de *Salix polaris* permettent au rayonnement d'atteindre la surface de la feuille et offrent une résistance aux pertes de chaleur (Krog 1955).

Chez certaines espèces, le caractère hydrophobe des poils se trouvant à la surface des feuilles empêche la formation d'un film d'eau à l'apparition de la rosée ou pendant la pluie, ce qui constituerait une barrière aux échanges gazeux nécessaires à la réalisation de la photosynthèse (Smith & McClean 1989 ; Brewer & Smith 1994 ; Brewer & Smith 1997). Cependant, l'hydrophobicité des poils peut mener à la formation de petites gouttelettes qui vont agir comme autant de lentilles à la surface de la feuille et créer un pattern spatial de rayonnement très hétérogène (Smith et al. 1997). Le rayonnement peut ainsi varier à la surface d'une même feuille, allant de niveaux très bas avec l'absence de rayonnement direct jusqu'à des niveaux 20 fois supérieurs à l'exposition d'une feuille en plein soleil (Brewer et al. 1991). En conséquence, la température de surface de la feuille peut présenter une hétérogénéité plus importante.

Enfin, la présence de trichomes peut constituer une défense de la plante face aux herbivores. Il a ainsi été démontré que la présence de trichomes diminuait la performance des pucerons (Goundoudaki et al. 2003).

## 1.2.2. Propriétés architecturales de la feuille

### 1.2.2.1. Taille

Les feuilles à l'abri du rayonnement direct sont plus grandes que les feuilles se développant au soleil (Smith et al. 1997 ; Nobel 1999). Elles ont ainsi une surface 20 % à 80 % supérieure (Nobel 1999). En conditions similaires, les feuilles d'ombre ont une couche limite plus épaisse du fait de leur plus grande taille (Smith et al. 1997 ; Nobel 1999). Elles perdent moins de chaleur par convection, libre ou forcée, et ont une température plus élevée. Cela peut mener à de forts taux de transpiration puisque la concentration de vapeur d'eau dépend de manière exponentielle de la température. Les feuilles de grande taille ont ainsi une température de surface plus éloignée de la température de l'air du fait de la convection moins importante à laquelle elles sont soumises (Sanchez et al. 2014).

### 1.2.2.2. Orientation

L'orientation des feuilles influence leur température de surface. Chez certaines plantes, la feuille suit la course du soleil pendant la journée. Le mécanisme permettant à la feuille de changer son orientation implique des changements de pression hydrostatique induit par l'absorption de lumière bleue par les récepteurs situés dans les veines de la feuille ou au niveau du pulvinus (renflement situé à la base du pétiole). L'ajustement de l'orientation des feuilles leur permet de réguler la quantité de rayonnement qu'elles reçoivent et par la même occasion leur température de surface. Ceci permet à la feuille d'atteindre des valeurs de température optimales pour la photosynthèse (Mooney & Ehleringer 1978). C'est le cas chez le coton, certaines espèces de *Malvaceae*, de nombreuses espèces de trèfle, et certaines plantes désertiques annuelles (Ehleringer & Forseth 1989). Ainsi, *Malvastrum rotundifolium* suit la course du soleil avec une précision de 20°.

### 1.2.2.3. Inclinaison

Chez certaines plantes, en particulier celles exposées à de forts niveaux de rayonnement de courte longueur d'onde (i.e. rayonnement UV), les feuilles ont une position proche de la verticale. C'est le cas du Saule, de nombreuses espèces d'Eucalyptus et de certains arbustes de milieux arides (désert, maquis, etc.) (Nobel 1999). L'absorption du rayonnement direct par une feuille dépend de son angle d'inclinaison. En revanche, la charge radiative totale est moins influencée par l'angle d'inclinaison de la feuille puisque le rayonnement diffus, réfléchi et infrarouge provient de toutes les directions (Nobel 1999).

Cependant, les feuilles verticales interceptent moins de rayonnement de courte longueur d'onde (UV) que les feuilles horizontales au moment de la journée où l'exposition est la plus forte et la température de l'air élevée. Ainsi, la position verticale des feuilles de *Espeletia grandiflora* (Asteraceae) et *Chusquea tessellata* (Poaceae) leur permet de réduire jusqu'à plus de 60 % la quantité de rayonnement qu'elles reçoivent (Sanchez et al. 2014).

La position verticale permet aux feuilles d'éviter d'atteindre des températures de surface et des taux de transpiration trop élevés (pour une conductance stomatique fixe) risquant de porter préjudice au statut hydrique de la plante. Cela leur permet aussi d'éviter des températures sub-optimales pour la photosynthèse. Par exemple, les feuilles de *Cercis canadensis* et *Erythrina berteroana* dont on force à adopter une position horizontale à midi voient leur température de surface augmenter de 2 °C à 6 °C (Gates 1980). L'ajustement de l'inclinaison permet également aux feuilles d'atténuer le stress relatif aux brusques et fréquentes augmentations du rayonnement du au passage intermittent de nuages (Sanchez et al. 2014). Enfin, de forts niveaux de rayonnement peuvent provoquer le flétrissement des feuilles, même lorsque les racines sont dans un sol saturé en eau (Young & Smith 1980). Or, les feuilles qui flétrissent ont tendance à être plus verticales (Nobel 1999). Cette position verticale peut leur permettre d'atténuer la quantité de rayonnement interceptée et donc en limiter l'impact. J'ai par ailleurs pu observer sur le terrain que les feuilles exposées directement au rayonnement présentaient une position plus verticale que les feuilles au sein de la canopée.

#### 1.2.2.4. *Forme*

Les feuilles ont des formes particulières qui vont influencer leur bilan thermique. Par exemple, certaines feuilles sont lobées, avec des protrusions arrondies ou pointues distinctes. C'est le cas des feuilles de l'érable. Le limbe de la feuille peut également être découpé de manière profonde et répétée. C'est le cas des feuilles du géranium. Plus la feuille est lobée ou découpée, moins la longueur de feuille dans la direction du vent va être importante. En conséquence, les feuilles lobées ou découpées ont une couche limite moins épaisse et présentent des échanges de chaleur par convection plus importants avec leur environnement en comparaison d'une feuille simple de même surface (Nobel 1999). Par exemple, le coefficient de convection de chaleur augmente avec la profondeur des dentelures sur le bord de la feuille comme c'est le cas pour les feuilles de pommier. Les feuilles de soleil sont souvent plus lobées que les feuilles d'ombre, ce qui leur permet de diminuer leur excès de

température avec la température de l'air en comparaison d'une feuille d'ombre soumise aux mêmes conditions. (Nobel 1999).

Dans les environnements extrêmes offrant de forts niveaux de rayonnement et limités en eau, les feuilles montrent une adaptation morphologique caractéristique avec une forme plus cylindrique (Smith et al. 1997). La réduction de la largeur de la feuille augmente la dissipation de chaleur par convection. De plus, quelle que soit l'orientation de la feuille, la courbure de sa surface augmente l'angle d'incidence du rayonnement direct et réfléchi et diminue par conséquent le rayonnement perçu (Jordan & Smith 1993 ; Smith & Brewer 1994). L'augmentation du volume de la feuille par rapport à sa surface diminue la vitesse de dessiccation de la feuille et lui confère une résistance mécanique plus importante contre le vent ou les herbivores.

### 1.3. Comment a-t-on pris en compte ces facteurs dans la thèse ?

Dans le cadre de notre étude, nous avons tenu compte de la plupart de ces facteurs pour en minimiser l'effet sur la température de surface de feuille et n'étudier que la variabilité de la réponse physiologique de la plante au gradient latitudinal de température de l'air.

Le choix de mener notre étude dans un système de culture contrôlé par l'Homme nous permet de nous affranchir jusqu'à un certain point de la variabilité de l'état hydrique des plantes, en comparaison bien entendu de plantes dites sauvages qui seraient soumises exclusivement aux aléas climatiques. Ce n'est pas totalement le cas comme on a pu le voir pour le site de Marsillargues qui présentait un stress hydrique avéré mais cela atténue tout de même les différences relatives à l'accès en eau entre les sites. De plus, les systèmes de culture mettent à disposition des arbres dont les propriétés architecturales sont réfléchies en vue d'un rendement optimal. Il est donc possible de conserver une certaine homogénéité du point de vue de l'architecture des arbres le long du gradient latitudinal. Ainsi, nous avons choisi d'étudier le microclimat d'arbre présentant une conduite en axe centrifuge. Ce type de conduite offre une répartition homogène de la ramification le long d'un axe principal et permet d'obtenir une diversité de conditions au sein d'une canopée relativement volumineuse. La conduite en axe centrifuge permet par ailleurs d'optimiser la pénétration de la lumière au sein de la canopée.

Nous ne disposons pas de mesures directes de la couverture nuageuse. Cependant, nous disposons de mesures de rayonnement global dont une valeur relativement faible peut potentiellement indiquer la présence de nuage. L'impact de la convection forcée peut être

vérifié puisque nous disposons sur chaque site de la vitesse du vent sur l'ensemble de la saison.

Nous avons également sélectionné des sites à une altitude relativement faible (i.e.  $104 \pm 71$  m) afin de ne pas ajouter un gradient altitudinal au gradient latitudinal. Deux variétés de pommiers ont été sélectionnées le long du gradient latitudinal. Le site de Fourneville était composé de vergers de Golden et les sites de Gembloux, La Morinière, Gotheron et Marsillargues de vergers d'Ariane en 2012. En 2013, les sites de Gembloux et Fourneville étaient composés de vergers de Golden et les sites de La Morinière, Gotheron et Marsillargues de vergers d'Ariane. Les différentes variétés présentent des adaptations correspondant à des conditions plus ou moins locales qui rendent impossible la sélection d'une seule variété le long du gradient latitudinal. Cependant, la restriction à deux variétés nous permet tout de même de limiter la variabilité des pommiers en termes de propriétés optiques et architecturales. Par ailleurs, les mesures de température de surface de feuille ont été réalisées sur des feuilles sélectionnées selon plusieurs facteurs afin de limiter la variabilité individuelle de la réponse physiologique propre à chaque feuille. Ainsi, les feuilles ont été sélectionnées selon leur orientation, leur inclinaison et leur taille. Par exemple, les feuilles échantillonnées avaient une taille de  $9.1 \pm 1$  cm en 2012 et de  $8.9 \pm 1.5$  cm en 2013.

#### 1.4. Modélisation biophysique : vers une approche intégrative du bilan thermique de la feuille

L'intérêt de la modélisation biophysique est de tester l'effet du changement climatique sur la réponse du microclimat foliaire aux conditions ambiantes et sur les mécanismes physiologiques de la plante. La modélisation biophysique du bilan thermique de la feuille peut également permettre d'acquérir une meilleure compréhension de l'impact des différentes pratiques agronomiques sur la physiologie du végétal et sur les organismes, bio-agresseurs et auxiliaire de culture que l'on retrouve dans les agroécosystèmes.

La thèse a permis d'acquérir un jeu de données de températures de surface de feuilles mesurées directement sur le terrain le long d'un gradient latitudinal de  $7^\circ$  avec une haute résolution temporelle (i.e. 10 min) et en continu pendant 4 mois (i.e. de juin à septembre) sur 2 années consécutives. Il s'agit d'un jeu de données remarquable dans l'étude du microclimat foliaire et de sa réponse au climat ambiant. Nous disposons également de nombreuses informations sur les feuilles dont la température a été mesurée. L'inclinaison, l'orientation et la taille ont été relevées lors de l'installation des stations micro-météorologiques et lors de l'ajustement des thermocouples, en début et en milieu de saison respectivement. Nous avons

également récupéré un grand nombre de données climatiques par le biais de Météo France. Ces données comprennent la température et l'humidité relative de l'air, le rayonnement global, la vitesse du vent et la pluviométrie. Nous disposons donc d'un jeu de données microclimatique et climatique robuste qui pourrait satisfaire une approche intégrative de modélisation biophysique.

Les modèles biophysiques permettent d'intégrer l'ensemble des facteurs environnementaux et des propriétés optiques et architecturales des feuilles évoqués jusqu'alors. Nous pourrions imaginer de modéliser le bilan thermique de la feuille de pommier le long du gradient latitudinal à partir de l'ensemble des informations recueillies pour le tester à l'aide des températures de surface de feuille mesurées. Dès lors que le modèle présenterait des résultats satisfaisants, il serait alors possible de prédire l'impact d'un changement climatique le long du gradient latitudinal en incluant les scénarios du changement climatique en entrée du modèle (Saudreau et al. 2013).

Par ailleurs, dans le cadre de l'ANR MicroCliMite de mon directeur de thèse, Sylvain Pincebourde (CR1, CNRS), les deux pommiers sur lesquels j'ai réalisé des mesures de température de surface feuille en 2012 et 2013 sur le site de La Morinière ont été digitalisés. C'est-à-dire que nous disposons de l'architecture de l'arbre qui comprend la position des différents embranchements et la position des feuilles dans les 3 dimensions de l'espace. L'architecture des pommiers est sensiblement similaire le long du gradient latitudinal et nous pourrions procéder à la modélisation biophysique du bilan thermique de la feuille sur l'ensemble d'une canopée dite « modèle » et répéter cette opération le long du gradient latitudinal. Ceci nous permettrait de reconstituer l'hétérogénéité des températures intra-canopée sur chaque site pour simuler l'effet d'un changement climatique (Figure 38).

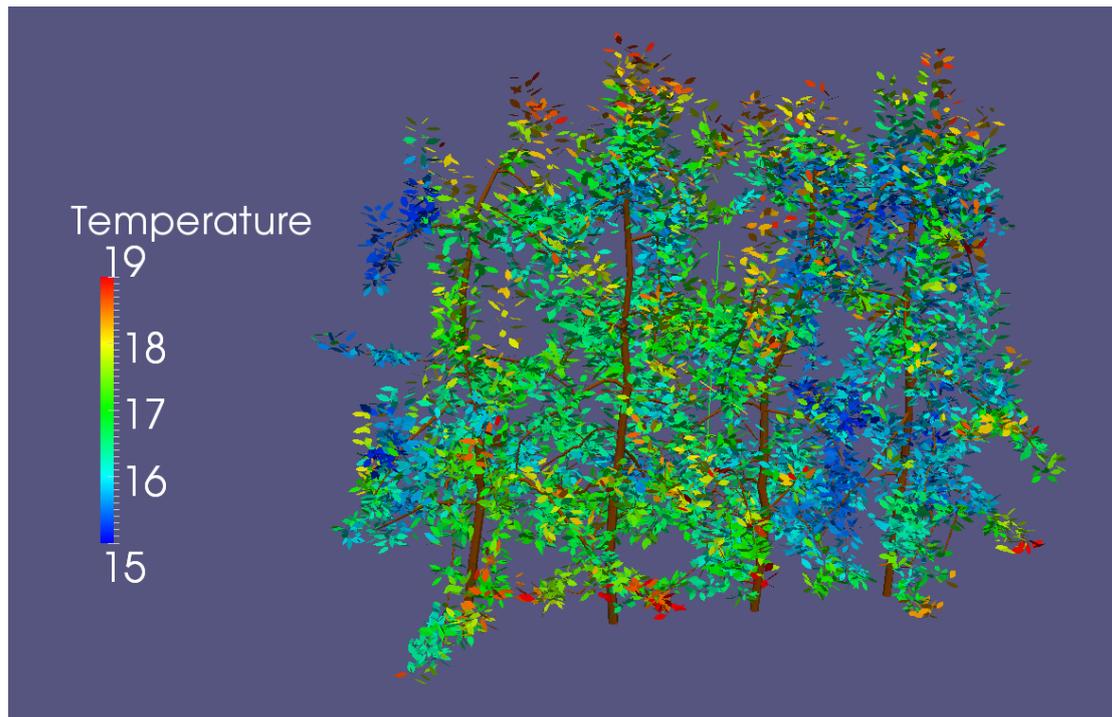


Figure 38. Modélisation de l'hétérogénéité thermique intra-canopée reconstituée le deux juin à 12h pour les quatre arbres digitalisés sur le site de La Morinière. Les deux arbres au centre sont les arbres sur lesquels les mesures de températures de feuilles ont été effectuées. L'hétérogénéité thermique a été reconstituée à partir de la position du soleil, du rayonnement global et diffus (rayonnement photosynthétiquement actif =  $356.76 \text{ W.m}^{-2}$ ; rayonnement proche infrarouge =  $396.24 \text{ W.m}^{-2}$ ), de la température de l'air ( $T_{\text{air}} = 14.7 \text{ °C}$ ), de la vitesse du vent (vitesse du vent =  $1.9 \text{ m.s}^{-1}$ ) et du rayonnement atmosphérique de grande longueur d'onde.

Enfin, nous disposons également de la microtopographie des feuilles de pommier qui ont été scannées dans le cadre d'une collaboration avec l'INRA de Clermont-Ferrand (Figure 39). Nous pourrions donc descendre jusqu'à l'échelle spatiale de la feuille pour en caractériser l'hétérogénéité le long du gradient latitudinal. Cependant, la robustesse de cette modélisation ne pourrait pas être vérifiée puisque nous ne disposons pas de mesures répétées de l'hétérogénéité thermique à l'échelle intra-feuille pour le pommier le long du gradient latitudinal.

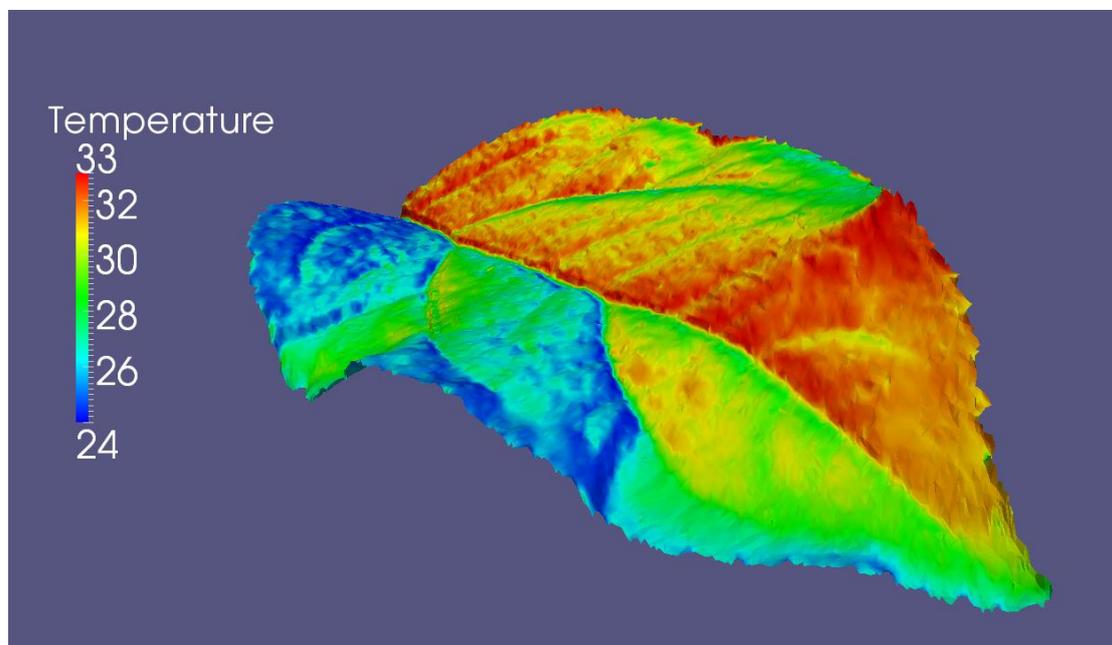


Figure 39. Modélisation de l'hétérogénéité thermique intra-feuille à partir de la microtopographie de la surface de la feuille, de la température de l'air ( $T_{\text{air}} = 25 \text{ }^{\circ}\text{C}$ ), du rayonnement global (Rayonnement photosynthétiquement actif et proche infrarouge =  $500 \text{ W}\cdot\text{m}^{-2}$ ), de la position du soleil (élévation =  $27 \text{ }^{\circ}$ ), de l'humidité relative (HR = 40 %) et de la vitesse du vent (vitesse du vent =  $0.4 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ ).

## 2. Relations multitrophiques plante-arthropodes

### 2.1. Résistance thermique des arthropodes à la surface des feuilles

De nombreuses espèces d'arthropodes vivant à la surface des feuilles sont contenues dans la couche limite du fait de leur petite taille (Woods 2013). C'est le cas par exemple du puceron vert non migrants *Aphis pomi* ( $\approx 1$  mm) qui est par conséquent soumis aux conditions rencontrées à la surface des feuilles et non aux conditions climatiques ambiantes. De ce fait, la résistance thermique du puceron vert est adaptée au microclimat de la feuille qui peut dévier significativement du climat ambiant. Afin d'explorer les conséquences du microclimat foliaire sur la résistance thermique de ces organismes, j'ai réalisé des mesures de température létale sur des populations de pucerons verts (*Aphis pomi*) échantillonnées sur le terrain le long du gradient latitudinal. L'objectif était de caractériser le profil de la résistance thermique des pucerons verts en latitude et de comparer ce profil aux gradients microclimatique et climatique dont nous possédons les données de température. Ceci afin des confirmer l'influence du microclimat foliaire sur la tolérance aux températures du puceron vert.

*Aphis pomi* appartient à l'ordre des hémiptères et à la famille des Aphididae. C'est un phytophage spécialiste du pommier domestique considéré comme ravageur de culture. Il occasionne des déformations des feuilles et des pousses conduisant à l'arrêt de leur croissance (Orts & Giraud 2006). Le puceron vert non-migrant hiverne à l'état d'œuf. Au printemps, les fondatrices produisent des individus aptères asexués ainsi que des individus ailés qui vont se disperser jusqu'à plusieurs dizaines de kilomètres pour déposer des œufs sur d'autres arbres (source INRA). C'est à cette période que le puceron non-migrant est le plus abondant. Les populations diminuent ensuite durant les fortes chaleurs puis augmentent de nouveau entre septembre et octobre avec l'apparition d'individus sexués qui vont produire des œufs pour l'année suivante (Orts & Giraud 2006).

#### 2.1.1. Echantillonnage de populations d'arthropodes

Les mesures de température létale ont été effectuées lors de la seconde année de terrain du projet de thèse, c'est-à-dire en 2013. Plus précisément, elles ont été effectuées lors du second passage de la saison (ie. durant l'été), en parallèle de la vérification et de l'ajustement des thermocouples et de la réalisation des mesures de conductances et de photosynthèse. L'échantillonnage des pucerons verts a eu lieu à des moments différents pour

chaque site, au fur et à mesure de la tournée le long du gradient latitudinal entre le 25 juillet et le 23 août 2013.

Des pucerons verts ont été échantillonnés sur trois des cinq sites du projet de thèse, en l'occurrence sur les trois sites les plus au sud : Marsillargues (i.e. 43.67 ° de latitude), Gotheron (i.e. 44.98 ° de latitude) et La Morinière (i.e. 47.14 ° de latitude). Sur les deux sites les plus au nord (Gembloux et Fourneville), aucun puceron n'a été trouvé lors de la campagne. Les sites les plus au Nord ont été échantillonnés en dernier, plus tard dans la saison, entre le 30 août et le 13 Septembre. En cette période de l'année, les conditions climatiques sont plus fraîches, d'autant plus pour Fourneville et Gembloux, situés respectivement dans le nord de la France et en Belgique. Cela pourrait expliquer qu'aucun puceron vert n'ait été rencontré sur ces deux sites. Il est aussi tout simplement possible que le puceron vert ait été totalement absent de ces sites cette année là.

Sur chacun des trois sites où des pucerons étaient présents, 100 individus ont été échantillonnés sur un même arbre, voire sur une même branche lorsqu'une quantité suffisante d'individus était disponible. Tous les individus ont été échantillonnés sur des feuilles directement exposées au rayonnement du soleil (i.e. feuille de soleil) et situées du côté est du rang dans le verger afin d'homogénéiser les conditions d'exposition et de température perçues par les pucerons verts. Cela a permis de faciliter les comparaisons entre les sites et au sein d'un même site entre plusieurs répliques.

### 2.1.2. Dispositif expérimental d'un test de température létale

Compte tenu des contraintes logistiques pour réaliser les mesures de températures létales sur chaque site dans la plus petite fenêtre de temps possible et en parallèle des mesures éco-physiologiques effectuées sur les plantes, j'ai mis en place un dispositif permettant de réaliser des traitements de température multiples en un minimum de temps.

Une résistance chauffante a été appliquée à une extrémité d'une plaque d'aluminium (50 cm x 15 cm x 1.5 cm). Cette résistance génère, par conduction, un gradient de température le long de la plaque. Une fois la résistance chauffante mise en marche, 3 h étaient nécessaires pour aboutir à un gradient de température stable à la surface de la plaque d'aluminium (Figure 40.1). L'utilité de ce gradient est double. Il permet de (i) soumettre plusieurs groupes d'individus à des températures différentes en une seule expérimentation et de (ii) soumettre les organismes à une augmentation graduelle de température en les déplaçant de proche en proche le long de la plaque d'aluminium jusqu'à une position déterminée par des tests préalables. Ce dernier point permet de reproduire le plus fidèlement

possible l'augmentation de température subie chaque matinée par les organismes avant le pic de chaleur à midi.

Les 100 pucerons échantillonnés sur chaque site ont été répartis en 10 groupes de 10 pucerons et chaque groupe a été conditionné dans une gélule cylindrique aux bords arrondis du type de celles utilisées pour contenir des composés médicamenteux (2 cm de long et 0.7 cm de diamètre). Chaque gélule a au préalable été percée à une extrémité pour y introduire un thermocouple permettant la mesure de la température de l'air au sein de cet environnement clos. Les 10 gélules contenant chacune 10 pucerons et équipées chacune d'un thermocouple ont ensuite été fixées tous les 2 cm, sur la longueur d'une même face d'une pièce en bois de 30 cm.

Pendant l'expérimentation, la pièce en bois a été avancée par intervalles réguliers le long de la plaque d'aluminium à partir du côté le plus froid du gradient de température et dans la direction de la résistance chauffante (Figure 40). Les gélules, fixées à intervalles réguliers le long de cette pièce en bois, sont ainsi passées une à une sur le gradient de température pour ensuite migrer le long de celui-ci dans la direction des températures les plus chaudes (Figure 40.3-11). La température corporelle des organismes contenus dans chaque gélule a donc augmenté graduellement (Figure 40.3-11). La pièce en bois a ensuite été arrêtée à une position donnée le long de la plaque d'aluminium, déterminée sur la base de mesures préalables pour maintenir la température corporelle des pucerons verts à une valeur maximale pendant 1 h (Figure 40.12).

L'objectif était encore une fois de se rapprocher au mieux des conditions naturelles en simulant l'exposition des pucerons verts aux températures maximales journalières, à la surface des feuilles sur le terrain (Pincebourde et al. 2007). Chaque gélule ayant une position différente sur la plaque d'aluminium, le long du gradient de température, chaque lot de 10 pucerons verts a été maintenu à une température maximale spécifique. Après 1 h d'exposition à cette température maximale spécifique, les gélules ont été retirées du gradient et conservées telles quelles pendant 12 h (Figure 40.13) avant la mesure du taux de survie. Ce dernier a été déterminé en comptabilisant la proportion d'individus toujours en vie à la suite de l'expérimentation, c'est-à-dire réagissant à un stimulus mécanique.

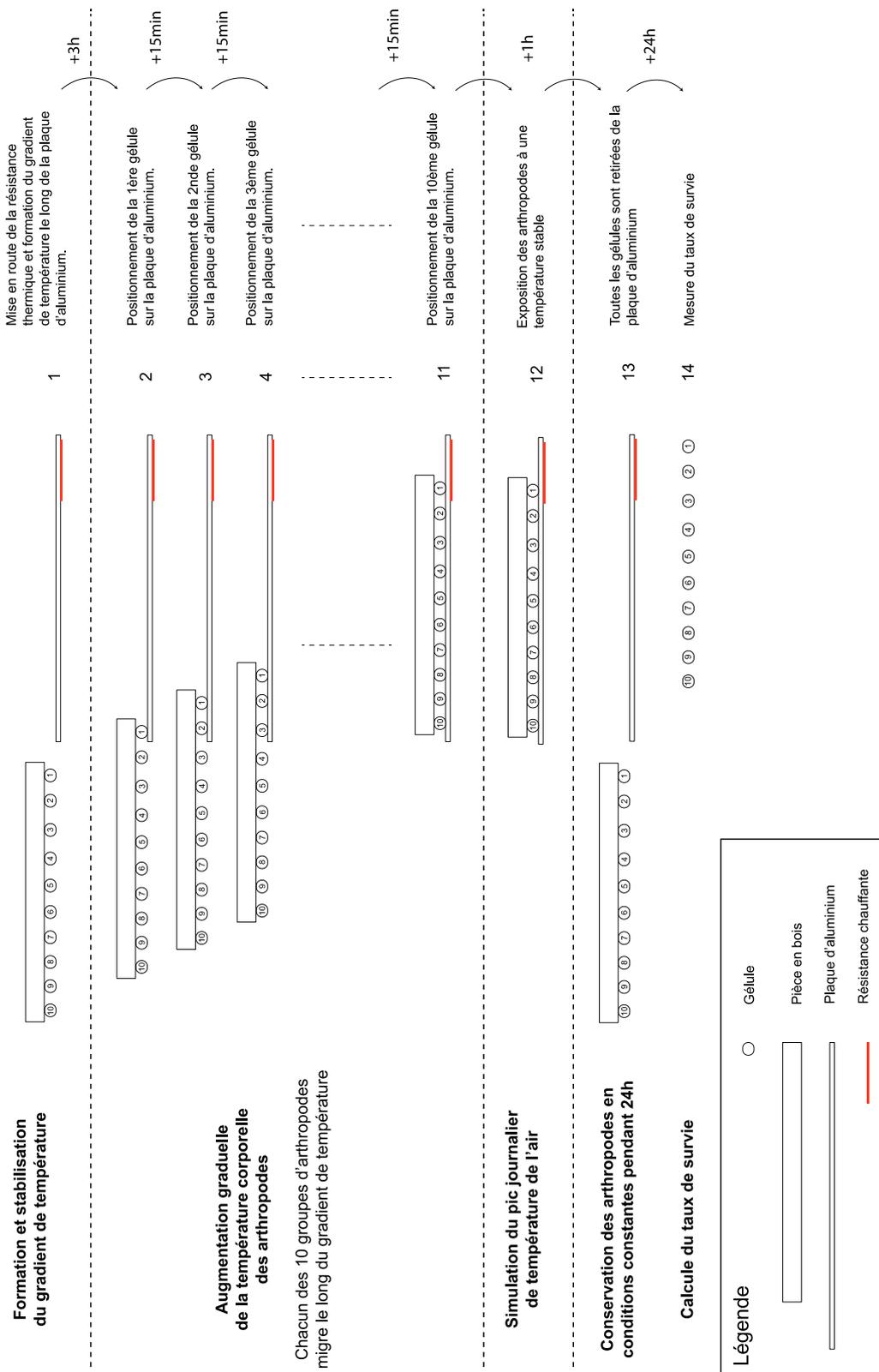


Figure 40. Dispositif expérimental pour la détermination de la température létale du puceron vert non-migrant *Aphis pomi*.

### 2.1.3. Dose létale 50 (DL<sub>50</sub>)

#### 2.1.3.1. Un indicateur de la résistance thermique des arthropodes

La température létale des pucerons verts a été estimée à partir d'une régression non-linéaire du taux de survie de chaque groupe (i.e. gélule) en fonction de la température de l'air dans la gélule correspondante et mesurée à l'aide d'un thermocouple. Une régression logistique dose-réponse a été réalisée avec Table Curve (Systat Software Inc., Chicago, Illinois, USA) pour estimer la DL<sub>50</sub>, soit la température aboutissant à 50 % de mortalité. Du fait de contraintes logistiques, deux réplicas ont pu être fait pour les sites de Marsillargues et Gotheron et l'expérimentation a été réalisée une fois pour le site de La Morinière. 200 pucerons verts ont donc été échantillonnés à Marsillargues et Gotheron contre 100 à La Morinière et cinq mesures de DL<sub>50</sub> ont été obtenues à la fin des expérimentations.

Afin d'étudier la relation de la DL<sub>50</sub> du puceron vert avec la latitude, j'ai construit un modèle linéaire à l'aide du logiciel R (R development Core Team 2014) et procédé à une anova via le package « stats ».

Afin de mieux comprendre les interactions de la DL<sub>50</sub> avec les différents facteurs que la latitude peut dissimuler, j'ai également étudié la relation de la DL<sub>50</sub> avec la température de l'air et la température de surface de feuille, en termes de maxima et de moyennes journalières. J'ai ainsi calculé une température moyenne globale à partir des moyennes journalières et une température maximale globale à partir des maxima journaliers pour chaque site (i.e. La Morinière, Gotheron, Marsillargues). Afin de déterminer la fenêtre de temps dans laquelle s'intègre la plasticité de la résistance thermique des pucerons verts j'ai considéré de 1 à 5 semaines de données de température avant les mesures de DL<sub>50</sub>. Si la plasticité s'intègre dans une échelle de temps particulière, la relation de la DL<sub>50</sub> avec la température doit varier en fonction de la période considérée. J'ai ainsi non seulement calculé une température moyenne globale et une température maximale globale pour chaque site mais également pour chaque période considérée (i.e. 1, 2, 3, 4 et 5 semaines). J'ai réalisé un modèle linéaire pour étudier la relation de la DL<sub>50</sub> avec la température moyenne ou maximale globale de l'air ou de la feuille pour chaque période considérée (i.e. de 1 à 5 semaines).

La résistance thermique des organismes les protège des températures journalières les plus importantes et des événements plus ponctuels de forte chaleur. Dans le cas des pucerons verts, j'ai voulu déterminer dans quelle mesure la température létale déterminée précédemment les protégeait des températures de feuilles les plus hautes. J'ai donc calculé la

distribution de fréquence des températures de feuille afin d'observer la proportion de températures de feuille supérieure à la température létale des pucerons verts et donc susceptible de leur porter préjudice. La distribution de fréquence des températures de feuille a été calculée pour les feuilles de soleil, directement exposées au rayonnement. Il s'agit du type de feuille sur lesquelles les pucerons verts ont été échantillonnés. La distribution de fréquence a également été calculée en dissociant les feuilles de soleil situées du côté est et du côté ouest du rang. J'ai considéré pour chaque site les 5 semaines de températures de feuilles antérieures à la mesure de la  $DL_{50}$ , en excluant les températures nocturnes. Il est à noter que la distribution de fréquence a été calculée à l'échelle de la canopée et non à l'échelle de la feuille individuelle.

### 2.1.3.2. Profil le long d'un gradient latitudinal

La  $DL_{50}$  varie significativement avec la latitude (Anova, Latitude : F - value = 15.204,  $P < 0.05$ ) (Figure 41). La pente de la relation a permis d'établir que la  $DL_{50}$  diminuait de 0.63 °C par degré de latitude supplémentaire, en se déplaçant vers le nord.

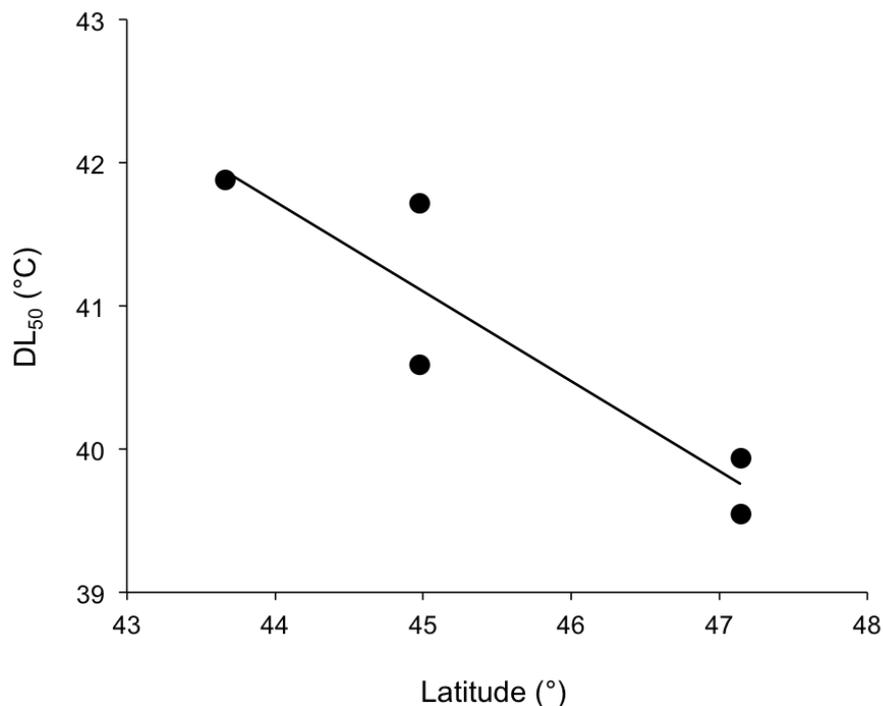


Figure 41. Profil latitudinal de la  $DL_{50}$ . La droite indique la régression de la  $DL_{50}$  en fonction de la latitude.

L'effet de la température moyenne globale et de la température maximale globale sur la  $DL_{50}$  n'a pas montré de variation dans le temps entre les différentes périodes considérées (Anova,  $P > 0.05$  for all). Les prochains résultats exposés concerneront donc la totalité des données de température disponibles jusqu'à la mesure de la  $DL_{50}$  (i.e. 5 semaines). La  $DL_{50}$  a montré des variations significatives avec la température moyenne globale de feuille (Anova, F-value = 15.044,  $P < 0.05$ ) et de l'air (Anova, F-value = 15.005,  $P < 0.05$ ) (Figure 42.B). La pente de la relation est ainsi de 0.48 avec la température moyenne globale de feuille et de 0.45 avec la température moyenne globale de l'air. La  $DL_{50}$  a également montré des variations significatives avec la température maximale globale de feuille (Anova, F-value = 14.87,  $P < 0.05$ ) et de l'air (Anova, F-value = 13.438,  $P < 0.05$ ) (Figure 42.A). La pente de la relation est ainsi de 0.71 avec la température maximale globale de feuille et de 0.44 avec la température maximale globale de l'air.

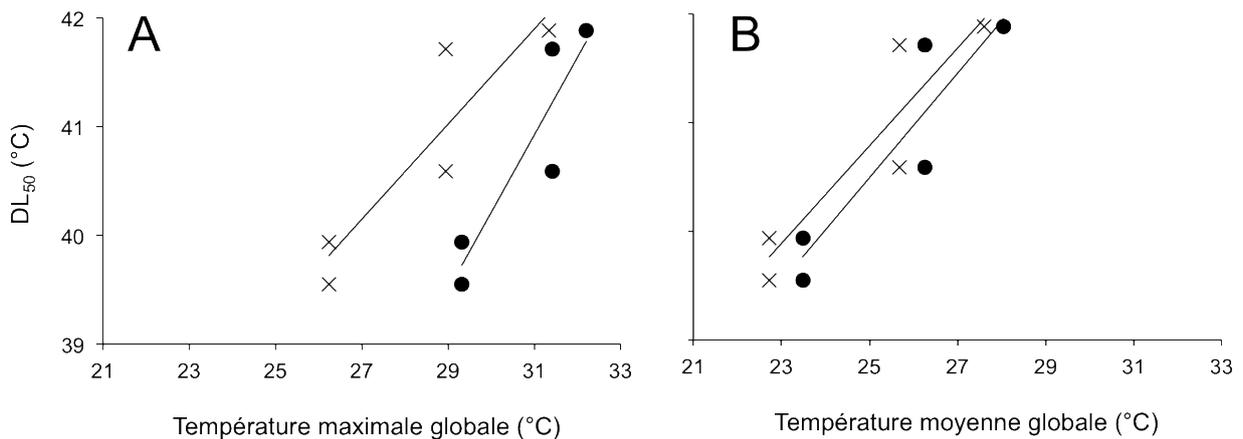


Figure 42. Profil latitudinal de la  $DL_{50}$  en fonction de la température maximale (A) et moyenne (B) globale de l'air (croix) et de la feuille (cercles). Les droites de régression sont indiquées en trait plein.

La distribution de fréquence des températures de feuille ne diffère pas selon le côté du rang considéré (Wilcoxon,  $P > 0.05$  pour chaque site) et on peut constater que la  $DL_{50}$  est supérieure aux valeurs de température les plus élevées rencontrées à la surface des feuilles (Figure 43). Les seules feuilles qui n'ont pas été considérées ici sont les feuilles d'ombre dont la température est inférieure aux feuilles de soleil.

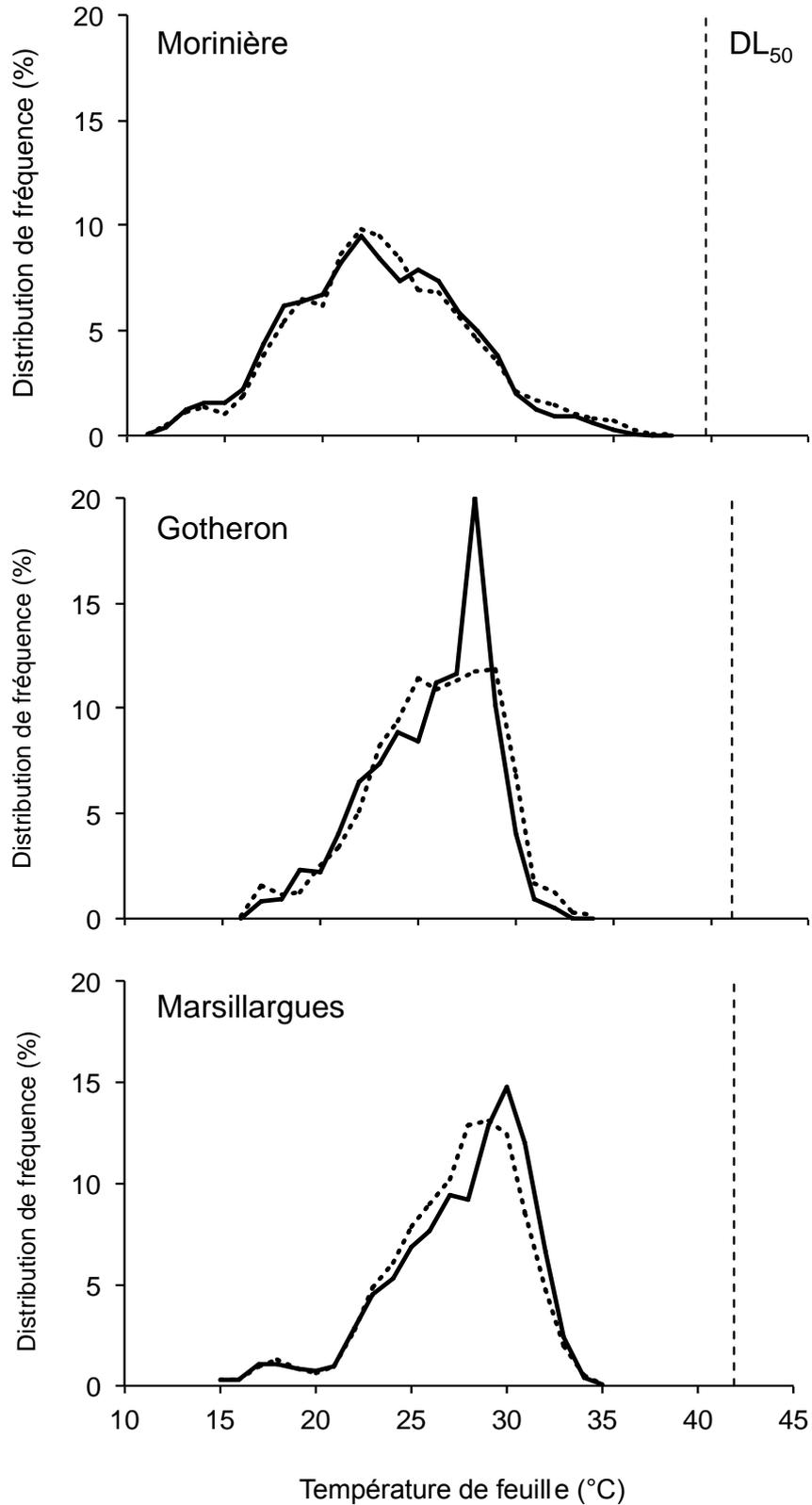


Figure 43. Distribution de fréquence des températures de surface des feuilles de soleil pour chacun des 3 sites où des pucerons ont pu être échantillonnés. La distribution de fréquence des feuilles de soleil du côté est du rang est en pointillés et celle des feuilles de soleil du côté ouest du rang en trait plein. La droite verticale en pointillés indique la valeur de la DL<sub>50</sub> calculée pour chaque site.

La variation de la  $DL_{50}$  avec la latitude observée dans notre étude est plus importante que celle constatée dans l'étude de Sunday et al. (2011). Sunday et al. (2011) a mis en évidence une faible variation de la température létale supérieure dans le cadre d'une méta-analyse décrivant l'évolution de la résistance thermique des organismes ectothermes sur l'ensemble du globe. Dans leur étude, la résistance thermique des organismes démontrait une évolution d'environ  $0.3\text{ }^{\circ}\text{C}$  tous les  $10\text{ }^{\circ}$  de latitude, soit  $0.03\text{ }^{\circ}\text{C}$  tous les  $1\text{ }^{\circ}$  de latitude. Notre étude démontre donc une variabilité environ 20 fois plus importante de la température létale supérieure avec la latitude. Cependant, l'étude de Sunday et al. (2011) est une méta-analyse qui rassemble de nombreuses espèces mais ne présente pas de mesures et il est possible que le fait de considérer de nombreuses espèces et de se placer à l'échelle de la communauté lisse la relation de la température létale supérieure avec la latitude. La résistance thermique des organismes peut en effet montrer une variabilité importante selon les espèces considérées, leur taille et leur capacité à exploiter les microclimats qu'elles ont à disposition (Woods 2013 ; Pincebourde 2015). De plus, Sunday et al. (2011) ont pris soin de ne sélectionner qu'une seule mesure de température létale par espèce. Ils comparent donc les températures létales d'organismes différents sans considérer les microclimats spécifiques au sein desquels ces espèces évoluent.

La relation de la  $DL_{50}$  avec la température de l'air et de la feuille n'a pas montré de variation en fonction du temps. Il est donc a priori possible d'étudier cette relation sur une fenêtre temporelle variable, allant de une à cinq semaines avant les mesures de  $DL_{50}$ . Cependant, il est à noter que les conditions macroclimatiques n'ont montré que peu de variations entre juin, juillet et août en 2013 (Supporting information : Figure S4). Cette faible variabilité climatique peut expliquer que nous n'ayons pas identifié de fenêtre temporelle adéquate pour caractériser la relation de la  $DL_{50}$  avec la température. La réalisation de mesures de températures létales similaires au sein d'une saison montrant davantage de variabilité climatique constituerait une opportunité importante pour accroître nos connaissances sur la fenêtre temporelle dans laquelle opère la plasticité des organismes ectothermes.

#### 2.1.4. Tolérance des ectothermes au réchauffement

La distribution de fréquence des températures moyennes de surface de feuille ne présente pas de variations significatives selon le côté du rang considéré (Figure 43). Les conditions ambiantes moyennes ainsi que les extrêmes de température et leur occurrence impactent la résistance thermique des ectothermes. Dans le cas des organismes vivant au sein

de la canopée, les conditions à la surface des feuilles montrent des conditions similaires en moyenne et en extrême quelle que soit le côté du rang considéré. Les organismes présents dans la canopée, à la surface des feuilles, ne sont donc pas susceptibles de développer des niveaux de résistance thermique variable selon le côté du rang où ils se trouvent.

La tolérance aux températures des organismes est souvent évaluée selon leur « tolérance au réchauffement » (i.e. « warming tolerance ») (Pincebourde & Casas 2015). Il s'agit de l'écart, en degrés, entre la température létale et la température de leur environnement. La résistance thermique des pucerons verts est bien supérieure aux températures qu'ils subissent à la surface de la feuille (Figure 43). Les pucerons verts présentent donc une tolérance intrinsèque au réchauffement importante, de plusieurs degrés, qui leur confère un net avantage dans le contexte du changement climatique (Deutsch et al. 2008 ; Huey et al. 2009 ; Sunday et al. 2011).

## 2.1.5. Evaluation de la résistance thermique des ectothermes

### 2.1.5.1. Quelle variable ?

En termes de moyennes, la relation de la  $DL_{50}$  à la température est similaire que l'on considère la température moyenne globale de feuille ou la température moyenne globale de l'air (Figure 42.B). La pente de la relation permet d'établir que la  $DL_{50}$  augmente de 0.48 °C par degré de température moyenne globale de feuille supplémentaire, et de 0.45 °C par degré de température moyenne globale de l'air supplémentaire, soit en se déplaçant vers le sud. On sait que le microclimat foliaire donne 0.04 °C par 1 °C d'augmentation de la température moyenne de l'air (cf. Chapitre 3). Pour chaque 1 °C d'augmentation de la température de l'air moyenne, la température moyenne de feuille se rapproche de 0.5 °C de la  $DL_{50}$  des pucerons verts.

Si l'on considère maintenant les températures maximales ressenties par les pucerons, on observe que la  $DL_{50}$  présente une relation plus forte avec la température maximale globale de feuille qu'avec la température maximale globale de l'air. La pente de la relation permet d'établir que la  $DL_{50}$  augmente de 0.71 °C par degré de température maximale globale de feuille supplémentaire, et de 0.44 °C par degré de température maximale globale de l'air supplémentaire, soit en se déplaçant vers le sud. On sait que le microclimat foliaire donne 0.2 °C par 1 °C d'augmentation de la température maximale de l'air (cf. Chapitre 3). Pour chaque 1 °C d'augmentation de la température de l'air maximale, la température maximale de feuille se rapproche de 0.23 °C de la  $DL_{50}$  des pucerons verts.

#### 2.1.5.2. Dans le 1<sup>er</sup> rôle : le microclimat

Deux points importants sont ici à relever. La DL<sub>50</sub> est principalement influencée par les températures extrêmes ressenties par les pucerons et ce sont les conditions extrêmes microclimatiques et non macroclimatiques qui influencent le plus fortement cette résistance. La DL<sub>50</sub> suit en effet les extrêmes de la température de feuille avec une précision de 71 % selon notre étude. On sait que le microclimat dévie davantage du climat ambiant en extrême qu'en moyenne (*cf.* Chapitre 2). Ici, la résistance des pucerons verts suit la métrique de la feuille qui s'éloigne le plus des conditions ambiantes.

Ces résultats militent donc pour une adaptation des ectothermes au microclimat qui les abrite et à ses conditions spécifiques plutôt qu'aux conditions macroclimatiques. C'est en accord avec de récentes études qui ont mis en évidence la nécessité de considérer les conditions microclimatiques pour évaluer la tolérance au réchauffement des ectothermes (Sunday et al. 2014 ; Pincebourde et Casas 2015). En effet, la tolérance au réchauffement des ectothermes peut être surestimée lorsqu'elle est calculée à partir des conditions macroclimatiques dans le cas d'un microclimat qui amplifie les températures ambiantes (e.g. la feuille) ou sous-estimée dans le cas d'un microclimat qui atténue les températures ambiantes. Pourtant, les conditions microclimatiques sont encore négligées au profit des conditions macroclimatiques dans la plupart des études qui traitent de la résistance thermique des organismes et de leur tolérance au réchauffement (Potter et al. 2013 ; Scheffers et al. 2014).

#### 2.1.6. Résistance thermique et changement climatique

Dans le contexte du changement climatique, ces considérations apparaissent primordiales pour comprendre et prédire la présence et la distribution des ectothermes (Sunday et al. 2011 ; Sunday et al. 2014 ; Pincebourde & Casas 2015) dans le climat futur où les extrêmes de température seront de plus en plus marqués. Il est donc crucial d'appuyer les recherches allant dans le sens d'une augmentation de la quantité et de la qualité des données disponibles concernant les températures ressenties par les ectothermes au sein de leur microclimat et leur résistance thermique (Sunday et al. 2011 ; Pincebourde & Casas 2015). Egalement, il existe un biais important dans la couverture géographique des données actuellement disponibles puisque la résistance thermique des ectothermes aux hautes températures reste mal connue autour de l'équateur (Addo-Bediako et al. 2000 ; Deutsch et al. 2008) et globalement dans l'hémisphère sud. Il en est de même pour la résistance au froid

qui reste principalement caractérisée à haute latitude dans l'hémisphère nord (Addo-Bediako et al. 2000 ; Chown et al. 2002). Compte tenu de l'ampleur de la tâche à réaliser et de l'échelle spatiale nécessaire pour étudier ce genre de phénomène, la constitution de bases de données mondiales permettant de rassembler et de partager ce type de connaissances est une étape essentielle pour progresser significativement dans notre compréhension de la physiologie et de l'écologie des organismes ectothermes et de leur relation au microclimat.

## 2.2. Impact de l'herbivorie sur le microclimat foliaire

Une grande partie des organismes vivant à la surface des feuilles sont phytophages, c'est-à-dire qu'ils se servent de la plante comme d'une ressource alimentaire (Preece & Dickinson 1971 ; Strong et al. 1984 ; Meyer & Leveau 2012), et sont susceptibles d'impacter le microclimat dont ils dépendent eux-mêmes. Si de nombreuses études ont traité des relations plantes-insectes (Sauvion et al. 2013), très peu ont caractérisé l'impact de l'herbivorie sur le microclimat foliaire (Pincebourde & Casas 2006).

### 2.2.1. L'herbivorie – des modes d'alimentation variés

L'impact de l'herbivorie sur le microclimat foliaire est très variable et dépend du mode d'alimentation de l'organisme considéré. Les arthropodes phytophages présentent une grande diversité de stratégie d'alimentation (Welter 1989).

Certains sont broyeur de feuille comme la larve du Sphinx du tabac *Manduca sexta* (Halitschke et al. 2011) ou le scarabée japonais *Popillia japonica* (Zavala et al. 2009). Les arthropodes broyeur de feuilles ont la particularité de prélever des parties significatives du tissu foliaire lorsqu'ils se nourrissent et constituent le mode d'alimentation le plus destructif pour le végétal (Zhurov et al. 2014).

Les arthropodes phytophages peuvent également être perceurs-suceurs et percer la cuticule de la feuille pour s'alimenter directement à l'intérieur. On distingue parmi eux deux groupes qui diffèrent par les éléments qu'ils prélèvent. Certains arthropodes se nourrissent du contenu des cellules du mésophylle de la feuille (Tanigoshi & Davis 1978 ; Campbell et al 1990). C'est le cas par exemple de l'acarien jaune *Tetranychus urticae* dont les pièces buccales appelées chélicères lui permettent de percer l'épiderme de la feuille pour atteindre les cellules du mésophylle. Il s'agit là aussi d'un mode d'alimentation destructif pour la feuille. En effet, ces organismes ponctuent la surface de la feuille de nombreux orifices et

chaque cellule du mésophylle attaquée se voit vidée de son contenu et notamment de ses pigments chlorophylliens.

D'autres arthropodes phytophages vont puiser directement dans le système vasculaire de la feuille (Montgomery & Arn 1974 ; Wheeler 2001 ; Jaouannet et al. 2014). C'est le cas par exemple du puceron vert non-migrant *Aphis pomi*. Des pièces buccales spécialisées, fines et souples, appelées stylets, lui permettent de percer la cuticule de la feuille pour atteindre, par voie extracellulaire principalement, le phloème contenant la sève élaborée (Montgomery & Arn 1974 ; Wheeler 2001 ; Jaouannet et al. 2014 ; source INRA). Cette méthode d'alimentation inflige un minimum de dommage à la plante en comparaison du cas des phytophages se nourrissant du contenu des cellules du mésophylle de la feuille (Zhurov et al. 2014). Nous nous concentrerons ici sur cette dernière catégorie de phytophages puisque les données dont nous disposons concernent le puceron vert non-migrant *Aphis pomi*.

## 2.2.2. Impact de l'herbivorie sur le végétal

### 2.2.2.1. Hypothèses

L'activité des arthropodes phytophages à la surface des feuilles, les dommages qu'ils causent à la plante pour s'alimenter et les éléments qu'ils prélèvent impactent la réponse physiologique du végétal aux conditions ambiantes. Par exemple, il a été démontré que l'activité stomatique diminuait à la surface des feuilles en réponse à la présence du puceron vert du pêcher *Myzus persicae* (Donovan et al. 2013). On peut donc poser l'hypothèse que les pucerons modifient les capacités de la feuille à transpirer en induisant la fermeture des stomates. Sur la base de nos connaissances concernant l'effet de l'activité stomatique d'une feuille (i.e. conductance stomatique et transpiration) sur ses températures de surface, on peut également poser l'hypothèse que l'activité de nourrissage des pucerons impacte les températures du microclimat foliaire. On peut prédire que les pucerons vont (i) provoquer une augmentation de la température de surface et (ii) modifier l'hétérogénéité du microclimat foliaire. On peut également faire la prédiction que (iii) la réponse physiologique de la feuille aux conditions ambiantes va être influencée par les pucerons.

### 2.2.2.2. Dispositif expérimentale pour l'évaluation de l'impact de l'herbivorie sur le microclimat foliaire

Afin d'étudier l'effet de l'herbivorie sur la température de surface foliaire et son hétérogénéité, nous avons suivi par thermographie l'évolution de la température de surface

foliaire de feuilles de pommier (*Malus domestica*) en comparant le cas de feuilles saines (i.e. contrôle) et le cas de feuilles attaquées par le puceron vert non-migrant (*Aphis pomi*). Quinze *Aphis pomi* ont été déposés trois jours avant l'expérimentation sur la feuille dont la température sera mesurée de manière à obtenir entre trente et cinquante pucerons le jour de l'expérimentation. Ces mesures ont également été effectuées sur des feuilles dépourvues de pucerons mais enduites d'huile végétale sur leur face inférieure juste avant l'expérimentation. Le pommier est une plante hypostomatique, c'est-à-dire dont les stomates se situent sur la face inférieure des feuilles. L'huile végétale a permis de bloquer totalement la transpiration de la feuille (Jones 1999). Ce troisième traitement a pour but de tester l'effet de l'activité stomatique sur les températures de surface foliaire pour mettre cet effet en regard de celui des pucerons verts. Cinq répliques ont été réalisés pour chacun de ces trois traitements (i.e. 5 feuilles de 5 pommiers différents).

Les mesures de températures ont été effectuées sur de jeunes plants de Golden du pommier *Malus domestica* (Rosaceae) cultivés en serre dans des pots de 15 cm de diamètre et arrosés quotidiennement. Les pucerons provenaient d'œufs ayant passé l'hiver sur les branches des pommiers présents dans la serre du laboratoire. Les mesures ont été effectuées sur de jeunes feuilles de pommier âgées d'un mois environ, assurant une activité physiologique maximale à même de nous permettre d'étudier l'effet de l'herbivorie sur la réponse du microclimat foliaire aux conditions climatiques globales (Kennedy 1981).

Les expérimentations se déroulent en chambre climatique CONVIRON (VB 1014-A, Vötsch, Balingen, Frommern, Germany). Les pommiers sont placés dans la chambre dix-huit heures avant le début de chaque expérimentation avec une photopériode de 11:13 et une humidité relative de 60 %. Les 18 heures d'acclimatation permettent d'homogénéiser l'état physiologique des pommiers. La température de l'air est maintenue à une valeur constante de 15 °C en dehors des expérimentations.

Chaque pommier subit une augmentation linéaire de température de 15 °C à 30 °C sur trois heures, suivie immédiatement d'une diminution linéaire de température de 30 °C à 15 °C sur trois heures également. La linéarité des variations de température a été vérifiée au préalable par des mesures indépendantes à l'aide de thermocrons (i-Button, Maxim Integrated, San Jose, CA, Etats-Unis) (Figure 44). Ce traitement de température avait pour but de simuler les variations diurnales de températures subies par les pucerons et par le végétal en conditions naturelles.

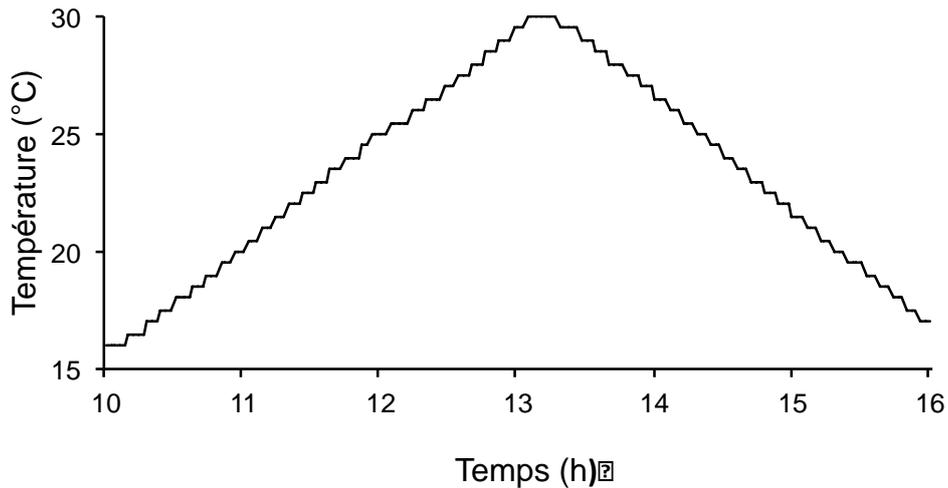


Figure 44. Evolution de la température ambiante à l'intérieur de la chambre climatique CONVIRON pendant les 6 heures de l'expérimentation ; température mesurée toutes les deux minutes à l'aide d'un thermocron (i-Button, Maxim Integrated, San Jose, CA, Etats-Unis). La résolution thermique de 0.5 °C explique le profil de température en escalier.

Durant les six heures de manipulation, les températures de surface de feuille ont été suivies par thermographie grâce à une caméra infrarouge (FLIR systems, B335, Wilsonville, OR, USA) équipée d'un objectif macro (FLIR systems, IR Lens 10 mm) et capturant une image toutes les trente minutes. L'émissivité de la caméra a été réglée à 0.99 sur la base de travaux préalables. La caméra infrarouge a été placée à l'aplomb de la feuille mesurée, à une distance de 20 à 25 cm. L'horizontalité de la feuille a été optimisée à l'aide d'un fil de fer enroulé autour du pétiole. Lors de chaque expérimentation, un rayonnement incident à la surface foliaire de 230-250 W.m<sup>-2</sup> était généré à l'aide d'une lampe (hydrargyrum medium-arc iodide lamp, HSI-T SX 400 W, Sylvania Britelux) placée à une distance adéquate.

Excepté pour l'analyse statistique, se référer au Chapitre 1 – Statistical Analysis (premier paragraphe). Les analyses statistiques ont été réalisées à l'aide du logiciel R (v3.1.0, R Core Team 2014). Les modèles à effets mixtes (LME) ont permis de considérer la variabilité individuelle de la réponse physiologique des plants de pommier et de caractériser l'effet du temps, de la température de l'air et de chaque traitement sur l'hétérogénéité du microclimat foliaire au travers des cinq variables étudiées (i.e. excès de température moyen, maximum et minimum, PRD et AI). Les interactions entre le traitement et le temps et entre le traitement et la température ont également été considérées. Quatre instants ont été retenus pour présenter ces résultats : t<sub>0</sub> de l'expérimentation soit à 10h lorsque la température de l'air

est minimale (i.e.  $T_{\text{air}} = 15 \text{ }^{\circ}\text{C}$ ),  $t_1$  à 13h soit au moment où la température de l'air est maximale (i.e.  $T_{\text{air}} = 30 \text{ }^{\circ}\text{C}$ ),  $t_2$  à 14h soit 1h après la température maximale de l'air (i.e.  $T_{\text{air}} = 25 \text{ }^{\circ}\text{C}$ ) et  $t_3$  à 16h soit à la fin de l'expérimentation lorsque la température de l'air a retrouvé sa valeur minimale (i.e.  $T_{\text{air}} = 15 \text{ }^{\circ}\text{C}$ ).

### 2.2.2.3. Impact de l'herbivorie sur l'excès de température de feuille

L'excès de température de la feuille dépend en partie de ses propriétés structurelles. La couche limite tend à être plus fine sur les bords de la feuille, particulièrement au niveau du bord qui fait face au vent en régime de convection laminaire, et plus épaisse en son centre. La résistance aux pertes de chaleur est donc plus importante au centre de la feuille (Oke 1978) et les températures y sont plus importantes. De plus, le régime de convection forcée était turbulent au sein du Conviron pendant les expérimentations. La couche limite se développait donc de manière quasi identique sur chaque bord de la feuille étudiée ce qui explique la distribution circulaire des températures de surface de feuille du centre chaud aux bords plus froids (Figure 45).

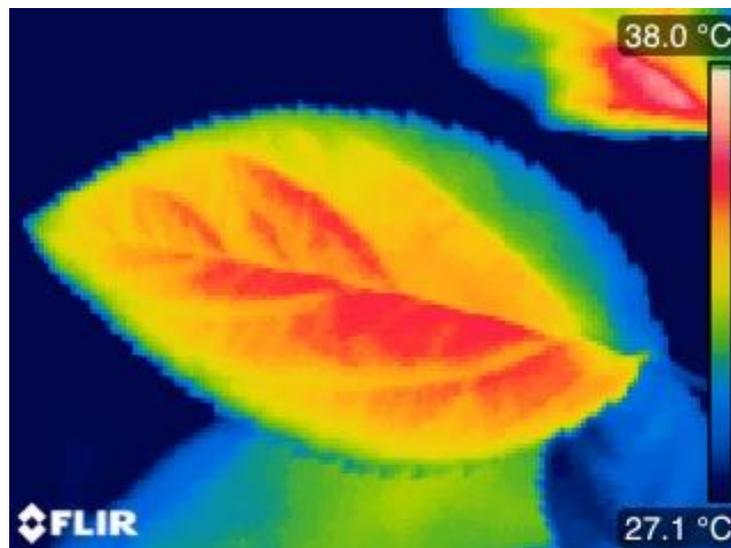


Figure 45. Photo infrarouge de la surface d'une feuille de pommier capturée en chambre climatique Conviron et exposée à une température de l'air de  $25 \text{ }^{\circ}\text{C}$ , une humidité relative de 60 % et un rayonnement de  $220\text{-}240 \text{ W}\cdot\text{m}^{-2}$ .

L'excès de température minimum correspond à la différence de température entre la température de l'air et la température minimale à la surface de la feuille. L'excès de température minimum varie significativement au cours du temps (LME, temps : F-value =

169.6404,  $p$ -value  $< 0.0001$ ) (Figure 46). En revanche, il ne varie pas significativement selon le traitement (LME, traitement : F-value = 0.65955,  $p$ -value = 0.5349) ou selon la température de l'air (LME, température : F-value = 0.62430,  $p$ -value = 0.4305). Les températures de surface les plus faibles sont situées sur le pourtour de la feuille et dépendent de l'effet de bord. Dans notre cas, c'est donc la convection forcée au sein du Conviron qui détermine l'excès de température minimum et il est tout à fait compréhensible que ni le traitement appliqué ni la température de l'air ne jouent un rôle significatif dans sa détermination. On peut poser l'hypothèse que les variations observées de l'excès de température minimum, similaires dans chaque traitement, sont dues à des ajustements de la convection forcée au sein du Conviron suite à un brusque changement de la température de l'air. En effet, l'excès de température de feuille minimum est constant et quasi nul jusqu'à 13h (i.e. Température de l'air maximale) puis montre une brusque augmentation à 14h lorsque la température de l'air diminue après avoir atteint sa valeur maximale. Il ne s'agit là que de spéculations puisque nous ne disposons d'aucune information sur des données aussi techniques concernant le fonctionnement du Conviron.

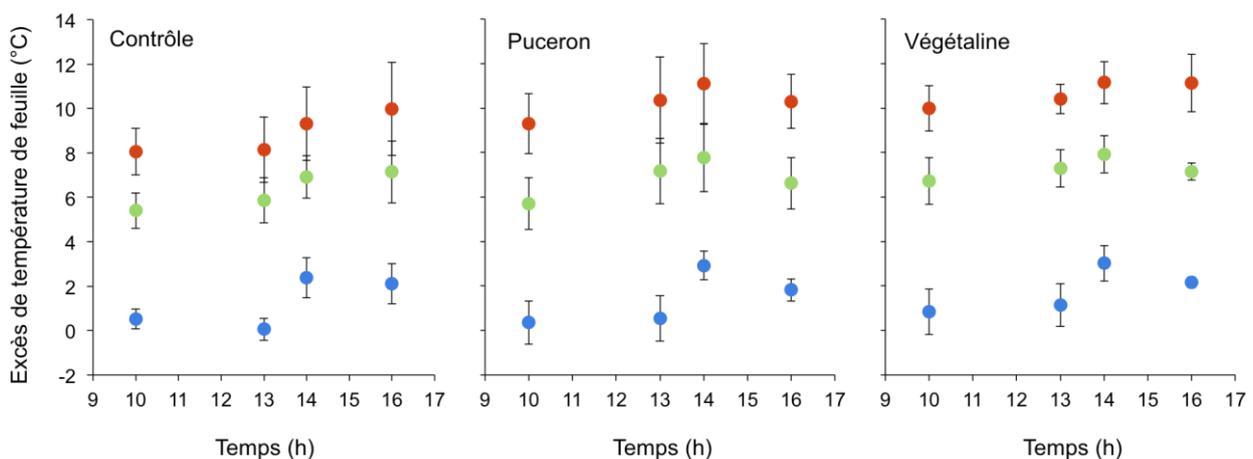


Figure 46. Excès de température de feuille (°C) minimal (bleu), moyen (vert) et maximal (rouge) pour chacun des 3 traitements (contôle, pucerons et végétaline) et pour quatre temps d'expérimentation ( $t_0$  à 10h,  $T_{\text{air}} = 15$  °C ;  $t_1$  à 13h,  $T_{\text{air}} = 30$  °C ;  $t_2$  à 14h,  $T_{\text{air}} = 20$  °C ;  $t_3$  à 16h,  $T_{\text{air}} = 15$  °C).

L'excès de température moyen varie significativement avec la température au sein du Conviron (LME, température : F-value = 16.0199,  $p$ -value = 0.0001) (Figure 46). Il ne varie pas significativement en fonction du traitement (LME, traitement : F-value = 0.8601,  $p$ -value

= 0.4476) mais il y a une interaction significative entre le traitement et la température (LME, traitement\*température : F-value = 8.2184, p-value = 0.0004). Ainsi, les traitements pucerons (LME, traitement pucerons\*température : t-value = 4.037223, p-value = 0.0001) et végétaline (LME, traitement végétaline\*température : t-value = 2.338509, p-value = 0.0205) modifient l'effet de la température sur l'excès de température moyen. Bien que le traitement ne présente pas d'effet significatif seul, il est à noter que l'excès de température moyen est en moyenne 0.58 °C et 1.04 °C plus élevé dans le cadre des traitements puceron et végétaline, respectivement.

L'excès de température maximum varie significativement au cours du temps (LME, temps : F-value = 29.8046, p-value < 0.0001) (Figure 46). Il ne varie pas significativement en fonction du traitement (LME, traitement : F-value = 3.3607, p-value = 0.0694), bien que l'on soit proche du seuil de significativité, ni de la température de l'air (LME, température : F-value = 2.2519, p-value = 0.1353). En revanche, il y a une interaction significative entre le traitement et la température de l'air (LME, traitement\*température : F-value = 18.9202, p-value < 0.0001). Tout comme dans le cas de l'excès de température moyen, les traitements pucerons (LME, traitement pucerons\*température : t-value = 6.148995, p-value = 0) et végétaline (LME, traitement végétaline\*température : t-value = 3.216141, p-value = 0.0015) modifient l'effet de la température de l'air. Bien que le traitement ne présente pas d'effet significatif seul, il est à noter que l'excès de température maximum augmente en moyenne de 1.6 °C et 1.8 °C dans le cadres des traitements puceron et végétaline, respectivement.

#### *2.2.2.4. Impact de l'herbivorie sur l'hétérogénéité de composition des températures de surface foliaire*

Le TRI (Temperature Range Index) varie significativement avec le traitement (LME, traitement puceron: F-value = 7.2501, p-value > 0.0086) et le temps (LME, temps : F-value = 8.2168, p-value = 0.0047) (Figure 47). Ainsi, le traitement végétaline a un effet significatif sur le TRI (LME, traitement végétaline : t-value = 3.807110, p-value = 0.0025). En revanche, le traitement pucerons n'a pas d'effet significatif sur le TRI bien que la p-value reste proche de la valeur seuil de 0.05 (LME, traitement pucerons : t-value = 1.974133, p-value = 0.0718). Le TRI est en moyenne de 0.008 pour le traitement Contrôle, 0.010 pour le traitement Puceron et 0.012 pour le traitement Végétaline. La végétaline augmente donc significativement l'intervalle de températures disponibles à la surface de la feuille et les pucerons tendent à avoir un effet intermédiaire.

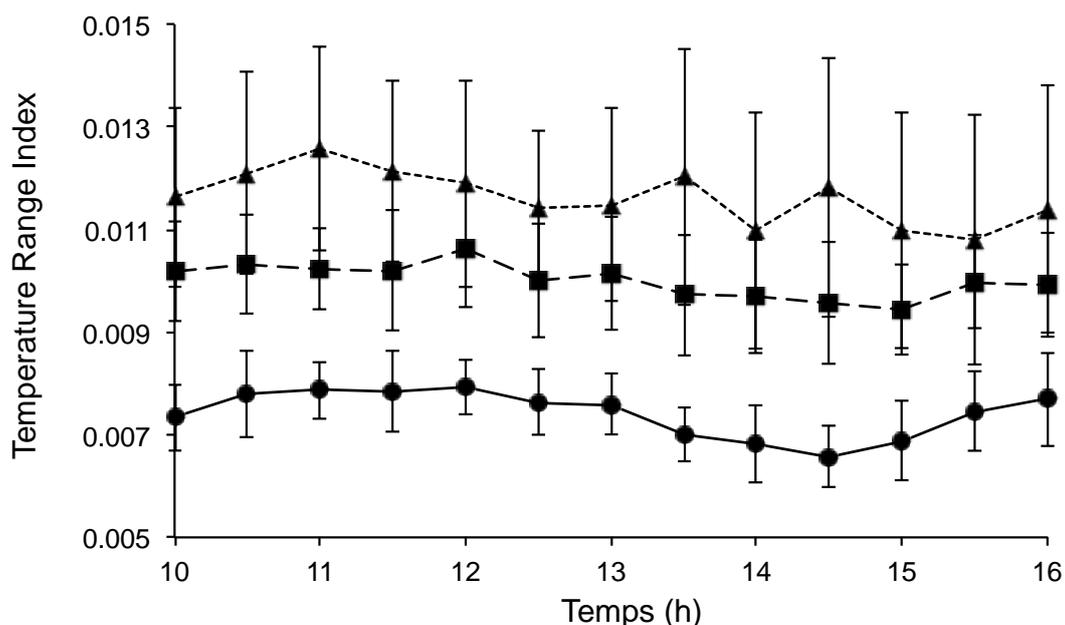


Figure 47. Réponse du « Temperature Range Index » à un cycle diurnal de température de l'air pour une feuille de pommier saine (ronds et trait plein), une feuille de pommier contenant des pucerons à densité modérée (carrés et tiret) et une feuille de pommier dont la face inférieure a été enduite de végétaline (triangles et pointillés) ; les barres représentent l'erreur standard à la moyenne.

#### 2.2.2.5. Impact de l'herbivorie sur l'hétérogénéité de configuration des températures de surface foliaire

L'AI varie significativement en fonction de la température de l'air (LME, température : F-value = 18.3917, p-value < 0.0001) et du traitement (LME, traitement : F-value = 5.3715, p-value = 0.0216) (Figure 48). L'AI est en moyenne de 34% pour le traitement Contrôle contre 28% pour les traitements Puceron et Végétaline. Les pucerons et la végétaline diminuent donc l'agrégation des températures de surface foliaire dans les mêmes proportions (Figure 48). Il y a également une interaction significative entre le traitement appliqué et la température de l'air (LME, traitement\*température : F-value = 13.3478, p-value < 0.0001). Ainsi, les traitements pucerons (LME, traitement puceron\*température : F-value = -2.448081, p-value = 0.0153) et végétaline (LME, traitement végétaline\*température : F-value = -5.164712, p-value = 0) modifient l'effet de la température sur l'AI.

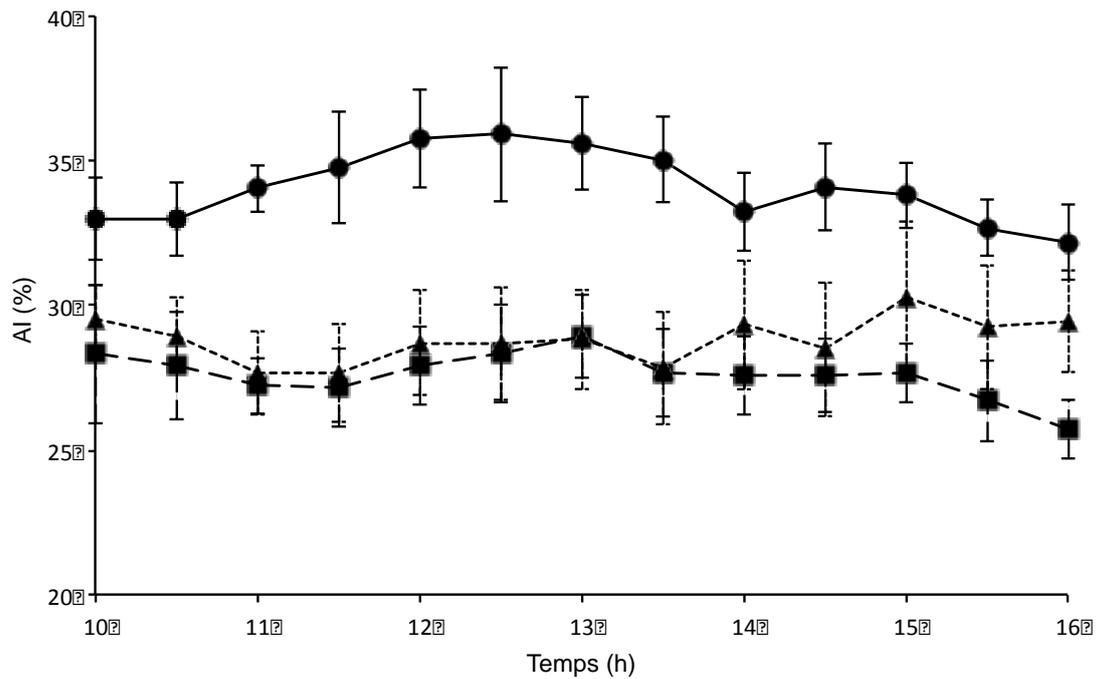


Figure 48. Réponse de l' « Aggregation Index » à un cycle diurnal de température de l'air pour une feuille de pommier saine (ronds et trait plein), une feuille de pommier contenant des pucerons à densité modérée (carrés et tirets) et une feuille dont la face inférieure a été enduite de végétaline (triangles et pointillés) ; les barres représentent l'erreur standard à la moyenne.

### 2.2.3. Réponse physiologique du végétal à l'herbivorie

La présence des pucerons a pour conséquence de modifier la réponse physiologique de la feuille à un cycle diurnal de température de l'air en comparaison d'une feuille saine. L'excès de température moyen et maximal présente une dynamique de réponse différente puisque sa valeur maximale est atteinte 2h plus tôt dans la journée (i.e. à 14h) dans le cas du traitement puceron en comparaison du contrôle. Sa valeur maximale coïncide à 1h près avec la température de l'air maximale qui est atteinte à 13h. Il diminue ensuite avec la température de l'air jusqu'à la fin de l'expérimentation, à l'inverse de la feuille saine dont l'excès de température ne fait qu'augmenter jusqu'à atteindre sa valeur maximale à 16h. Cela milite pour une suppression par l'herbivore de la réponse physiologique de la plante aux conditions ambiantes puisque la dynamique de l'excès de température de feuille se rapproche de la dynamique de la température de l'air dans le cas du traitement puceron. Bien que statistiquement non-significatif, les pucerons tendent à augmenter la valeur de l'excès de température de feuille moyen et maximal de 0.6 °C et 1.6 °C, respectivement.

Les pucerons tendent à augmenter l'hétérogénéité de composition et diminuent l'hétérogénéité de configuration à la surface de la feuille. Ils tendent par ailleurs à avoir le même effet que la végétaline. Dans le cas du traitement Contrôle (Figure 48), on observe une augmentation de l'AI jusqu'à 12h30, c'est-à-dire 30 min avant la température de l'air maximale, puis une diminution jusqu'à 16h. L'AI augmente donc avec la température de l'air. Dans le cas des traitements puceron et végétaline, l'AI reste relativement constant. Les traitements puceron et végétaline ont donc pour effet de supprimer la réponse physiologique de la plante au cycle diurnal de température de l'air en termes d'agrégation des températures de surface foliaire.

Les pucerons ont donc pour effet (i) d'augmenter l'excès de température de feuille (exception faite de l'excès de température minimal), (ii) d'augmenter l'intervalle de température disponible et (iii) de diminuer l'hétérogénéité de configuration des températures de surface foliaire. Ils ont également pour effet de modifier la dynamique de réponse de l'excès de température de feuille dans le temps et de diminuer la réponse de la plante en termes d'hétérogénéité de températures. On a également pu constater que les pucerons influençaient l'hétérogénéité des températures à la surface d'une feuille de manière intermédiaire ou similaire à la végétaline. Or, la végétaline a pour effet de bloquer toute transpiration à la surface de la feuille. On peut donc poser l'hypothèse que les pucerons modifient le comportement des stomates et par conséquent la capacité de la feuille à transpirer et à réguler sa température de surface. Ceci peut expliquer la forte tolérance au réchauffement des pucerons verts (Figure 43). Leur résistance thermique, supérieure aux températures microclimatiques, peut leur permettre de lutter contre une potentielle élévation de ces températures résultant de la fermeture des stomates qu'ils provoquent d'après nos résultats.

Ces résultats sont en accord avec Donovan et al. (2013) qui ont observé une diminution de 30 % de la conductance stomatique de *Nicotiana attenuata* suite à l'inoculation de 10 pucerons vert du pêcher, *Myzus persicae*, aboutissant à une population de 103 individus à la fin de l'expérimentation. C'est en revanche en contradiction avec l'étude de Shannag (2007) qui démontre chez *Vicia faba* une augmentation de la conductance stomatique de 100 %, 127 % et 150 % dans les 14, 28 et 42 jours suivant l'inoculation de 10 pucerons noir de la fève, *Aphis fabae*, sur des feuilles âgées d'un mois. La durée d'infestation apparaît comme un facteur prépondérant de la réponse de la feuille. En effet, dans l'étude de Shannag (2007), la diminution de la conductance est d'autant plus importante que la durée de l'infestation augmente. Dans notre étude, 15 pucerons ont été inoculés sur des feuilles âgées d'un mois,

aboutissant à des populations de 30 à 50 individus au moment de l'expérimentation, soit seulement 3 jours après. Il est donc possible que la première réponse de la plante à l'herbivorie soit de fermer ses stomates, d'où la diminution de la conductance stomatique que nous avons mis en évidence dans notre étude, pour ensuite les rouvrir sous l'effet de composés contenus dans les sécrétions salivaires des pucerons. L'étude de Donovan ne précise pas la durée de l'infestation avant les mesures de conductance. Cependant, la population de pucerons verts du pêcher passe de 10 à 103, ce qui laisse à penser que la durée de l'infestation ne dépasse pas 7 jours et reste donc relativement faible.

#### 2.2.4. Conséquences de l'herbivorie sur les capacités de thermorégulation comportementale des arthropodes à la surface des feuilles

Les effets des pucerons sur la réponse physiologique du végétal vont modifier les opportunités de thermorégulation comportementale (*cf.* Chapitre 1). En effet, une diminution de l'hétérogénéité microclimatique diminue les capacités de thermorégulation comportementale des arthropodes au sein de leur microhabitat. Dans notre étude, les pucerons diminuent la conductance stomatique de manière importante, élevant d'autant les températures maximales à la surface de la feuille et provoquant une augmentation de l'hétérogénéité de composition du microclimat foliaire. Dans le cas d'événements de forte chaleur, cette hausse de l'hétérogénéité de composition ne va pas augmenter leurs capacités de thermorégulation comportementale puisqu'elle ne leur offre que davantage de températures élevées mais n'influe pas sur les températures minimales à la surface de la feuille. Enfin, sous l'effet de l'herbivorie, la baisse des niveaux de conductance stomatique aboutissant à une diminution de l'hétérogénéité de configuration du microclimat foliaire va encore diminuer leurs opportunités de thermorégulation comportementale tel que décrit dans le chapitre 1.

Comme exposé précédemment, il est possible que l'effet des pucerons sur le microclimat foliaire évolue au cours du temps en fonction de la durée de l'infestation. On peut alors imaginer qu'une manipulation de la plante et de ses niveaux de conductance par les pucerons via des composés contenus dans leurs sécrétions salivaires après plusieurs semaines d'infestation leur permette de retrouver des conditions plus favorables pour la thermorégulation comportementale. Dans ces conditions et en termes de températures de surface foliaire, les pucerons n'auraient donc à subir des conditions « difficiles » qu'en début d'infestation.

### 2.2.5. Conséquences de l'herbivorie sur l'activité photosynthétique de la feuille

L'impact des pucerons sur la conductance stomatique de la feuille qu'ils occupent est susceptible d'impacter l'activité photosynthétique de la feuille puisque celle-ci dépend fortement de l'activité stomatique (Jones 1999). De nombreuses études ont en effet démontré que l'herbivorie diminuait l'activité photosynthétique de la feuille (Kombrink & Hahlbrock 1990 ; Hermsmeier et al. 2001 ; Voelckel & Baldwin 2003) mais cette relation n'est pas la règle. Les mécanismes physiologiques relatifs aux dommages indirects causés par les arthropodes, notamment sur la conductance stomatique et la transpiration, sont encore mal connus (Hunter 2001 ; Peterson et al. 2004 ; Shannag 2007). Par exemple, le manque de connaissance des effets indirects propres à chaque type d'alimentation (i.e. broyeur de feuille, piqueur-suceur, suceur de phloème) empêche la compréhension d'études contradictoires et la caractérisation claire et précise de l'effet de l'herbivorie.

Les plantes disposent de stratégies sophistiquées pour percevoir l'attaque d'un herbivore et développer une réponse appropriée. Cette réponse présente une grande complexité du fait de l'interaction de différentes voies de signalisation (e.g. acide salicylique, acide jasmonique, éthylène) dont l'activation varie fortement selon l'herbivore considéré, sa méthode d'alimentation et le type de dommage qu'il cause à la plante (Heidel & Baldwin 2004 ; De Vos et al. 2005 ; Kempema et al. 2007). En conséquence, la régulation de la photosynthèse présente une variabilité propre à chaque type d'herbivorie (Nabity et al. 2009) avec des similitudes entre les insectes broyeurs de feuille (e.g. larve de *Manduca sexta*) et les insectes se nourrissant du contenu des cellules du mésophylle (e.g. acarien et punaises), en comparaison de ceux qui se nourrissent directement dans le réseau vasculaire des plantes, à partir du phloème (e.g. pucerons) (Voelckel et al. 2004).

#### 2.2.5.1. Insectes broyeurs de feuille – le cas des larves de lépidoptères

Dans le cas des insectes broyeurs de feuille, la feuille attaquée subit des pertes de tissus photosynthétiques. Il s'agit là de dommages directs. Cependant, il apparaît que la plante subit des dommages indirects aboutissant à une diminution de l'activité photosynthétique plus importante que les pertes directes de tissus photosynthétiques en question (Zangerl et al. 2002 ; Nabity et al. 2009 ; Nabity et al. 2012). Ainsi, le retrait de 5 % de la surface d'une feuille de panais *Pastinaca sativa* par la fausse-arpenteuse du chou

*Trichoplusia ni* induit une diminution totale de 25 % de l'activité photosynthétique (Zangerl et al. 2002). Soit 20 % de dommages indirects supplémentaires.

L'herbivorie provoque une réallocation des ressources de la plante dans ses mécanismes de défense (McCloud & Baldwin 1997 ; Heidel & Baldwin 2004 ; Nabity et al. 2012). Cette réallocation est induite par des composés spécifiques contenus dans les sécrétions salivaires de l'insecte phytophage (Nabity et al. 2012 ; Thivierge et al. 2010) et se fait au détriment de la croissance de la plante. En effet, la synthèse d'acide jasmonique intervient de manière concomitante avec l'inhibition des gènes relatifs à la photosynthèse. De nombreuses études ont ainsi montré une diminution de l'efficacité du photosystème II (PSII) sous l'effet de l'herbivorie (Zangerl et al. 2002 ; Aldea et al. 2005 ; Aldea et al. 2006; Tang et al. 2006; Halitschke et al. 2011). Nabity et al. (2012) ont quant à eux montré chez *Nicotiana attenuata* que la réponse immunitaire de la plante bloquait le transport d'électron et diminuait les échanges gazeux pendant plus de six jours après l'attaque de *Manduca sexta*. Quelles qu'en soient les conséquences, ce type d'herbivorie déclenche une forte réponse immunitaire chez la plante mettant en avant un trade-off important entre défense et croissance. La réponse immunitaire de la plante aux herbivores broyeurs de feuille est en effet plus importante que pour les autres types d'herbivorie (Heidel & Baldwin 2004).

#### 2.2.5.2. Insectes piqueur-suceurs se nourrissant du contenu des cellules du mésophylle – le cas des acariens et de la punaise

Dans le cas des insectes se nourrissant du contenu des cellules du mésophylle, De Freitas Bueno et al. (2009) ont démontré que l'acarien jaune *Tetranychus urticae* provoquait chez le soja une diminution de la conductance stomatique limitant l'apport en CO<sub>2</sub> pour la plante et aboutissant à une baisse de la photosynthèse. Reddall et al. (2004) ont quant à eux mis en évidence une diminution de la conductance stomatique et de la transpiration du coton *Gossypium hirsutum* L., en réponse à l'acarien jaune *Tetranychus urticae*. En conséquence la plante montre une chute de la photosynthèse. Ils ont également montré pour la première fois une diminution de la conductance stomatique dans les parties de la feuille ne présentant pas de dommages visibles causés par les acariens. Les dommages physique causés par l'acarien jaune, bien que localisés, ont des répercussions sur le reste de la feuille. Le coton ne montre pas de réponse compensatoire (i.e. augmentation d'assimilation du carbone dans les parties non-endommagées de la feuille permettant de compenser l'effet de l'herbivorie). La compensation photosynthétique n'a en effet jamais été démontrée dans le cas d'herbivore se nourrissant du contenu des cellules du mésophylle tels que les acariens. Cependant, il est

possible qu'il existe une compensation à l'échelle de la plante avec une activité accrue des feuilles plus âgées, les acariens étant préférentiellement localisés sur les feuilles les plus jeunes (Sadras & Wilson 1997).

Reddall et al. (2004) proposent une explication quant à la réponse de la plante à l'acarien jaune. L'acarien se nourrit sur la face inférieure des feuilles. Du fait de la taille des stylets chélicéraux qui lui permettent de lacérer les cellules végétales pour en prélever le contenu (i.e.  $132 \pm 27 \mu\text{m}$  de long), il cause principalement des dommages au parenchyme lacuneux de la feuille (Bondada et al. 1995). Or, une détérioration du parenchyme lacuneux est associée à d'importantes pertes d'eau et une diminution de la turgescence de la feuille aboutissant à une fermeture des stomates (Bondada et al. 1995 ; Sances et al. 1979). L'effet de cet acarien pourrait donc être purement mécanique.

Quelques études ont identifié des réponses compensatoires des plantes (Kessler & Baldwin 2004 ; Halitschke et al. 2011). La punaise *Tupiocoris notatus* induit chez *Nicotinia attenuata* une réaction compensatoire qui a pour finalité d'augmenter l'activité photosynthétique des tissus non-endommagés par l'insecte (Halitschke et al. 2011). En conséquence, la feuille montre une assimilation nette de  $\text{CO}_2$  similaire à celle d'une feuille saine. Cette réaction compensatoire est possible lorsque l'assimilation du carbone est le seul facteur limitant la croissance de la plante. En d'autres termes, il est nécessaire que la plante ait un apport suffisant en nutriments et en énergie (i.e. rayonnement). *Tupiocoris notatus* a un effet neutre sur la fitness de *Nicotinia attenuata* en agissant sur le métabolisme primaire de la plante via des composés spécifiques contenus dans ses sécrétions salivaires (Alborn et al. 1997 ; Halitschke et al. 2001 ; Rodriguez-Saona et al. 2002 ; Musser et al. 2005 ; Schmelz et al. 2006 ; Alborn et al. 2007 ; Coleman et al. 2007 ; Halitschke et al. 2011 ;).

#### 2.2.5.3. Insectes piqueurs-suceurs se nourrissant du phloème – le cas du puceron

Le cas des insectes piqueur-suceur se nourrissant du phloème tels que le puceron est bien particulier puisqu'ils causent un minimum de dommages visibles à la plante. Ils vont prélever directement dans le phloème les sucres et nutriments de la plante. Cependant, le phloème constitue un régime alimentaire riche en hydrates de carbone issus de la photosynthèse mais pauvre en protéines et en acides aminés (Sandstrom & Moran 1999). Pour compenser cette alimentation relativement pauvre, les pucerons ont mis en place un certain nombre de stratégies. Ils consomment de grandes quantités de sève élaborée et excrètent l'excès d'hydrate de carbone sous forme de miellat, prélèvent les éléments azotés

de la plante et reposent sur leurs endosymbiontes pour synthétiser les acides aminés essentiels qui leur manquent.

L'attaque des pucerons déclenche chez la plante une réaction de défense correspondant à l'attaque d'un pathogène. La similarité de la réponse de la plante à l'attaque d'un puceron et d'un pathogène peut refléter une réponse de la plante aux virus dont le puceron peut constituer le vecteur ou aux endosymbiontes qu'il contient. Certains auteurs comparent également la pénétration du stylet du puceron à la croissance d'un hyphes fongique au travers des tissus de la feuille (Fidantsef et al. 1999 ; Walling 2000 ; Moran & Thompson 2001 ; McKenzie et al. 2002). En comparaison des insectes broyeur de feuille et des piqueurs-suceurs se nourrissant du contenu des cellules du mésophylle, les pucerons ne déclenchent qu'une faible réponse immunitaire de la plante, notamment du fait qu'ils ne causent qu'un minimum de dommage aux tissus de la plante (Zhu-Salzman et al. 2004). En effet, le puceron ne prélève pas de tissus végétaux comme les insectes broyeur (e.g. *Manduca sexta*) et ne lacère pas les cellules du mésophylle pour en vider le contenu comme le font les insectes piqueurs-suceurs (e.g. *Tetranychus urticae*).

Si les pucerons déclenchent une faible réponse immunitaire chez la plante, ils induisent la synthèse de composé spécifique à ce type d'herbivorie. Ils provoquent une augmentation de la glutamate synthase, qui participe à l'assimilation de l'azote et la synthèse d'acides aminés, et la diminution d'une enzyme participant à la synthèse de peroxyde d'hydrogène ( $H_2O_2$ ) (Heidel & Baldwin 2004). Il s'agit d'une réponse à l'attaque du puceron qui prélève des acides aminés et, par la même occasion, l'azote qui leur est associé à partir du phloème (Sivasankar et al. 1997). A l'inverse, les insectes broyeur de feuille diminuent la synthèse de glutamate synthase. Ainsi, Moran et al. 2002 ont montré que *Myzus persicae* induisait une augmentation de la synthèse de tryptophane chez *Arabidopsis*. L'activation par le puceron de gènes impliqués dans la synthèse d'acides aminés peut expliquer que le puceron augmente la proportion d'acides aminés essentiels dans la sève élaborée en plus d'en augmenter la concentration globale (Sandstrom et al. 2000). Le puceron manipule donc la composition en acides aminés de la sève élaborée et améliore la qualité nutritionnelle des plantes qu'il consomme. Il manipule donc le métabolisme primaire de la plante.

Le puceron dispose également de moyens pour faire face aux défenses immunitaires de la plante. Le puceron libère chez la plante un facteur d'inhibition de la migration des macrophages sécrété dans ses glandes salivaires (Naessens et al. 2015). Ce facteur lui permet de réprimer les défenses immunitaires de la plante et par la même occasion de se nourrir. Il s'agit du premier cas de manipulation des défenses immunitaire d'un parasite chez la plante.

Le succès du puceron résiderait donc dans sa capacité à contourner les défenses immunitaires de la plante et à manipuler la composition et le flux de sève élaborée (Voelckel et al. 2004).

### 2.2.6. Herbivorie et changement climatique

Dans le contexte du changement climatique, les insectes phytophages et les plantes vont devoir faire face à certaines modifications dans leurs interactions. Le changement climatique est en effet susceptible de modifier leur phénologie respective (Singer & Parmesan 2010). De plus, l'effet du changement climatique dépend, en direction et en amplitude, du groupe taxonomique et du niveau trophique concerné (Parmesan 2007 ; Thackeray et al. 2010). Par exemple, le papillon damier d'Edith *Euphydryas editha* et la phalène brumeuse (i.e. arpeuteuse tardive) *Operophtera brumata* ne font pas preuve d'une synchronicité parfaite avec leur plante hôte (Singer & Parmesan 2010). Un décalage temporel entre le cycle de vie de l'insecte et celui de la plante est donc susceptible d'apparaître, ou d'être atténué ou amplifié si déjà présent, avec le changement climatique et d'affecter la fitness de la plante comme celle du phytophage (Miller-Rushing et al. 2010). Selon sa direction et son amplitude, un changement de la synchronicité entre un insecte phytophage et la plante dont il se nourrit est susceptible d'amplifier ou d'atténuer l'effet de l'herbivorie sur les températures de surface de feuille.

Il est aussi possible que les insectes phytophages changent de plante hôte, sous réserve que d'autres plantes puissent leur offrir les ressources adéquates et suffisantes (Agosta 2006). Le choix d'une plante hôte d'un groupe taxonomique différent peut représenter un bénéfice important pour les insectes et en conséquence un coût important pour la plante. En effet, les moyens de détection, d'identification et de défense (e.g. composés volatiles) de la plante contre l'herbivore peuvent ne plus être adaptés à l'insecte phytophage ayant changé de plante hôte (Agrawal et al. 2006), amplifiant l'effet de l'herbivore sur les températures de surface de feuille puisque l'insecte peut se nourrir sans s'inquiéter de la réponse de la plante. Cela peut également modifier les relations multitrophiques avec des prédateurs qui participent à la protection de la plante et donc indirectement à sa dynamique de température. Par exemple, cela peut être particulièrement important dans le cas d'espèces parasitoïdes qui utilisent les composés volatiles émis par la plante suite à l'attaque d'un herbivore pour localiser ce dernier (Vet & Dicke 1992).

Depuis la révolution industrielle au 18<sup>ème</sup> siècle, la concentration de CO<sub>2</sub> dans l'atmosphère ne cesse d'augmenter. De 280 ppm au début du 18<sup>ème</sup> siècle, elle est actuellement de 380 ppm et il est prédit qu'elle atteindra les 550 ppm en 2050. Le CO<sub>2</sub> est un

gaz à effet de serre et son accumulation dans l'atmosphère est en partie responsable du réchauffement climatique. Sous l'effet de la hausse des températures de l'air, les insectes phytophages connaissent une croissance plus rapide et forment de plus grandes populations (Bale et al. 2002), sous réserve qu'ils aient un accès suffisant en ressources. De plus, la température minimale nécessaire pour que les insectes rentrent en activité (e.g. déplacement, alimentation, etc.) est atteinte plus tôt dans la journée (Bale et al. 2002). Le poids de l'herbivorie est donc susceptible d'augmenter sous l'effet du changement climatique dans les décennies à venir.

Indépendamment de la réaction de l'herbivore, le changement climatique va entraîner des changements dans la composition chimique des plantes et leur qualité nutritionnelle. La hausse de la concentration en CO<sub>2</sub> a pour conséquence directe d'augmenter le ratio C:N dans les tissus des plantes (DeLucia et al. 2012). En conséquence la valeur nutritionnelle des feuilles diminue pour les herbivores qui risquent de voir leur taux de croissance diminuer (Robinson et al. 2012). Ceux-ci n'ont alors d'autres choix que d'augmenter leur consommation de tissus végétaux pour compenser cette baisse de valeur nutritionnelle et maintenir leur fitness. Robinson et al. (2012) décrivent ainsi une augmentation de 14 % des prélèvements effectués par les herbivores suite à une hausse de 19 % du ratio C : N des tissus de plantes qui ont réalisé leur croissance dans un milieu enrichi en CO<sub>2</sub>. On parle alors d' « alimentation compensatoire » (Cornelissen 2011). Currano et al. (2008) ont étudié l'effet de l'herbivorie sur des fossiles de plantes de la période Paléocène/Eocène où le CO<sub>2</sub> et la température de l'air avaient connu une brusque augmentation. Par analogie avec notre période actuelle, ils ont démontré que les dommages causés aux plantes par les insectes phytophages sont susceptibles d'augmenter sous l'effet du changement climatique (DeLucia et al. 2008). Une augmentation des prélèvements des tissus végétaux pour les insectes broyeur et des tissus chlorophylliens ou du phloème pour les insectes piqueurs-suceurs sont susceptibles d'impacter la réponse physiologique de la plante au climat et par conséquent les températures à la surface des feuilles. Enfin, l'épaisseur des feuilles tend à augmenter dans un environnement enrichi en CO<sub>2</sub>, diminuant d'autant plus l'appétence pour les herbivores (Pritchard et al. 1999).

Les plantes répondent également à l'augmentation de la concentration du CO<sub>2</sub> atmosphérique par des adaptations structurelles et morphologiques (De Boer 2011 ; Lammertsma 2011). Ces adaptations ont pour objectif de limiter les pertes d'eau des plantes tout en optimisant l'assimilation du carbone présent en plus grande quantité (Brodrribb 2005 ; Beerling 2010 ; Katul 2010 ; De Boer 2011). On observe une diminution de la densité des

stomates à la surface des feuilles et une diminution de l'ouverture stomatique maximale, bien que plus marginale, en réponse à la hausse du CO<sub>2</sub> atmosphérique (De Boer 2011 ; Lammertsma 2011). En conséquence, la conductance stomatique maximale des feuilles diminue (De Boer 2011 ; Lammertsma 2011). La transpiration, qui leur permet notamment de maintenir une température de surface optimale (Upchurch & Mahan 1988), est donc moins importante du fait de la limitation des pertes d'eau. De Boer et al. (2011) ont ainsi prédit à partir de travaux de modélisation menés sur la végétation subtropicale en Floride que le doublement de la concentration atmosphérique de CO<sub>2</sub> d'ici la fin du siècle diminuera l'énergie dissipée chaque année par la transpiration des plantes d'environ 60 W.m<sup>-2</sup>. Il s'agit d'une diminution drastique puisque cela correspond à la moitié de l'énergie actuellement dissipée chaque année par évapotranspiration en Floride (Cao et al. 2010 ; Malhi et al. 2009).

En réponse à la baisse de la conductance stomatique, l'excès de température de feuille augmente (Upchurch & Mahan 1988 ; Jones 199 ; *cf.* Chapitre 1) et l'hétérogénéité thermique du microclimat foliaire diminue à l'échelle spatiale de la feuille (*cf.* Chapitre 1 ; *cf.* 2.2.Impact de l'herbivorie sur le microclimat foliaire). Il est possible que l'hétérogénéité thermique intra-canopée augmente suite à la hausse potentiellement importante de l'excès de température des feuilles de soleil. Les feuilles d'ombre interceptent moins de rayonnement et sont susceptibles de montrer une moindre augmentation de leur excès de température. Cependant, l'intensité potentiellement accrue de l'herbivorie peut porter atteinte à l'hétérogénéité thermique intra-canopée en diminuant la densité de feuillage et en augmentant la quantité de rayonnement intercepté par les feuilles d'ombre.

### 3. Hétérogénéité spatiale des températures : de l'échelle foliaire à l'échelle biogéographique

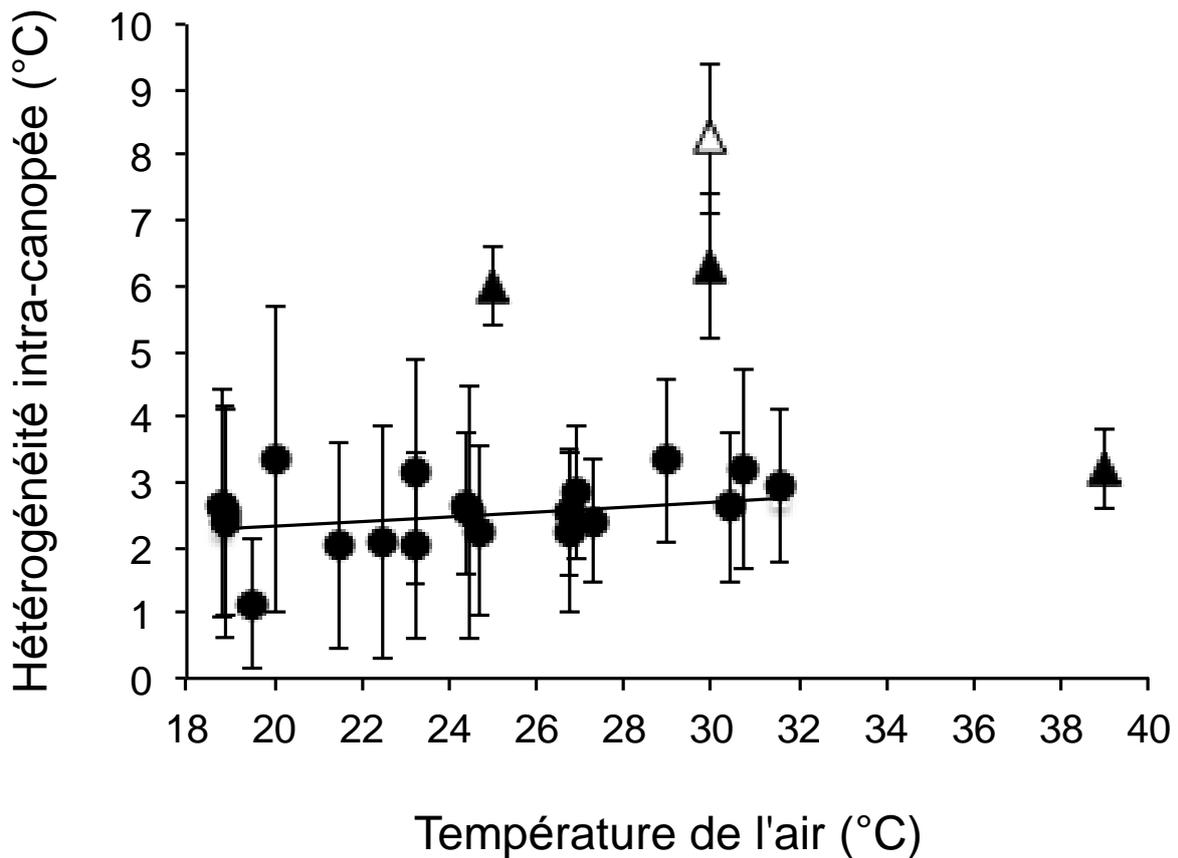
A l'échelle biogéographique, les organismes évoluent au sein de mosaïques thermiques qui apportent localement un niveau de complexité supérieur au gradient latitudinal de température de l'air (Helmuth et al. 2006). La plupart des organismes ectothermes sont mobiles et peuvent exploiter l'hétérogénéité thermique de leur habitat pour réguler leur température corporelle et résister aux variations du climat (Sunday et al. 2014). Ainsi, les ectothermes peuvent présenter une température corporelle qui diffère de manière importante de la température de l'air (Helmuth 1998 ; Gates 1980 ; Angilletta 2009). L'hétérogénéité spatiale des conditions environnementales est donc primordiale pour les capacités de thermorégulation comportementale des organismes ectothermes (Kearney et al. 2009 ; cf. Chapitre 1) et elle peut présenter des différences importantes de l'échelle du globe, à l'échelle régionale mais également à l'échelle du microhabitat.

La taille des organismes détermine l'échelle à laquelle ils se déplacent et est donc un facteur déterminant dans l'hétérogénéité environnementale qu'ils peuvent exploiter. Les petits ectothermes de l'ordre de quelques millimètres, qui constituent la majorité de la biodiversité (May 1988), subissent ainsi des conditions environnementales à des échelles spatiales et temporelles plus petites (Hallett et al. 2004 ; Potter et al. 2013). Ces organismes évoluent au sein de microclimats dont les conditions peuvent présenter une hétérogénéité importante dans l'espace et dans le temps (Potter et al. 2013).

L'un des principaux freins dans l'étude de l'impact des changements globaux sur les organismes réside dans la capacité à relier l'échelle spatiale à laquelle ces changements ont lieu à l'échelle spatiale à laquelle les organismes évoluent. Ainsi, Potter et al. (2013) ont mis en évidence un écart important entre l'échelle spatiale à laquelle la plupart des données climatiques sont collectées et la taille des organismes étudiés. Les données recueillies dans le cadre de cette thèse et notamment le long du gradient latitudinal constituent une opportunité de relier les échelles macro- et microclimatiques afin de caractériser l'hétérogénéité des températures de surface foliaire et la réponse de cette hétérogénéité à un réchauffement. J'ai donc calculé et comparé l'hétérogénéité thermique à l'échelle d'une feuille individuelle à partir de données récoltées par imagerie infrarouge en laboratoire et en conditions contrôlées, et à l'échelle d'une canopée à partir des données récoltées le long du gradient latitudinal à l'aide des stations microclimatiques équipées de thermocouples.

J'ai décrit l'hétérogénéité thermique du microclimat foliaire en me basant sur la perception qu'en ont les arthropodes. Ainsi, j'ai posé l'hypothèse qu'un arthropode perçoit l'hétérogénéité thermique disponible à la surface de la feuille qu'il occupe. C'est pourquoi j'ai décrit l'hétérogénéité thermique intra-feuille sur la base de l'intervalle de température disponible sur chaque feuille mesurée. En revanche, à l'échelle de la canopée, on pose l'hypothèse que ce même arthropode ne perçoit que la moyenne des températures disponibles sur une autre feuille. C'est pourquoi j'ai décrit l'hétérogénéité intra-canopée sur la base de la température moyenne de chaque feuille mesurée.

A l'échelle de la feuille, l'hétérogénéité thermique correspond à la différence de température entre le pixel le plus chaud et le pixel le plus froid identifiés sur les images infrarouges. Les données utilisées sont celles récoltées dans le cadre du chapitre 1 de la thèse (*cf.* Chapitre 1) et dans le cadre des travaux menés sur l'impact de l'herbivorie présentée dans la discussion générale du mémoire (*cf.* Discussion générale : 2.2. Impact de l'herbivorie sur le microclimat foliaire). Dans le chapitre 1, les feuilles étaient exposées pendant 1 heure à une température de l'air constante de 25 °C, 30 °C ou 39 °C et à un rayonnement de 220-240 W.m<sup>-2</sup>. L'hétérogénéité thermique calculée à partir de ces données représente une moyenne sur toute la durée de l'expérimentation à 25 °C, 30 °C ou 39 °C. Dans le cadre des travaux menés sur l'impact de l'herbivorie sur le microclimat foliaire, les feuilles étaient exposées à un cycle diurnal de température de l'air de 15 °C - 30 °C - 15 °C et à un rayonnement compris entre 230 et 250 W.m<sup>-2</sup>. L'hétérogénéité thermique calculée à partir de ces données correspond à une valeur ponctuelle relevée lors du pic de température à 30 °C. A l'échelle de la canopée, l'hétérogénéité thermique correspond à la différence entre la température moyenne de la feuille la plus chaude et la température moyenne de la feuille la plus froide au moment du pic de température de l'air sur chacun des 5 sites le long du gradient latitudinal de température de l'air. A l'échelle de la feuille comme à l'échelle de la canopée, le calcul de l'hétérogénéité spatiale des températures au moment du pic de température de l'air journalier permet de comparer les valeurs obtenues aux différentes échelles. Par ailleurs, le pic de température de l'air journalier correspond à un moment crucial de la journée pour les ectothermes. C'est à ce moment de la journée que l'hétérogénéité des températures disponibles va constituer un levier important pour résister à des conditions potentiellement extrêmes.



### 3.1. Quantification

#### 3.1.1. Hétérogénéité thermique moyenne

L'hétérogénéité spatiale des températures à la surface d'une feuille est en moyenne de  $8.2 \pm 1.2$  °C (Figure 49). En comparaison, l'hétérogénéité spatiale au sein de la canopée du pommier est en moyenne comprise entre  $2 \pm 1.4$  °C en août à Gembloux (i.e. 50.56 ° de latitude) et  $3.3 \pm 2.3$  °C en juin à La Morinière (i.e. 47.14 ° de latitude) (Figure 49). Ces résultats sont en accord avec l'étude de Pincebourde et al. (2007) qui ont mis en évidence une hétérogénéité thermique intra-canopée ne dépassant pas 3 °C par temps clair. L'hétérogénéité spatiale des températures de surface foliaire est donc plus importante à l'échelle d'une feuille qu'à l'échelle d'une canopée.

Figure 49. Hétérogénéité spatiale journalière moyenne ( $\pm$  sd) des températures de surface foliaire à l'échelle de la canopée (ronds noirs) et à l'échelle d'une feuille individuelle (triangles). Les triangles noirs correspondent à l'hétérogénéité spatiale intra-feuille calculée à partir des données infra-rouge du chapitre 1 de la thèse et correspondent à une moyenne de l'hétérogénéité mesurée pendant 1 heure en conditions de température constante (25 °C, 30 °C et 39 °C). Le triangle blanc correspond à l'hétérogénéité spatiale intra-feuille calculée à partir des données infra-rouge des travaux menés sur l'impact de l'herbivorie présentée dans la discussion

générale du mémoire (B.II. Impact de l'herbivorie sur le microclimat foliaire). Ce point a été calculé au moment du pic de chaleur journalier dans le cadre d'un cycle diurnal de température de l'air simulé en laboratoire ( $T_{\text{air}} = 30 \text{ }^{\circ}\text{C}$ ). L'hétérogénéité spatiale intra-canopée (ronds noirs) est présentée en relation avec la température maximale journalière de l'air calculée sur chacun des 5 sites le long du gradient latitudinal et pour chacun des 4 mois. L'hétérogénéité spatiale intra-feuille est présentée en relation avec la température maximale de l'air atteintes dans le cadre des cycles diurnaux simulés en laboratoire (triangle blanc) et en relation avec la température de l'air appliquée de manière constante pendant 1 heure en laboratoire également (triangles noirs).

L'hétérogénéité des températures de surface foliaire peut constituer un refuge pour les arthropodes. Elle peut leur permettre de subsister localement, malgré des conditions défavorables du fait de leur position le long du gradient latitudinal climatique (Sagarin & Gains 2002 ; Sagarin & Somero 2006). Ceci sous réserve que l'hétérogénéité spatiale des températures de surface foliaire conserve un niveau suffisant pour les arthropodes le long du gradient latitudinal de température de l'air.

### 3.1.2. Réponse de l'hétérogénéité thermique à la température de l'air

#### 3.1.2.1. *Hétérogénéité thermique intra-feuille*

En conditions climatiques modérées, l'hétérogénéité spatiale des températures de surface foliaire est importante à la surface d'une seule feuille et est propice à la thermorégulation comportementale des arthropodes (*cf.* Chapitre 1). Lors d'un réchauffement, l'hétérogénéité thermique à la surface des feuilles diminue de manière importante en composition, c'est à dire en termes d'intervalle de températures disponibles, et en configuration, c'est-à-dire en termes d'agencement spatial des températures (*cf.* Chapitre 1). En conséquence, l'homogénéisation du microclimat foliaire contraint les arthropodes dans la régulation comportementale de leur température corporelle et ceux-ci dépendent de leur propre réponse physiologique et de la réponse physiologique de la plante pour atténuer l'impact d'évènements climatiques extrêmes.

#### 3.1.2.2. *Hétérogénéité thermique intra-canopée*

Afin de déterminer l'effet de la température maximale journalière de l'air sur l'hétérogénéité intra-canopée des températures de surface foliaire, j'ai procédé à une analyse

de la variance à l'aide de la fonction « Anova » du package « car » sur le logiciel R (R development Core Team 2014). J'ai également étudié la variabilité de cette relation au cours de la saison en considérant le mois pendant lequel les données ont été acquises. La température maximale journalière de l'air correspond ici à une moyenne sur chaque mois des maxima journaliers de température de l'air de chacun des sites.

La température maximale journalière de l'air présente un effet significatif sur l'hétérogénéité intra-canopée des températures de surface foliaire (Anova, F-value = 3.9057,  $P < 0.05$ ) et cette relation ne présente pas de variabilité significative entre les mois considérés dans cette étude (Anova, F-value = 0.6593,  $P > 0.05$ ). Ainsi, sur l'ensemble de la saison, c'est-à-dire de juin à septembre, l'hétérogénéité spatiale intra-canopée augmente avec la température maximale journalière de l'air et présente une pente significative bien que faible de 4 % (Figure 48). L'intervalle des températures de surface foliaire au sein d'une même canopée augmente de 0.04 °C pour chaque degré d'augmentation de la température maximale journalière de l'air.

### *3.1.2.3. Hétérogénéité thermique : Une réponse au réchauffement spécifique à chaque échelle*

La réponse à un réchauffement de l'hétérogénéité spatiale des températures de surface de feuille varie selon l'échelle spatiale considérée. La diminution de l'hétérogénéité spatiale des températures à l'échelle de la feuille n'a pas lieu à l'échelle de la canopée. Au contraire, à l'échelle de la canopée on observe une tendance à l'augmentation de l'hétérogénéité des températures de surface foliaire, en tout cas en termes d'intervalle de températures disponibles, c'est-à-dire en termes de composition.

Nous ne sommes pas en mesure de décrire la réponse de l'hétérogénéité des températures de surface foliaire à l'échelle de la canopée en termes de configuration. Dans le cadre des mesures de température de surface de feuille le long du gradient latitudinal, nous ne disposons pas de la position des feuilles échantillonnées dans les 3 dimensions de la canopée. La modélisation évoquée en conclusion de la première partie de la discussion générale (*cf.* Discussion générale : 1.4. Modélisation biophysique : vers une approche intégrative du bilan thermique de la feuille) pourra nous permettre de répondre à cette question. Egalement, il serait possible de vérifier les résultats du modèle ou de quantifier directement l'hétérogénéité thermique de configuration intra-canopée en échantillonnant de manière plus exhaustive que dans cette thèse les températures de surface foliaire au sein d'une canopée le long du gradient latitudinal.

### 3.2. Relations multitrophiques et échelles spatiales : impact du changement climatique sur la thermorégulation comportementale des arthropodes

L'impact d'un réchauffement sur les capacités de thermorégulation comportementale des arthropodes peut potentiellement varier selon l'échelle considérée. A l'échelle d'une feuille individuelle, les capacités de thermorégulation comportementale des arthropodes diminuent avec l'hétérogénéité des températures de surface foliaire lors d'un réchauffement. Au contraire, à l'échelle de la canopée, les capacités de thermorégulation comportementale des arthropodes peuvent être maintenues avec l'hétérogénéité des températures de surface foliaire.

Dans le contexte du changement climatique, il est possible que l'on observe un changement dans l'échelle spatiale à laquelle les arthropodes se déplacent pour réguler leur température corporelle sous l'effet de l'augmentation de la température de l'air. Deux schémas peuvent ainsi être dessinés selon les conditions climatiques ambiantes. En conditions climatiques modérées, l'échelle intra-feuille présente une hétérogénéité thermique suffisante pour la thermorégulation comportementale des arthropodes. Ceux-ci peuvent limiter leurs déplacements à l'échelle d'une feuille individuelle et y trouver les conditions qui leur sont favorables. En revanche, lors d'un événement extrême de température de l'air, la surface d'une feuille s'homogénéise et contraint les arthropodes dans leurs capacités de thermorégulation comportementale. Dans ces conditions, les arthropodes peuvent potentiellement adapter leurs déplacements de l'échelle spatiale de la feuille à l'échelle spatiale de la canopée pour retrouver une hétérogénéité thermique suffisante à même de leur permettre de réguler leur température corporelle. Toutefois, l'hétérogénéité intra-feuille semble toujours supérieure ou égale à l'hétérogénéité intra-canopée. Cette conclusion doit donc être tempérée, et d'autres travaux sont nécessaires pour approfondir cette comparaison des hétérogénéités thermiques à chaque échelle.

Le changement climatique impacte également directement la dynamique des populations d'arthropodes. De nombreuses études ont démontré qu'il a pour effet d'augmenter l'herbivorie. D'une part, les insectes phytophages voient leur développement accéléré sous l'effet de la hausse de la température de l'air et forment de plus grandes populations. D'autre part, ils doivent consommer davantage de tissus végétaux suite à la diminution de la valeur nutritionnelle des plantes (*cf.* 2.2.6. Herbivorie et changement climatique). Or, l'augmentation de l'herbivorie modifie l'hétérogénéité thermique à la surface

des feuilles (*cf.* 2.2.2. Impact de l'herbivorie sur le végétal). Elle est également susceptible de modifier l'hétérogénéité thermique de la canopée.

Il est possible que l'augmentation de l'herbivorie des insectes broyeur diminue la densité de végétation dans la canopée. Une canopée moins dense laisse davantage pénétrer le vent qui peut alors rapprocher la température de l'air au sein de la canopée de la température de l'air ambiant et diminuer l'excès de température des feuilles dans la canopée. Le vent peut également homogénéiser les températures de surface foliaire, à la surface d'une seule feuille mais également à l'échelle de la canopée entre des feuilles différentes (pour plus de détails sur les effets du vent, *cf.* chapitre 1.1.2.1. Convection forcée). Les conditions micro- et macroclimatiques seraient ainsi plus proches et les capacités de la plante à présenter une diversité de microclimats spécifiques seraient diminuées.

Les capacités de thermorégulation comportementale des arthropodes devraient diminuer avec l'hétérogénéité des températures de surface foliaire, tant à l'échelle de la feuille qu'à l'échelle de la canopée, sous l'effet d'une augmentation de l'herbivorie. En effet, il est prédit que la proportion d'événements climatiques extrêmes augmente avec le changement climatique, en fréquence et en amplitude (IPCC 2007). Si les capacités de thermorégulation comportementale des arthropodes vivant à la surface des feuilles diminuent avec l'augmentation de l'herbivorie, il leur sera plus difficile de résister aux événements climatiques extrêmes plus fréquents. Cette diminution des capacités de thermorégulation comportementale peut atténuer l'augmentation de l'herbivorie et son impact sur le végétal.

# Conclusion



La détermination de l'impact du changement climatique sur les relations multitrophiques plante-arthropodes constitue un challenge de par la diversité des facteurs climatiques en interaction (*cf.* Discussion générale : 1. Bilan thermique de la plante : le résultat d'interactions complexes), la diversité des réponses physiologiques et comportementales des organismes considérés (*cf.* Chapitre 1 à 3 ; *cf.* Discussion générale : 2. Relation multitrophiques plantes-arthropodes ; *cf.* Discussion générale : 3. Hétérogénéité spatiale des températures : de l'échelle foliaire à l'échelle biogéographique ») et les changements d'échelle spatiale nécessaires pour en comprendre la relation (*cf.* Chapitre 1 à 3 ; *cf.* Discussion générale : 2.1. Résistance thermique des arthropodes à la surface des feuilles ; *cf.* Discussion générale : 3. Hétérogénéité spatiale des températures : de l'échelle foliaire à l'échelle biogéographique) (Figure 50).

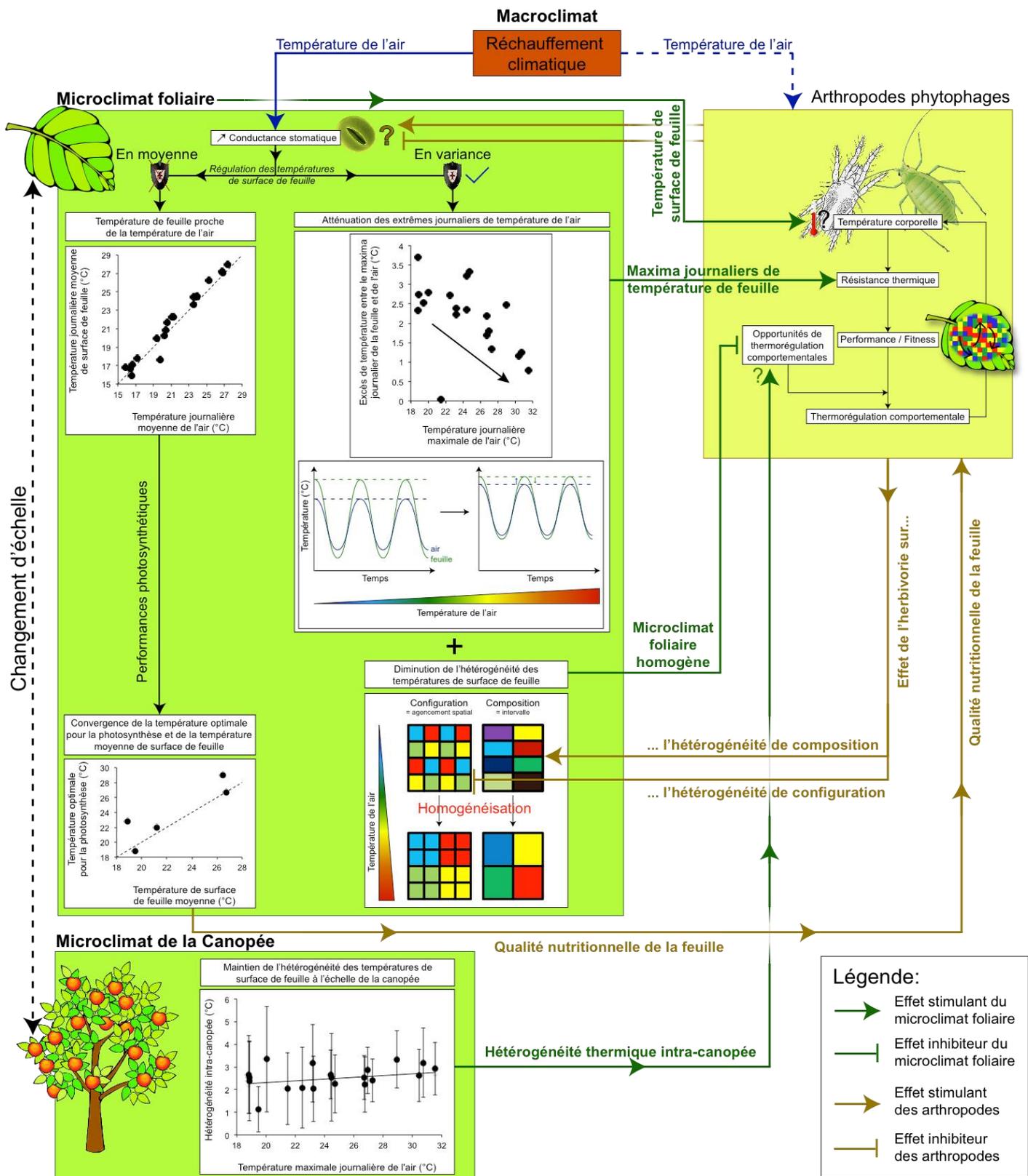


Figure 50. Représentation schématique de la réponse microclimatique à l'échelle de la feuille et de la canopée et des relations plante-arthropodes étudiées dans le cadre de la thèse.

La direction et l'amplitude du changement climatique montrent une variabilité spatiale importante à la surface du globe (IPCC 2007) et pour une même position géographique selon l'échelle spatiale considérée (Helmuth et al. 1998 ; Hallett et al. 2004 ; Helmuth et al. 2006 ; Potter et al. 2013). Ainsi, à l'échelle microclimatique, la feuille présente une réponse spécifique en moyenne (*cf.* Chapitre 1 et 2 ; Cook et al. 1964; Linacre 1967 ; Pincebourde et al. 2007) et en variance (*cf.* Chapitre 1 et 3 ; Cook et al. 1964 ; Jones 1999 ; Aldea et al. 2005 ; Pincebourde et al. 2007 ; Potter et al. 2013).

En moyenne, la température de feuille est proche de la température de l'air et le microclimat foliaire montre des capacités limitées à atténuer les variations climatiques (*cf.* Chapitre 3). Ainsi, une augmentation de la température moyenne de l'air est répercutée avec une amplitude quasi similaire sur la température moyenne de surface de feuille qui va déterminer localement les performances de la feuille (*cf.* Chapitre 3). La température optimale pour la photosynthèse dépend des conditions microclimatiques moyennes locales et l'activité photosynthétique de la feuille n'est pas maximisée pendant les moments les plus chauds de la journée (*cf.* Chapitre 3).

En extrêmes, la feuille montre des capacités à atténuer les variations du climat. Du fait du rayonnement intercepté pendant la journée et du refroidissement radiatif qui a lieu pendant la nuit, la température de feuille est plus élevée que la température de l'air pendant la journée et plus basse pendant la nuit. L'amplitude de variation journalière des températures de surface foliaire est donc plus importante que celle des températures de l'air. Sous l'effet d'un réchauffement, l'amplitude de variation journalière des températures microclimatiques diminue et les extrêmes de température subis par les arthropodes à la surface des feuilles se rapprochent des extrêmes de température de l'air (*cf.* Chapitres 2 et 3). Ce phénomène présente une variabilité spatiale au sein de la canopée et est plus marqué pour les feuilles situées du côté est. A l'est de la canopée, les feuilles bénéficient d'un décalage temporel plus important entre le maximum de rayonnement et le maximum de température de l'air (*cf.* Chapitre 2). La feuille montre donc des capacités à atténuer les extrêmes climatiques sous l'effet d'un réchauffement avec une certaine variabilité spatiale au sein de la canopée (*cf.* Chapitres 2 et 3).

Cette réponse physiologique de la feuille aux extrêmes climatiques présente des conséquences pour les arthropodes vivant à la surface des feuilles. Elle va impacter leur résistance thermique puisque celle-ci est corrélée en premier lieu avec les conditions microclimatiques extrêmes, c'est-à-dire avec les extrêmes journaliers de température de feuille (*cf.* Discussion générale : 2.1. Résistance thermique des arthropodes à la surface des

feuilles). Ainsi, puisque la feuille atténue l'augmentation des extrêmes à sa surface, les arthropodes peuvent développer des résistances thermiques sensiblement moins importantes que s'ils ne bénéficiaient pas de cette réponse physiologique.

La réponse physiologique de la feuille aux extrêmes climatiques diminue l'hétérogénéité du microclimat foliaire, en composition et en configuration (*cf.* Chapitre 1). A la surface d'une feuille, les arthropodes disposent alors d'un intervalle de température moins important et évoluent dans une mosaïque thermique plus homogène (*cf.* Chapitre 1). En conséquence, les arthropodes voient leurs capacités de thermorégulation comportementale diminuer et reposent sur leur réponse physiologique pour répondre et résister aux conditions extrêmes qu'ils subissent (*cf.* Chapitre 1). Cependant, à l'échelle de la canopée, l'hétérogénéité des températures de surface de feuille ne subit pas la même décroissance lors d'un réchauffement. Au contraire, elle augmente sensiblement et peut conférer aux arthropodes des capacités de thermorégulation comportementale en conditions extrêmes (*cf.* Discussion générale : 3. Hétérogénéité spatiale des températures : de l'échelle foliaire à l'échelle biogéographique). En effet, la canopée peut potentiellement permettre aux arthropodes de retrouver une hétérogénéité suffisante et de pallier à l'homogénéisation des températures à l'échelle de la feuille.

Enfin, l'hétérogénéité thermique du microclimat foliaire est aussi impactée par l'herbivorie. Une courte infestation de 4 jours à densité modérée, soit avec une cinquantaine de pucerons, provoque la fermeture des stomates, l'augmentation de l'hétérogénéité de composition et la diminution de l'hétérogénéité de configuration (*cf.* Discussion générale : 2.2. Impact de l'herbivorie sur le microclimat foliaire). Les arthropodes phytophages diminuent indirectement leurs capacités de thermorégulation par leur activité d'herbivorie puisqu'ils homogénéisent l'agencement spatial des températures à la surface des feuilles. L'augmentation de l'hétérogénéité de composition, c'est-à-dire de l'intervalle de températures disponibles à la surface des feuilles, n'est pas à même de leur conférer des capacités de thermorégulation comportementale supplémentaires lors d'évènements extrêmes de température de l'air puisqu'elle a lieu par le biais des températures de surface de feuille les plus élevées.

Dans le contexte du changement climatique, les relations plante-arthropodes sont susceptibles de connaître d'importants changements sous l'effet de l'augmentation des évènements climatiques extrêmes, de l'élévation de la concentration en CO<sub>2</sub> de l'atmosphère et de la hausse, en moyenne, de la température de l'air. Les connaissances concernant les capacités du microclimat foliaire à répondre au climat et aux organismes qui vivent en son

sein doivent être étendues aux conditions extrêmes que les organismes vont rencontrer dans les décennies à venir. Ces connaissances doivent améliorer nos capacités à prédire et anticiper les effets du changement climatique, notamment sur les agro-écosystèmes que sont les vergers de pommier.

La production de matière première alimentaire de qualité et la conservation de la biodiversité sont deux problématiques importantes et apparaissent, en France, de plus en plus interconnectées depuis les années 1990 avec la convention mondiale pour la biodiversité de Rio et la première réforme de la politique agricole commune initiant les mesures agri-environnementales (Doré et al. 2006). C'est dans ce contexte que s'est développé l'agro-écologie, qui ne considère plus les espaces agricoles qu'en termes de production et les replace comme une source et un levier de gestion de la biodiversité à même de fournir des services éco-systémiques essentiels pour la protection contre les bio-agresseurs, par exemple.

L'agro-écologie constitue le cadre conceptuel dans lequel je souhaiterais poursuivre les travaux entrepris dans cette thèse. Des pratiques culturelles développées sous l'égide de l'agro-écologie telles que l'agroforesterie et le semis direct sous couvert végétal permanent constituent des systèmes originaux qui se démarquent des pratiques dites conventionnelles. La structure de ces systèmes de culture offre aux ectothermes la possibilité de se déplacer à différentes échelles spatiales et présentent potentiellement une hétérogénéité de température bien particulière. De plus, ces systèmes ont été majoritairement développés dans les pays du sud qui sont encore pour nombre d'entre eux confrontés au défi de l'autonomie alimentaire et qui sont susceptibles d'être impacté de manière très importante par le changement climatique. Ces systèmes présentent donc un intérêt scientifique de par leur originalité ainsi qu'un intérêt économique et alimentaire pour les populations humaines de par leur susceptibilité au changement climatique.



## Références



- Adams, W. W. III, Demmig-Adams, B., Logan, B. A., Barker, D. H., Osmond, C. B. Rapid changes in xanthophyll cycle-dependent energy dissipation and photosystem II efficiency in two vines, *Stephania japonica* and *Smilax australis*, growing in the understory of an open Eucalyptus forest. *Plant, Cell and Environment*, 1999, 22, 125–136.
- Addo-Bediako, A., Chown, S. L., Gaston, K. J. Thermal tolerance, climatic variability and latitude. *Proceedings of the royal society B*, 2000, 267, 739-745.
- Agam, N., Berliner, N. Dew formation and water vapor adsorption in semi-arid environments—A review. *Journal of Arid Environments*, 2006, 65, 572-590.
- Agosta, S. J. On ecological fitting, plant-insect associations, herbivore host shifts, and host plant selection. *Oikos*, 2006, 114, 556-565.
- Agrawal, A. A., Lau, J. A., Hämbäck, P. A. Community heterogeneity and the evolution of interactions between plants and insect herbivores. *The Quarterly Review Of Biology*, 2006, 81, 349-376.
- Aitken, S. N., Yeaman, S., Holliday, J. A., Wang, T., Curtis-McLane, S. Adaptation, migration or extirpation: climate change outcomes of tree population. *Evolutionary Applications*, 2008, 1, 95-111.
- Aldea, M., Hamilton, J. G., Resti, J. P., Zangerl, A. R., Berenbaum, M. R., DeLucia, E. H. Indirect effects of insect herbivory on leaf gas exchange in soybean. *Plant, Cell and Environment*, 2005, 28, 402-411.
- Aldea, M., Hamilton, J. G., Resti, J. P., Zangerl, A. R., Berenbaum, M. R., Frank, T. D., DeLucia E. H. Comparison of photosynthetic damage from arthropod herbivory and pathogen infection in understory hardwood saplings. *Oecologia*, 2006, 149, 221-232.
- Aldea, M., Hamilton, J. G., Resti, J. P., Zangerl, A. R., Berenbaum, M. R., & DeLucia, E. H. Indirect effects of insect herbivory on leaf gas exchange in soybean. *Plant, Cell and Environment*, 2005, 28, 402-411.
- Allen, M. T., Percy, R. W. Stomatal behavior and photosynthetic performance under dynamic light regimes in a seasonally dry tropical rain forest. *Oecologia*, 2000a, 122, 470–478.

- Allen, M. T., Pearcy, R. W. Stomatal versus biochemical limitations to dynamic photosynthetic performance in four tropical rainforest shrub species. *Oecologia*, 2000b, 122, 479–486.
- Angilletta, M. J., Niewiarowski, P. H., Navas C. A. *Journal of Thermal Biology*, 2002, 27, 249-268.
- Angilletta, M. J. *Thermal adaptation : a theoretical and empirical synthesis*. New-York : Oxford University Press, 2009, 289.
- Alborn, H. T., Turlings, T. C. J., Jones, T. H., Stenhagen, G., Loughrin, J. H., Tumlinson, J. H. An Elicitor of Plant Volatiles from Beet Armyworm Oral Secretion. *Science*, 1997, 276, 945-949.
- Alborn, H. T., Hansen, T. V., Jones, T. H., Bennett, D. C., Tumlinson, J. H., Schmelz, E. A., Teal, P. E. A. Disulfooxy fatty acids from the American bird grasshopper *Schistocerca americana*, elicitors of plant volatiles. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2007, 104, 12976-12981.
- Arias, M. B., Poupin, M. J., Lardies, M. A. Plasticity of life-cycle, physiological thermal traits and Hsp70 gene expression in an insect along the ontogeny: effect of temperature variability. *Journal of Thermal Biology*, 2011, 36, 355– 62.
- Assmann, S. M. Enhancement of the stomatal response to blue light by red light, reduced intercellular concentrations of CO<sub>2</sub>, and low vapor pressure differences. *Plant Physiology*, 1988, 87, 226–231.
- Bale, J. S., Masters, G. J., Hodkinson, I. D., Awmack, C., Bezemer, T. M., Brown, V. K., Butterfield, J., Buse, A., Coulson, J. C., Farrar, J., Good, J. E. G., Harrington, R., Hartley, S., Jones, T. H., Lindroth, R. L., Press, M. C., Symrnioudis, I., Watt, A. L., Whittaker, J. B. Herbivory in global climate change research: direct effects of rising temperature on insect herbivores. *Global Change Biology*, 2002, 8, 1-16.
- Ball, M. C., Cowan, I. R., Farquhar, G. D. Maintenance of leaf temperature and the optimisation of carbon gain in relation to water temperature in a tropical mangrove forest. *Australian Journal of Plant Physiology*, 1988, 15, 263–266.
- Barthlott, W., Neinhuis, C. Purity of the sacred Lotus, or escape from contamination in biological surfaces. *Planta*, 1997, 202, 1-8.

- Battaglia, M., Beadle, C., Loughhead, S. Photosynthetic temperature responses of *Eucalyptus globulus* and *Eucalyptus nitens*. *Tree Physiology*, 1996, 16, 81-89.
- Bauerfeind, S. S., Fischer, K. Simulating climate change: temperature extremes but not means diminish performance in a widespread butterfly. *Population Ecology*, 2014, 56, 239–50.
- Beardmore, J. A., Levine, L. Fitness and environmental variation. I. A study of some polymorphic populations of *Drosophila pseudoobscura*. *Evolution*, 1963, 17, 121–129.
- Becker, T. W., Fock, H. P. Effects of water stress on the gas exchange, the activities of some enzymes of carbon and nitrogen metabolism, and on the pool sizes of some organic acids in maize leaves. *Photosynthesis Research*, 1986, 8, 175-181.
- Beerling, D. J., Franks, P. J. Plant science: The hidden cost of transpiration. *Nature*, 2010, 464, 495–496.
- Benedetti-Cecchi, L., Bertocci, I., Vaselli, S., Maggi, E. Temporal variance reverses the impact of high mean intensity of stress in climate change experiments. *Ecology*, 2006, 87, 2489-2499.
- Bernard, F., Sache, I., Suffert, F. & Chelle, M. The development of a foliar pathogen does react to leaf temperature. *New Phytologist*, 2013, 198, 232-240.
- Berry, J. A., Björkman, O. Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants. *Annual Review on Plant Physiology*, 1980, 31, 491-543.
- Berry, J. A., Downton, W. J. S. Environmental regulation of photosynthesis. In: Govindjee I. *Photosynthesis Volume II: Development, Carbon Metabolism, and Plant Productivity*. New-York : Academic press, Inc., 1982, 608p.
- Bjorkman, O., Mooney, H. A., Ehleringer, J. Photosynthetic responses of plants from habitats with contrasting thermal environments: comparison of photosynthetic characteristics of intact plants. In : Carnegie Institution. *Annual report of the director department of plant biology*. Washington : Carnegie Institution, 1975, 815p.
- Boardman, N. K. Comparative photosynthesis of sun and shade plants. *Annual Review on Plant Physiology*, 1977, 28, 355–377.

- Boardman, L., Sørensen, J. G., Terblanche, J. S. Physiological responses to fluctuating thermal and hydration regimes in the chill susceptible insect, *Thaumatotibia leucotreta*. *Journal of Insect Physiology*, 2013, 59, 781-794.
- Bondada, B. R., Oosterhuis, D. M., Tugwell, N. P., Kim, J. S. Physiological and cytological studies of two-spotted spider mite, *Tetranychus urticae* K., injury in cotton. *Southwestern Entomologist*, 1995, 20, 171–180.
- Bounfour, M., Tanigoshi, L. K. Effect of temperature on development and demographic parameters of *Tetranychus urticae* and *Eotetranychus carpini borealis* (Acari: Tetranychidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 2001, 94, 400-404.
- Brewer, C. A., Smith, W. K. Influence of simulated dewfall on photosynthesis and yield in soybean isolines (*Glycine max* [L.] Merr. cv Williams) with different trichome densities. *International Journal of Plant Science*, 1994, 155, 460-466.
- Brewer, C. A., Smith, W. K. Leaf surface wetness and gas exchange in the pond lily nuphar polysepalum (Nymphaeaceae). *American Journal of Botany*, 1995, 82, 1271-1277.
- Brewer, C. A., Smith, W. K. Patterns of leaf surface wetness for montane and subalpine plants. *Plant, Cell and Environment*, 1997, 20, 1-11.
- Brewer, C. A., Smith, W. K., Vogelmann T. C. Functional interaction between leaf trichomes, leaf wettability and the optical properties of water droplets. *Plant, Cell and Environment*, 1991, 14, 955-962.
- Brodribb, T. J., Holbrook, N. M., Zwieniecki, M. A., Palma, B. Leaf hydraulic capacity in ferns, conifers and angiosperms: Impacts on photosynthetic maxima. *New Phytologist*, 2005, 165, 839-846.
- Buckley, L. B., Miller, E. F., Kingsolver J. G. Ectotherm thermal stress and specialization across altitude and latitude. *Integrative and Comparative Biology*, 2013, 53, 571-581.
- Bunce, J. A. Does transpiration control stomatal responses to water vapor pressure deficit? *Plant, Cell and Environment*, 1996, 19, 131–135.
- Burrage, S. W. *Ecology of the leaf surface micro-organisms: the microclimate at the leaf surface*. London: Academic Press, 1971, 640p.

- Butler, C. D., Trumble, J. T. Predicting population dynamics of the parasitoid *Cotesia marginiventris* (Hymenoptera: Braconidae) resulting from novel interactions of temperature and selenium. *Biocontrol Science and Technology*, 2010, 20, 391–406.
- Caesar, J., Alexander, L., Vose, R. Large-scale changes in observed daily maximum and minimum temperatures: creation and analysis of a new gridded data set. *Journal of Geophysical Research*, 2006, 111, 1-10.
- Calder, I. R. Canopy processes: implications for transpiration, interception and splash induced erosion, ultimately for forest management and water resources. *Plant Ecology*, 2001, 153, 203-214.
- Campbell, G. S., Norman, J. M. *An Introduction to Environmental Biophysics*. New-York: Springer Verlag, 1998, 286p.
- Campbell, G. S., Norman, J. M. Estimation of plant water status from canopy temperature: an analysis of the inverse problem. In: Steven, M. D., Clark, J. A., 1990, 440p.
- Campbell, R. J., Grayson, R. L., Marini, R. P. Surface and ultrastructural feeding injury to strawberry leaves by the two-spotted spider mite. *Horticultural Science*, 1990, 25, 948-951.
- Cao, L., Bala, G., Caldeira, K., Nemani, R., Ban-Weiss, G. Importance of carbon dioxide physiological forcing to future climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2010, 107, 9513-9518.
- Carrington, L. B., Armijos, M. V., Lambrechts, L., Barker, C. M., Scott, T. W. Effects of fluctuating daily temperatures at critical thermal extremes on *Aedes aegypti* life-history traits. *PLoS One*, 2013, 8, 1-9.
- Casagrande, R. A., Haynes, D. L. A predictive model for cereal leaf beetle mortality from sub-freezing temperatures. *Environmental Entomology*, 1976, 5, 761–769.
- Chalker-Scott, L. Environmental significance of anthocyanins in plant stress responses. *Photochemistry and Photobiology*, 1999, 70, 1-9.
- Charley, J. L., Richard, B. N. Nutrient Allocation in plant communities: Mineral cycling in terrestrial ecosystems. In: Lange, O. L., Nobel, P. S., Osmond, C. B., Ziegler, H. *Physiological plant ecology IV. Ecosystem processes: Mineral cycling, productivity and man's influence*. Berlin: Springer; 1983. 644p.

- Chazdon, R. Sunflecks and their importance to forest understory plants. *Advances in Ecological Research*, 1988, 18, 1–63.
- Chen, H. Y. H., Klinka, K. Light availability and photosynthesis of *Pseudotsugamenziesii* seedlings grown in the open and in the forest understory. *Tree Physiology*, 1997, 17, 23–29.
- Chen, I. C., Hill, J. K., Ohlemüller, R., Roy, D. B., Thomas, C. D. Rapid range shifts of species associated with high levels of climate warming. *Science*, 2011, 333, 1024–26.
- Chesson, P., Huntly, N. The roles of harsh and fluctuating conditions in the dynamics of the ecological communities. *The American Naturalist*, 1997, 150, 519–553.
- Chown, S. L., Addo-Bediako, A., Gaston, K. J. Physiological variation in insects: large-scale patterns and their implications. *Comparative Biochemistry and Physiology – Part B*, 2002, 131, 587–602.
- Chown, S. L., Hoffmann, A. A., Kristensen, T. N., Angilletta, M. J., Stenseth, N. C., Pertoldi, C. Adapting to climate change: a perspective from evolutionary physiology. *Climate Research*, 2010, 43, 3–15.
- Chow, S. L., Nicolson, S. W. Insect physiological ecology. Oxford : Oxford University Press Inc., 2004, 243p.
- Chown, S. L., Terblanche, J. S., Simpson, S. J. Physiological diversity in insects: ecological and evolutionary contexts. *Advances in Insect Physiology*, 2006, 33, 50–152.
- Cloudsley-Thompson, J. L. The significance of fluctuating temperatures on the physiology and ecology of insects. *Entomologist*, 1953, 86, 183–89.
- Clusella-Trullas, S., Chown, S. L. Lizard thermal trait variation at multiple scales: a review. *Journal of Comparative Physiology B*, 2014, 184, 5–21.
- Coleman, R. A., Ramchunder, S. J., Moody, A. J., Foggo, A. An enzyme in snail saliva induces herbivore-resistance in a marine alga. *Functional Ecology*, 2007, 21, 101–106.
- Cook, W. C. Some effects of alternating temperatures on the growth and metabolism of cutworm larvae. *Journal of Economic Entomology*, 1927, 20, 769–82.
- Cook, G. D., Dixon, J. R., Leopold, A. C. Transpiration: its effects on plant leaf temperature. *Science*, 1964, 144, 546–547.

- Cossins, A. R., Bowler, K. Temperature biology of animals. London : Chapman and Hall, 1987, 339p.
- Cornelissen, T. Climate change and its effects on terrestrial insects and herbivory patterns. *Neotropical Entomology*, 2011, 40, 155–163.
- Currano, E. D., Wilf, P., Wing, S. L., Labandeira, C. C., Lovelock, E. C., Royer, D. L. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2008, 105, 1960–1964.
- Danks, H. V. Insect adaptations to cold and changing environments. *The Canadian Entomologist*, 2006, 138, 1–23.
- Davis, J. A., Radcliffe, E. B., Ragsdale, D. W. Effects of high and fluctuating temperatures on *Myzus persicae* (Hemiptera: Aphididae). *Environ. Entomol*, 2006, 35, 1461–68.
- De Boer, H. J., Lammertsma, E. I., Wagner-Cremer, F., Dilcher, D. L., Wassen, M. J., Dekker, S. C. Climate forcing due to optimization of maximal leaf conductance in subtropical vegetation under rising CO<sub>2</sub>. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2011, 108, 4041-4046.
- De Freitas Bueno, A., R., De Freitas Bueno, C. O., Nabity, P. D., Highley, L. G., Fernandes, O. A. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 2009, 52, 825-834.
- De Frenne, P., Graae, B. J., Rodríguez-Sánchez, F., Kolb, A., Chabrierie, O., Decocq, G., De Kort, H., De Schrijver, A., Diekmann, M., Eriksson, O., Gruwez, R., Hermy, M., Lenoir, J., Plue, J., Coomes, D. A., Verheyen, K. Latitudinal gradients as natural laboratories to infer species' responses to temperature. 2013a, 101, 784-795.
- De Frenne, P., Rodríguez-Sánchez, F., Coomes, D.A., Baeten, L., Verstraeten, G., Vellend, M., Bernhardt-Roemermann, M., Brown, C.D., Brunet, J., Cornelis, J., Decocq, G.M., Dierschke, H., Eriksson, O., Gilliam, F.S., Hedl, R., Heinken, T., Hermy, M., Hommel, P., Jenkins, M.A., Kelly, D.L., Kirby, K.J., Mitchell, F.J.G., Naaf, T., Newman, M., Peterken, G., Petrik, P., Schultz, J., Sonnier, G., Van Calster, H., Waller, D.M., Walther, G.-R., White, P.S., Woods, K.D., Wulf, M., Graae, B.J., Verheyen, K. Microclimate moderates plant responses to macroclimate warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2013b, 110, 18561-18565.

- De Vos, M., Van Zaanen, W., Koornneef, A., Korzelius, J. P., Dicke, M., Van Loon, L. C., Pieterse, C. M. J. Herbivore-induced resistance against microbial pathogens in *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, 2005, 142, 353–363.
- DeLucia, E. H., Casteel, C. L., Nabity, P. D., O'Neill, B. F. Insects take a bigger bite out of plants in a warmer, higher carbon dioxide world. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2008, 105, 1781-1782.
- DeLucia, E. H., Nabity, P. D., Zavala, J. A., Berenbaum, M. R. Climate change: resetting plant-insect interactions. *Plant Physiology*, 2012, 160, 1677-1685.
- Demmig-Adams, B., Adams, W. W. III. Photoprotection in an ecological context: the remarkable complexity of thermal energy dissipation. *New Phytologist*, 2006, 172, 11–21.
- Demmig-Adams, B., Adams, W. W. III. The role of xanthophyll cycle carotenoids in the protection of photosynthesis. *Trends in Plant Science*, 1996, 1, 21–26.
- Denny, M. W., Hunt, L. J. H., Miller, L. P., Harley, C. D. G. On the prediction of extreme ecological events. *Ecological Monographs*, 2009, 79, 397-421.
- Deutsch, C. A., Tewksbury, J. J., Huey, R. B., Sheldon, K. S., Ghalambor, C. K., Haak, D. C., Martin, P. R. Impact of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2008, 105, 6668-6672.
- Dillaway, D. N., Kruger, E. L. Thermal acclimation of photosynthesis: a comparison of boreal and temperate tree species along a latitudinal gradient. *Plant, Cell and Environment*, 2010, 33, 888-899.
- Dillon, M. E., Wang, G., Huey, R. B. Global metabolic impact of recent global warming. *Nature*, 2010, 467, 704-706.
- Donovan, M. P., Nabity, P. D., DeLucia, E. H. Salicylic acid-mediated reductions in yield in *Nicotiana attenuata* challenged by aphid herbivory. *Arthropod-Plant Interactions*, 2013, 7, 45-52.
- Doré, T., Le Bail, M., Martin, P., Ney, B., Roger-Estrade, J. *L'agronomie aujourd'hui*. Versailles: Quae, 2006, 367.

- Economos, A. C., Lints, F. A. Developmental temperature and life span in *Drosophila melanogaster*. II. Oscillating temperature. *Gerontology*, 1986, 32, 28–36.
- Ehleringer, J. Leaf absorptances of Mohave and Sonoran desert plants. *Oecologia*, 1981, 49, 366-370.
- Ehleringer, J., Björkman, O. Pubescence and leaf spectral characteristics in a desert shrub, *Encelia farinosa*. *Oecologia*, 1978, 36, 151-162.
- Ehleringer, J., Björkman, O., Mooney, H. A. Leaf pubescence: effects on absorptance and photosynthesis in a desert shrub. *Science*, 1976, 192, 376-377.
- Ehleringer, J., Forseth, I. N. Diurnal leaf movements and productivity in canopies. *Plant canopies: their growth, form and function*,
- Ehleringer, J., Mooney, H. A. Leaf hairs: effects on physiological activity and adaptive value to a desert shrub. *Oecologia*, 1978, 37, 183-200.
- Ehleringer, J., Werk, K. S. Modifications of solar radiation absorption patterns and implications for carbon gain at the leaf level. In : Givnish, T. J. *On the economy of plant form and function: proceedings of the Sixth Maria Moors Cabot Symposium, Evolutionary Constraints on Primary Productivity, Adaptive Patterns of Energy Capture in Plants, Harvard Forest, August 1983*. Cambridge : Cambridge University Press, 1986, 736p.
- Easterling, D. R., Evans, J. L., Groisman, P. Ya., Karl, T. R., Kunkel, K. E., Ambenje, P. Observed variability and trends in extreme climate events: a brief review. *Bulletin of the American Meteorological Society*, 2000, 81, 417-425.
- Easterling, D. R., Horton, B., Jones, P. D., Peterson, T. C., Karl, T. R., Parker, D. E., Salinger, M. J., Razuvayev, V., Plummer, N., Jamason, P., Folland, C. K. Maximum and minimum temperature trends for the globe. *Science*, 1997, 277, 364-367.
- Easterling, D. R., Meehl, G. A., Parmesan, C., Changnon, S. A., Karl, T. R., Mearns, L. O. 2000. Climate extremes: observations, modeling, and impacts. *Science*, 289, 2068–74.
- Faye, E., Herrera, M., Bellomo, L., Silvain, J-F., Dangles, O. Strong discrepancies between local temperature mapping and interpolated climatic grids in tropical mountainous agricultural landscapes. *Plos One*, 2014, 9, 1-11.

- Feder, M. E., Hofmann, G. E. Heat-shock proteins, molecular chaperones and the stress response: evolutionary and ecological physiology. *Annual Review of Physiology*, 1999, 61, 243–282.
- Ferro, D. N., Southwick, E. E. Microclimates of small arthropods: estimating humidity within the leaf boundary layer. *Environmental Entomology*, 1984, 13, 926-929.
- Field, C., N. Chiariello, Williams, W. E. Determinants of leaf temperature in California mimulus species at different altitudes. *Oecologia*, 1982, 55, 414-420.
- Fischer, K., Kölzow, N., Höltje, H., Karl, I. Assay conditions in laboratory experiments: is the use of constant rather than fluctuating temperatures justified when investigating temperature-induced plasticity? *Oecologia*, 2011, 166, 23–33.
- Fidantsef, A. L., Stout, M. J., Thaler, J. S., Duffey, S. S., Bostock, R. M. Signal interactions in pathogen and insect attack: expression of lipoxygenase, proteinase inhibitor II, and pathogenesis-related protein P4 in the tomato *Lycopersicon esculentum*. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 1999, 54, 97-114.
- Field, C., Chiariello, N., Williams, W. E. Determinants of leaf temperature in California *Mimulus* species at different altitudes. *Oecologia*, 1982, 55, 414-420.
- Fischer, K., Kölzow, N., Höltje, H., Karl, I. Assay conditions in laboratory experiments: Is the use of constant rather than fluctuating temperatures justified when investigating temperature-induced plasticity? *Oecologia*, 2011, 166, 23-33.
- Foray, V., Desouhant, E., Gibert, P. The impact of thermal fluctuations on reaction norms in specialist and generalist parasitic wasps. *Functional Ecology*, 2014, 28, 411–23.
- Frich, P., Alexander, L., Della-Marta, P., Gleason, B., Haylock, M., Tank, A. K., Peterson, T. Observed coherent changes in climatic extremes during the second half of the twentieth century. *Climate Research*, 2002, 19, 193–212.
- Gates, D. M. Transpiration and leaf temperature. *Annual Review on Plant Physiology*, 1968, 19, 211-238.
- Gates, D. M. *Biophysical Ecology*. New-York : Springer-Verlag, 1980, 635p.
- García-Plazaola, J. I., Matsubara, S., Osmond, C. B. The lutein epoxide cycle in higher plants: its relationship to other xanthophyll cycles and possible functions. *Functional Plant Biology*, 2007, 34, 759–773.

- García-Ruiz, E., Marco, V., Pérez-Moreno, I. Effects of variable and constant temperatures on the embryonic development and survival of a new grape pest, *Xylotrechus arvicola* (Coleoptera: Cerambycidae). *Environmental Entomology*, 2011, 40, 939–947.
- Gilman, S. E., Wethey, D. S., Helmuth, B. Variation in the sensitivity of organismal body temperature to climate change over local and geographical scales. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2006, 103, 9560-9565.
- Givnish, T. J. Adaptation to sun and shade: a whole plant perspective. *Australian Journal of Plant Physiology*, 1988, 15, 63–92.
- Goldsmith, G. R., Matzke, N. J., Dawson, T. E. The incidence and implications of clouds for cloud forest plant water relations. *Ecology Letters*, 2012, 16, 307-314.
- Gould, K. S. Nature's Swiss Army Knife: The Diverse Protective Roles of Anthocyanins in Leaves. *Journal of Biomedicine and Biotechnology*, 2004, 5, 314-320.
- Gould, K. S., Markham, K. R., Smith, R. H., Goris, J. J. Functional role of anthocyanins in the leaves of *Quintinia serrata* A. Cunn. *Journal of Experimental Botany*, 2000, 51, 1107–1115.
- Goundoudaki, S., Tsitsipis, J. A., Margaritopoulos, J. T., Zarpas, K. D., Divanidis, S. Performance of the tobacco aphid *Myzus persicae* (Hemiptera: Aphididae) on Oriental and Virginia tobacco varieties. *Agricultural and Forest Entomology*, 2003, 5, 285-291.
- Gornall, J. L., Guy, R. D. Geographic variation ecophysiological traits of black cottonwood (*Populus trichocarpa*). *Canadian Journal of Botany*, 2007, 85, 1202-1213.
- Gratani, L., Bombelli, A. Leaf anatomy, inclination, and gas exchange relationships in evergreen sclerophyllous and drought semideciduous shrub species. *Photosynthetica*, 2000, 37, 573-585.
- Greer, D. H., Weedon, M. M. Modelling photosynthetic responses to temperature of grapevine (*Vitis vinifera* cv. Semillon) leaves on vines grown in a hot climate. *Plant, Cell and Environment*, 2012, 35, 1050-1064.
- Gutschick, V. P. Research reviews : biotic and abiotic consequences of differences in leaf structure. *New Phytologist*, 1999, 143, 3-18.

- Halitschke, R., Hamilton, J. G., Kessler, A. Herbivore-specific elicitation of photosynthesis by mired bug salivary secretions in the wild tobacco *Nicotiana attenuate*. *New Phytologist*, 2011, 191, 528–535.
- Halitschke, R., Schittko, U., Pohnert, G., Boland, W., Baldwin, I. T. Molecular interactions between the specialist herbivore *Manduca sexta* (Lepidoptera, Sphingidae) and its natural host nicotiana attenuata. III. Fatty acid-amino acid conjugates in herbivore oral secretions are necessary and sufficient for herbivore-specific plant responses. *Plant Physiology*, 2001, 125, 711-717.
- Hallett, T. B., Coulson, T., Pilkington, J. G., Clutton-Brock, T. H., Pemberton, J. M., Grenfell, B. T. Why large-scale climate indices seem to predict ecological processes better than local weather. *Nature*, 2004, 430, 71–75
- Hammond, P. M., Stork, N. E., Brendell, M. J. D. Tree-crown beetles in context: a comparison of canopy and other ecotone assemblages in a lowland tropical forest in Sulawesi. In: Stork, N. E., Adis, J., Didham, R. (éd.), *Canopy Arthropods*. London: Chapman & Hall, 1997, 326p.
- Han, Q., Yamaguchi, E., Odaka, N., Kakubari, Y. Photosynthetic induction responses to variable light under field conditions in three species grown in the gap and understory of a *Fagus crenata* forest. *Tree Physiology*, 1999, 19, 625–634.
- Hansen, J., Sato, M., Ruedy, R. Perception of climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2012, 109, 2415-2423.
- Haworth, M., McElwain, J. Hot, dry, wet, cold or toxic? Revisiting the ecological significance of leaf and cuticular micromorphology. *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology*, 2008, 262, 79-90.
- He, H. S., DeZonia, B. E. & Mladenoff, D. J. An aggregation index (AI) to quantify spatial patterns of landscapes. *Landscape Ecology*, 2000, 15, 591-601.
- Heidel, A. J., Baldwin, I. T. Microarray analysis of salicylic acid- and jasmonic acid signalling in responses of *Nicotiana attenuate* to attack by insects from multiple feeding guilds. *Plant, Cell and Environment*, 2004, 27, 1362-1373.
- Helliker, B. R., Richter, S. L. Subtropical to boreal convergence of tree-leaf temperatures. *Nature*, 2008, 454, 511-515.

- Helmuth, B. Intertidal mussel microclimates: predicting the body temperature of a sessile invertebrate. *Ecological Monographs*, 1998, 68, 51-74.
- Helmuth, B., Broitman, B. R., Yamane, L., Gilman, S. E., Mach, K., Mislán, K. A. S., Denny, M. W. Organismal climatology: analyzing environmental variability at scales relevant to physiological stress. *Journal of Experimental Biology*, 2010, 213, 995–1003.
- Helmuth, B., Mieszkowska, N., Moore, P., Hawkins, S., J. Living on the edge of two changing worlds: forecasting the responses of rocky intertidal ecosystems to climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 2006, 37, 373-404.
- Helmuth, B., Russell, B. D., Connell, S. D., Dong, Y., Harley, C. D. G., Lima, F. P., Sará, G., Williams, G. A., Mieszkowska, N. Beyond Long term averages : making biological sense of a rapidly changing world. *Climate Change Responses*, 2014, 1, 2-12.
- Hermesmeier D., Schittko, U., Baldwin, I. T. Molecular interactions between the specialist herbivore *Manduca sexta* (Lepidoptera: Sphingidae) and its natural host *Nicotiana attenuata*. I. Large-scale changes in the accumulation of growth- and defense-related plant mRNAs. *Plant Physiology*, 2001, 125, 683–700.
- Hobbie, S. E. Effects of plant species on nutrient cycling. *Tree*, 1992, 7, 336-339.
- Huey, R. B. Physiological consequences of habitat selection. *The American Naturalist*, 1991, 137, 91–115.
- Huey, R. B., Deutsch, C. A., Tewksbury, J. J., Vitt, L. J., Hertz, P. E., Perez, H. J. A., Garland, T. Why tropical forest lizards are vulnerable to climate warming. *Proceedings of the Royal Society B*, 2009, 276, 1939–1948.
- Huey, R. B., Kingsolver, J. G. Evolution of resistance to high temperature in ectotherms. *American Naturalist*, 1993, 142, 21-46.
- Huey, R. B., Kingsolver, J. G. Evolution of thermal sensitivity of ectotherm performance. *Tree*, 1989, 4, 131-135.
- Huey, R. B., Stevenson, R. D. Integrating thermal physiology and ecology of ectotherms : a discussion of approaches. *American Zoologist*, 1979, 19, 357-366.
- Hunter, M. D. Effects of elevated atmospheric carbon dioxide on insect-plant interactions. *Agricultural and Forest Entomology*, 2001, 3, 153–159.

- Hsiao, T. C. Plant responses to water stress. *Annual Review on Plant Physiology*, 1973, 24, 519-570.
- IPCC. Climate change : the physical science basis. Cambridge: Cambridge University Press, 2007.
- Ishibashi, M., Terashima, I. Effect of continuous leaf wetness on photosynthesis: adverse aspects of rainfall. *Plant, Cell and Environment*, 1995, 18, 431-438.
- Jaouannet, M., Rodriguez, P. A., Thorpe, P., Lenoir, C. J. G., MacLeod, R., Escudero-Martinez, C., Bos, J. I. B. Plant immunity in plant-aphid interactions. *Frontiers in Plant Science*, 2014, 5, 1-10.
- Jeffs, C. T., Leather, S. R. Effects of extreme, fluctuating temperature events on life history traits of the grain aphid, *Sitobion avenae*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 2014, 150, 240–249.
- Jeffree, C. E. The fine structure of the plant cuticle. In: Riederer, M., Müller, C., *Annual Plant Reviews, Biology of the Plant Cuticle*, 2008, 47p.
- Johnson, H. B. Plant pubescence: an ecological perspective. *The Botanical Review*, 1975, 41, 233-258.
- Jones, H. G. *Plants and Microclimate: A Quantitative Approach to Environmental Plant Physiology*. Cambridge: Cambridge university press, 1992, 428p.
- Jones, H. G. Use of thermography for quantitative studies of spatial and temporal variation of stomatal conductance over leaf surfaces. *Plant, Cell and Environment*, 1999, 22, 1043–1055.
- Jordan, D. N., Smith, W. K. Energy balance analysis of nighttime leaf temperatures and frost formation in a subalpine environment. *Agricultural and Forest Meteorology*, 1994, 71, 359-372.
- Jordan, D. N., Smith, W. K. Simulated influence of leaf geometry on sunlight interception and photosynthesis in conifer needles. *Tree Physiology*, 1993, 13, 29-39.
- Karl, T. R., Jones, P. D., Knight, R. W., Kukla, G., Plummer, N., Razuvayev, V., Gallo, K. P., Lindsey, J., Charlson, R. J., Peterson, T. C. Asymmetric trends of daily maximum and minimum temperature. *Bulletin of the American Meteorological Society*, 1993, 74, 1007–1023.

- Kempema, L. A., Cui, X., Holzer, F. M., Walling, L. L. Arabidopsis transcriptome changes in response to phloem-feeding silverleaf whitefly nymphs: similarities and distinctions in responses to aphids. *Plant Physiology*, 2007, 143, 849–865.
- Katul, G., Manzoni, S., Palmroth, S., Oren, R. A stomatal optimization theory to describe the effects of atmospheric CO<sub>2</sub> on leaf photosynthesis and transpiration. *Annals of Botany*, 2010, 105, 431–442.
- Kearney, M. Activity restriction and the mechanistic basis for extinctions under climate warming. *Ecology Letters*, 2013, 16, 1470-1479.
- Kearney, M., Matzelle, A., Helmuth, B. Biomechanics meets the ecological niche: importance of temporal data resolution. *The Journal of Experimental Biology*, 2012, 215, 922-933.
- Kearney, M., Shine, R., Porter, W. P. The potential for behavioral thermoregulation to buffer “cold-blooded” animals against climate warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2009, 106, 3835-3840.
- Kellermann, V., Overgaard, J., Hoffmann, A. A., Fløjgaard, C., Svenning, J., Loeschcke, V. Upper thermal limits of *Drosophila* are linked to species distributions and strongly constrained phylogenetically. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2012, 109, 16228–16233.
- Kersting, S., Satar, U., Uygun, N. Effect of temperature on development rate and fecundity of apterous *Aphis gossypii* Glover (Hom., Aphididae) reared on *Gossypium hirsutum* L. *Journal of Applied Entomology*, 1999, 123, 23–27.
- Kessler, A., Baldwin, I. T. Herbivore-induced plant vaccination. Part I. The orchestration of plant defenses in nature and their fitness consequences in the wild tobacco *Nicotiana attenuata*. *The Plant Journal*, 2004, 38, 639-649.
- Kim, Y., Song, W. Effect of thermoperiod and photoperiod on cold tolerance of *Spodoptera exigua* (Lepidoptera : Noctuidae). *Physiological and Chemical Ecology*, 2000, 29, 868-873.
- Kingsolver, J. G. Thermal and hydric aspects of environmental heterogeneity in the pitcher plant mosquito. *Ecological Monographs*, 1979, 49: 357-376.

- Kingsolver, J. G., Ragland, G. J., Diamond, S. E. Evolution in a constant environment: thermal fluctuations and thermal sensitivity of laboratory and field populations of *Manduca sexta*. *Evolution*, 2009, 63, 537–41.
- Kingsolver, J. G., Woods, H. A., Buckley, L. B., Potter, K. A., MacLean, H. J., Higgins, J. K. Complex life cycles and the responses of insects to climate change. *Integrative and Comparative Biology*, 2011, 51, 719-732.
- Kirsch, T., Kaffarnik, F., Riederer, M., Schreiber, L. Cuticular permeability of the three tree species *Prunus laurocerasus* L., *Ginkgo biloba* L. and *Juglans regia* L.: comparative investigation of the transport properties of intact leaves, isolated cuticles and reconstituted cuticular waxes. *Journal of Experimental Botany*, 1997, 48, 1035-1045.
- Kirschbaum, M. U. F., Gross, L. J., Pearcy, R. W. Observed and modelled stomatal responses to dynamic light environments in the shade plant *Alocasia macrorrhiza*. *Plant, Cell and Environment*, 1988, 11, 111–121.
- Kirschbaum, M. U. F., Pearcy, R. W. Gas exchange analysis of the relative importance of stomatal and biochemical factors in photosynthetic induction in *Alocasia macrorrhiza*. *Plant Physiology*, 1988a, 86, 782–785.
- Kirschbaum, M. U. F., Pearcy, R. W. Concurrent measurements of oxygen-and carbon-dioxide exchange during lightflecks in *Alocasia macrorrhiza* (L.) G. Don. *Planta*, 1988c, 174, 527–533.
- Kjærsgaard, A., Pertoldi, C., Loeschke, V., Blanckenhorn, W. U. The effect of fluctuating temperatures during development on fitness-related traits of *Scatophaga stercoraria* (Diptera: Scathophagidae). *Environmental Entomology*, 2013, 42, 1069–1078.
- Königer, M., Harris, G. C., Pearcy, R. W. Interaction between photon flux density and elevated temperatures on photoinhibition in *Alocasia macrorrhiza*. *Planta*, 1998, 205, 214–222.
- Kombrink, E., Hahlbrock, K. Rapid, systemic repression of the synthesis of ribulose 1,5-bisphosphate carboxylase smallsubunit messenger-RNA in fungus-infected or elicitor-treated potato leaves. *Planta*, 1990, 181, 216–219.

- Kosvancova, M., Urban, O., Sprtova, M., Hrstka, M., Kalina, J., Tomaskova, I., Spunda, V., Marek, M. V. Photosynthetic induction in broad-leaved *Fagus sylvatica* and coniferous *Picea abies* cultivated under ambient and elevated CO<sub>2</sub> concentrations. *Plant Science*, 2009, 177, 123–130.
- Kreiter, S. Les Acariens Phytophages des Plantes. 2003, INRA, ENSA. p19-60.
- Krog, J. Notes on temperatures measurements indicative of special organization in arctic and subarctic plants for utilization of radiated heat from the sun. *Physiologia Plantarum*, 1955, 8, 836-839.
- Krogh, A., Zeuthen, E. The mechanism of flight preparation in some insects. *Journal of Experimental Biology*, 1941, 18, 1-10.
- Küppers, M., Timm, H., Orth, F., Stegemann, J., Stober, R., Schneider, H., Paliwal, K., Karunaichamy, K. S. T. K., Ortiz, R. Effects of light environment and successional status on lightfleck use by understory trees of temperate and tropical forests. *Tree Physiology*, 1996, 16, 69–80.
- Kursar, T. A., Coley, P. D. Photosynthetic induction times in shade-tolerant species with long and short-lived leaves. *Oecologia*, 1993, 93, 165–170.
- Kürschner, W. M. The anatomical diversity of recent and fossil leaves of the durmast oak (*Quercu petraea* Lieblein/*Q. pseudocastanea* Goeppert) – implications for their use as biosensors of palaeoatmospheric CO<sub>2</sub> levels. *Review of Paleobotany and Palynology*, 1997, 96, 1-30.
- Lahondère, C., Lazzari, C. Mosquitoes cool down during blood feeding to avoid overheating. *Current biology*, 2012, 22, 40-45.
- Lammertsma, E. I., De Boer, H. J., Dekker, S. C., Dilcher, D. L., Lotter, A. F., Wagner-Cremer, F. Global CO<sub>2</sub> rise leads to reduced maximum stomatal conductance in Florida vegetation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2011, 108, 4035-4040.
- Le Goff, G. J., Mailleux, A-C., Detrain, C., Deneubourg, J-L., Clotuche, G., Hance, T. Group effect on fertility, survival and silk production in the web spinner *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae) during colony foundation. *Behaviour*, 2010, 147, 1169-1184.

- Leakey, A. D. B., Press, M. C., Scholes, J. D. High-temperature inhibition of photosynthesis is greater under sunflecks than uniform irradiance in a tropical rain forest tree seedling. *Plant, Cell and Environment*, 2003, 26, 1681–1690.
- Leakey, A. D. B., Press, M. C., Scholes, J. D., Watling, J. R. Relative enhancement of photosynthesis and growth at elevated CO<sub>2</sub> is greater under sunflecks than uniform irradiance in a tropical rain forest tree seedling. *Plant, Cell and Environment*, 2002, 25, 1701–1714.
- Lee, D. W., Bone, R. A., Tarsis, S. L., Storch, D. Correlates of leaf optical properties in tropical forest sun and extreme-shade plants. *American Journal of Botany*, 1990, 77, 370-380.
- Lee, D. W., Graham, R. Leaf optical properties of rainforest sun and extreme shade plants. *American Journal of Botany*, 1986, 73, 1100-1108.
- Leopold, R. A., Rojas, R. R., Atkinson, P. W. Post pupariation cold storage of three species of flies: increasing chilling tolerance by acclimation and recurrent recovery periods. *Cryobiology*, 1998, 36, 213–224.
- Leuzinger, S., Körner, C. Tree species diversity affects canopy leaf temperatures in a mature temperate forest. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2007, 146, 29-37.
- Li, X., Wang, L. Effect of thermal acclimation on preferred temperature, avoidance temperature and lethal thermal maximum of *Macrobiotus harmsworthi* Murray (Tardigrada, Macrobiotidae). *Journal of Thermal Biology*, 2005, 30, 443–448.
- Lima, F. P., Ribeiro, P. A., Queiroz, N., Hawkins, S. J., Santos, A. M. Do distributional shifts of northern and southern species of algae match the warming pattern? *Global Change Biology*, 2007, 13, 2592-2604.
- Linacre, E. T. Further notes on a feature of leaf and air temperatures. *Theoretical and Applied Climatology*, 1967, 15, 422–436.
- Lindquist, S., Craig, E. A. The heat-shock proteins. *Annual Review of Genetics*, 1988, 22, 631-677.
- Logan, B. A., Barker, D. H., Adams, W. W. III., Demmig-Adams, B. The response of xanthophyll cycle-dependent energy dissipation in *Alocasia brisbanensis* to sunflecks in a subtropical rainforest. *Australian Journal of Plant Physiology*, 1997, 24, 27–33.

- Luoma, S. Geographical pattern in photosynthetic light response of *Pinus silvestris* in Europe. *Functional Ecology*, 1997, 11, 273-281.
- Luterbacher, J., Dietrich, D., Xoplaki, E., Grosjean, M., Wanner, H. European seasonal and annual temperature variability, trends, and extremes since 1500. *Science*, 2004, 303, 1499–1503.
- Luz, C., Fargues, J., Grunewald, J. Development of *Rhodnius prolixus* (Hemiptera: Reduviidae) under constant and cyclic conditions of temperature and humidity. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 1999, 94, 403–409.
- Malhi, Y., Aragão, L. E. O. C., Galbraith, D., Huntingford, C., Fisher, R., Zelazowski, P., Sitch, S., McSweeney, C., Meir, P. Exploring the likelihood and mechanism of a climate-change-induced dieback of the Amazon rainforest. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2009, 106, 20610-20615.
- Martin, T. A., Hinckley, T. M., Meinzer, F. C., Sprugel D. G. Boundary layer conductance, leaf temperature and transpiration of *Abies amabilis* branches. *Tree Physiology*, 1999, 19, 435-443.
- Massonnet, C. *Variabilité architecturale et fonctionnelle du système aérien chez le pommier (MALUS domestica Borkh.): Comparaison de quatre cultivars par une approche de modélisation structure-fonction*. Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Montpellier, 2004, 184p.
- Masuch, G., Kettrup, A. Ozone-induced xeromorphism of beech leaves (*Fagus sylvatica* L.). *Toxicological and Environmental Chemistry*, 1989, 20-21, 183-197.
- May, M. L. Insect thermoregulation. *Annual Review of Entomology*, 1979, 24, 313–349.
- May, R. M. How many species are there on earth? *Science*, 1988, 241, 1441-1449.
- McCloud, E. S., Baldwin, I. T. Herbivory and caterpillar regurgitants amplify the wound-induced increases in jasmonic acid but not nicotine in *Nicotiana sylvestris*. *Planta*, 1997, 203, 430-435.
- McGarigal, K., Marks, B. J. Fragstats: Spatial pattern analysis program for quantifying landscape structure. Forest science department, 2014, Oregon state university.

- McKenzie, C. L., Shatters, R. G., Doostdar, H., Lee, S. D., Inbar, M., Mayer, R. T. Effect of Geminivirus Infection and Bemisia Infestation on Accumulation of Pathogenesis-Related Proteins in Tomato. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 2002, 49, 203-214.
- Meats, A. Developmental and long-term acclimation to cold by the Queensland fruit-fly (*Dacus tryoni*) at constant and fluctuating temperatures. *Journal of Insect Physiology*, 1976, 22, 1013–1019.
- Merrill, R. M., Gutiérrez, D., Lewis, O. T., Gutiérrez, J., Díez, S. B. and Wilson, R. J. Combined effects of climate and biotic interactions on the elevation range of a phytophagous insect. *Journal of Animal Ecology*, 2008, 77, 145-155.
- Meyer, K. M., Leveau, J. H. J. Microbiology of the phyllosphere: a playground for testing ecological concepts. *Oecologia*, 2012, 168, 621-629.
- Miller-Rushing, A. J., Høye, T. T., Inouye, D. W., Post, E. The effects of phenological mismatches on demography. *Philosophical Transaction of the Royal Society B*, 2010, 365, 3177–3186.
- Miyashita, A., Sugiura, D., Sawakami, K., Ichihashi, R., Tani, T., Tateno, M. Long-term, short-interval measurements of the frequency distributions of the photosynthetically active photon flux density and net assimilation rates of leaves in a cool-temperate forest. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2012, 152, 1–10.
- Monteith, J. L. A reinterpretation of stomatal responses to humidity. *Plant, Cell and Environment*, 1995, 18, 357–364.
- Monteith, J. L. Dew. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society*, 1957, 83, 322-341.
- Monteith, J. L., Unsworth, M. H. *Principles of environmental physics*. New York: Academic Press, 1990, 418p.
- Montgomery, M. E., Arn, H. Feeding response of *Aphis pomi*, *Myzus persicae*, and *Amphorophora agathonica* to phlorizin. *Journal of Insect Physiology*, 1974, 20, 413-421.
- Montgomery, R. A., Givnish, T. J. Adaptive radiation of photosynthetic physiology in the Hawaiian lobeliads: dynamic photosynthetic responses. *Oecologia*, 2008, 155, 455–467.

- Mooney, H. A., Ehleringer, J. The carbon gain benefits of solar tracking in a desert annual. *Plant, Cell and Environment*, 1978, 1, 307-311.
- Moran, P. J., Cheng, Y., Cassell, J. L., Thompson, G. A. Gene expression profiling of *Arabidopsis thaliana* in compatible plant-aphid interactions. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 2002, 51, 182-203.
- Moran, P. J., Thompson, G. A. Molecular responses to aphid feeding in *Arabidopsis* in relation to plant defense pathways. *Plant Physiology*, 2001, 125, 1074-1085.
- Mori, H. The effects of photo-stimulus on the thermal reaction in four species of spider mites. *Journal of the Faculty Agriculture*, 1962, 52, 10-19.
- Morin, L., Auld, B. A., Brown, J. F. Host range of *Puccinia xanthii* and postpenetration development on *Xanthium occidentale*. *Canadian Journal of Botany*, 1993, 71, 959-965.
- Moritz, C., Langham, G., Kearney, M., Krockenberger, A., VanDerWal, J., Williams, S. Integrating phylogeography and physiology reveals divergence of thermal traits between central and peripheral lineages of tropical rainforest lizards. *Philosophical Transaction of the Royal Society B*, 2012, 367, 1680–1687.
- Mott, K. A., Buckley, T. N. Patchy stomatal conductance: emergent collective behaviour of stomata. *Trends in Plant Science*, 2000, 5, 258–262.
- Mott, K. A., Woodrow, I. E. Effects of O<sub>2</sub> and CO<sub>2</sub> on nonsteady-state photosynthesis. *Plant Physiology*, 1993, 102, 859–866.
- Musser, R. O., Cipollini, D. F., Hum-Musser, S. M., Williams, S. A., Brown, J. K., Felton, G. W. Evidence That the Caterpillar Salivary Enzyme Glucose Oxidase Provides Herbivore Offense in Solanaceous Plants. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 2005, 58, 128-137.
- Nabity, P. D., Heng-Moss, T., Higley, L. G. Effects of Insect Herbivory on Physiological and Biochemical (Oxidative Enzyme) Responses of the Halophyte *Atriplex subspicata* (Chenopodiaceae). *Environmental Entomology*, 2006, 35, 1677-1689.
- Nabity, P. D., Zavala, J. A., DeLucia, E. H. Herbivore induction of jasmonic acid and chemical defences reduce photosynthesis in *Nicotiana attenuata*. *Journal of Experimental Botany*, 2012, 64, 685-694.

- Nabity, P. D., Zavala, J. A., DeLucia, E. H. Indirect suppression of photosynthesis on individual leaves by arthropod herbivory. *Annals of Botany*, 2009, 103, 655-663.
- Naessens, E., Dubreuil, G., Giordanengo, P., Baron, O. L., Minet-Kebdani, N., Keller, H., Coustau, C. A Secreted MIF Cytokine Enables Aphid Feeding and Represses Plant Immune Responses. *Current Biology*, 2015, 25, 1-6.
- Naramoto, M., Han, Q., Kakubari, Y. The influence of previous irradiance on photosynthetic induction in three species grown in the gap and understory of a *Fagus crenata* forest. *Photosynthetica*, 2001, 39, 545-552.
- Nardini, A., Gortan, E., Ramani, M. & Salleo, S. Heterogeneity of gas exchange rates over the leaf surface in tobacco: an effect of hydraulic architecture? *Plant, Cell and Environment*, 2008, 31, 804-812.
- Naumberg, E., Ellsworth, D. S. Photosynthesis sunfleck utilization potential of understory saplings growing under elevated CO<sub>2</sub> in FACE. *Oecologia*, 2000, 122, 163-174.
- Nedved, O., Lavy, D., Verhoef, H. A. Modelling the time-temperature relationship in cold injury and effect of high-temperature interruptions on survival in a chill-sensitive collembolan. *Functional Ecology*, 1998, 12, 816-24.
- Neilson, R. E., Ludlow, M. M., Jarvis, P. G. Photosynthesis in Sitka Spruce (*Picea sitchensis* (Bong.) Carr.). II. Response to Temperature. *Journal of Applied Ecology*, 1972, 9, 721-745.
- Niu, S., Zhang, P., Liu, J., Guo, D., Zhang, X. The effect of temperature on the survival, growth, photosynthesis, and respiration of young seedlings of eelgrass *Zostera marina* L. *Aquaculture*, 2012, 350, 98-108.
- Noda, H. M., Motohka, T., Murakami, K., Muraoka, H., Nasahara, K. N. Accurate measurement of optical properties of narrow leaves and conifer needles with a typical integrating sphere and spectroradiometer. *Plant, Cell and Environment*, 2013, 36, 1903-1909.
- Nobel, S. P. *Physicochemical and environmental plant physiology*. San Diego: Academic Press, 1999, 474p.
- Novotny, V., Basset, Y., Miller, S. E., Weiblen, G. B., Bremer, B., Cizek, L., Drozd, P. Low host specificity of herbivorous insects in a tropical forest. *Nature*, 2002, 416, 841-844.

- Ødegaard, F. How many species of arthropods? Erwin's estimate revised. *Biological Journal of the Linnean Society*, 2000b, 71, 583-597.
- Ødegaard, F. The relative importance of trees versus lianas as hosts for phytophagous beetles (Coleoptera) in tropical forests. *Journal of Biogeography*, 2000a, 27, 283-296.
- Ogren, E., Sundin, U. Photosynthetic response to dynamic light: a comparison of species from contrasting habitats. *Oecologia*, 1996, 106, 18–27.
- Oke, T. R. *Boundary layer climates*. New-York : Routledge, 1978, 464p.
- Oren, R., Sperry, J. S., Katul, G. G., Pataki, D. E., Ewers, B. E., Phillips, N., Schäfer, K. V. R. Survey and synthesis of intra- and interspecific variation in stomatal sensitivity to vapour pressure deficit. *Plant, Cell and Environment*, 1999, 22, 1515–1526.
- Otten, A., Herminghaus, S. How plants keep dry: a physicist's point of view. *Langmuir*, 2004, 20, 2405-2408.
- Ozanne, C. M. P., Anhof, D., Boulter, S. L., Keller, M., Kitching, R. L., Körner, C., Meinzer, F. C., Mitchell, A. W., Nakashizuka, T., Dias, P. L. S., Stork, N. E., Wright, S. J., Yoshimura, M. Biodiversity meets the atmosphere: a global view of forest canopies. *Science*, 2003, 301, 183-186.
- Paaijmans, K. P., Heinig, R. L., Seliga, R. A., Blanford, J. I., Blanford, S., Murdock, C. C., Thomas, M. B. Temperature variation makes ectotherms more sensitive to climate change. *Global Change Biology*, 2013, 19, 2373–2380.
- Palmroth, S., Palva, L., Stenberg, P., Kotisaari, A. Fine scale measurement and simulation of penumbral radiation formed by a pine shoot. *Agricultural and Forest Meteorology*, 1999, 95, 15–25.
- Parnesan, C. Influences of species, latitudes and methodologies on estimates of phenological response to global warming. *Global Change Biology*, 2007, 13, 1860–1872.
- Parnesan, C., Yohe G. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, 2003, 421, 37-42.
- Pearcy, R. W. The light environment and growth of C3 and C4 tree species in the understory of a Hawaiian forest. *Oecologia*, 1983, 58, 19–25.

- Pearcy, R. W., Chazdon, R. L., Gross, L. J., Mott, K. A. Photosynthetic utilization of sunflecks: a temporally patchy resource on a time scale of seconds to minutes. In: Caldwell, M. M., Pearcy, R. W. *Exploitation of environmental heterogeneity by plants*. San Diego: Academic Press, 1994, 429p.
- Pedro, M. J., Gillespie, T. J. Estimating dew duration. I. Utilizing micrometeorological data. *Agricultural Meteorology*, 1982, 25, 283-296.
- Pétavy, G., David, J. R., Gibert, P., Moreteau, B. Viability and rate of development at different temperatures in *Drosophila*: a comparison of constant and alternating thermal regimes. *Journal of Thermal Biology*, 2001, 26, 29–39.
- Peterson, R. K. D., Shannon, C. L., Lenssen, A. W. Photosynthetic responses of legume species to leaf-mass consumption injury. *Environmental Entomology*, 2004, 33, 450–456.
- Pfitsch, W. A., Pearcy, R. W. Steady-state and dynamic photosynthetic response of *Adenocaulon bicolor* (Asteraceae) in its redwood forest habitat. *Oecologia*, 1989b, 80, 471–476.
- Pike, D. A., Webb, J. K., Shine, R. Hot mothers, cool eggs : nest-site selection by egg-guarding spiders accomodates conflicting thermal optima. *Functional Ecology*, 2012, 26, 469-475.
- Pincebourde, S., Casas, J. Multitrophic biophysical budgets: Thermal ecology of an intimate herbivore insect-plant interaction. *Ecological Monographs*, 2006, 76, 175-194.
- Pincebourde, S., Casas, J. Warming tolerance across insect ontogeny: influence of joint shifts in microclimates and thermal limits. *Ecology*, 2015, 96, 986-997.
- Pincebourde, S., Frak, E., Sinoquet, H., Regnard, J. L., Casas, J. Herbivory mitigation through increased water-use efficiency in a leaf-mining moth–apple tree relationship. *Plant, Cell and Environment*, 2006, 29, 2238-2247.
- Pincebourde, S., Sanford, E., Casas, J., Helmuth, B. Temporal coincidence of environmental stress events modulates predation rates. *Ecology Letters*, 2012, 15, 680-688.
- Pincebourde, S., Sinoquet, H., Combes, D., Casas, J. Regional climate modulates the canopy mosaic of favourable and risky microclimates for insects. *Journal of Animal Ecology*, 2007, 76, 424-438.

- Pincebourde, S., Woods, H. A. Climate uncertainty on leaf surfaces: the biophysics of leaf microclimates and their consequences for leaf-dwelling organisms. *Functional Ecology*, 2012, 26, 844–853.
- Posada, J. M., Lechowicz, M. J., Kitajima, K. Optimal photosynthetic use of light by tropical tree crowns achieved by adjustment of individual leaf angles and nitrogen content. *Annals of Botany*, 2009, 103, 795–805.
- Posch, S., Warren, C. R., Adams, M. A., Guttenger, H. Photoprotective carotenoids and antioxidants are more affected by canopy position than by nitrogen supply in 21-year-old *Pinus radiata*. *Functional Plant Biology*, 2008, 35, 470–482.
- Potter, K. A., Davidowitz, G., Woods, H. A. Insect eggs protected from high temperatures by limited homeothermy of plant leaves. *The journal of Experimental Biology*, 2009, 212, 3448–3454.
- Potter, K. A., Woods, H. A., Pincebourde S. Microclimatic challenges in global change biology. *Global Change Biology*, 2013, 19, 2932-2939.
- Powles, S. B., Björkman, O. Leaf movement in the shade species *Oxalis oregana*. II. Role in protection against injury by intense light. Carnegie Institution of Washington Yearbook, 1981, 63–66.
- Pralavorio, M., Fournier, D., Millot, P. Activité migratoire des Tétranyques: mise en évidence d'un rythme. *Entomophaga*, 1989, 34, 129-134.
- Preece, T. F., Dickinson, C. H. *Ecology of leaf surface micro-organisms*. London: Academic Press Inc., 1971, 640p.
- Pritchard, S. G., Rogers, H. H., Prior, S. A., Peterson, C. M. Elevated CO<sub>2</sub> and plant structure: a review. *Global Change Biology*, 1999, 5, 807-837.
- R Development Core Team (2014). R: A language and environment for statistical computing. R foundation for statistical Computing , Vienna, Austria.
- Real, L. A., Brown, J. H. *Foundations of Ecology*. Chicago: University of Chicago Press, 1991, 920p.
- Reddall, A., Sadras, V. O., Wilson, L. J., Gregg, P. C. Physiological Responses of Cotton to Two-Spotted Spider Mite Damage. *Crop Science*, 2004, 44, 835-846.

- Renault, D., Nedved, O., Hervant, F., Vernon, P. The importance of fluctuating thermal regimes for repairing chill injuries in the tropical beetle *Alphitobius diaperinus* (Coleoptera: Tenebrionidae) during exposure to low temperature. *Physiological Entomology*, 2004, 29, 139–45.
- Richardson, A., Franke, R., Kerstiens, G., Jarvis, M., Schreiber, L., Fricke, W. Cuticular wax deposition in growing barley (*Hordeum vulgare*) leaves commences in relation to the point of emergence of epidermal cells from the sheaths of older leaves. *Planta*, 2005, 222, 472-483.
- Riederer, M. Introduction: biology of the plant cuticle. In: Riederer, M., Müller, C., *Annual Plant Reviews, Biology of the Plant Cuticle*, 2008, 47p.
- Riederer, M., Schreiber, L. Protecting against water loss: analysis of the barrier properties of plant cuticles. *Journal of Experimental Botany*, 2001, 52, 2023-2032.
- Riederer, M., Schreiber, L. Waxes: the transport barriers of plant cuticles. *Waxes: chemistry, molecular biology and functions*, 1995, 6, 131-156.
- Ritter, M. *The physical environment: an introduction to physical geography*. 2006, consulté le 12 décembre 2015, [earthonlinemedia.com/ebooks/tpe\\_3e/title\\_page.html](http://earthonlinemedia.com/ebooks/tpe_3e/title_page.html).
- Robertson, R. M., Kuhnert, C. T., Dawson, J. W. Thermal avoidance during flight in the locust *locusta migratoria*. *The Journal of Experimental Biology*, 1996, 199, 1383-1393.
- Robinson, E. A., Ryan, G. D., Newman, J. A. A meta-analytical review of the effects of elevated CO<sub>2</sub> on plant-arthropod interactions highlights the importance of interacting environmental and biological variables. *New Phytologist*, 2012, 194, 321-336.
- Rôças, G., Barros, C. F. Leaf anatomy plasticity of *Alchornea triplinervia* (Euphorbiaceae) under distinct light regimes in a Brazilian montane Atlantic rain forest. *Trees*, 1997, 11, 469-473.
- Rodgers, D. J., Kitching, R. L. Vertical stratification of rainforest collembolan (Collembola: Insecta) assemblages: description of ecological patterns and hypotheses concerning their generation. *Ecography*, 1998, 21, 392-400.
- Rodriguez-Saona, C., Crafts-Brandner, S. J., Williams III, L., Paré, P. L. *Lygus hesperus* Feeding and salivary gland extracts induce volatile emissions in plants. *Journal of Chemical Ecology*, 2002, 28, 1733-1747.

- Root, T. L., Price, J. T., Hall, K. L., Schneiders, S. H., Rosenzweig, C., Pounds, J. A. Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature*, 2003, 421, 57-60.
- Rosenberg, N. J. *Microclimate: The biological environment*. New-York : John Wiley & Sons, 1974, 315p.
- Rozak, P. R., Seiser, R. M., Wacholtz, W. F., Wise, R. R. Rapid, reversible alterations in spinach thylakoid appression upon changes in light intensity. *Plant, Cell and Environment*, 2002, 25, 421–429.
- Ruel, J. J., Ayres, M. P. Jensen's inequality predicts effects of environmental variation. *Trends in Ecology and Evolution*, 1999, 14, 361–366.
- Sadras, V. O., Wilson, L. J. Growth analysis of cotton crops infested with spider mites: I. Light interception and radiation-use efficiency. *Crop Science*, 1996, 37, 481–491.
- Sage, R. F., Kubien, D. S. The temperature response of C3 and C4 photosynthesis. *Plant, Cell and Environment*, 2007, 30, 1086-1106.
- Salisbury, F. B., Spomer, G. G. Leaf temperature of alpine plants in the field. *Planta*, 1964, 60, 497-505.
- Sances, F. V., Wyman, J. A., Ting, I. P. Morphological Responses of Strawberry Leaves to Infestations of Twospotted Spider Mite. *Journal of Economic Entomology*, 1979, 72, 710-713.
- Sanderson, E. D. The relation of temperature to the growth of insects. *Journal of Economical Entomology*, 1910, 3, 113–139.
- Sauvion, N., Calatayud, P-A., Thiéry, D., Marion-Poll, F. *Interactions insects-plantés*. Versailles: Quae, 2013, 784p.
- Scheffers, B. R., Edwards, D. P., Diesmos, A., Williams, S. E., Evans, T. A. Microhabitats reduce animal's exposure to climate extremes. *Global Change Biology*, 2014, 20, 495-503.
- Scherrer, D., Bader, M. K., Körner, C. Drought-sensitivity ranking of deciduous tree species based on thermal imaging of forest canopies. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2011, 151, 1632-1640.
- Scherrer, D., Korner, C. Infra-red thermometry of alpine landscapes challenges climatic warming projections. *Global Change Biology*, 2010, 16, 2602-2613.

- Schmelz, E. A., Carroll, M. J., LeClere, S., Phipps, S. M., Meredith, J., Chourey, P. S., Alborn, H. T., Teal, P. E. A. Fragments of ATP synthase mediate plant perception of insect attack. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2006, 103, 8894-8899.
- Schreiber, L., Skrabs, M., Hartmann, K. D., Diamantopoulos, P., Simanova, E., Santrucek, J. Effect of humidity on cuticular water permeability of isolated cuticular membranes and leaf disks. *Planta*, 2001, 214, 274-282.
- Schuepp, P. H. Tansley Review No. 59. Leaf boundary layers. *New Phytologist*, 1993, 125, 477-507.
- Sears, M. W., Raskin E., Angilletta, M. J. The world is not flat: defining relevant thermal landscapes in the context of climate change. *Integrative and Comparative Biology*, 2011, 51, 666-675.
- Seebacher, F., Franklin, C. E. Determining environmental causes of biological effects: the need for a mechanistic physiological dimension in conservation biology. *Philosophical Transaction of the Royal Society B*, 2012, 367, 1607–1614.
- Sendall, K. M., Reich, P. B., Zhao, C., Jihua, H., Wei, X., Stefanski, A., Rice, K., Rich, R. L., Montgomery, R. A. Acclimation of photosynthetic temperature optima of temperate and boreal tree species in response to experimental forest warming. *Global Change Biology*, 2015, 21, 1342-1357.
- Shannag, H. K. Effect of black bean aphid, *Aphis fabae*, on transpiration, stomatal conductance and crude protein content of faba bean. *Annals of Applied Biology*, 2007, 151, 183-188.
- Sharkey, T. D., Chen, X., Yeh, S. Isoprene increases thermotolerance of fosmidomycin-fed leaves. *Plant Physiology*, 2001, 125, 2001–2006.
- Shimazaki, K.-I., Doi, M., Assmann, S. M., Kinoshita, T. Light regulation of stomatal movement. *Annual Review of Plant Biology*, 2007, 58, 219-247.
- Singer, M. C., Parmesan, C. Phenological asynchrony between herbivorous insects and their hosts: signal of climate change or pre-existing adaptive strategy. *Philosophical transactions of the royal society B*, 2010, 365, 3161-3176.
- Singsaas, E. L., Ort, D. R., DeLucia, E. H. Diurnal regulation of photosynthesis in understory saplings. *New Phytologist*, 2000, 145, 39–49.

- Singsaas, E. L., Sharkey, T. D. The regulation of isoprene emission responses to rapid leaf temperature fluctuations. *Plant, Cell and Environment*, 1998, 21, 1181–1188.
- Sinoquet, H., Le Roux, X., Adam, B., Ameglio, T., Daudet, F. A. RATP: a model for simulating the spatial distribution of radiation absorption, transpiration, and photosynthesis within canopies: application to an isolated tree crown. *Plant, Cell and Environment*, 2001, 24, 395-406.
- Sivasankar, S., Rothstein, S., Oaks, A. Regulation of the accumulation and reduction of nitrate by nitrogen and carbon metabolites in maize seedlings. *Plant Physiology*, 1997, 114, 583–589.
- Slatyer, R. O. *Plant-water relationships*. New-York: Academic Press, 1967, 366p.
- Smith, W. K. Temperatures of desert plants: another perspective on the adaptability of leaf size. *Science*, 1978, 201, 614-616.
- Smith, W. K., Brewer, C. A. The adaptive importance of shoot and crown architecture in conifer trees. *The American Naturalist*, 1994, 143, 528-532.
- Smith, W. K., McClean, T. M. Adaptive relationship between leaf water repellency, stomatal distribution, and gas exchange. *American Journal of Botany*, 1989, 76, 465-469.
- Smith, W. K., Vogelmann, T. C., DeLucia, E. H., Bell, D. T., Shepherd, K. A. Leaf form and photosynthesis. *Bioscience*, 1997, 47, 785-793.
- Sørensen, L. L. Stratification of the spider fauna in a Tanzanian forest. In: Y. Basset, V. Novotny, S. E. Miller, R. L. Kitching. *Arthropods of tropical forests: spatio-temporal dynamics and resource use in the canopy*. Cambridge: Cambridge University Press, 2003, 490p.
- Stenberg, P. Implications of shoot structure on the rate of photosynthesis at different levels in a coniferous canopy using a model incorporating grouping and penumbra. *Functional Ecology*, 1998, 12, 82–91.
- Still, C.J., Riley, W.J., Biraud, S.C., Noone, D.C., Buening, N.H., Randerson, J.T., Torn, M.S., Welker, J., White, J.W.C., Vachon, R., Farquhar, G.D., Berry, J.A. Influence of clouds and diffuse radiation on ecosystem atmosphere CO<sub>2</sub> and (COO)-O-18 exchanges. *Journal of Geophysical Research-Biogeosciences*, 2009, 114, 1-17.

- Sagarin, R. D., Gains, S. D. The 'abundant centre' distribution: to what extent is it a biogeographical rule? *Ecology Letters*, 2002, 5, 137-147.
- Sagarin, R. D., Somero, G. N. Complex patterns of expression of heat-shock protein 70 across the southern biogeographical ranges of the intertidal mussel *Mytilus californianus* and snail *Nucella ostrina*. *Journal of Biogeography*, 2006, 33, 622-630.
- Sanchez, A., Posada, J. M., Smith, W. K. Dynamic Cloud Regimes, Incident Sunlight, and Leaf Temperatures in *Espeletia grandiflora* and *Chusquea tessellata*, Two Representative Species of the Andean Páramo, Colombia. *Arctic, Antarctic and Alpine Research*, 2014, 46, 371-378.
- Sandström, J., Moran, N. How nutritionally imbalanced is phloem sap for aphids? *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 1999, 91, 203-210.
- Sandström, J., Telang, A., Moran, N. A. Nutritional enhancement of host plants by aphids — a comparison of three aphid species on grasses. *Journal of Insect Physiology*, 2000, 46, 33-40.
- Scherrer, D., Körner, C. Infra-red thermometry of alpine landscapes challenges climatic warming projections. *Global Change Biology*, 2010, 16, 2602-2613.
- Sherrer, D., Körner, C. Topographically controlled thermal-habitat differentiation buffers alpine plant diversity against climate warming. *Journal of Biogeography*, 2011, 38, 406-416.
- Somero, G. N. Proteins and temperature. *Annual review of physiology*, 1995, 57, 43-68.
- Strong, D. R., Lawton, J. H., Southwood, Sir R. *Insects on plants. Community patterns and mechanisms*. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1984, 313p.
- Sunday, J. M., Bates, A. E., Dulvy, N. K. Global analysis of thermal tolerance and latitude in ectotherms, *Proceedings of the royal society B*, 2011, 278, 1823-1830.
- Sunday, J. M., Bates, A. E., Kearney, M. R., Colwell, R. K., Dulvy, N. K., Longino, J. T., Huey, R. B. Thermal-safety margins and the necessity of thermoregulatory behavior across latitude and elevation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2014, 111, 5610-5615.

- Tang, Y., Hiroshi, K., Mitsumasa, S., Izumi, W. Characteristics of transient photosynthesis in *Quercus serrata* seedlings grown under lightfleck and constant light regimes. *Oecologia*, 1994, 100, 463–469.
- Tang, J. Y., Zielinski, R. E., Zangerl, A. R., Crofts, A. R., Berenbaum, M. R., DeLucia, E. H. The differential effects of herbivory by first and fourth instars of *Trichoplusia ni* (Lepidoptera: Noctuidae) on photosynthesis in *Arabidopsis thaliana*. *Journal of Experimental Botany*, 2006, 57, 527-536.
- Tanigoshi, L. K., Davis, R. W. An ultrastructural study of *Tetranychus mcdanieli* feeding injury to the leaves of ‘Red delicious’ apple (Acari : Tetranychidae). *International Journal of Acarology*, 1978, 4, 47-51.
- Tausz, M., Warren, C. R., Adams, M. A. Dynamic light use and protection from excess light in upper canopy and coppice leaves of *Nothofagus cunninghamii* in an old growth, cool temperate rainforest in Victoria, Australia. *New Phytologist*, 2005, 165, 143–156.
- Terashima, I., Fujita, T., Inoue, T., Chow, W. S., Oguchi, R. Green Light Drives Leaf Photosynthesis More Efficiently than Red Light in Strong White Light: Revisiting the Enigmatic Question of Why Leaves are Green. *Plant and Cell Physiology*, 2009, 50, 684-697.
- Thackeray, S. J., Sparks, T. H., Frederiksen, M., Burthe, S., Bacon, P. J., Bell, J. R., Botham, M. S., Brereton, T. M., Bright, P. W., Carvalho, L., Clutton-Brock, T., Dawson, A., Edwards, M., Elliott, J. M., Harrington, R., Johns, D., Jones, I. D., Jones, J. T., Leech, D. I., Roy, D. B., Scott, W. A., Smith, M., Smithers, R. J., Winfield, I. J., Wanless, S. Trophic level asynchrony in rates of phenological change for marine, terrestrial and freshwater environments. *Global Change Biology*, 2010, 16, 3301-3313.
- Thivierge, K., Prado, A., Driscoll, B. T., Bonneil, E., Thibault, P., Bede, J. C. Caterpillar and salivary specific modification of plant proteins. *Journal of Proteome Research*, 2010, 9, 5887–5895.
- Thomas, J. A., Rose, R. J., Clarke, R. T., Thomas, C. D., Webb, N. R. Intraspecific variation in habitat availability among ectothermic animals near their climatic limits and their centres of range. *Functional Ecology*, 1999, 13, 55-64.

- Thompson, R. M., Beardall, J., Beringer, J., Grace, M., Sardina, P. Means and extremes: building variability into community-level climate change experiments. *Ecology Letters*, 2013, 16, 799–806.
- Tinoco-Ojanguren, C., Pearcy, R. W. Dynamic stomatal behavior and its role in carbon gain during lightflecks of a gap phase and an understory species acclimated to high and low light. *Oecologia*, 1992, 92, 222–228.
- Tinoco-Ojanguren, C., Pearcy, R. W. Stomatal dynamics and its importance to carbon gain in two rainforest Piper species: II. Stomatal versus biochemical limitations during photosynthetic induction. *Oecologia*, 1993b, 94, 388–394.
- Tomimatsu, H., Tang, Y. Elevated CO<sub>2</sub> differentially affects photo- synthetic induction response in two Populus species with different stomatal behavior. *Oecologia*, 2012, 169, 869–878.
- Turunen, M. T., Vogelmann, T. C., Smith, W. K. UV Screening in Lodgepole Pine (*Pinus contorta* ssp. *latifolia*) Cotyledons and Needles. *International Journal of Plant Sciences*, 1999, 160, 315-320.
- Umina, P. A., Weeks, A. R., Kearney, M. R., McKechnie, S. W., Hoffmann, A. A. A rapid shift in a classic clinal pattern in *Drosophila* reflecting climate change. *Science*, 2005, 308, 691-693.
- Upchurch, D. R., Mahan, J. R. Maintenance of constant leaf temperature by plants— II. experimental observations in cotton. *Environmental Experimental Botany*, 1988, 28, 359–366.
- Urban, O., Klem, K., Ač, A., Havránková, K., Holisová, P., Navrátil, M., Zitová, M., Kozlová, K., Porkorny, R., Sptová, M., Tomášková, I., Spunda, V., Grace, J. Impact of clear and cloudy sky conditions on the vertical distribution of photosynthetic CO<sub>2</sub> uptake within a spruce canopy. *Functional Ecology*, 2012, 26, 46-55.
- Urban, O., Kosvancova, M., Marek, M. V., Lichtenthaler, H. K. Induction of photosynthesis and importance of limitations during the induction phase in sun and shade leaves of five ecologically contrasting tree species from the temperate zone. *Tree Physiology*, 2007, 27, 1207–1215.
- Ustin, S. L., Woodward, R. A., Barbour, M. G., Hatfield, J. L. Relationships between sunfleck dynamics and red fir seedling distribution. *Ecology*, 1984, 65, 1420–1428.

- Valladares, F., Allen, M. T., Pearcy, R. W. Photosynthetic responses to dynamic light under field conditions in six tropical rainforest shrubs occurring along a light gradient. *Oecologia*, 1997, 111, 505–514.
- Valladares, F., Pearcy, R. W. Drought can be more critical in the shade than in the sun: a field study of carbon gain and photo-inhibition in a Californian shrub during a dry El Nino year. *Plant, Cell and Environment*, 2002, 25, 749–759.
- Vasseur, D. A., DeLong, J. P., Gilbert, B., Greig, H. S., Harley, C. D. G., McCann, K. S., Savage, V., Tunney, T. D., O'Connor, M. I. Increased temperature variation poses a greater risk to species than climate warming. *Proceedings of the Royal Society B*, 2014, 281, 20132612.
- Vico, G., Manzoni, S., Palmroth, S., Katul, G. G. Effects of stomatal delays on the economics of leaf gas exchange under intermittent light regimes. *New Phytologist*, 2011, 192, 640–652.
- Vierling, L. A., Wessman, C. A. Photosynthetically active radiation heterogeneity within a monodominant Congolese rain forest canopy. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2000, 103, 265–278.
- Voelckel, C., Weisser, W. W., Baldwin, I. T. An analysis of plant–aphid interactions by different microarray hybridization strategies. *Molecular Ecology*, 2004, 13, 3187-3195.
- Walling, L. L. The myriad plant responses to herbivores. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2000, 19, 195-216.
- Walter, D. E., Seeman, O., Rodgers, D., Kitching, R. L. Mites in the mist : how unique is a rainforest canopy-knockdown fauna. *Australian Journal of Ecology*, 1998, 23, 501-508.
- Wang, Y., Noguchi, K., Terashima, I. Photosynthesis-dependent and -independent responses of stomata to blue, red and green monochromatic light: differences between the normally oriented and inverted leaves of sunflower. *Plant and Cell Physiology*, 2011, 52, 479-489.
- Welter, S. C. Arthropod impact on plant gas exchange. In: Bernays E. A., *Insect–plant interactions*. Boston: CRC Press, 1989, 74p.
- Whittaker, J. B. Insects and plants in a changing atmosphere. *Journal of Ecology*, 2001, 89, 507-518.

- Williams, W. E., Gorton, H. L., Witiak, S. M. Chloroplast movements in the field. *Plant, Cell and Environment*, 2003, 26, 2005–2014.
- Williams, C. M., Marshall, K. E., MacMillan, H. A., Dzurisin, J. D. K., Hellmann, J. J., Sinclair, B. J. Thermal variability increases the impact of autumnal warming and drives metabolic depression in an overwintering butterfly. *PLoS One*, 2012, 7, 1-12.
- Willmer. Microclimate and the environmental physiology of insects. *Advances in insect physiology* volume 16 (eds Berridge, M. J., Treherne, J. E., Wigglesworth Sr V. B.), pp. 1-58. Academic Press, London.
- Wong, S. L., Chen, C. W., Huang, H. W., Weng, J. H. Using combined measurements for comparison of light induction of stomatal conductance, electron transport rate and CO<sub>2</sub> fixation in woody and fern species adapted to different light regimes. *Tree Physiology*, 2012, 32, 535–544.
- Woods, H. A. Ontogenetic changes in the body temperature of an insect herbivore. *Functional Ecology*, 2013, 27, 1322–1331.
- Young, D. R., Smith, W. K. Influence of sunflecks on the temperature and water relations of two subalpine understory congeners. *Oecologia*, 1979, 43, 195–205.
- Young, D. R., Smith, W. K. Influence of Sunlight on Photosynthesis, Water Relations, and Leaf Structure in the Understory Species *Arnica Cordifolia*. *Ecology*, 1981, 61, 1380-1390.
- Zangerl, A. R., Hamilton, J. G., Miller, T. J., Crofts, A. R., Oxborough, K., Berenbaum, M. R., DeLucia, E. H. Impact of folivory on photosynthesis is greater than the sum of its holes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2002, 99, 1088–1091.
- Zeiger, E., Talbott, L. D., Frechilla, S., Srivastava, A., Zhu, J. The guard cell chloroplast: a perspective for the twenty-first century. *New Phytologist*, 2002, 153, 415-424.
- Zhao, F., Zhang, W., Hoffmann, A. A., Ma, C. S. A single hot event that does not affect survival but decreases reproduction in the diamondback moth, *Plutella xylostella*. *PLoS One*, 2013, 8, 1-7.
- Zhao, F., Zhang, W., Hoffmann, A. A., Ma, C. S. Night warming on hot days produces novel impacts on development, survival and reproduction in a small arthropod. *Journal of Animal Ecology*, 2014, 83, 769–78.

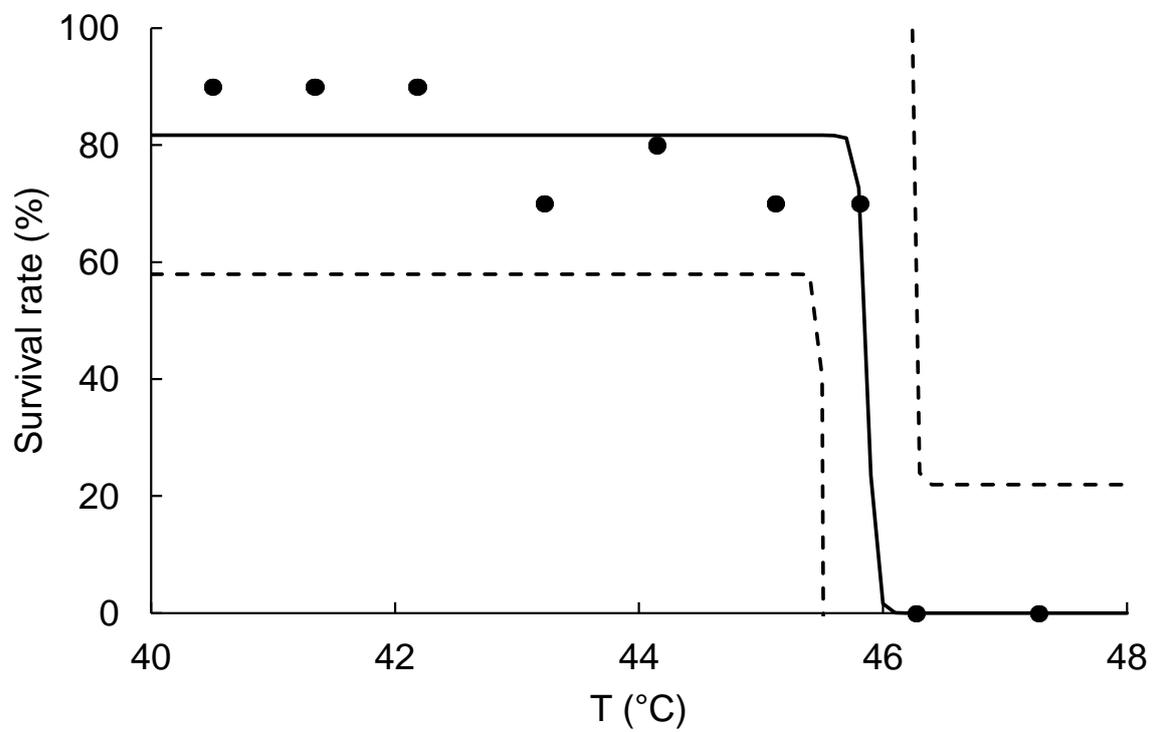
- Zhu-Salzman, K., Salzman, R. A., Ahn, J.-E., Koiwa, H. Transcriptional Regulation of Sorghum Defense Determinants against a Phloem-Feeding Aphid. *Plant Physiology*, 2004, 134, 420-431.
- Vet, L. E. M., Dicke, M. Ecology of infochemical use by natural enemies in a tritrophic context. *Annual Review of Entomology*, 1992, 37, 141–172.
- Vogel, S. Convective cooling at low airspeeds and the shapes of broad leaves. *Journal of Experimental Botany*, 1970, 21, 91-101.
- Wagner, P., Fürstner, R., Barthlott, W., Neinhuis, C. Quantitative assessment to the structural basis of water repellency in natural and technical surfaces. *Journal of Experimental Botany*, 2003, 54, 1295-1303.
- Walter, D. E., Seeman, O., Rodgers, D., Kitching, R. L. Mites in the mist : How unique is a rainforest canopy-knockdown fauna. *Australian Journal of Ecology*, 1998, 23, 501-508.
- Wheeler, A. G. *Biology of the plant bugs*. Ithaca : Cornell University Press, 2001, 507p.
- Woods, H. A. Ontogenetic changes in the body temperature of an insect herbivore. *Functional Ecology*, 2013, 27, 1322–1331.
- Yamori, W., Hikosaka, K. Temperature response of photosynthesis in C3, C4 and CAM plants: temperature acclimation and temperature adaptation. *Photosynthesis Research*, 2014, 119, 101-117.
- Zavala J. A., Casteel, C. L., Nabity, P. D., Berenbaum, M. R., DeLucia, E. H. Role of cysteine proteinase inhibitors in preference of Japanese beetles (*Popillia japonica*) for soybean (*Glycine max*) leaves of different ages and grown under elevated CO<sub>2</sub>. *Oecologia*, 2009, 161, 35–41.
- Zhurov V., Navarro, M., Bruinsma, K. A., Arbona, V., Santamaria, M. E., Cazaux, M., Wybouw, N., Osborne, E. J., Ens, C., Rioja, C., Vermeirssen, V., Rubio-Somoza, I., Krishna, P., Diaz, I., Schmid, M., Gómez-Cadenas, A., Van de Peer, Y., Grbić, M., Clark, R. M., Van Leeuwen, T., Grbić, V. Reciprocal Responses in the Interaction between Arabidopsis and the Cell-Content-Feeding Chelicerate Herbivore Spider Mite. *Plant Physiology*, 2014, 164, 384-399.



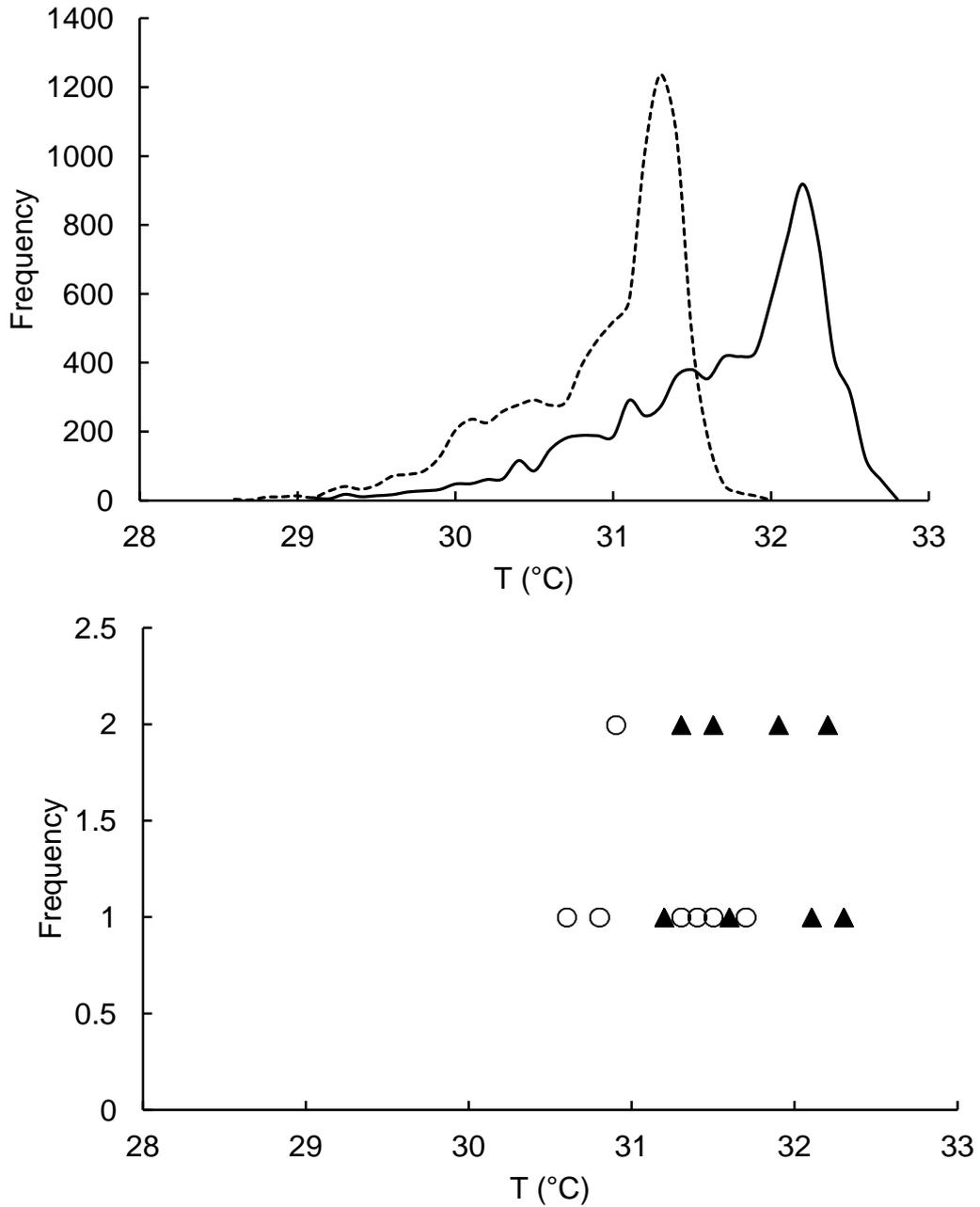
# Annexes



**Annexe S1.** Survival rate of *T. urticae* (%) according to temperature (°C). The line represents the non-linear regression (see text). Dotted lines represent the 95% confidence interval.



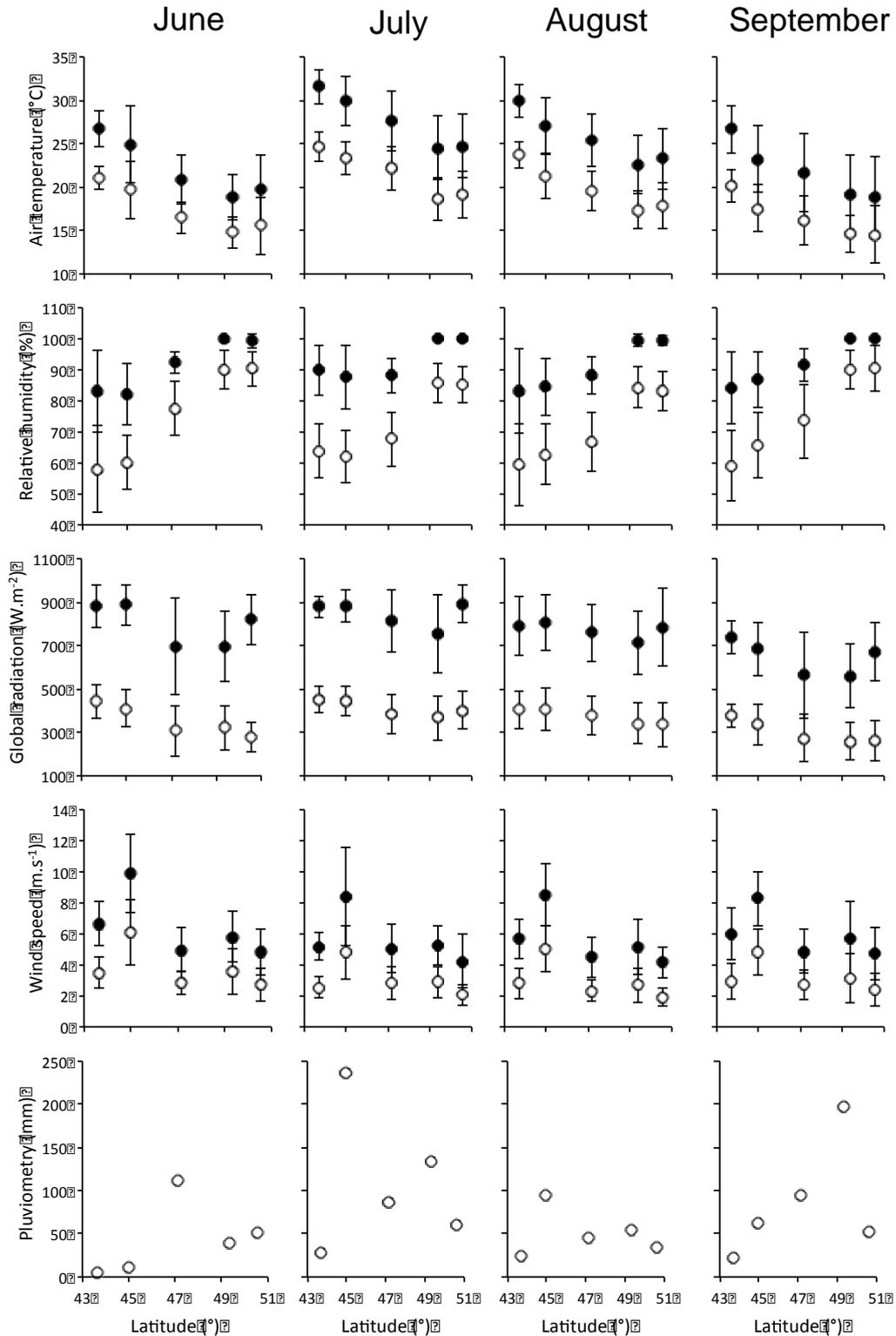
**Annexe S2.** Distribution frequency of (top) leaf surface temperatures at the start (line) and end (dashed line) of the experiment, and (bottom) body temperature of spider mites at the start (triangles) and end (circles) of the experiment. These data represent a single replicate at 25°C air temperature for illustration.



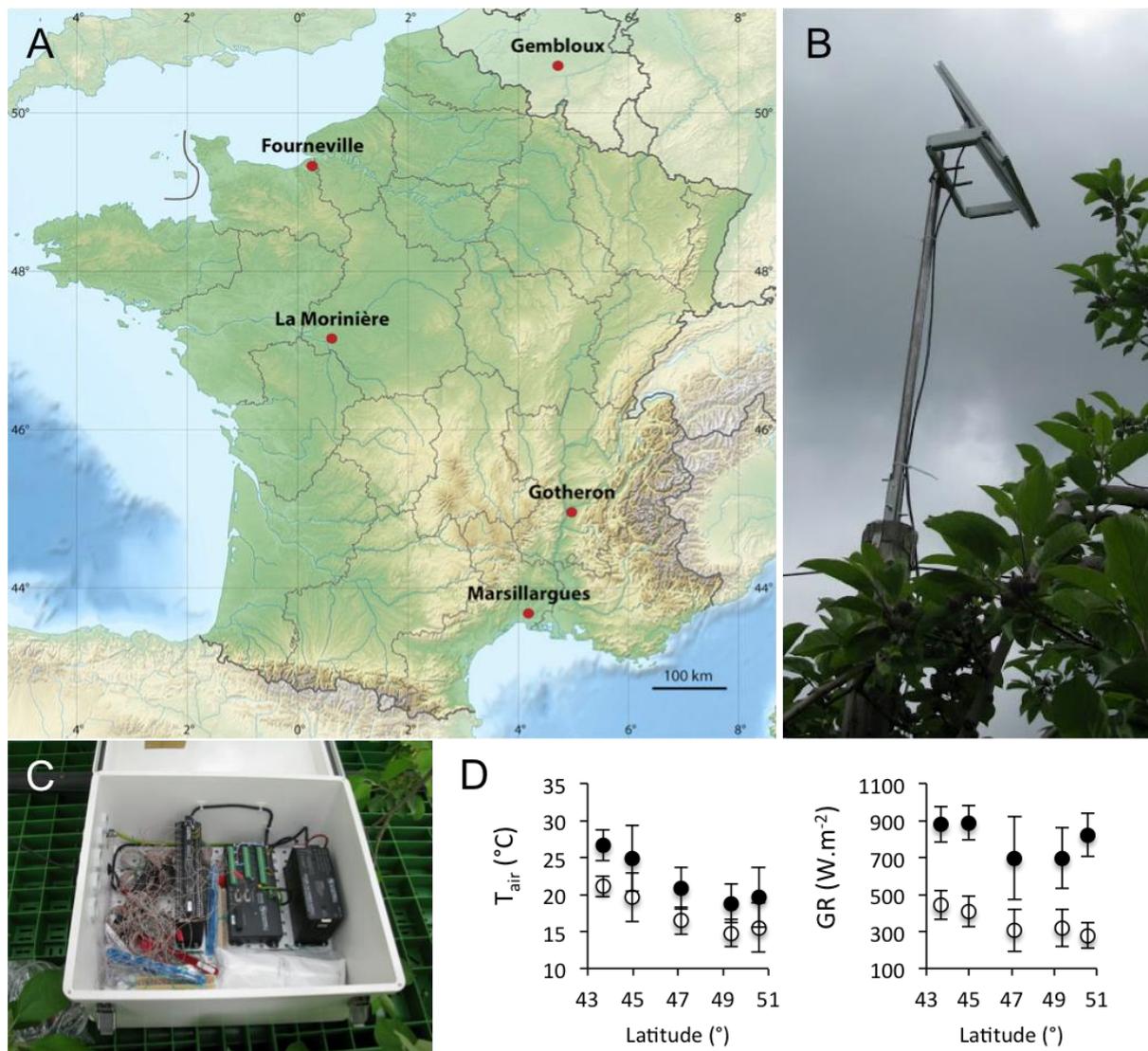
### Annexe S3. Characteristics of the five orchards where data were collected.

Site	Gembloux	Fourneville	La Morinière	Gotheron	Marsillargues
Latitude (degrees minutes seconds)	50°33'43.56"N	49°21'24.88"N	47°9'28.00"N	44°58'38.21"N	43°39'55.25"N
Longitude (degrees minutes seconds)	4°42'49.84"E	0°14'11.44"E	0°35'48.97"E	4°55'48.20"E	4°10'44.39"E
Practices	Conventional	Integrated Pest Management	Conventional	Integrated Pest Management	Conventional
Cultivar	Golden	Golden	Ariane	Ariane	Ariane
Training	Centrifugal	Centrifugal	Centrifugal	Centrifugal	Centrifugal
Trees' Age (years)	5	7	6	6	8
Trees' Height (meters)	3	3	3	3	4

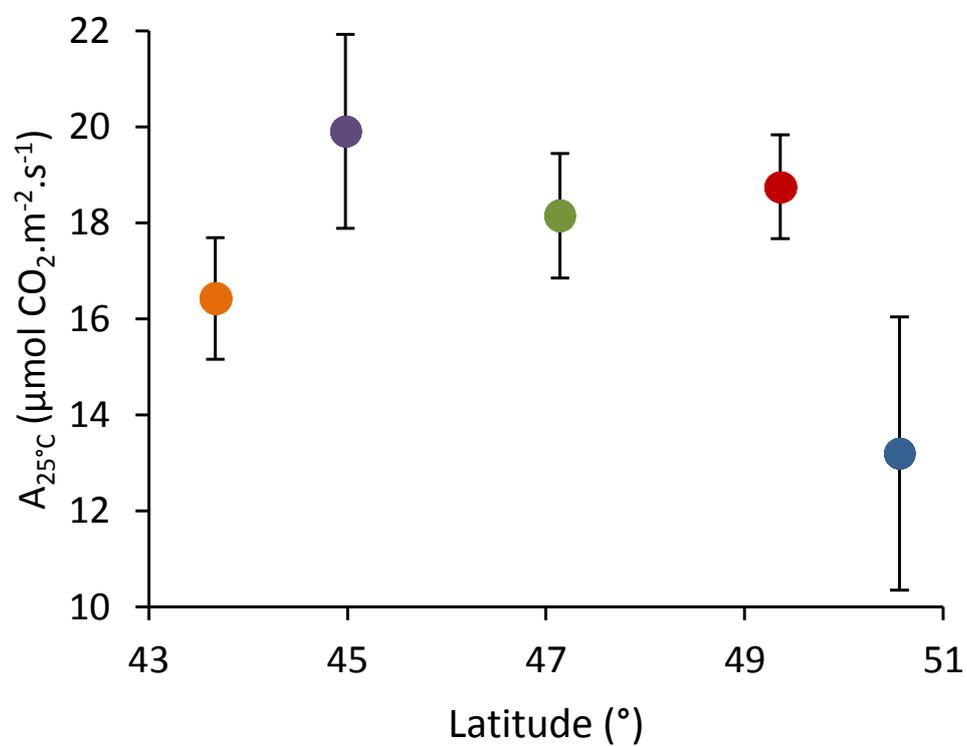
**Annexe S4.** Latitudinal gradient of air temperature, air relative humidity, global radiation, wind speed and pluviometry in June, July, August and September 2013. Maxima are reported by black circles and means by white circles.



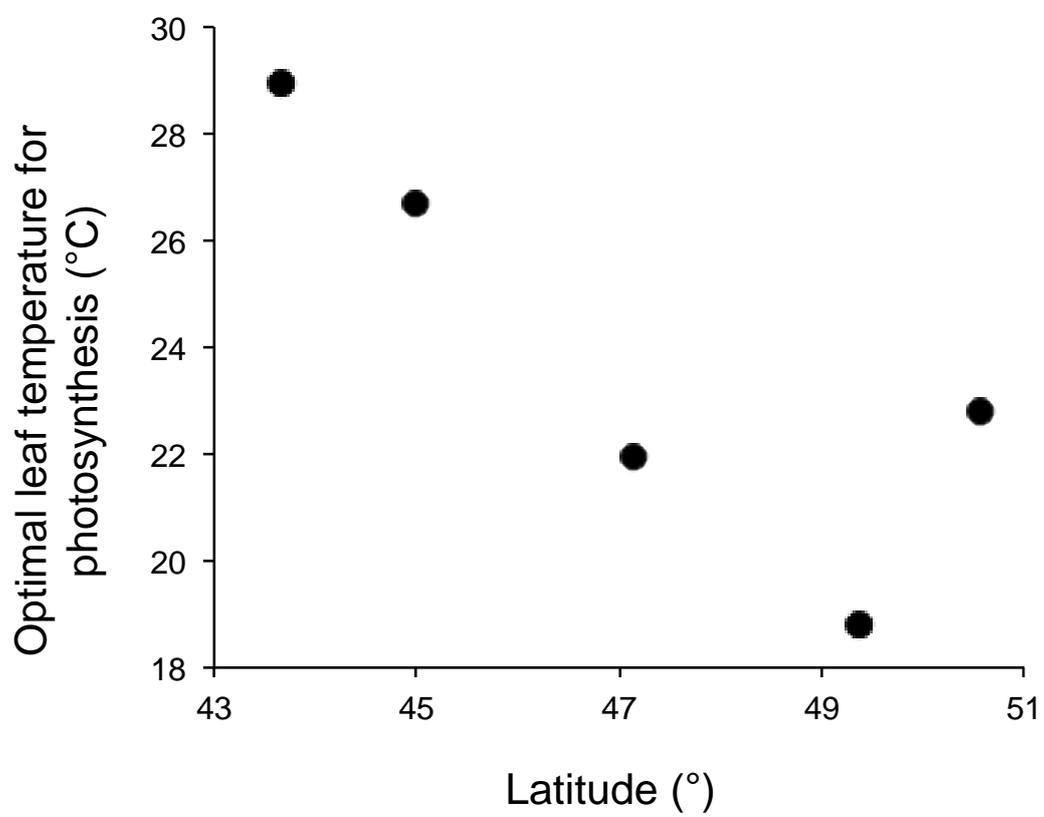
**Annexe S5.** Location of the five orchards used in this study (A). Solar panel for power supply (B) and microclimatic weather station (C) used for data collection and storage. (D) The latitudinal gradient of climatic data is illustrated for the daily ( $\pm$  SD) maximal  $T_{\text{air}}$  and maximal GR (black circles), and mean  $T_{\text{air}}$  and mean GR (white circles) in June 2013.



**Annexe S6.** Mean ( $\pm$  SD) photosynthesis rate measured at 25°C of leaf temperature ( $A_{25^\circ\text{C}}$ ) along latitude. Gembloux is represented in blue, Fourneville in red, La Morinière in green, Gotheron in purple, and Marsillargues in orange. Other parameters were set optimal. Light intensity was set at 1500  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , CO<sub>2</sub> concentration at 380 ppm, and vapour pressure deficit at a mean value of  $1.13 \pm 0.12$  kPa.



Annexe S7. Optimal temperature for photosynthesis as a function of latitude.









**Robin CAILLON**



# **Biogéographie du microclimat foliaire : Mécanismes et conséquences sur les relations plantes-insectes**

## **Résumé**

Les performances du végétal et des arthropodes dont il constitue le microhabitat dépendent des températures de surface foliaire. Celles-ci peuvent dévier fortement de la température de l'air et présenter des niveaux d'hétérogénéité différents selon l'échelle spatiale considérée. La feuille atténue les températures extrêmes en rapprochant son amplitude de variation journalière de celle de la température de l'air. Cependant, cette réponse diminue l'hétérogénéité des températures de surface foliaire et les capacités de thermorégulation comportementale des arthropodes à l'échelle de la feuille. Les températures moyennes de surface foliaire atténuent peu le réchauffement, et déterminent localement la performance photosynthétique du végétal. De l'échelle de la feuille à celle de la canopée, les plantes montrent des réponses différentes au réchauffement. Ce type de changement d'échelle est primordial pour améliorer notre compréhension de l'impact des changements climatiques.

Mots-clés : acariens, canopée, changement climatique, échelle spatiale, écologie biophysique, écologie quantitative, extrêmes, feuille, gradient latitudinal, hétérogénéité, microclimat, microhabitat, moyenne, photosynthèse, plasticité physiologique, phytophages, pucerons, réchauffement, relations plantes-arthropodes, résistance thermique, température, température corporelle, température létale, thermorégulation comportementale, variance.

## **Abstract**

Plant performance and leaf-dwelling arthropods are impacted by leaf surface temperatures. Leaf surface temperatures can show important deviation from air temperature and present different levels of heterogeneity depending on the spatial scale. The leaf buffers temperature extremes by getting closer in amplitude to air temperature. However, this physiological response decreases the heterogeneity of temperatures at the leaf surface and the opportunities for arthropods to behaviorally thermoregulate in this microclimate. Mean temperatures at the leaf surface show low buffering abilities in response to warming and locally determine photosynthetic performance. From the leaf to the canopy scale, plants show different responses to warming and scaling is crucial to increase our understanding of the impact of global warming.

Key words: aphids, behavioural thermoregulation, biophysical ecology, body temperature, canopy, climate change, extremes, heterogeneity, latitudinal gradient, leaf, lethal temperature, mean, microclimate, microhabitat, photosynthesis, physiological plasticity, phytophagous, plant-arthropods relationship, quantitative ecology, spatial scale, spider mites, temperature, thermal resistance, variance, warming.